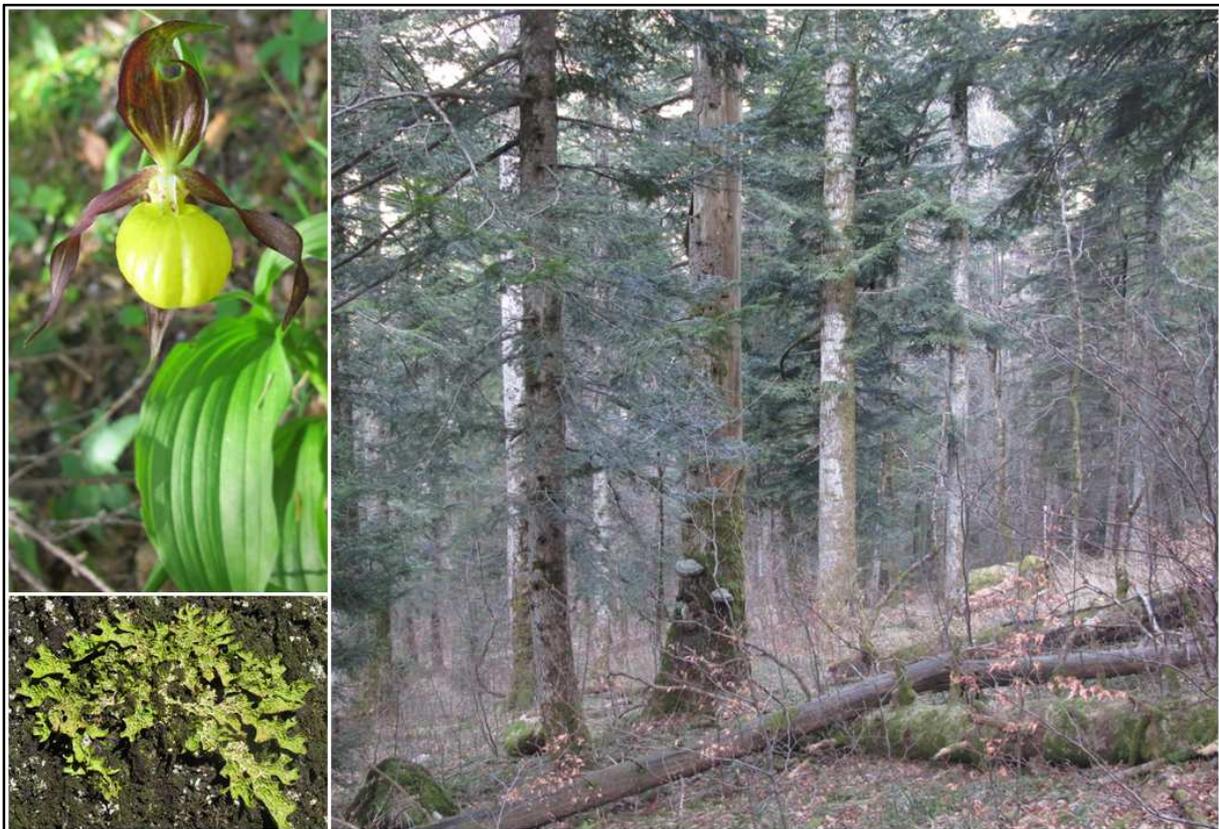


Effets de l'ancienneté du couvert forestier et de la maturité des peuplements sur la biodiversité des forêts de Chartreuse



Philippe JANSEN, Marc FUHR, Jean-Jacques BRUN

Coordination : Philippe JANSEN

IRSTEA, Unité de Recherche Ecosystèmes Montagnards

Novembre 2015

Table des matières

| | |
|---|----|
| 1. Contexte et objectifs | 5 |
| 1.1. Quelques définitions | 5 |
| 1.1.1. Ancienneté et maturité | 5 |
| 1.1.2. Ancienneté, maturité et biodiversité | 6 |
| 1.2. Objectifs de l'étude | 8 |
| 2. Méthodologie | 11 |
| 2.1. Recherche d'un contexte écologique homogène..... | 11 |
| 2.2. Cartographie des forêts anciennes..... | 11 |
| 2.3. Sites d'étude potentiels..... | 12 |
| 2.4. Evaluation de la maturité des peuplements | 13 |
| 2.5. Mesure de la biodiversité..... | 17 |
| 2.5.1. Sélection des taxons | 17 |
| 2.5.2. Flore vasculaire..... | 17 |
| 2.5.3. Macro-lichens épiphytes | 18 |
| 2.5.4. Coléoptères saproxyliques | 18 |
| 2.5.5. Collemboles | 18 |
| 3. Résultats | 21 |
| 3.1. Ancienneté des forêts | 21 |
| 3.2. Maturité des peuplements..... | 23 |
| 3.3. Réponse de la biodiversité | 23 |
| 3.3.1. Flore vasculaire..... | 23 |
| 3.3.2. Coléoptères saproxyliques | 25 |
| 4. Premières conclusions – Perspectives | 28 |
| 4.1. Synthèse des premiers résultats | 28 |
| 4.2. Etudes complémentaires en cours..... | 29 |
| 5. Bibliographie | 30 |

1. Contexte et objectifs

1.1. Quelques définitions

1.1.1. Ancienneté et maturité

L'ancienneté d'une forêt est définie comme « la durée de l'état boisé en un lieu » (Cateau *et al.*, 2015). Une forêt ancienne est donc une zone boisée **en continu** depuis une date de référence, qui, en France, est généralement le milieu du XIX^{ème} siècle, pour les raisons suivantes :

- C'est à cette période (appelée minimum forestier) que la surface forestière était la plus faible sur une grande partie du territoire français ; en conséquence, les forêts présentes lors du minimum forestier ont une forte probabilité d'avoir persisté sur une longue période,
- Les archives et les cartes de l'époque (notamment les cartes d'Etat-Major) sont suffisamment précises pour localiser les boisements.

Les forêts anciennes peuvent cependant être définies en référence à une autre date, en fonction des archives localement disponibles.

Le caractère « ancien » d'une forêt se réfère uniquement à la continuité temporelle de l'état boisé. Il ne présage aucunement de la gestion forestière actuelle et passée, de l'âge et des caractéristiques du peuplement d'arbres aujourd'hui en place.

La maturité d'une forêt correspond au degré d'avancement du développement biologique des arbres (du peuplement) qui composent cette forêt. Elle se caractérise par des attributs de maturité dont les principaux sont :

- Une structure diamétrique hétérogène et, en particulier, la présence d'arbres de très (très) gros diamètre,
- Un volume de bois mort important, sur pied ou au sol, avec des pièces de bois mort hétérogènes tant en termes de dimensions qu'en termes de stades de décomposition,
- La présence de dendro-microhabitats nombreux (cavités, fentes, décollements d'écorce, sporophores de champignons saproxyliques,...)
- Un couvert végétal relativement assez ouvert.

Le caractère « mature » d'une forêt est très fortement dépendant de la gestion forestière passée et actuelle. Pour qu'une forêt présente des attributs de maturité, il faut qu'elle n'ait pas été gérée depuis plusieurs décades ou que la gestion ait maintenu les attributs de maturité dans l'espace et dans le temps (sylviculture de rétention, Gustafsson *et al.*, 2012).

Une forêt peut ainsi être :

- ancienne et peu mature : la continuité de l'état boisé est attestée mais le peuplement en place n'a pas développé d'attributs de maturité,
- récente et mature : le sol n'était pas boisé au cours du minimum forestier mais le peuplement installé depuis a eu le temps de développer une structure de vieille forêt. Cette situation, en général assez rare, est cependant relativement fréquente en zone de montagne. Cela est à mettre en relation avec une succession d'épisodes de forte déprise agricole à partir du milieu du XVIII^{ème} siècle, associés à des contraintes locales d'exploitabilité (pente, accessibilité) rendant les opérations sylvicoles peu rentables.

1.1.2. Ancienneté, maturité et biodiversité

Maturité et biodiversité

De nombreuses études portant sur la réponse de la biodiversité à la maturité des forêts ont montré qu'une multitude d'espèces animales et végétales dépendaient d'attributs caractéristiques des vieux stades (Tableau n° 1). Les organismes saproxyliques, insectes et champignons, sont ainsi particulièrement sensibles à la quantité et à la qualité du bois mort disponible (Junninen et al., 2006; Lassauce *et al.*, 2011; Martikainen *et al.*, 2000; Similä *et al.*, 2002; Stenbacka *et al.*, 2010). De même, les lichens, les mousses ou bien encore les mollusques répondent positivement à la maturité des peuplements (Boudreault *et al.*, 2002; Moning and Müller, 2009; Müller and Bütler, 2010; Nascimbene *et al.*, 2010). Les oiseaux, en particulier les espèces cavicoles tels les pics ou les petites chouettes de montagne, sont dépendants des très gros arbres et des arbres dépérissants dans lesquels ils trouvent abri et nourriture. Bütler *et al.* (2004) ont ainsi montré que la probabilité de présence des pics augmente avec la surface terrière des arbres morts sur pied.

Tableau n° 1 : Principaux organismes associés aux microhabitats des arbres (Larrieu et Gonin, 2008).

| Microhabitat | Organismes associés |
|--|---|
| Cavités | oiseaux, mammifères (dont chiroptères), arthropodes |
| Fentes | chiroptères, arthropodes, oiseaux |
| Bois morts | insectes, reptiles, amphibiens, algues, bryophytes, plantes vasculaires, champignons, poissons, oiseaux, micromammifères, myxomycètes |
| Dendrotelmes (cavités remplies d'eau) | insectes |
| Sporophores de champignons saproxyliques | insectes |
| Coulées de sève | arthropodes |

Ancienneté et biodiversité

Les études portant sur la réponse de la biodiversité à l'ancienneté des forêts ont surtout porté sur la flore vasculaire (Dupouey *et al.*, 2002a; Flinn et Vellend, 2005; Hermy et Verheyen, 2007). Elles ont montré que certaines espèces, dites espèces de forêt ancienne, ont une fréquence de présence significativement plus élevée en forêt ancienne qu'en forêt récente. Verheyen *et al.* (2003) proposent, à l'échelle européenne et nord-américaine, un classement des espèces de forêt ancienne en fonction de leur capacité de dispersion (Tableau n°2), dans lequel sont représentés des espèces forestières très communes. L'anémone des bois (*Anemone nemorosa*), le lamier jaune (*Lamium galeobdolon*) et la jacinthe des bois (*Hyacinthoides non-scripta*) sont ainsi des espèces plus fortement associées aux forêts anciennes.

Deux mécanismes sont avancés pour expliquer les différences de composition entre forêts anciennes et forêts récentes :

- les usages passés des sols ont modifié l'équilibre et la composition chimique des sols. Les effets sont encore sensibles plusieurs centaines (voire milliers) d'années après le retour de la forêt. Comparativement aux sols des forêts anciennes, les sols des forêts récentes ont généralement un pH plus élevé et sont plus riches en azote et en phosphore. Les plantes rudérales nitrophiles ou phosphorophiles sont ainsi favorisées en forêt récente,
- les espèces à faible capacité de dispersion colonisent très lentement les forêts récentes. Il existe ainsi un « crédit de colonisation » des espèces forestières caractéristiques en forêt récente et une « dette d'extinction » des espèces prairiales en forêt récente.

Tableau n° 2 : Top 20 des espèces de forêt ancienne (Verheyen *et al.*, 2003)

| Taxon européen | CCI | Taxon nord-américain | CCI |
|-------------------------------|-------|-----------------------------------|-------|
| <i>Carex pallescens</i> | - 100 | <i>Cardamine diphylla</i> | - 100 |
| <i>Carex pendula</i> | - 100 | <i>Chimaphila maculata</i> | - 100 |
| <i>Hypericum pulchrum</i> | - 100 | <i>Clintonia borealis</i> | - 100 |
| <i>Luzula sylvatica</i> | - 100 | <i>Coptis trifolia</i> | - 100 |
| <i>Lysimachia nemorum</i> | - 100 | <i>Caudophyllum thalictroides</i> | - 87 |
| <i>Lysimachia vulgaris</i> | - 100 | <i>Claytonia caroliniana</i> | - 87 |
| <i>Scilla non-scripta</i> | - 100 | <i>Osmorhiza claytoni</i> | - 87 |
| <i>Succisa pratensis</i> | - 100 | <i>Trillium erectum</i> | - 87 |
| <i>Veronica montana</i> | - 100 | <i>Trillium undulatum</i> | - 87 |
| <i>Galium odoratum</i> | - 95 | <i>Viola macloskeyi</i> | - 87 |
| <i>Corydalis cava</i> | - 83 | <i>Asarum canadense</i> | - 80 |
| <i>Lathyrus sylvestris</i> | - 83 | <i>Uvularia perfoliata</i> | - 80 |
| <i>Ranunculus lanuginosus</i> | - 83 | <i>Actaea rubra</i> | - 67 |
| <i>Lamiastrum galeobdolon</i> | - 79 | <i>Allium tricoccum</i> | - 67 |
| <i>Anemone nemorosa</i> | - 77 | <i>Hepatica acutiloba</i> | - 67 |
| <i>Oxalis acetosella</i> | - 75 | <i>Medeola virginiana</i> | - 67 |
| <i>Paris quadrifolia</i> | - 75 | <i>Viola rotundifolia</i> | - 67 |
| <i>Carex sylvatica</i> | - 74 | <i>Geranium maculatum</i> | - 33 |
| <i>Melica uniflora</i> | - 71 | <i>Aster acuminatus</i> | - 20 |
| <i>Viola reichenbachiana</i> | - 71 | <i>Cypripedium acaule</i> | - 20 |

Concernant, la réponse d'autres groupes taxinomiques à l'ancienneté des forêts, les données restent encore partielles. Certains auteurs ont cependant mis en avant l'importance de la continuité de l'état boisé pour les lichens, les mousses ou bien encore les insectes (Assmann, 1999 ; Buse, 2012; Fritz et Brunet, 2010 ; Goßner *et al.*, 2008).

Ancienneté x Maturité et Biodiversité

Peu d'études se sont intéressées à la réponse de la biodiversité aux interactions entre ancienneté et maturité, ou alors dans un contexte de plaine qui comparait des forêts très peu matures (plantations résineuses) à des forêts moyennement matures (futaie feuillue de production). Dans ce contexte, des études ont montré que la flore vasculaire comme les insectes saproxyliques répondaient à la maturité, à l'ancienneté ainsi qu'aux interactions entre ancienneté et maturité (Figure. 1)

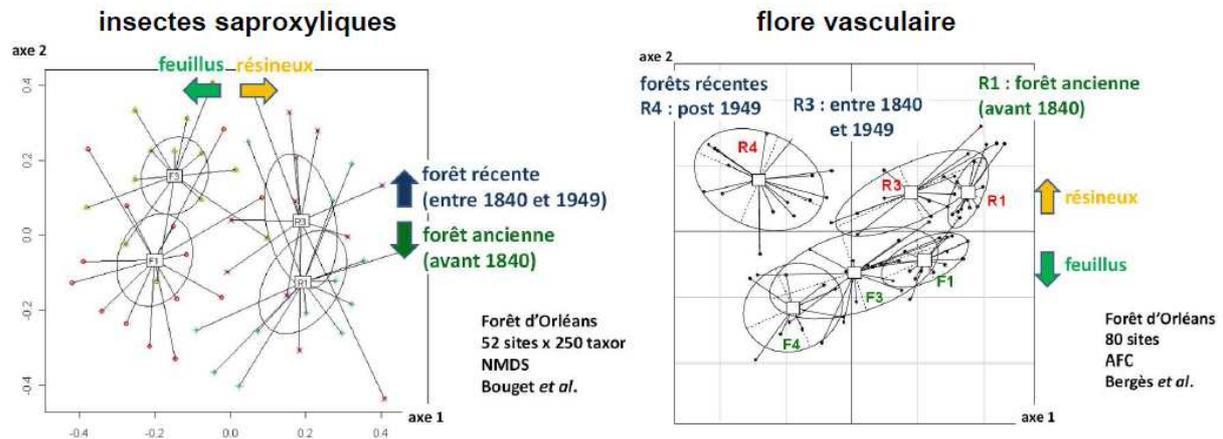


Figure n° 1 : Etudes de la composition floristique de forêts résineuses (très peu matures) et feuillues (moyennement matures), anciennes et récentes.

Ces études posent cependant un problème de confusion entre facteurs et ne permettent pas de dissocier l'effet de la composition en essences (feuillus vs résineux) de celui de la maturité. Ce contexte n'est ainsi pas représentatif de la majorité des forêts de montagne qui associent des forêts moyennement matures à des forêts très matures aux compositions voisines.

1.2. Objectifs de l'étude

Pour répondre à ces questions, Irstea développe un programme de recherches dont l'objectif est de **préciser les effets relatifs de l'ancienneté du couvert et de la maturité du peuplement sur la biodiversité** (richesse, composition, groupes fonctionnels) d'un certain nombre de groupes taxinomiques, ainsi que les interactions entre ces effets.

L'hypothèse de travail est que les réponses des groupes taxinomiques à l'ancienneté ou à la maturité sont a priori contrastées, avec des groupes plutôt sensibles à la maturité des peuplements (oiseaux, coléoptères saproxyliques, lichens,...), d'autres plutôt sensibles à l'ancienneté du couvert forestier (flore vasculaire, carabes, bryophytes,..) et, pour chaque groupe, un cortège d'espèces associé à l'interaction entre la maturité du peuplement et l'ancienneté du couvert.

Le programme est centré sur un travail de doctorat associant deux unités de recherche d'Irstea aux compétences complémentaires : EMGR (Irstea Grenoble, structure et dynamique des forêts de montagne, écologie du sol) et EFNO (Biodiversité des écosystèmes forestiers, Irstea Nogent sur

Vernisson). Il s'articule avec les travaux du Réseau Ecologique et Forestier de Rhône-Alpes (REFORA), de la FRAPNA Isère et du WWF sur les forêts d'intérêt écologique.

Les forêts de montagne sont des terrains d'étude privilégiés pour une étude croisée des effets de l'ancienneté du couvert forestier et de la maturité des peuplements. Les premières études ont montré que la surface occupée par les forêts anciennes est importante (au moins 50 % de la surface forestière actuelle). D'autre part, localement, une gestion extensive liée à des conditions d'exploitation difficile, a favorisé le développement de peuplements très matures dans des forêts récentes. Ces conditions sont très rarement réunies en plaine et permettent aux équipes de recherche et aux espaces protégés de montagne d'être pilotes sur ces thématiques.

Pour se placer dans un contexte biogéographique homogène, trois massifs contigus ont été sélectionnés : le massif des Bauges, le massif de la Chartreuse et le nord du massif du Vercors.

La mise en œuvre du programme de recherches exposé ci-dessus nécessite :

- la recherche de conditions écologiques les plus homogènes possibles, afin que des conditions de milieu trop hétérogènes ne viennent masquer les effets de l'ancienneté ou de la maturité,
- la cartographie des forêts anciennes,
- l'évaluation de la maturité des peuplements forestiers.

Les facteurs « ancienneté » et « maturité » sont ensuite croisés de manière à obtenir, au sein de la mosaïque forestière étudiée, des patchs représentatifs des modalités suivantes :

- 1/ peuplement peu mature installé sur une forêt ancienne
- 2/ peuplement mature installé sur une forêt ancienne
- 3/ peuplement peu mature installé sur une forêt récente
- 4/ peuplement mature installé sur une forêt récente.

Les groupes taxonomiques sélectionnés sont ensuite échantillonnés dans chacune de ces quatre modalités.

Les objectifs spécifiques du projet proposé sont :

Pour l'IRSTEA :

- de mettre en œuvre le programme de recherches exposé ci-dessus dans le massif de la Chartreuse,

Pour le PNR de Chartreuse :

- A court terme, de contribuer au diagnostic territorial de la qualité des habitats forestiers du PNR, d'une part en recensant et cartographiant deux contributeurs importants à la biodiversité forestière d'un territoire (forêts anciennes et peuplements matures), d'autre part en bénéficiant dans les forêts recensées d'un premier inventaire de la biodiversité pour les groupes taxonomiques sélectionnés.
- A moyen terme, d'évaluer la pertinence des outils actuels de conservation (Réserves, ENS, sites natura 2000) face aux enjeux de conservation identifiés.

Pour obtenir des résultats statistiquement significatifs, il est nécessaire de conduire les analyses de données à l'échelle de l'ensemble de la zone d'étude, l'échantillon « Chartreuse » n'étant pas suffisant pour des analyses robustes. En conséquence, notre rapport couvrira, selon la thématique, soit le territoire de Chartreuse seul (carte des forêts anciennes), soit l'ensemble de la zone d'étude (maturité des forêts et réponse de la biodiversité).

Outre les financements du Conseil Général de l'Isère, le programme bénéficie d'un appui financier du Parc Naturel Régional du Massif des Bauges, de la Zone Atelier Alpes et de l'OSUG.

2. Méthodologie

2.1. Recherche d'un contexte écologique homogène

Afin de limiter les variations des conditions de milieu au sein des forêts étudiées, le programme a choisi de cibler spécifiquement **la hêtraie-sapinière mésophile et neutrophile de l'étage montagnard** (alliance du *Fagion sylvaticae*) Cette formation domine en effet largement les paysages montagnards et concentre de nombreux enjeux. Compte tenu de sa forte productivité, elle est bien souvent aménagée pour la production de bois. En outre, elle abrite une importante biodiversité et elle est reconnue d'importance communautaire (Directive 92/43/CEE, Code Habitat 9130).

Sélection des hêtraies-sapinières mésophiles et neutrophiles

Un premier travail a consisté à ne sélectionner que la hêtraie sapinière mésophile et neutrophile à partir de la carte des habitats réalisée par le Conservatoire Botanique Alpin (Tableau n° 3). Selon la typologie CORINE Biotope, la hêtraie-sapinière est codée en 43.13 pour les faciès neutrophiles. Ce code peut se décliner en sous-unités et/ou se croiser avec d'autres codes, en fonction de la précision voulue par l'observateur. La multiplicité des observateurs (10 pour la Chartreuse) entraîne une assez forte disparité dans la codification. Pour le massif de la Chartreuse, ont été retenus les codes CORINE suivants :

- 41.13 : Hêtraies neutrophiles
- 41.13 x 43.13 : Hêtraies, hêtraies-sapinières neutrophiles
- 42.112 : Sapinières neutrophiles de la zone du Hêtre
- 43.13 : Hêtraies-sapinières neutrophiles
- 43.13 x 43.16 : Hêtraies-sapinières neutrophiles et hêtraies-sapinières sur calcaire

Filtres complémentaires

Afin de ne retenir que les hêtraies-sapinières mésophiles et neutrophiles en contexte montagnard, nous avons limité notre zone d'étude aux altitudes comprises entre 800 et 1570 mètres (Tableau n° 3). De la même manière, seules les formations développées sur des pentes inférieures ou égales à 45° ont été considérées.

2.2. Cartographie des forêts anciennes

La carte des forêts anciennes de Chartreuse a été réalisée à partir des minutes de l'Etat-Major (1866), selon une méthodologie développée par l'INRA (Favre *et al.*, 2011).

Après un travail d'élimination des occupations anciennes aberrantes, i.e. zones cartographiées en vignes (code INRA 2), en villages (code INRA 7), en rochers, falaises ou éboulis (code INRA 28, 29, 30, 31) et en rivières (code INRA 32), deux grandes catégories d'occupations anciennes ont été définies (Tableau n° 3) :

- Les secteurs actuellement forestiers et occupés par la forêt (code INRA 1) sur les cartes d'état-major, que l'on considérera désormais comme des « **forêts anciennes** » ;

- Les secteurs actuellement forestiers et occupés par des milieux ouverts, i.e. les prairies (code INRA 3), les cultures ou alpages (code INRA 11), les pâquis ou pâtures (code INRA 13) et les pelouses et prairies pâturées (code INRA 26, 27), sur les cartes d'état-major, que l'on considérera désormais comme des « **forêts récentes** ».

Dans un deuxième temps, la couverture forestière actuelle des cœurs de hêtraies-sapinières récentes et anciennes a été validée en juxtaposant chacune des zones délimitées avec des ortho-images récentes. Enfin, la continuité de l'état boisé, entre le milieu du XIX^{ème} siècle et la couverture forestière actuelle, des cœurs de hêtraies-sapinières récentes et anciennes a été validée en juxtaposant chacune des zones délimitées avec des photographies aériennes du milieu du XX^{ème} siècle (de 1948 ou de 1956).

Tableau n° 3 : Influence des filtres appliqués sur la superficie (en hectares), par massif, de la zone d'étude.

| Zone d'étude et filtres appliqués | Parc Naturel Régional | | |
|---|-----------------------|------------------|-----------|
| | Bauges | Chartreuse | Vercors |
| <u>Filtre habitat et altitude :</u> | | | |
| ➤ Hêtraies-sapinières | 25 850 ha | 29 407 ha | 31 500 ha |
| ➤ Hêtraies-sapinières mésophiles & neutrophiles | 14 690 ha | 22 603 ha | 24 570 ha |
| ➤ Hêtraies-sapinières montagnardes mésophiles & neutrophiles (m. m. & n.) | 13 672 ha | 15 109 ha | 22 850 ha |
| <u>Filtre occupation ancienne du sol :</u> | | | |
| ➤ Hêtraies-sapinières m. m. & n. récentes | 4 122 ha | 3 355 ha | 3 800 ha |
| ➤ Hêtraies-sapinières m. m. & n. anciennes | 9 080 ha | 10 296 ha | 19 050 ha |

2.3. Sites d'étude potentiels

Nous avons ensuite isolé les « cœurs » de forêt ancienne/récente de la manière suivante :

- Dans un premier temps, afin d'éviter les îlots forestiers isolés et les peuplements de faible superficie inclus dans une matrice forestière hétérogène, seules les hêtraies-sapinières de 5 ha et plus ont été considérées.
- Dans un deuxième temps, afin de limiter l'effet de bordure, une zone tampon interne de 100 m a été appliquée aux hêtraies-sapinières de 5 ha et plus précédemment retenues. Cette valeur correspond à la distance à partir de laquelle l'effet de bordure n'influence plus la structure et la composition du peuplement (Harper *et al.*, 2005). Cette distance présente l'avantage de « sécuriser » la localisation de nos sites dans des cœurs de forêts récentes/anciennes et offre aussi une marge vis-à-vis de l'incertitude cartographique des cartes d'état-major.
- Dans un troisième temps, afin de garder une marge vis-à-vis de l'installation de notre dispositif d'échantillonnage, seules les zones de 5 000 m² et plus ont été conservées. Elles constituent les sites d'étude potentiels.

Tableau n° 4 : Influence des critères de sélection sur la superficie (en hectares) et le nombre de pacths, par massif, de la zone d'étude.

| Sélection des sites d'étude | Parc Naturel Régional | | |
|---|-----------------------|--------------------------|-------------------|
| | Bauges | Chartreuse | Vercors |
| <u>Hêtraies-sapinières m. m-n récentes</u> | 4 122 ha (n=281) | 3 355 ha (n=1726) | 3 800 ha (n=2989) |
| ➤ Zones de 5 ha et plus | 3 828 ha (n=78) | 1 294 ha (n=101) | 2 343 ha (n=136) |
| ➤ Zone tampon de 100 m | 714 ha (n=129) | 487 ha (n=61) | 156 ha (n=82) |
| ➤ Zone de 5 000 m ² et plus | 706 ha (n=67) | 484 ha (n=29) | 152 ha (n=38) |
| <u>Hêtraies-sapinières m. m-n anciennes</u> | 9 080 ha (n=862) | 10 296 ha (n=465) | 19 050 ha (n=160) |
| ➤ Zones de 5 ha et plus | 8 739 ha (n=130) | 10 092 ha (n=73) | 18 943 ha (n=62) |
| ➤ Zone tampon de 100 m | 2 583 ha (n=217) | 3 573 ha (n=204) | 6 893 ha (n=382) |
| ➤ Zone de 5 000 m ² et plus | 2 135 ha (n=121) | 3 566 ha (n=130) | 6 872 ha (n=215) |

2.4. Evaluation de la maturité des peuplements

L'évaluation de la maturité des peuplements a été réalisée en trois étapes.

Etape 1 : prospections de terrain et choix des sites d'étude

Des prospections de terrain ont été réalisées sur chacun des sites d'étude potentiels. Au cours de ces prospections, le prospecteur a rapidement relevé les indicateurs de maturité suivants :

- La composition du peuplement,
- La présence d'arbres de très gros diamètre (mesure des quatre plus gros arbres),
- La présence de bois mort au sol et sur pied (en se focalisant sur $\varnothing > 30$ cm),
- Des aspects pratiques liés à l'exploitation récente de la zone et à l'accessibilité.

Sur la base des informations collectées, les sites d'étude potentiels ont été classés en deux catégories : peuplements peu matures et peuplements très matures.

Finalement, 70 sites d'études ont été sélectionnés entre les trois massifs considérés (tableau n° 5). Cette sélection a été réalisée de manière :

- à favoriser une distribution proportionnelle des sites d'étude entre les quatre modalités souhaitées (ancien-peu mature, ancien-très mature, récent-peu mature, récent-très mature),
- à couvrir l'ensemble de la zone d'étude, en favorisant les sites implantés dans des forêts publiques,
- à s'assurer de l'indépendance des sites en garantissant une distance minimale de 1 km entre les deux sites les plus proches,
- à préférer les sites les plus accessibles.

Tableau n° 5 : Nombre de sites d'étude en fonction des facteurs ancienneté et maturité.

| Sites d'étude | Ancienneté de l'état boisé | | |
|--------------------------|----------------------------|---------------|----------------|
| | N = 70 | Forêt récente | Forêt ancienne |
| Maturité des peuplements | | | |
| Peu mature | | 19 | 18 |
| Très mature | | 15 | 18 |

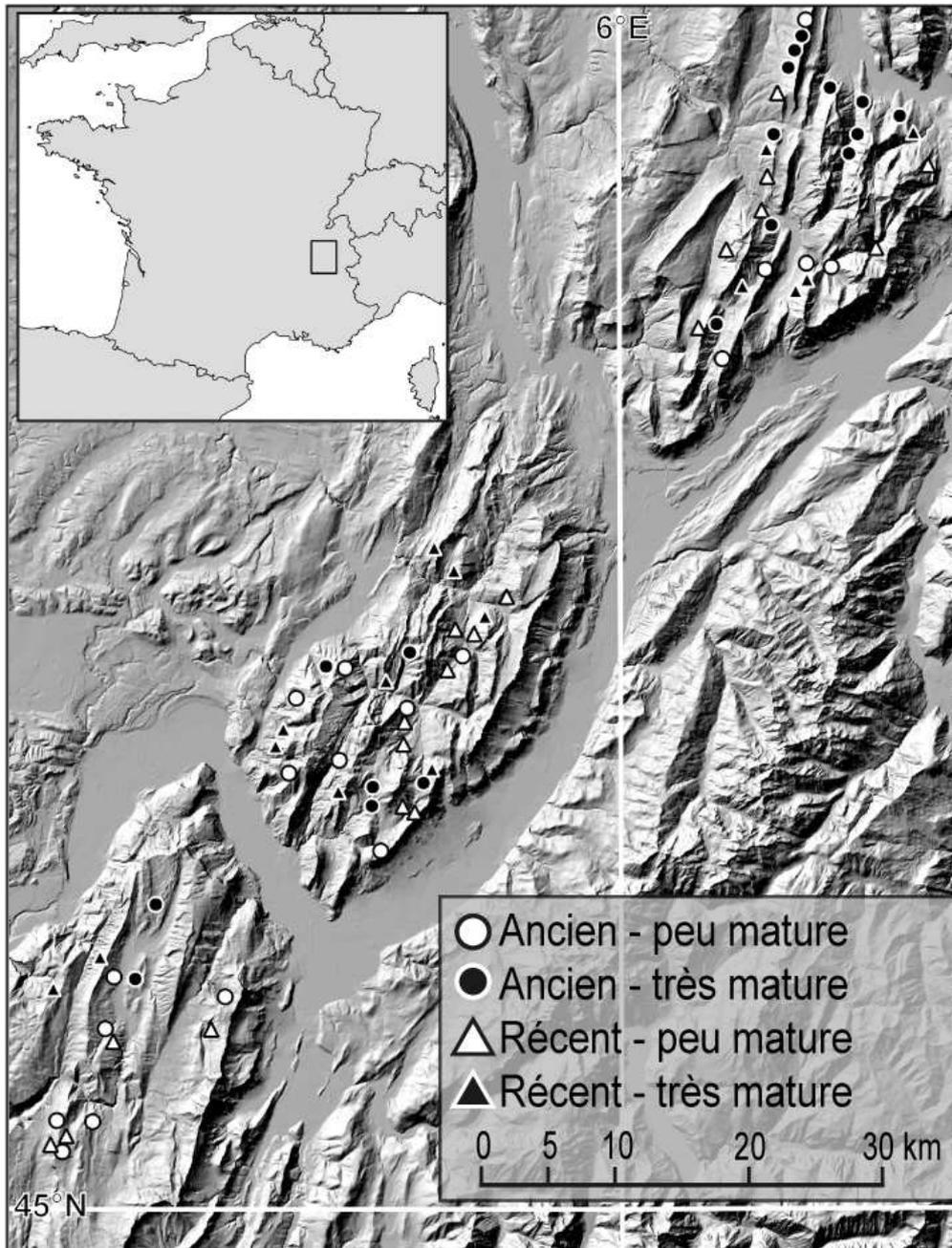


Figure n° 2 : Répartition des sites d'étude en fonction des facteurs ancienneté et maturité dans les massifs du Vercors, de la Chartreuse et des Bauges.

Etape 2 : description des peuplements

Inspiré du protocole de suivi des espaces naturels protégés (MEDD, 2005), le dispositif est constitué de deux placettes imbriquées de 10 et 20 m de rayon (Cf. Annexe n° 1 pour détails). Pour chaque site d'étude, un ensemble de variables est mesuré, en distinguant les variables descriptives générales des variables dendrométriques (Figure n° 3).

Tableau n° 6 : Description des variables descriptives des peuplements relevées au niveau de chacun des site d'étude.

| Variables descriptives générales | Variables dendrométriques |
|--|---|
| <ul style="list-style-type: none"> ➤ Latitude et longitude, ➤ Altitude, ➤ Pente, ➤ Exposition, ➤ Ouverture du peuplement, ➤ Propriétés du sol : humus, granulométrie, pH, N, C, P. | <ul style="list-style-type: none"> ➤ Arbres vivants : espèce, diamètre, état sanitaire, dendromicrohabitats, ➤ Arbres morts sur pied : espèce, diamètre, état de dégradation, dendromicrohabitats, ➤ Arbres morts au sol : espèce, diamètres, longueurs, stades de décomposition, dendromicrohabitats. |

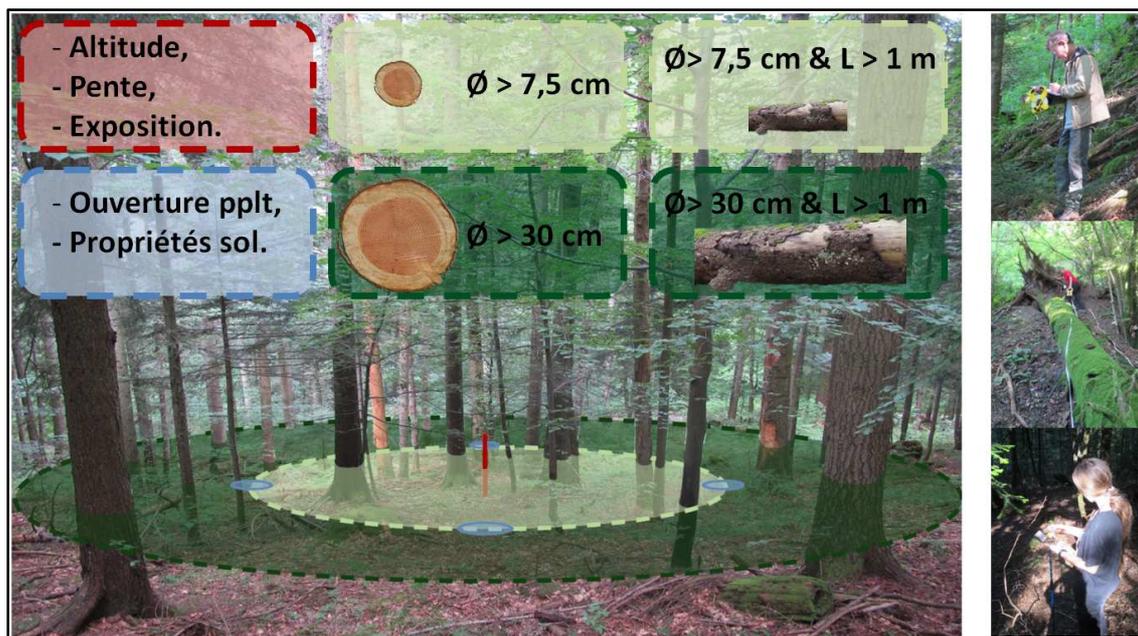


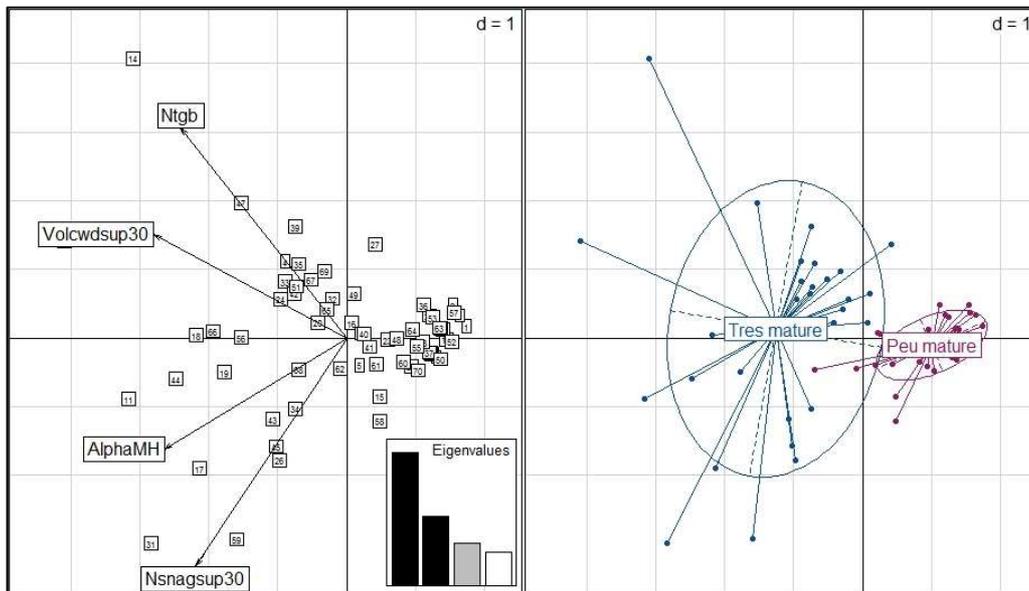
Figure n° 3 : Dispositif mis en place pour la description des peuplements forestiers.

Etape 3 : classement des sites entre modalités « peu mature » et « très mature »

Cette étape finale vise à valider l'approche *a priori* par prospection de terrain (étape 1) en exploitant les données issues des mesures dendrométriques réalisées en forêt (étape 2). Quatre variables caractérisant la maturité des peuplements ont été isolées : nombre de très gros arbres ($\varnothing > 62,5$ cm), nombre de gros chicots ($\varnothing > 30$ cm), volume des gros arbres au sol ($\varnothing > 30$ cm), diversité des dendromicrohabitats. Une analyse en composante principale (ACP) a ensuite été réalisée pour

visualiser la répartition des sites en relation avec ces quatre variables et une classification ascendante hiérarchique (CAH, distance de Ward) a été réalisée sur les trois premiers axes de l'ACP (inertie projetée cumulée = 88,3%) afin de séparer les sites en deux groupes « peu mature » et « très mature » (Figure n° 4).

Figure n° 4 : Répartition des sites d'étude le long des axes 1 & 2 de l'ACP et classification des sites entre forêts « peu mature » et « très mature » sur la base des résultats de la CAH.



Enfin, la validité de cette classification a été testée sur un lot de variables descriptives de la maturité relevées sur le terrain et qui seront utilisées par la suite pour mieux appréhender la réponse des différents groupes taxinomiques (Tableau n° 7).

Tableau n° 7 : Effet de la maturité des peuplements sur une sélection de variables dendrométriques (* = $p < 0.05$, ** = $p < 0.01$, * = $p < 0.001$).**

| Variables dendrométriques | Peu mature | | Très mature | | T test | |
|---|------------|------|-------------|------|--------|--------|
| | Moy | SD | Moy | SD | p | signif |
| Ouverture du peuplement | 8.65 | 3.82 | 12.31 | 6.09 | 0,003 | ** |
| Nombre de très gros bois sur pied ($\varnothing > 62,5$ cm) | 0.76 | 0.89 | 5.88 | 3.24 | 0,000 | *** |
| Nombre de classes (10 cm) de diamètre (BV) | 6.70 | 0.81 | 8.30 | 1.29 | 0,000 | *** |
| Indice de Gini sur la surface terrière (BV) | 0.31 | 0.05 | 0.36 | 0.06 | 0,000 | *** |
| Surface terrière de l'épicéa | 1.75 | 1.58 | 1.13 | 1.03 | 0,060 | |
| Surface terrière du hêtre | 1.64 | 1.05 | 1.13 | 0.93 | 0,036 | * |
| Surface terrière du sapin | 2.08 | 1.47 | 4.06 | 2.09 | 0,000 | *** |
| Volume de gros bois mort au sol ($\varnothing > 30$ cm) | 0.50 | 0.89 | 2.66 | 3.00 | 0,000 | *** |
| Nombre de gros arbres morts sur pied ($\varnothing > 30$ cm) | 0.49 | 0.84 | 2.91 | 3.24 | 0,000 | *** |
| Diversité des bois morts | 8.00 | 4.96 | 14.42 | 8.56 | 0,000 | *** |
| Nombre d'arbres porteurs de microhabitats | 4.84 | 4.65 | 6.91 | 6.72 | 0,135 | |
| Diversité des microhabitats | 1.62 | 1.11 | 3.61 | 1.87 | 0,000 | *** |

2.5. Mesure de la biodiversité

2.5.1. Sélection des taxons

La sélection des taxons a été réalisée à l'aide des critères suivants :

- les taxons choisis doivent être a priori sensibles à la maturité des peuplements ou à l'ancienneté des forêts,
- les taxons choisis doivent apporter une information complémentaire sur les processus écologiques en jeu et en ce sens appartenir à des groupes fonctionnels distincts,
- les compétences liées à la collecte, au traitement et à l'identification des taxons doivent être maîtrisées en interne ou pouvoir faire l'objet de travaux en association avec des partenaires extérieurs intéressés.

Une synthèse bibliographique (Cf. Annexe 2) a permis de placer 9 groupes taxonomiques sur un diagramme croisant exigences d'habitat et mobilité des espèces (Figure n° 5).

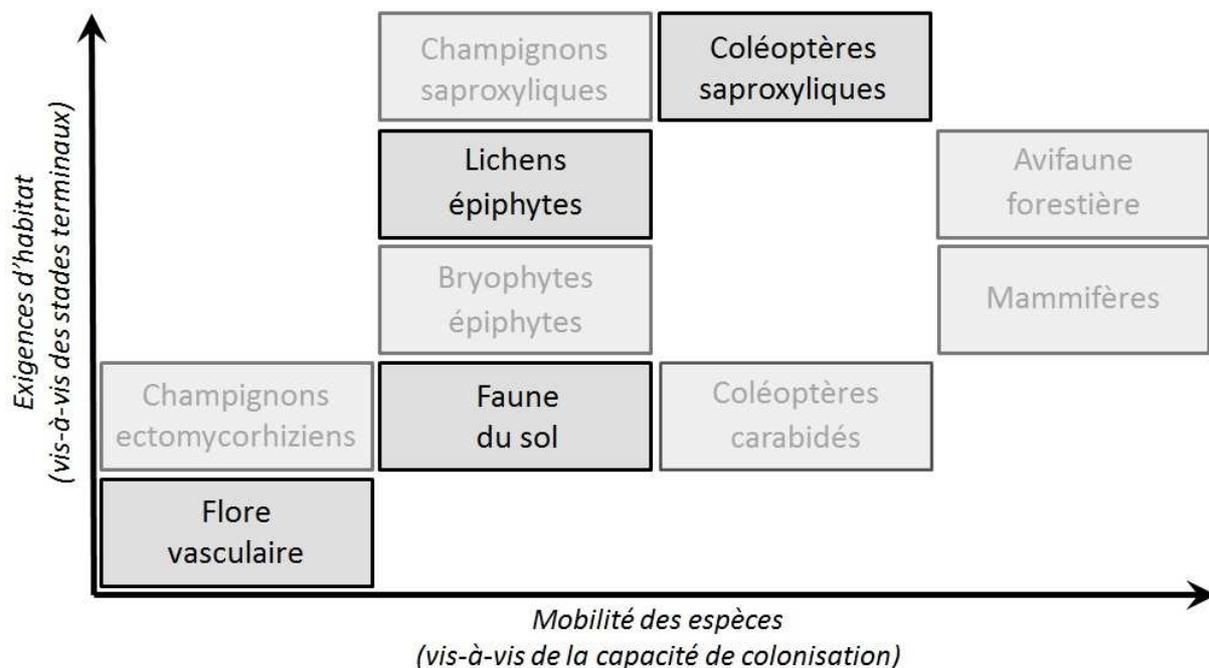


Figure n° 5. Diagramme positionnant différents groupes taxinomiques en fonction de leur mobilité et de leurs exigences vis-à-vis des vieux peuplements (en gras les groupes retenus dans le cadre de l'étude).

En conséquence, les groupes taxinomiques suivants ont été sélectionnés: **flore vasculaire**, **macro-lichens épiphytes**, **coléoptères saproxyliques** (en distinguant les **coléoptères saproxyliques volants** des **coléoptères saproxyliques aptères**) et un groupe taxinomique de la faune du sol, les **collemboles**.

2.5.2. Flore vasculaire

La flore vasculaire a été échantillonnée via des relevés phytosociologiques exhaustifs à l'échelle de la placette de 10 m de rayon (Cf. Annexe 1), pour les 70 sites. Pour chacune des trois strates de

végétation (arborescente, arbustive et herbacée), le recouvrement global a été évalué, les espèces identifiées et les coefficients d'abondance-dominance relevés. Deux passages ont été effectués : un premier en mai-juin 2014 afin de contacter de manière prioritaire les espèces vernales, suivi d'un second passage en juillet-août 2014 afin de contacter les espèces estivales.

2.5.3. Macro-lichens épiphytes

Les macro-lichens épiphytes ont été échantillonnés sur les 70 sites entre août et septembre 2014. Pour chaque site, au sein de la placette de 20 m de rayon, les lichens poussant sur les deux plus gros hêtres, sapins et épicéas ont été collectés depuis la base jusqu'à une hauteur de 2 m. Les recouvrements ont également été évalués. Les individus ont ensuite été ramenés au laboratoire pour identification. Le jeu de données n'est pas encore consolidé dans la mesure où des vérifications sont nécessaires afin de valider certaines identifications. Des contacts ont été pris avec des experts et cela devrait être fait au cours de l'automne 2015.

2.5.4. Coléoptères saproxyliques

Les coléoptères saproxyliques ont été échantillonnés sur un sous-échantillonnage de 40 sites (parfaitement balancés entre les deux facteurs ancienneté et maturité).

Coléoptères saproxyliques volants

Les coléoptères saproxyliques volants ont été capturés au moyen de pièges à impact multidirectionnel. Pour chaque site, 3 pièges à impact ont été positionnés en triangle à 30 m les uns des autres, à la fin mai 2014 (Cf. Annexe 1) Les pièges ont été relevés tous les mois jusqu'à fin août 2014 et les individus piégés rapatriés à IRSTEA de Nogent-sur-Vernisson où le tri et les identifications ont été effectués par l'équipe entomologie au cours de l'hiver 2014-2015.

Coléoptères saproxyliques aptères

Les coléoptères saproxyliques aptères ont été collectés au moyen de prélèvements de litière effectués, pour chaque site, aux pieds de six arbres (2 hêtres, 2 sapins, 2 épicéas), en septembre 2014. Au total 6 litres de litière, tamisée selon une maille de 0,5 cm, ont été collectés puis mis au Berlese pendant un mois afin d'extraire la faune par dessiccation. Les individus collectés ont ensuite été envoyés pour détermination à l'INRA Purpan (laboratoire Dynafor), dans le cadre d'une collaboration Irstea-Dynafor.

2.5.5. Collemboles

L'étude de la faune du sol se fait traditionnellement par piégeage (e.g. pièges fosses), ou par prélèvement d'échantillons de sol et extraction des individus au berlese. Les échantillons sont ensuite traités au laboratoire suivant différentes étapes de tris puis d'identification des individus, généralement sous microscope. Cette approche est cependant chronophage et nécessite, pour la détermination des espèces, des compétences fines.

Une approche nouvelle consiste à utiliser les outils de la biologie moléculaire dans les études de biodiversité. Cette approche dite de metabarcoding repose sur un principe en quatre étapes (Taberlet et al., 2012): (i) prélèvement d'un échantillon composite de sol représentatif du site d'étude ; (ii) extraction de l'ADN extracellulaire relâché par les organismes vivant dans le sol et fixé sur les particules ; (iii) amplification d'un fragment d'ADN permettant de discriminer les espèces ; (iv) identification des espèces présentes en comparant les marqueurs avec une base de référence. Ces outils permettent de générer de grands jeux de données, i.e. en identifiant un grand nombre d'espèces appartenant à des communautés complexes (espèces cryptiques, juvéniles), en peu de temps, de façon reproductible et à faible coût (Decaëns et al., 2013).

L'étude des collemboles a été réalisée en deux temps :

- sous-échantillonnage de 12 sites en juillet 2015 pour caractériser les cortèges de collemboles en place et constituer une base de données génétique de référence. Des prélèvements de sols sont mis au Berlese pour extraction de la faune, les collemboles extraites sont identifiées par l'approche classique, puis séquencées afin de développer les barcodes utilisée dans l'approche metabarcoding,
- au cours de l'automne 2015, échantillonnage du sol des 70 sites d'étude pour caractériser les cortèges de collemboles par l'approche metabarcoding seule.

Outre le soutien du Conseil Général de l'Isère, l'étude des collemboles bénéficie d'un financement de la Zone Atelier Alpes dans le cadre d'un projet intitulé « Metabarcoding des collemboles dans les Alpes » associant Irstea et le Laboratoire d'Ecologie Alpine.

3. Résultats

3.1. Ancienneté des forêts

Les forêts anciennes représentent au moins 54 % de la surface forestière actuelle de la Chartreuse (soit un peu plus de 26 000 ha sur une surface forestière totale d'environ 48 500 ha). Ce chiffre est cependant certainement sous-estimé pour la raison suivante : lors de l'établissement de la carte d'Etat-Major en 1860, le cartographe chargé de la partie nord du massif a indiqué en « paquis-pâtures » de très importantes superficies (Figure n° 6). Ces superficies n'ont donc pas été considérées comme forêts anciennes dans notre travail. Boisées aujourd'hui, elles apparaissent en forêt récente. Une part importante d'entre-elles était cependant certainement déjà boisées (même si elles étaient pâturées) en 1860. Des travaux sont en cours pour utiliser d'autres archives afin de préciser le caractère ancien de ces zones (voir conclusions et perspectives).

De la même manière, les surfaces déboisées depuis 1860 apparaissent relativement importantes (plus de 3 000 ha) ; une part d'entre-elles correspond cependant à des formations rocheuses (falaises, éboulis), abusivement indiquées comme boisées sur la carte d'Etat-Major.

Etat des forêts de Chartreuse d'après la carte d'état-major (1860)

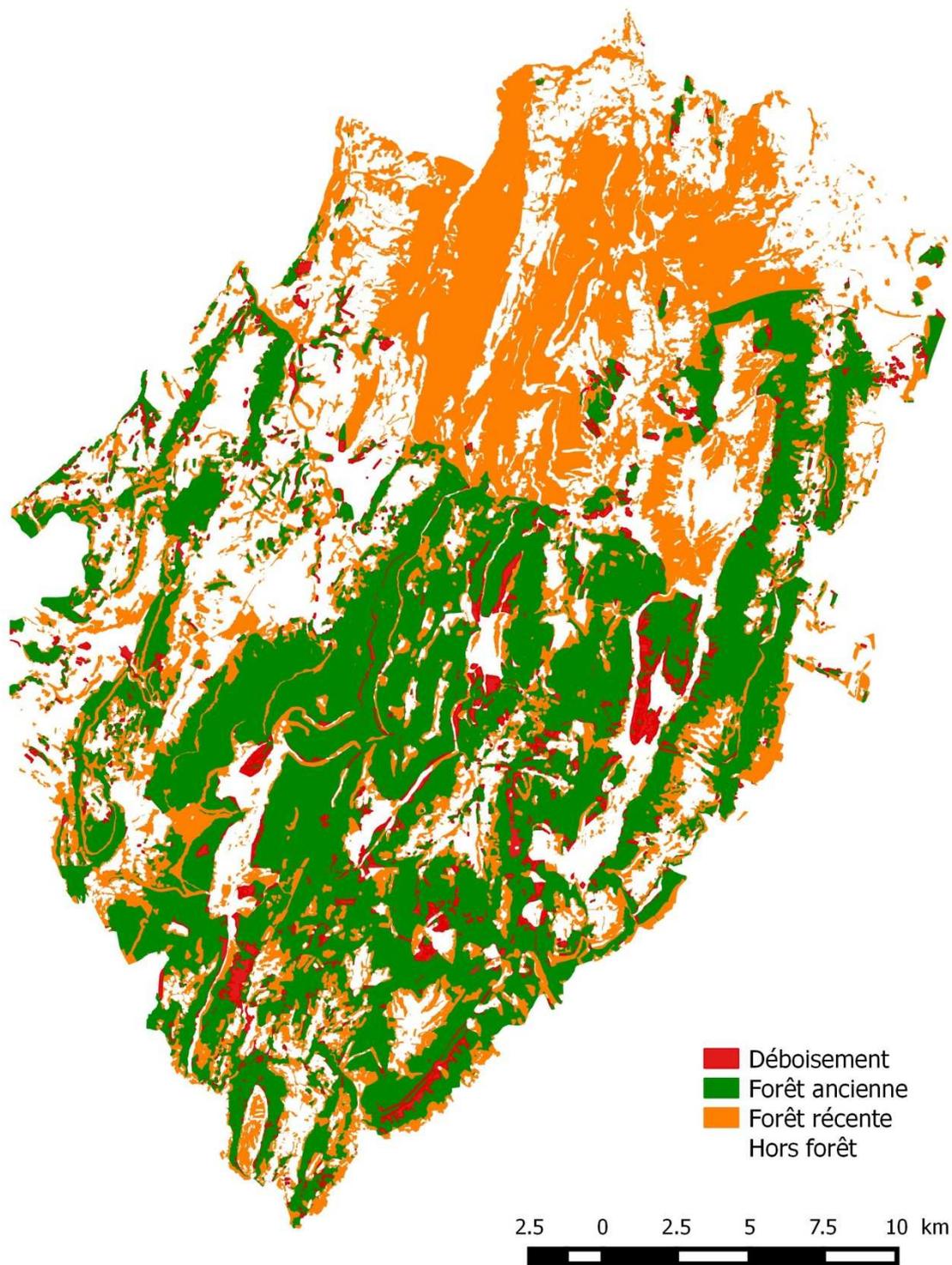


Figure n° 6. Carte des forêts anciennes/récentes du massif de la Chartreuse (limite PNR)

3.2. Maturité des peuplements

Les principales différences entre forêts peu matures (FPM) et forêts très matures (FTM) concernent (Cf. Tableau n° 7):

- **La structure et la composition du peuplement** : les forêts très matures sont en moyenne plus ouvertes (FPM : 8,65 %, FTM : 12,31 %), moins denses (FPM : 930 tiges.ha-1, FTM : 607 tiges.ha-1), plus riches en Gros Bois (FPM : 75 tiges.ha-1, FTM : 95 tiges.ha-1), en particulier en Très Gros Bois (FPM : 6 tiges.ha-1 , FTM : 47 tiges.ha-1), et plus riches en sapin (surface terrière du sapin FPM : 16,5 m2.ha-1, surface terrière du sapin FTM : 32,3 m2.ha-1),
- **Le compartiment bois mort** : les forêts très matures sont en moyenne beaucoup plus riches et beaucoup plus diversifiées en bois mort que les forêts peu matures : le nombre de pièces de bois mort y est plus important (FPM : 186 pièces.ha-1, FTM : 292 pièces.ha-1), le volume total de bois mort au sol plus élevé (FPM : 12m3.ha-1, FTM : 37 m3.ha-1), en particulier le volume de gros bois mort au sol (FPM : 4 m3.ha-1, FTM : 21m3.ha-1), le nombre de gros arbres morts sur pied plus élevé (FPM : 4 tiges.ha-1, FTM : 23 tiges.ha-1), et la diversité des pièces de bois morts presque 2 fois plus importante,
- **Les dendro-microhabitats** sont beaucoup plus diversifiés en forêt très mature.

3.3. Réponse de la biodiversité

Nous présentons ici les premiers résultats obtenus pour les trois groupes taxinomiques échantillonnés et déterminés en 2014 (flore vasculaire, coléoptères saproxyliques volants et coléoptères saproxyliques aptères).

3.3.1. Flore vasculaire

194 espèces ont été identifiées sur l'ensemble de la zone d'étude, avec une variabilité allant de 15 à 66 espèces entre le site le moins diversifié et le site le plus diversifié. Pour la Chartreuse, 160 espèces ont été identifiées (contre 140 pour les Bauges et 121 pour le Vercors) avec une variabilité allant de 18 à 66 espèces.

La richesse spécifique ne répond ni à l'ancienneté, ni à la maturité des forêts (Figure n° 7)

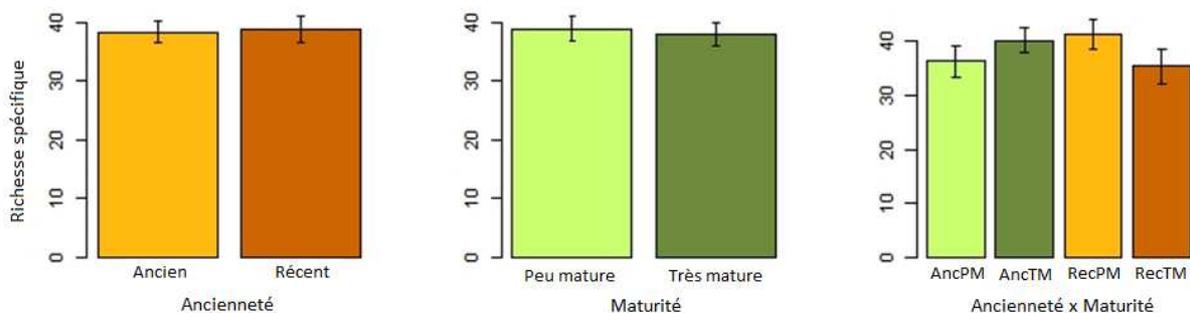


Figure n° 7. Relation entre la richesse spécifique de la flore (moyenne \pm SD) et les facteurs « ancienneté », « maturité » et « ancienneté x maturité ».

En revanche, la composition spécifique de la flore vasculaire répond à la fois à l'ancienneté et à la maturité (Figure n° 8) et les espèces caractéristiques des forêts anciennes ou récentes sont globalement les mêmes que celles déjà mises en avant dans de précédentes études (Dupouey *et al.*, 2002b; Sciama *et al.*, 2009; Verheyen *et al.*, 2003).

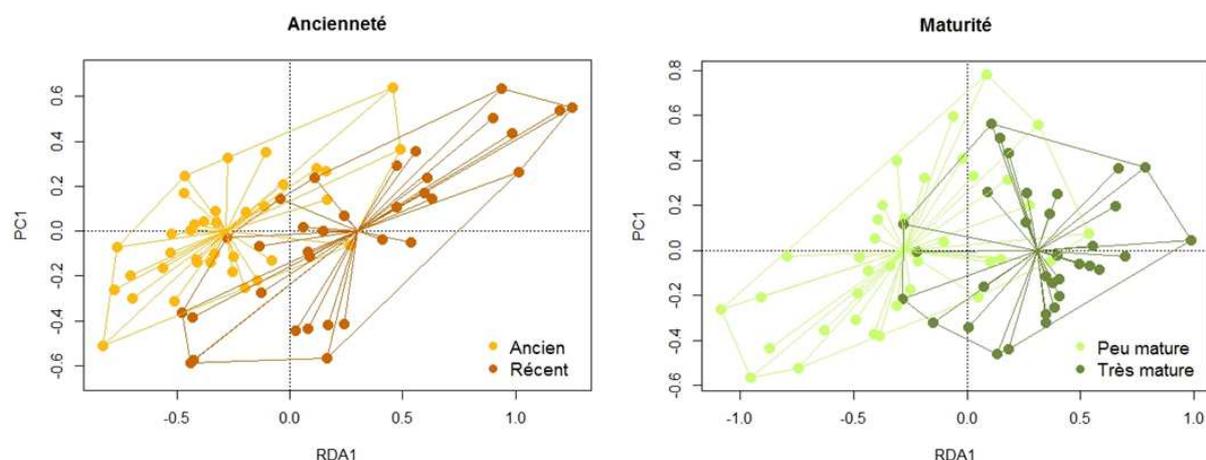


Figure 8. Structure des communautés floristiques en fonction des facteurs « ancienneté » et « maturité » (Analyse Canonique de Redondance).

Cette réponse était attendue, même si l'effet de l'ancienneté ne ressort pas de façon aussi évidente que dans les précédentes études. L'analyse de ce groupe, bien que conforme aux hypothèses, devra être affinée en intégrant des paramètres pédologiques. Cette stratification du plan d'échantillonnage en fonction du type de sol, devrait permettre d'isoler de manière plus rigoureuse l'effet de l'ancienneté et de souligner avec plus de certitude les espèces caractéristiques (Tableau n° 8).

Tableau n° 8 : Affinité de la flore pour les forêts anciennes ou récentes (bleu = espèces de forêt ancienne, rose = espèces de forêt récente, d'après Dupouey *et al.*, 2002b; Sciama *et al.*, 2009; Verheyen *et al.*, 2003).

| | TAXONS | ANCIEN | RECENT | ECART |
|-----------------------------|---|--------|--------|-------|
| Espèces de forêts anciennes | <i>Sorbus aucuparia</i> | 89% | 65% | 24% |
| | <i>Galium odoratum</i> | 92% | 68% | 24% |
| | <i>Adenostyles alliariae</i> | 39% | 18% | 21% |
| | <i>Dryopteris filix-mas</i> | 97% | 76% | 21% |
| | <i>Carex sylvatica</i> | 67% | 47% | 20% |
| | <i>Lamium galeobdolon</i> subsp. <i>Montanum</i> | 78% | 59% | 19% |
| | <i>Dryopteris carthusiana</i> | 50% | 32% | 18% |
| | <i>Polystichum aculeatum</i> | 50% | 32% | 18% |
| | <i>Veronica urticifolia</i> | 61% | 44% | 17% |
| | <i>Calamintha grandiflora</i> | 25% | 9% | 16% |
| | <i>Circaea lutetiana</i> | 31% | 15% | 16% |
| | <i>Cardamine heptaphylla</i> | 39% | 24% | 15% |
| Espèces de forêts récentes | <i>Lonicera nigra</i> | 42% | 56% | -14% |
| | <i>Lilium martagon</i> | 0% | 15% | -15% |
| | <i>Lonicera xylosteum</i> | 0% | 15% | -15% |
| | <i>Primula vulgaris</i> | 3% | 18% | -15% |
| | <i>Fragaria vesca</i> | 56% | 71% | -15% |
| | <i>Solidago virgaurea</i> subsp. <i>Virgaurea</i> | 17% | 32% | -16% |
| | <i>Galium rotundifolium</i> | 22% | 38% | -16% |
| | <i>Hieracium murorum</i> | 36% | 53% | -17% |
| | <i>Helleborus foetidus</i> | 0% | 18% | -18% |
| | <i>Ajuga reptans</i> | 53% | 71% | -18% |
| | <i>Epipactis helleborine</i> | 19% | 41% | -22% |
| <i>Crataegus monogyna</i> | 8% | 32% | -24% | |

3.3.2. Coléoptères saproxyliques

307 espèces ont été identifiées sur l'ensemble de la zone d'étude, avec une variabilité allant de 40 à 122 espèces entre le site moins diversifié et le site plus diversifié. Pour la Chartreuse, 265 espèces ont été identifiées (contre 233 pour les Bauges et 135 pour le Vercors) avec une variabilité allant de 62 à 122 espèces.

La richesse en espèces ne répond pas à l'ancienneté des forêts. Par contre, les forêts très matures sont plus riches en espèces que les forêts peu matures (Figure n° 9), que ce soit dans les forêts anciennes (AncPM : 196 espèces ; AncTM : 235 espèces) ou dans les forêts récentes (RecPM : 192 espèces ; RecTM : 216 espèces).

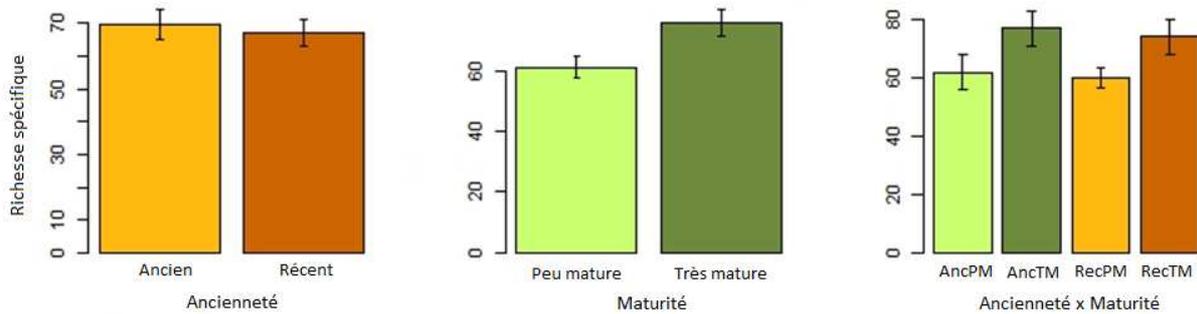


Figure 9. Relation entre la richesse spécifique des coléoptères saproxyliques (moyenne \pm SD) et les facteurs « ancienneté », « maturité » et « ancienneté x maturité ».

De la même manière, l'abondance des espèces ne répond pas à l'ancienneté des forêts mais répond très favorablement à la maturité des peuplements: les effectifs des espèces sont en moyenne bien plus élevés en forêt très mature qu'en forêt peu mature cela, en forêt ancienne comme en forêt récente.

L'étude des paramètres clés associés aux facteurs « ancienneté » et « maturité » révèle l'importance particulière de deux composantes à deux échelles spatiales distinctes :

- à l'échelle du peuplement, l'augmentation de la richesse et de l'abondance des coléoptères saproxyliques est avant tout liée aux attributs de bois mort et plus spécifiquement à la disponibilité d'une grande **diversité de pièces de bois mort** (essences x stades de décomposition x classes de diamètre x positions)
- à l'échelle du paysage, c'est la **connectivité des peuplements forestiers environnants**, plus spécifiquement la proportion de hêtraies-sapinières dans un rayon de 500 m autour de la placette, qui permet le mieux d'expliquer les variations d'abondance.

Ces résultats se retrouvent si l'on distingue la réponse de différents groupes fonctionnels : espèces peu mobiles (FDsp) vs espèces très mobiles (EDsp), espèces associées aux bois morts (BMsp) vs espèces associées aux dendromicrohabitats (MHsp) (Tableau n° 9). Ainsi, le groupe des espèces à capacité de dispersion élevée (EDsp), celui des espèces associées aux dendro-microhabitats (MHsp) et celui des espèces associées au bois mort (BMsp) montrent les mêmes réponses en termes de richesse et d'abondance.

Tableau n° 9 : Effet des variables de maturité et d'ancienneté sur l'abondance et la richesse de différents groupes fonctionnels de coléoptères saproxyliques.

| | | Abondance des espèces | | | | | Richesse des espèces | | | | |
|------------------------|----------|-----------------------|------|------|------|------|----------------------|------|------|------|------|
| | | Total | FDsp | EDsp | MHsp | BMsp | Total | FDsp | EDsp | MHsp | BMsp |
| Variables de maturité | NDcl | | | | | + | | | | | |
| | NTGB | | | | | | | | | | |
| | VGBMS | | | | | | | | | | |
| | NGBMD | | | | | | | | | | |
| | DBMS | | | | + | | | | + | + | |
| | DMH | + | | + | + | + | + | | + | + | + |
| Variables d'ancienneté | PropF | | | | + | | | | | | |
| | PropHS | + | | + | | | | | | | |
| | PropFanc | | | | | | | | | | |
| | CompF | | | | | + | | | | | |
| | DistF | | | - | - | | | | | | |
| | DistP | - | | - | - | | | | | | |

Variables de maturité : NDcl (nombre de classes de diamètre), NTGB (nombre de très gros bois), VGBMS (volume du gros bois mort au sol), NGBMD (nombre de gros arbres morts debout), DBMS (diversité du bois mort au sol), DMH (diversité des dendro-micohabitats)
Variables d'ancienneté : PropF (proportion de forêt autour de la placette), propHS (proportion de Hêtraie Sapinière autour de la placette), PropFanc (proportion de forêt ancienne autour de la placette), Complexforest (complexité de la matrice forestière), DistF (distance à la lisière forestière actuelle), DistP (distance à la lisière forestière ancienne de 1860)

L'examen de la structure des communautés montre que les communautés ne sont pas structurées par l'ancienneté mais bien par la maturité (Figure n° 10). Cet effet est avant tout lié à un effet d'emboîtement et non à un véritable changement de composition. Les communautés des sites les plus pauvres sont en réalité des sous-ensembles des communautés des sites les plus riches.

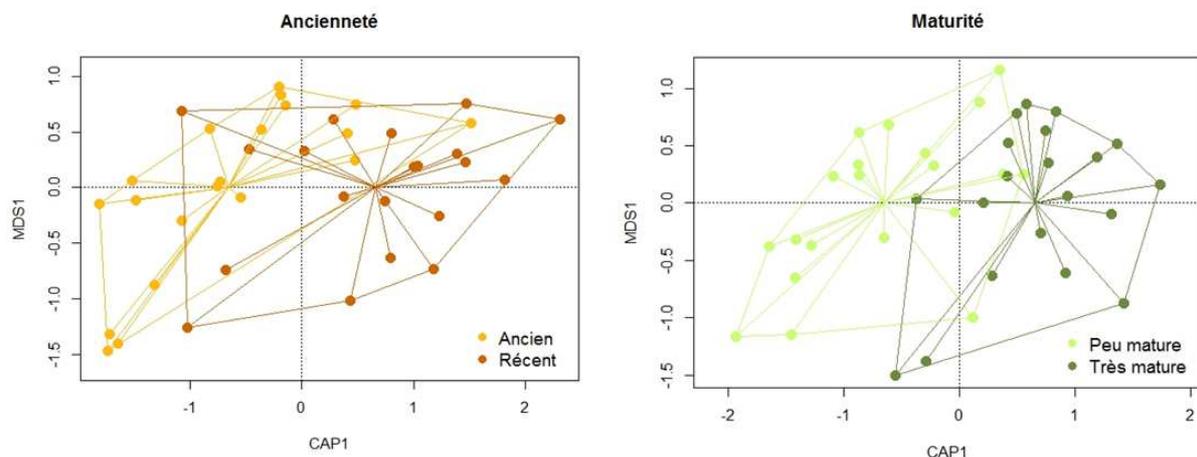


Figure 10. Structure des communautés de coléoptères saproxyliques en fonction des facteurs « ancienneté » et « maturité » (Analyse Canonique de Redondance).

Dans l'ensemble, les résultats obtenus confirment le rôle prépondérant joué par les peuplements très matures pour la diversité des coléoptères saproxyliques. Cela conforte l'idée de l'importance des vieux stades et du bois mort pour la conservation d'une large biodiversité forestière.

L'absence d'effet de l'ancienneté est en revanche plus surprenante. Deux hypothèses, non indépendantes, sont posées :

- les forêts récentes ont acquis des attributs (e.g. stocks de bois mort) qui, du point de vue des coléoptères saproxyliques, ne les rendent pas moins attractives que les forêts anciennes;

- le contexte montagnard, dominé par une forêt peu fragmentée, rend la contrainte de dispersion minimale et permet une colonisation rapide des forêts récentes.

Nota : l'analyse des patrons de diversité des coléoptères saproxyliques en relation avec l'ancienneté des forêts et la maturité des peuplements a fait l'objet d'un article scientifique soumis à la revue Biological Conservation. Les analyses portant sur la structure des communautés, la réponse individuelle et la réponse fonctionnelle des espèces sont en cours et devront être également valorisées sous forme d'un article scientifique.

4. Premières conclusions – Perspectives

4.1. Synthèse des premiers résultats

L'installation de sites d'étude (28) en Chartreuse a tout d'abord permis de construire un plan d'échantillonnage solide pour étudier la réponse de la biodiversité à l'ancienneté et à la maturité des forêts. Bâti dans un contexte écologique relativement homogène (la Hêtraie Sapinière montagnarde mésophile et neutrophile), ce plan d'échantillonnage permet un croisement équilibré entre les facteurs ancienneté et maturité. Un plan d'échantillonnage d'une telle ampleur pourra permettre d'étudier d'autres questions écologiques, citons par exemple les effets de l'ancienneté ou de la maturité des forêts sur la matière organique des sols forestiers et le stockage du carbone.

Nos premiers résultats sur la réponse de la biodiversité soulignent que :

- la flore vasculaire est sensible à l'ancienneté et à la maturité. Ces résultats confirment l'importance de la continuité de l'état boisé pour la flore mais aussi de la structure des peuplements en place, via l'effet de paramètres associés comme l'ouverture du peuplement et la composition de la strate arborée. L'analyse des groupes fonctionnels de la flore permettra de mieux comprendre les mécanismes sous-jacents : limite de dispersion et/ou limite liée à la qualité de d'habitat. A l'échelle de l'espèce, les résultats montrent une similitude avec ceux précédemment obtenus. Des différences notables sont cependant à souligner comme le fait que le Lis martagon et le Bugle rampant sont associés aux forêts récentes dans le contexte alpin alors que ces mêmes espèces sont caractéristiques des forêts anciennes en contexte de plaine. Ces différences mettent en lumière une certaine plasticité dans la réponse des espèces à la continuité de l'état boisé en fonction du contexte local. Nos résultats devraient ainsi permettre d'affiner les listes d'espèces régionales et de souligner des espèces caractéristiques des forêts anciennes montagnardes en contexte calcaire.
- les coléoptères saproxyliques sont très sensibles à la maturité des peuplements : les communautés des forêts très matures sont plus riches et plus abondantes que celles des forêts peu matures. Les variables liées à la quantité mais surtout à la diversité du bois mort sont prépondérantes pour expliquer cette réponse. Par contre, dans le contexte des Préalpes calcaires, les coléoptères saproxyliques ne sont pas sensibles à l'ancienneté des forêts. Ces résultats nuancent les résultats obtenus dans d'autres contextes et indiquant une réponse de ce groupe taxonomique à l'ancienneté (*Buse, 2012; Goßner et al., 2008; Irmler et al., 2010*). Deux raisons peuvent expliquer ces différences : une matrice forestière préalpine dominée par la forêt ancienne (connectivité maintenue même au cours du minimum forestier), des effets confondants entre ancienneté et maturité (paramètres de maturité non contrôlés dans les études sur les effets de l'ancienneté).

La réponse des autres groupes taxonomiques (lichens, collemboles) est en cours d'analyse.

4.2. Etudes complémentaires en cours

La distinction entre forêt ancienne et forêt récente s'illustre généralement bien par une analyse des propriétés des sols. Les pratiques agricoles sont en effet à l'origine de modifications profondes dans la structure (e.g. compactage des sols par labour, modification de la réserve en eau par épierrement) et la chimie des sols (e.g. modification des stocks et flux d'azote et de phosphore par fertilisation organique et minérale), qui restent mesurables plusieurs siècles voire plusieurs millénaires après l'arrêt des usages (Dambrine *et al.*, 2007; Dupouey *et al.*, 2002a): on observe ainsi des taux de phosphore et d'azote plus élevés, un taux de matière organique plus bas et un pH plus basique en forêt récente qu'en forêt ancienne. Ces modifications ont une influence sur la biodiversité forestière, en affectant par exemple la capacité de germination des plantes ou en augmentant la compétition interspécifique pour la ressource. Dans un souci d'identifier les variables explicatives des patrons de biodiversité observés, des échantillons de sols ont été prélevés au cours de l'automne 2015 sur l'ensemble des sites d'étude pour analyser les paramètres connus pour être de bons marqueurs de l'activité agricole : pH, teneur en azote et en phosphore.

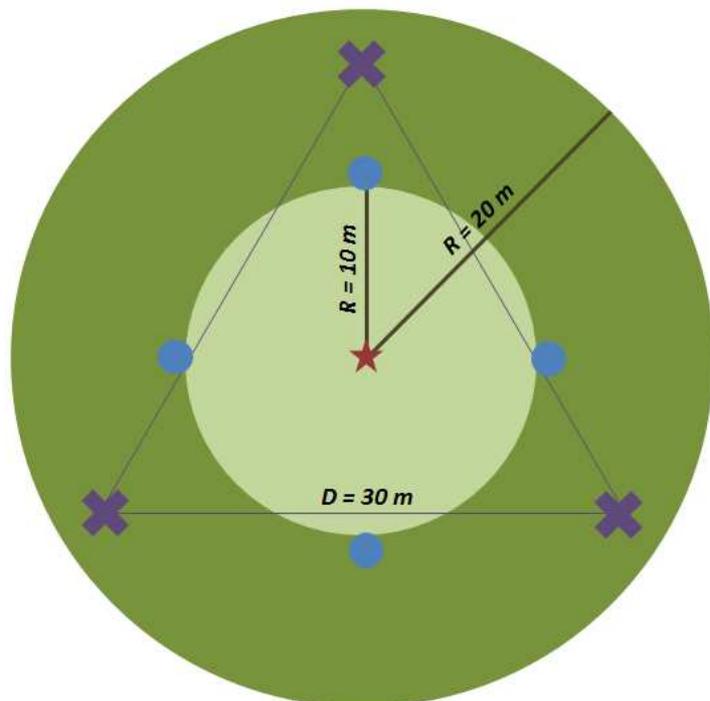
En outre, pour préciser ou compléter les informations de la carte d'Etat-Major, un travail d'inventaire et d'analyse des archives planimétriques et textuelles concernant les forêts autour de nos sites d'étude est en cours. Il est mené en collaboration avec l'Institut de Géographie Alpine (Dominique Baud, historienne). Pour la Chartreuse, il consiste à confronter les informations sur les usages du sol issues de la Mappede Sarde (partie Savoie) ou du cadastre napoléonien (partie Isère) aux informations issues de la carte l'Etat-Major.

5. Bibliographie

- Assmann, T., 1999. The ground beetle fauna of ancient and recent woodlands in the lowlands of north-west Germany (Coleoptera, Carabidae). *Biodivers. Conserv.* 8, 1499–1517.
- Boudreault, C., Bergeron, Y., Gauthier, S., Drapeau, P., 2002. Bryophyte and lichen communities in mature to old-growth stands in eastern boreal forests of Canada. *Can. J. For. Res.* 32, 1080–1093.
- Buse, J., 2012. “Ghosts of the past”: flightless saproxylic weevils (Coleoptera: Curculionidae) are relict species in ancient woodlands. *J. Insect Conserv.* 16, 93–102.
- Bütler, R., Angelstam, P., Ekelund, P., Schlaepfer, R., 2004. Dead wood threshold values for the three-toed woodpecker presence in boreal and sub-Alpine forest. *Biol. Conserv.* 119, 305–318.
- Cateau, E., Larrieu, L., Vallauri, D., Savoie, J.-M., Touroult, J., Brustel, H., 2015. Ancienneté et maturité : deux qualités complémentaires d’un écosystème forestier. *C. R. Biol.* 338, 58–73.
- Dambrine, E., Dupouey, J.-L., Laüt, L., Humbert, L., Thimon, M., Beaufiles, T., Richard, H., 2007. Present forest biodiversity pattern in France related to former roman agriculture. *Ecology* 88, 1430–1439.
- Decaëns, T., Porco, D., Rougerie, R., Brown, G.G., James, S.W., 2013. Potential of DNA barcoding for earthworm research in taxonomy and ecology. *Appl. Soil Ecol.* 65, 35–42.
- Dupouey, J.-L., Dambrine, E., Laffite, J.D., Moares, C., 2002a. Irreversible impact of past land use on forest soils and biodiversity. *Ecology* 83, 2978–2984.
- Dupouey, J.-L., Sciama, D., Koerner, W., Dambrine, É., Rameau, J.-C., 2002b. La végétation des forêts anciennes. *Rev. For. Fr.* 6, 521–532.
- Favre, C., Granier, E., Cosserat-Mangeot, R., Bachacou, J., Dupouey, J.-L., 2011. Digitalisation des cartes anciennes. Manuel pour la vectorisation de l’usage des sols et le géoréférencement de la carte d’Etat-Major. INRA, Champenoux.
- Flinn, K.M., Vellend, M., 2005. Recovery of forest plant communities in post-agricultural landscapes. *Front. Ecol. Environ.* 3, 243–250.
- Fritz, Ö., Brunet, J., 2010. Epiphytic bryophytes and lichens in Swedish beech forests – effects of forest history and habitat quality. *Ecol. Bull.* 53, 95–107.
- Goßner, M., Engel, K., Jessel, B., 2008. Plant and arthropod communities in young oak stands: are they determined by site history? *Biodivers. Conserv.* 17, 3165–3180.
- Gustafsson, L., Baker, S.C., Bauhus, J., Beese, W.J., Brodie, A., Kouki, J., Lindenmayer, D.B., Lohmus, A., Pastur, G.M., Messier, C., Neyland, M., Palik, B., Sverdrup-Thygeson, A., Volney, W.J.A., Wayne, A., Franklin, J.F., 2012. Retention Forestry to Maintain Multifunctional Forests: A World Perspective. *BioScience* 62, 633–645. doi:10.1525/bio.2012.62.7.6
- Harper, K.A., MacDonald, E., Burton, P.J., Chen, J., Brososfske, K.D., Saunders, S.C., Euskirchen, E.S., Roberts, D., Jaiteh, M.S., Esseen, P.-A., 2005. Edge influence on forest structure and composition in fragmented landscapes. *Conserv. Biol.* 19, 768–782.
- Hermey, M., Verheyen, K., 2007. Legacies of the past in the present-day forest biodiversity: a review of past land-use effects on forest plant species composition and diversity. *Ecol. Res.* 22, 361–371.
- Irmeler, U., Arp, H., Nötzold, R., 2010. Species richness of saproxylic beetles in woodlands is affected by dispersion ability of species, age and stand size. *J. Insect Conserv.* 14, 227–235.
- Junninen, K., Similä, M., Kouki, J., Kotiranta, H., 2006. Assemblages of wood-inhabiting fungi along the gradients of succession and naturalness in boreal pine-dominated forests in Fennoscandia. *Ecography* 29, 75–83.
- Larrieu, L., Gonin, P., 2008. L’indice de biodiversité potentielle (IBP): une méthode simple et rapide pour évaluer la biodiversité potentielle des peuplements forestiers.
- Lassaue, A., Paillet, Y., Jactel, H., Bouget, C., 2011. Deadwood as a surrogate for forest biodiversity: Meta-analysis of correlations between deadwood volume and species richness of saproxylic organisms. *Ecol. Indic.* 11, 1027–1039.

- Martikainen, P., Siitonen, J., Punttila, P., Kaila, L., Rauh, J., 2000. Species richness of Coleoptera in mature managed and old-growth boreal forests in southern Finland. *Biol. Conserv.* 94, 199–209.
- Moning, C., Müller, J., 2009. Critical forest age thresholds for the diversity of lichens, molluscs and birds in beech (*Fagus sylvatica* L.) dominated forests. *Ecol. Indic.* 9, 922–932.
- Müller, J., Bütler, R., 2010. A review of habitat thresholds for dead wood: a baseline for management recommendations in European forests. *Eur. J. For. Res.* 122, 981–992.
- Nascimbene, J., Marini, L., Nimis, P.L., 2010. Epiphytic lichen diversity in old-growth and managed *Picea abies* stands in Alpine spruce forests. *For. Ecol. Manag.* 260, 603–609.
- Sciama, D., Augusto, L., Dupouey, J.-L., Gonzalez, M., Domínguez, C.M., 2009. Floristic and ecological differences between recent and ancient forests growing on non-acidic soils. *For. Ecol. Manag.* 258, 600–608.
- Similä, M., Kouki, J., Martikainen, P., Uotila, A., 2002. Conservation of beetles in boreal pine forests: the effects of forest age and naturalness on species assemblages. *Biol. Conserv.* 106, 19–27.
- Stenbacka, F., Hjalten, J., Hilszczanski, J., Dynesius, M., 2010. Saproxylic and non-saproxylic beetle assemblages in boreal spruce forests of different age and forestry intensity. *Ecol. Appl.* 20, 2310–2321.
- Taberlet, P., Prud'Homme, S.M., Campione, E., Roy, J., Miquel, C., Shehzad, W., Gielly, L., Rioux, D., Choler, P., Clément, J.-C., Melodelima, C., Pompanon, F., Coissac, E., 2012. Soil sampling and isolation of extracellular DNA from large amount of starting material suitable for metabarcoding studies: EXTRACTION OF EXTRACELLULAR DNA FROM SOIL. *Mol. Ecol.* 21, 1816–1820. doi:10.1111/j.1365-294X.2011.05317.x
- Verheyen, K., Honnay, O., Motzkin, G., Hermy, M., Foster, D.R., 2003. Response of forest plant species to land-use change: a life-history trait-based approach. *J. Ecol.* 91, 563–577.

Annexe 1 : Placettes de relevés dendrométriques



- ★ Centre de la placette : mesure des variables descriptives générales.
- Placette de 20 m de rayon : mesure des arbres debout et au sol ($\varnothing \geq 30\text{cm}$), des souches et des micro-habitats.
- Placette de 10 m de rayon : mesure des arbres debout et au sol ($7,5\text{cm} < \varnothing < 30\text{cm}$) + de la flore vasculaire
- Mesure de l'ouverture du peuplement
- ✕ Pièges à impact pour la capture des coléoptères saproxyliques

| | | |
|--------------------------------------|--|------------------------------------|
| | | |
| $\varnothing \geq 30\text{ cm à HP}$ | $7,5\text{ cm} \leq \varnothing < 30\text{ cm à HP}$ | $\varnothing < 7,5\text{ cm à HP}$ |
| | | Pas de mesures |

| | | |
|---------------------------------|---|-------------------------------|
| | | |
| $\varnothing \geq 30\text{ cm}$ | $7,5\text{ cm} \leq \varnothing < 30\text{ cm}$ | $\varnothing < 7,5\text{ cm}$ |
| | | Pas de mesures |

Annexe 2 : Synthèse bibliographique

REPONSE DE LA BIODIVERSITE AU VIEILLISSEMENT DES PEUPELEMENTS

ET A L'ANCIENNETE DES FORETS

Flore vasculaire

Appartenant au groupe fonctionnel des producteurs primaires, la flore vasculaire structure fortement les écosystèmes terrestres en offrant abris, nourriture et gîte à une large gamme d'espèces. En forêt, elle est représentée par les ligneux hauts et bas ainsi que par l'ensemble des espèces herbacées colonisant le sous-bois. Groupe taxinomique fondamental dans les écosystèmes forestiers, la composition et la structure de la flore vasculaire jouent un rôle clé pour expliquer les patrons de biodiversité.

D'identification facile à moyennement difficile, l'étude de la flore est bien documentée et repose sur des critères relativement faciles à relever sur le terrain. En forêt, les inventaires sont réalisés à partir de quadrats ou de transects d'au moins 200 m² au sein desquels l'ensemble des espèces contactées sont notées. En plus de relever de manière exhaustive la composition floristique, une estimation de la fréquence des espèces et de leur organisation spatiale peut être réalisée via l'utilisation des critères d'abondance-dominance et de sociabilité. Ce travail est généralement réalisé en direct sur le terrain, même si quelques identifications demandent parfois à être validées sous binoculaire. La mise en place d'un protocole d'échantillonnage est donc aisée et les données collectées sont rapidement disponibles pour traitement.

Concernant la pertinence de ce groupe taxinomique vis-à-vis de notre problématique, les résultats sont globalement concordants. Pour ce qui est du vieillissement des peuplements, un gradient de successions, allant des stades pionniers vers les stades matures puis sénescents, est généralement suivi par la flore (McCook 1994). Ce gradient induit un changement de composition spécifique, notamment lié à la fermeture progressive du milieu, et ce traduit par une diminution des espèces héliophiles et une augmentation des espèces sciaphiles (Amici et al. 2013, Harmer et al. 2001). Ce processus de successions végétales n'est cependant pas nécessairement associé à une augmentation constante de la diversité floristique avec l'âge du peuplement (Bonet & Pausas 2004, Vetaas 1997). Aussi, pour des forêts déjà bien établies, l'effet du vieillissement sur la flore herbacée, i.e. des processus de perturbation, n'implique pas toujours un changement de composition ou de diversité floristique (Dittrich et al. 2013). Cela s'explique par une forte résilience de la flore vasculaire forestière face aux perturbations naturelles (Jonásövä & Prach 2008, Uotila & Kouki 2005). Pour ce qui est de l'ancienneté, de nombreuses études ont établi un lien direct entre la composition floristique et l'ancienneté du couvert forestier, comparativement aux forêts récentes adjacentes (Dambrine et al. 2007, Jamoneau et al. 2011, Sciana et al. 2009, Verheyen & Hermy 2004). Cette relation résulte de la sensibilité de certaines espèces à la fragmentation de leur habitat (Graae 2000), ce qui est à rapprocher de la faible capacité de dispersion (Hermy & Verheyen 2007) et de la faible capacité d'établissement de ces espèces (Flinn & Vellend 2005, Jacquemyn & Brys 2008). Aussi, la réponse des communautés végétales semble être fonction de l'intensité des usages passés, i.e. des

effets à plus ou moins long terme sur les propriétés chimiques et structurales des sols (Dupouey et al. 2002). En ce sens, plus les usages passés sont impactant, e.g. fertilisations répétées, rejets fréquents..., plus la composition floristique locale reflète cet usage en se distinguant des peuplements adjacents non impactés, cela même 2000 ans après l'arrêt des usages (Dupouey et al. 2002).

Au niveau de notre territoire d'étude, les Préalpes du nord, la flore vasculaire est bien connue et de nombreux relevés ont déjà été effectués, notamment par le CBNA. Reste donc à vérifier si les placettes échantillonnées se situent dans les limites de notre zone d'étude (hêtraie-sapinière), si le dispositif utilisé est reproductible et correspond à nos attentes, et si les dates des relevés susceptibles de nous intéresser ne sont pas trop antérieures à cette étude. Dans tous les cas, des relevés complémentaires seront nécessaires. Ainsi et bien qu'ayant déjà fait l'objet de nombreuses publications, ce groupe taxinomique semble un incontournable vis-à-vis de notre problématique. Sa prise en compte permettrait d'une part, de valider le travail cartographique préalable de zonage des forêts anciennes via une réponse biologique observable sur le terrain et d'autre part, de fournir des éléments de discussion pour expliquer les patrons de répartition d'autres groupes taxinomiques. Une attention particulière dans l'emplacement des placettes, entre forêts anciennes et récentes, devra enfin être portée afin de bien refléter l'effet de la continuité de l'état boisé et non pas l'effet de la station. En effet, les conditions environnementales (topographie, exposition, propriétés du sol...) de secteurs anciennement agricoles peuvent avoir été dégradées par l'usage passé mais aussi refléter des différences préexistantes, dans le sens où les défrichements passés ont certainement été réalisés sur les secteurs les plus productifs (Dupouey et al. 2002).

Cryptogames : Lichens et bryophytes

Espèces euryèces, présentant une forte valence écologique et donc représentées dans une grande diversité d'environnements, les cryptogames appartiennent au groupe fonctionnel des producteurs primaires. Capables de coloniser une roche mère mise à nue, ces espèces pionnières initient les processus de pédogénèse et permettent l'installation d'espèces pionnières secondaires. Organismes à croissance lente, pouvant survivre des années sans apport d'eau et/ou de nutriments, les lichens jouent un rôle structurant important dans les écosystèmes forestiers (e.g. vis-à-vis du renne en forêt boréale). Préférant les conditions fraîches à humides et les situations ombragées, les bryophytes sont particulièrement abondantes en forêt où elles jouent un rôle de support, d'abris et d'alimentation pour de nombreuses espèces (e.g. en retenant puis en restituant l'humidité ambiante). De par leur biologie et leur physiologie, les cryptogames sont enfin considérés comme de bons indicateurs de la nature du sol et des conditions atmosphériques.

Assez bien documentée, l'étude des lichens et des bryophytes fait appel à des compétences spécifiques pour être conduite directement sur le terrain. Leur détermination précise est assez délicate et nécessite souvent loupe, microscope et ouvrages spécialisés (avec parfois, pour les lichens, l'emploi de réactions colorées : potasse, eau de javel, iode, acide chlorhydrique et paraphénylène diamine). Afin d'avoir un aperçu exhaustif de leur diversité, il est nécessaire de procéder à des inventaires ciblés par groupements : terricoles, humicoles, psammophiles, saxicoles, lignicoles, corticoles et épiphytes. Ces inventaires sont réalisés de manière similaire aux relevés floristiques, i.e. en dressant la liste des espèces contactées et en notant le recouvrement relatif de

chaque espèce, mais sur des surfaces plus restreintes (de l'ordre de quelques m²). En milieux forestiers, se sont principalement les cryptogames épiphytiques (corticoles et lignicoles) et au sol (saxicoles, terricoles et humicoles) qui sont représentés (Bricaud 2010). L'évolution (installation, développement, successions) des espèces épiphytes étant directement liée à l'évolution du peuplement qui les abrite, ces groupements sont souvent privilégiés car plus facile à mettre en parallèle avec la dynamique du peuplement (Bricaud 2010). Ainsi, à l'échelle de chaque placette, un exemple de protocole simple serait d'inventorier les espèces épiphytes présentes jusqu'à une hauteur de 2 m sur les arbres debout (Fritz et al. 2008).

Concernant la pertinence de ces groupes taxinomiques vis-à-vis de notre problématique, les résultats ne sont pas toujours concordants. Pour les lichens, plusieurs études établissent un lien direct entre la richesse en espèces et la continuité de l'état boisé (Fritz et al. 2008, Marmor et al. 2011, Moning & Müller 2009). Cette relation s'explique d'une part par la présence dans les forêts anciennes d'une plus grande quantité de substrat de bonne qualité et d'autre part par la disponibilité de ce même substrat pour la colonisation sur une plus longue période (Bricaud 2010, Fritz et al. 2008, Ranius et al. 2008). A cela s'ajoute la faible capacité de dispersion des lichens, d'autant plus accentuée dans des paysages présentant des habitats de faible qualité (Öckinger et al. 2005, Sillet et al. 2000). Pour les bryophytes, bien que l'effet de la continuité de l'état boisé (Fritz & Brunet 2010) et du vieillissement des peuplements (Dittrich et al. 2013) sur la diversité des cryptogames épiphytes ait été mis en évidence, cet effet apparaît plus marqué pour les lichens que pour les bryophytes (Fritz et al. 2008). Ainsi, en forêt boréale, c'est surtout la disponibilité en habitats qui permet d'expliquer les patrons de diversité des bryophytes (Fenton et Bergeron 2008). Cela pourrait s'expliquer par des contraintes à la colonisation et à l'installation plus forte pour les lichens (i.e. organisme à croissance lente nécessitant la présence d'un partenaire symbiotique en cas de dispersion par spores) (Fritz et al. 2008). Ainsi et même si la faible résilience de certaines espèces de bryophytes vivant au sol suggère un effet critique de la continuité forestière (Frego 2007), l'utilisation de ce groupe taxinomique comme indicateur de forêts anciennes doit se faire avec prudence (Fenton et Bergeron 2008, Nordén et Appelqvist 2001).

En ce qui concerne notre territoire d'étude, bien que de nombreux inventaires naturalistes aient déjà été réalisés, en forêts décidues tempérées d'Europe les lichens restent un groupe encore peu étudié (Nascimbene et al. 2013). Des connaissances complémentaires sont notamment nécessaires en ce qui concerne, 1) l'influence de l'historique forestier et de la continuité de l'état boisé et 2) le rôle des différents types de bois morts sur les communautés de lichens associées (Nascimbene et al. 2013). La prise en compte de ce groupe taxinomique apparaît donc pertinente, notamment si elle se limite aux espèces épiphytes. Elle présente enfin l'avantage de pouvoir être réalisée en toute saison et donc une certaine flexibilité logistique. Concernant les bryophytes, l'influence contrastée de l'ancienneté des peuplements et le manque de connaissances sur les facteurs contrôlant la distribution des espèces (Frego 2007), suggère une moindre pertinence de ce groupe taxinomique. Cependant et vis-à-vis de notre problématique, des besoins en connaissances complémentaires ont été soulignés (Nordén et Appelqvist 2001).

Champignons mycorhiziens

Les champignons mycorhiziens vivent en symbiose avec différentes espèces de la flore vasculaire et notamment les essences ligneuses en forêt. Partenaires indispensables à la santé des forêts et à la

croissance des individus, ces organismes du sol jouent un rôle fonctionnel primordial pour la flore vasculaire, en facilitant l'accès à l'eau et aux éléments nutritifs (e.g. phosphore et azote) (Ponge et al. 1998) et en contribuant au recyclage des nutriments dans le sol. Alors que certaines espèces de champignons sont exclusives et ne sont associées qu'à un genre, voire à une espèce de plante, d'autres sont plus généralistes. Ainsi, certaines espèces d'arbres peuvent former des associations avec plusieurs centaines de champignons mycorhiziens (Courty et al. 2010).

Pour les écosystèmes forestiers, l'étude des associations plantes-champignons était jusqu'à récemment difficile, car limitée à des observations de terrain, elles même fortement dépendantes des conditions météorologiques. Avec la démocratisation des outils de la biologie moléculaire un progrès considérable a été réalisé ces dernières années, permettant une meilleure compréhension de la diversité des champignons, notamment mycorhiziens (Courty et al. 2010). Classiquement trois méthodes permettent de décrire ce groupe taxinomique en forêt :

- En direct sur le terrain par comptage des sporophores des champignons ectomycorhiziens connus via l'utilisation des méthodes d'identification classiques (clés d'identification, liste de référence). Cependant, de nombreuses espèces mycorhiziennes ne fructifient pas et plusieurs forment des sporophores imperceptibles (espèces hypogées). Aussi, la connexion entre le mycélium des sporophores et les racines des arbres est difficile à établir avec certitude car basée sur la supposition, souvent vraie, que les sporophores fructifiant au voisinage des arbres sont potentiellement ectomycorhiziens.
- Par des techniques de biologie moléculaire basées sur l'amplification enzymatique (PCR, i.e. amplification en chaîne par polymérase) de l'ADN ribosomal d'apex racinaires mycorhizés, prélevés sur les systèmes racinaires des espèces végétales étudiées. Cette technique repose sur l'amplification sélective de fragments d'ADNr, généralement de l'IST (*Internal Transcribed Spacer*) car non codante et hautement polymorphe, puis la comparaison des séquences générées avec celles disponibles au niveau des bases de données pour identification des espèces rencontrées (Courty et al. 2010). Ces techniques permettent d'assigner de façon certaine un champignon à une espèce végétale et donc de décrire de façon rigoureuse le complexe mycorhizien en place. Elles demandent cependant un travail de laboratoire qui peut être conséquent si les prélèvements sur le terrain sont nombreux.
- Par un séquençage direct de l'ADN extraite d'un échantillon de sol. Ces techniques, dites de pyroséquençage, permettent par une mesure unique de recenser la diversité fongique totale (incluant les saprophytes et les parasites). Récemment développé, le pyroséquençage accélère grandement l'étude de la biodiversité du sol et permet d'appréhender une diversité insoupçonnée (Buée et al. 2009). Sa limite étant de ne pas fournir d'informations exploitables quant à l'abondance des espèces identifiées dans les échantillons et de ne pas permettre une assignation des champignons à leurs plantes hôtes.

Concernant la pertinence de ce groupe taxinomique vis-à-vis de notre problématique, plusieurs études ont établi un lien direct entre la richesse des communautés fongiques, notamment des mycorhiziens, et le vieillissement des peuplements (Palfner et al. 2005, Fernández-Toirán et al. 2006, Kranabetter et al. 2005, Wu et al. 2013) même si les différences entre les stades matures et très vieux sont souvent minimes (Smith et al. 2002, Twieg et al. 2007, Waters et al. 1997). Ces patrons s'expliquent par une modification de la composition spécifique des peuplements avec l'âge (DeBellis et al. 2006, Johnson et al. 2005, Wu et al. 2013), ce qui induit des modifications dans les propriétés des sols et la disponibilité de la lumière (Clark & St. Clair 2011, Kranabetter et al. 2005). Pour ce qui est de l'influence de la continuité boisée sur les mycorhiziens, les connaissances sont encore très fragmentaires. Diedhiou et al. (2009) ont ainsi montré que les communautés de mycorhiziens étaient fortement influencées par l'usage passé des terres et que cette influence s'observée encore pour des

boisements développés il y a presque 2000 ans sur d'anciens sites romains. Cette différence serait due à une modification dans les propriétés du sol (i.e. apports massifs d'éléments nutritifs) qui, une fois initiée, entraînerait des modifications durables des communautés microbiennes du sol, ce qui entretiendrait à plus long terme des niveaux hauts de nutriments dans le sol et donc influencerait les mycorhiziens (Diedhiou et al. 2009).

Sur notre territoire d'étude, l'étude de ce groupe taxinomique semble pertinente, compte tenu des importantes surfaces dédiées à l'agropastoralisme qui ont depuis été colonisées par la forêt. En effet, si les communautés de champignons mycorhiziens répondent à des modifications dans l'usage des sols effectuées il y a 2000 ans, ils devraient en toute logique répondre plus fortement encore à des changements récents, comme c'est le cas des zones reboisées au cours des deux derniers siècles (Diedhiou et al. 2009). La question de l'influence de la continuité de l'état boisé apparaît donc pertinente, d'autant plus qu'elle n'a encore que très peu été étudiée pour ce groupe taxinomique. Aussi, l'influence de l'ancienneté de l'état boisé sur la flore vasculaire ayant été démontrée (e.g. Hermy & Verheyen 2007), une approche innovante pourrait être de considérer la diversité des champignons mycorhiziens associé à la flore herbacée entre forêts anciennes et récentes plutôt qu'aux essences ligneuses dominantes.

Coléoptères

Les coléoptères constituent l'ordre d'insectes le plus diversifié. Vivant dans une large gamme de milieux, les coléoptères sont très présents en forêt puisqu'environ 50% des espèces recensées en France sont forestières (Emberger et al. 2013). Couvrant une diversité fonctionnelle très importante et jouant des rôles à tous les niveaux dans le fonctionnement des écosystèmes forestiers, deux groupes spécifiques intéressent notre étude : les coléoptères saproxyliques et les *Carabidae*.

Coléoptères saproxyliques

Lié à la phase hétérotrophe de la forêt, les espèces saproxyliques sont généralement définies comme réunissant l'ensemble des organismes (ici limité aux coléoptères) dépendants pendant une partie au moins de leur cycle de vie du bois mort ou mourant et/ou des organismes associés (e.g. prédateurs) (Speight 1989). Très abondants et diversifiés en milieu forestier, les coléoptères saproxyliques jouent un rôle primordial dans les processus de dégradation et de restitution des éléments nutritifs. Ils sont considérés comme un modèle d'étude pertinent et ont déjà été largement utilisés pour comprendre l'influence d'attributs spécifiques sur les patrons de biodiversité (e.g. du compartiment bois mort).

De mieux en mieux documentée, car de plus en plus considérée dans les études de biodiversité, l'étude des coléoptères saproxyliques nécessite un travail en deux phases : une phase de terrain visant l'échantillonnage par capture des individus, généralement via l'utilisation de pièges d'interception multidirectionnel ou pièges vitres et une phase de laboratoire visant le tri et l'identification des individus collectés (Nageleisen & Bouget 2009). Bien que ce travail soit aujourd'hui de plus en plus facilité par l'augmentation du nombre d'experts, d'ouvrages dédiés et de collections de référence, il nécessite beaucoup de temps car il repose bien souvent sur le traitement de plusieurs milliers d'individus (différentes étapes de tri, de validation des identifications, de montage et d'étiquetage des individus). Les coléoptères saproxyliques constituent donc un modèle d'étude facile à collecter sur le terrain mais chronophage pour l'obtention des données finalisées.

Concernant la pertinence de ce groupe taxinomique vis-à-vis de notre problématique, de nombreuses études ont établi un lien direct entre la diversité des coléoptères saproxyliques et le vieillissement des peuplements (Lassauce et al 2012, Similä et al 2002, Stenbacka et al 2010). Cette relation s'explique notamment par la mise à disposition, avec le temps, d'un compartiment bois mort quantitativement plus important et qualitativement plus diversifié (Lassauce et al 2012, Meyer & Schmidt 2011, Vandekerkhove et al. 2009) ainsi que par une plus forte occurrence des micro-habitats (Hjältén et al 2012, Larrieu et al 2012, Winter & Möller 2008). L'importance de la continuité boisée pour les coléoptères saproxyliques, bien que moins étudiée, a cependant été soulignée pour certaines espèces comme les *Curculionidae* aptères (Buse 2012) ou *Pytho kolwensis* (Siitonen & Saaristo 2000). Ces résultats sont mis en relation avec la capacité de dispersion limitée des espèces concernées. Ainsi, au pool d'espèces mobiles présentes dans « tous » les types de peuplements, viendrait s'ajouter des espèces moins mobiles, dont la diversité augmenterait avec l'âge et la taille des peuplements (Irmiler et al 2010).

Bien que de nombreuses études aient déjà été conduites sur les coléoptères saproxyliques, ces dernières ont souvent, en contexte boréale, été cantonnées à comparer des forêts exploitées à des forêts non-exploitées (e.g. Martikainen et al 2000) ou des jeunes forêts à des vieilles forêts (e.g. Similä et al. 2002). Notre approche est donc innovante pour ce groupe taxinomique. Aussi, bien que la réponse globale des coléoptères saproxyliques au vieillissement des peuplements soit plus ou moins prévisible, en ce qui concerne la continuité de l'état boisé, des patrons plus discrets, associant des sous-groupes d'espèces, pourraient être mis en évidence. En effet, la prise en compte de sous-groupes écologiquement proches en raison de leur diète, de leur capacité de dispersion ou de leur préférendum, apparaît souvent plus pertinente pour comprendre les patrons de répartition des espèces que la richesse totale (Noss 1990).

Coléoptères carabiques

Les coléoptères carabiques sont représentés par l'ensemble des membres de la famille des *Carabidae*. Généralement rattachés au groupe fonctionnel des prédateurs du sol, en raison de leur régime alimentaire majoritairement carnivore, les carabes sont considérés comme actif dans la régulation des phytophages et des xylophages (Nageleisen & Bouget 2009). Bien souvent dépourvus de la capacité de voler (élytres fusionnées), les carabes se déplacent majoritairement au sol en marchant. Cette faible capacité de dispersion « supposée » a fait de ce groupe taxinomique un modèle d'étude couramment utilisé pour répondre à une échelle locale. Certaines espèces, notamment de petite taille, sont cependant capables de voler et de se déplacer sur de plus grande distance. Malgré cela, les carabes sont globalement considérés comme de bons indicateurs de la qualité des milieux, notamment forestiers et agricoles (Rainio & Niemela 2003).

Bien connu car largement étudié, ce groupe taxinomique est, au sein de l'ordre des coléoptères, l'un des plus accessible en terme d'identification : espèces généralement de grande taille, clés précises et critères évidents. Leur étude, comme pour celle des coléoptères saproxyliques, nécessite un travail en deux phases : une phase de terrain visant l'échantillonnage par capture des individus, généralement via l'utilisation d'une combinaison de pièges fosses et de pièges vitres et une phase de laboratoire visant le tri et l'identification des individus collectés (Nageleisen & Bouget 2009). Bien que ce travail soit aujourd'hui de plus en plus facilité par l'augmentation du nombre d'experts, d'ouvrages dédiés et de collections de référence, il nécessite tout de même de quelques semaines à plusieurs mois.

Concernant la pertinence de ce groupe taxinomique vis-à-vis de notre problématique, malgré les nombreuses études déjà publiées, aucun patron de répartition convergeant n'apparaît. Vis-à-vis du vieillissement des peuplements, la diversité des carabes semble suivre un patron en « U » : riche en espèces dans les stades pionniers, pauvre dans les stades intermédiaires et montrant une tendance à la hausse dans les stades matures à vieux (Magura et al. 2003, Paquin 2008, Taboada et al. 2008). Ce patron s'explique par une succession d'assemblages de carabes avec l'âge des peuplements : très attractif pour les espèces des milieux ouverts dans les premiers stades, s'appauvrissant avec la fermeture du milieu et incluant une succession d'espèces généralistes, augmentant à nouveau dans les vieux stades avec l'arrivée des espèces forestières (Koivula et al. 2002, Niemelä et al. 1996). Pour ce qui est de l'ancienneté, la question a encore très peu été traitée. Assmann (1999) a montré qu'en Allemagne, les carabes forestiers étaient en moyenne plus abondants dans les forêts anciennes que dans les forêts récentes et que certaines espèces « reliques » étaient strictement associées aux forêts de plus de 200 ans. En Belgique, la diversité des carabes était plus forte en forêt récente qu'en forêt ancienne, bien que certaines espèces forestières étaient plus fortement associées aux forêts anciennes (Desender et al. 1999). D'une manière générale, les paramètres liés au rajeunissement des peuplements (Niemelä et al. 2007, Taboada et al. 2008, Toïgo et al. 2013, Spence et al. 1996), à la nature du sol (pH, formes d'humus) et à la luminosité (Magura et al. 2003, Taboada et al. 2008, Toïgo et al. 2013, Sroka & Finch 2006) semblent plus pertinents pour expliquer la répartition des carabes d'affinité strictement forestières.

Bien que de nombreuses études aient déjà été conduites sur les coléoptères carabiques, ces études ont surtout évalué l'impact de la fragmentation et des pratiques sylvicoles sur la diversité des carabes (Niemelä et al. 2007, Rainio & Niemela 2003). L'approche visant à croiser vieillissement et ancienneté est donc innovante mais pose question quant à la pertinence de l'utilisation de ce groupe taxinomique. En effet, les carabes comptent de nombreuses espèces généralistes. Ainsi, seules les espèces à affinité forestière et à capacité de dispersion limitée sont en mesure de répondre à notre dispositif, ce qui devrait limiter grandement leur nombre (Rainio & Niemela 2003) mais aussi, rendre la réponse plus pertinente (Noss 1990).

Faune du sol : nématodes, acariens, collemboles et vers de terre

Extrêmement diversifiée et abondante, la faune de sol ou pédofaune rassemble une multitude de groupes taxinomiques bien souvent négligés dans les études de biodiversité. Représentant environ 25% de la totalité des espèces animales et végétales décrites (Decaëns et al. 2006), la pédofaune est généralement répartie en quatre compartiments, en fonction de la taille des individus:

- Microfaune, i.e. les organismes inférieurs à 0,2 mm, représentée principalement par une diversité de protozoaires (eucaryotes unicellulaires hétérotrophes), de nématodes (vers non segmentés) et de bactéries.
- Mésofaune, i.e. les organismes compris entre 0,2 et 4 mm, représentée principalement par les microarthropodes : acariens (arachnides) et collemboles.
- Macrofaune, i.e. les organismes compris entre 4 et 80 mm, représentée principalement par les vers de terre (*Lumbricidae* et *Enchytraeidae*), les insectes (larves ou adultes), les cloportes, les myriapodes, les arachnides et certains gastéropodes (limaces et escargots).
- Mégafaune, i.e. les organismes de plus de 10 cm, représentée par quelques espèces de vertébrés (mammifères, reptiles et amphibiens).

Cette large diversité occupe des fonctions multiples (prédation, parasitisme, recyclage...) qui ont un impact sur la composition et la structure du sol et, plus généralement, sur le fonctionnement de l'écosystème (drainage de l'eau, dispersion des éléments nutritifs, lutte contre les parasites...).

Dépendamment de la taille des espèces étudiées, différents protocoles d'échantillonnage sont nécessaires. Pour les espèces de la mégafaune, un piégeage sur site via l'utilisation de pièges fosses par exemple peut être envisagé. Pour les espèces de la macrofaune à la microfaune, l'inventaire des espèces se fera davantage par prélèvement d'échantillons de sol (via une bague en métal ou une sonde pédologique calibrée). Ces échantillons sont ensuite ramenés au laboratoire pour extraction des organismes, identification et dénombrement des individus généralement sous loupe binoculaire. L'extraction des organismes peut se faire par des procédés multiples (voir également André et al. 2002, Nageleisen & Bouget 2009):

- Mécanique, i.e. par extraction d'un bloc de sol puis par une combinaison de différentes étapes de lavage, tamisage, centrifugation, sédimentation et/ou de tri manuel.
- Chimique, i.e. en appliquant une solution soit directement sur le terrain, e.g. pour les vers de terre avec l'isothiocyanate d'allyle (Pelosi et al. 2009), soit en laboratoire, e.g. pour les microarthropodes avec l'extraction par flottaison (Geurs et al. 1991), afin de faire fuir les espèces puis de les collecter facilement.
- Physique, i.e. en appliquant un courant électrique directement sur le terrain, e.g. pour les vers de terre avec la méthode des électrodes de Thielemann (Schmidt 2001), soit en appliquant une source de chaleur en laboratoire, e.g. pour les vers de terre avec l'appareil de Kempson (Čoja et al. 2008) ou pour les microarthropodes avec l'appareil de Berlese-Tullgren (McSorley & Walter 1991), afin de faire fuir les espèces et de les collecter facilement.

Cependant, malgré la diversité des techniques existantes, utilisées seules ou en combinaison, la biodiversité du sol reste extrêmement difficile à appréhender. André et al. (2002) estiment ainsi à 40% l'efficacité des méthodes traditionnelles d'extraction et considère qu'au final, seulement 10% des microarthropodes du sol ont déjà été étudiés. Aussi, la détermination au genre ou à l'espèce de ces groupes taxinomiques nécessite des compétences très fines, avec parfois un examen des organes internes, et des ouvrages de référence actualisés. Une solution semble pourtant émerger avec l'utilisation de plus en plus fréquente des outils de la biologie moléculaire dans les études de biodiversité. Ces outils permettent de générer de grands jeux de données, i.e. en identifiant un grand nombre d'espèces appartenant à des communautés complexes (espèces cryptiques, juvéniles), en peu de temps, de façon reproductible et à faible coût (Chen et al. 2010, Decaëns et al. 2013). Ainsi, des bases de données de référence, permettant la mise en application de ces outils commencent à émerger, notamment pour la pédofaune. Pour exemple, une campagne visant à séquencer les codes-barres (metabarcoding) des vers de terre a récemment été lancée (EarthwormBOL) (Decaëns et al. 2013).

Nématodes

Avec l'établissement des peuplements forestiers, les assemblages de nématodes changent le long du gradient des successions, de la même manière que la végétation et les ressources disponibles évoluent (Armendriz & Arpin 1996, Hanel 1996, 2001, Yeates et al. 2000). Cependant, au niveau des peuplements bien établis, alors que l'abondance des nématodes augmente, la diversité paraît plus stable (Hanel 2001, Panesar et al. 2001, Sohlenius 2002) bien qu'augmentant parfois (Armendariz et al. 1996). Cela traduit une forte résilience de ce groupe taxinomique aux perturbations naturelles de faible ampleur. En revanche, pour ce qui est des plus fortes perturbations, e.g. changement d'usage

des sols, un impact significatif sur les nématodes semble avoir lieu, entraînant une réduction de leur abondance et de leur diversité (Yeates et al. 2007). D'une manière générale, les patrons de répartition des nématodes apparaissent davantage liés à leur régime alimentaire, notamment à la présence de champignons et de bactéries (Hánel 2001, Scheu et al 2003, Sohlenius 2002), ainsi qu'aux propriétés du sol et plus particulièrement au pH et à la teneur en matière organique (Hánel 2001, Yeates et al. 2000), qu'à l'âge des peuplements et/ou aux attributs associés (bois mort, arbres de gros diamètre...). Concernant la réponse de ce groupe taxinomique à l'ancienneté de l'état boisé, aucune étude n'a semble-t-il encore été conduite.

Acariens

Concernant l'effet du vieillissement sur ce groupe taxinomique, plusieurs études suggèrent une forte modification des assemblages d'acariens entre les premiers stades et les stades intermédiaires (Hasegawa et al. 2013, Zaitsev et al. 2002). Entre les stades intermédiaires et matures, les résultats divergent entre stabilité (Migge et al. 1998) et augmentation de la densité des acariens (Salmon et al. 2006, 2008). D'une manière générale, ces espèces présentent une forte résilience et les assemblages d'acariens ne sont que peu affectés par les perturbations de faibles ampleur (chablis, coupe sélective) (Déchêne et Buddle 2009, Peck & Niwa 2005). Les plus fortes perturbations, en altérant la structure du sol et en modifiant les conditions microclimatiques, e.g. le feu ou les coupes à blanc, influencent en revanche davantage les assemblages d'acariens (Déchêne et Buddle 2009, Lindo & Visser 2004, Zaitsev et al. 2002). Cet effet est pourtant limité dans le temps et les populations retrouvent en quelques décennies leur niveau antérieur (Heneghan et al. 2004, Zaitsev et al. 2002). Les communautés d'acariens présentent donc un patron de répartition faiblement réactif aux variations environnementales locales, e.g. vis-à-vis de la composition des peuplements (Erdmann et al. 2012, Migge et al. 1998) et de la diversité de la litière (Kaneko et al 2005), ce qui limite leur utilisation comme indicateurs biologiques (Lindo & Visser 2004). Concernant la réponse des acariens à l'ancienneté de l'état boisé, aucune étude n'a semble-t-il encore été conduite. Pourtant, plusieurs auteurs soulignent l'importance de facteurs régionaux pour une meilleure compréhension des assemblages d'acariens (e.g. Erdmann et al. 2012, Zaitsev et al. 2002). Ainsi, Zaitsev et al. (2002) estiment que les communautés d'acariens sont plus à même de répondre à des changements à long terme qu'à des modifications ponctuelles de leur environnement. De même Lebrun & Straalen (1995) soulignent qu'en raison du long stade larvaire, de la faible fécondité et du développement lent des acariens, ces espèces peuvent aider pour indiquer des changements à long terme. Considérant l'impact que doit avoir le changement d'usage des sols sur le long terme, les acariens pourraient être considérés comme un modèle d'étude pertinent pour répondre à l'ancienneté de l'état boisé.

Collemboles

De la même manière que pour les nématodes et les acariens, la réponse des assemblages de collemboles au vieillissement des peuplements semble se manifester préférentiellement dans les premiers stades (Chauvat et al. 2003, Perez et al. 2013). Entre les stades intermédiaires et matures, les résultats divergent entre stabilité des assemblages (Chauvat et al. 2009, Salamon et al. 2008a), augmentation (Addison et al. 2003, Chauvat et al. 2011b) ou diminution des abondances de collemboles (Salmon et al. 2006). Ces résultats suggèrent que les patrons de répartition des collemboles sont plus fortement dépendants de paramètres liés à la quantité et à la qualité de la ressource alimentaire disponible, i.e. champignons et plantes herbacées (Salamon et al. 2008a, Salamon & Alpehi 2009), et aux propriétés du sol, i.e. pH, teneur en eau et en matière organique du

sol (Salamon et al. 2008a, Salmon et al. 2006), plutôt qu'à l'âge des peuplements et aux attributs associés. Ce groupe taxinomique semble ainsi faiblement réactif aux variations environnementales locales, e.g. vis-à-vis de la composition des peuplements (Salamon et al. 2008a, Salamon & Alphei 2009, Scheu et al. 2003), bien que des résultats contradictoires suggèrent le contraire (Chauvat et al. 2011a). Aussi, les assemblages de collemboles paraissent faiblement impactés par de petites perturbations (Siira-Pietikäinen & Haimi 2009) alors qu'ils le sont plus fortement par de grandes perturbations (Čuchta et al. 2012, Malmström 2012). Ces espèces possèdent ainsi une certaine résilience vis-à-vis des modifications environnementales. Concernant la réponse des collemboles à l'ancienneté de l'état boisé, très peu de données existent. Ponge et al. (2006) ont mis en évidence l'importance des forêts stables dans le temps pour la diversité des collemboles, comparativement à d'anciennes zones agricoles reboisées. Ces forêts abriteraient davantage d'espèces de collemboles à faible capacité de dispersion car ces espèces seraient dépendantes d'un environnement forestier pour se protéger de la dessiccation (Ponge et al. 2006). En contexte herbacé, il a été montré que les assemblages de collemboles étaient fortement influencés par le changement d'usage des sols et que la composition des communautés tendait à se stabiliser le long du gradient des successions (Chauvat et al. 2007). Les collemboles seraient ainsi des organismes qui réagiraient sur le long terme à des fortes perturbations non-cycliques, i.e. jusqu'à ce que de nouvelles communautés, mieux adaptées, se développent, principalement par immigration (Ponge et al. 2003). Ce délai, de quelques décennies à plusieurs siècles, est notamment lié à la capacité de dispersion des espèces, à la proximité d'une source favorisant l'immigration d'espèces mieux adaptées et à l'absence de nouvelles perturbations durant cette période de transition (Ponge et al. 2003).

Vers de terre

Concernant l'effet du vieillissement des peuplements forestiers sur ce groupe taxinomique, les résultats divergent. Alors que plusieurs études suggèrent une modification des assemblages de vers de terre le long de la chronoséquence, avec notamment une augmentation de la diversité (Arpin et al. 1998, Bernier & Ponge 1994, Sagot et al. 1999, Sanchez-De Leon et al. 2003), d'autres mettent en évidence une stabilité des assemblages (Deleporte 2001, Hedde et al. 2007, Ponge & Delhaye 1995, Szlávecz & Csuzdi 2007). Les assemblages de vers de terre étant principalement influencés par l'évolution des formes d'humus (Nowak 2001, Sagot et al. 1999), passant schématiquement d'un moder à un mull avec l'âge des peuplements (Bernier & Ponge 1994), cette divergence dans les résultats peut être liée à l'intervalle de temps étudié, cycle complet (depuis des stades herbacés) vs cycle tronqué (depuis des stades intermédiaires) mais aussi à la dynamique des peuplements qui peut naturellement aller vers des stades riches en conifères et ainsi entraîner une acidification des sols et une réduction de la biodiversité (e.g. Paquin & Coderre, 1997). Aussi, pour des peuplements bien en place, la diminution des apports en litière via des perturbations de type chablis, épidémies d'insectes, feux ou coupes à blanc, a un impact négatif sur les assemblages de vers de terre (Arpin et al. 1998, Ponge & Delhaye 1995, Sagot et al. 1999), de même que la modification de la composition spécifique des peuplements (Cesarz et al. 2007, Salamon et al. 2008b, Scheu et al. 2003). Concernant la réponse des vers de terre à l'ancienneté de l'état boisé, peu de données existent. En Islande, Sigurdsson & Gudleifsson (2013) ont récemment mis en évidence un faible impact du changement d'usage des sols sur les vers de terre. Ainsi, 50 ans après reforestation, les assemblages de vers de terre des landes originelles présentaient une forte similarité avec les assemblages des plantations de conifères sur landes (Sigurdsson & Gudleifsson 2013). En Finlande, 30 ans après reforestation par le bouleau d'anciennes terres arables et d'anciennes plantations d'épicéa, les assemblages de vers de

terre différés encore fortement entre eux (Râty & Huhta 2004). A l'opposé, en Estonie, les assemblages de vers de terre des prairies et pâturages boisés abandonnés il y a 60 ans n'ont pas pu être distingués de ceux des forêts anciennes présentes dans les environs (Palo et al. 2013).

Synthèse

D'une manière générale, la réponse de la pédofaune au vieillissement des peuplements forestiers semble davantage résulter de paramètres liés à la disponibilité de la ressource alimentaire (champignons, bactéries, herbacées) et aux propriétés du sol (pH, teneur en eau et en matière organique), qu'à des attributs du peuplement. Ainsi, ces groupes taxinomiques sont globalement peu sensibles aux perturbations, aux modifications dans la composition spécifique des peuplements (sauf vers de terre) et aux processus de successions associés au vieillissement des peuplements. Pour ce qui est de l'influence de la continuité de l'état boisé sur la pédofaune, encore trop peu d'études ont été conduites. Cependant, les études existantes indiquent un effet important du changement d'usage du sol sur les assemblages d'espèces associées. Ainsi, bien que faiblement impactée par les perturbations de faible ampleur, la pédofaune apparaît bien plus réactive aux grandes perturbations et conserve sur le moyen à long terme une « trace » de cette perturbation dans ses assemblages. Ce groupe pourrait donc constituer un marqueur pertinent de l'ancienneté de l'état boisé tout en nous permettant d'explorer un compartiment bien souvent négligé dans les études de biodiversité.

Références citées :

- Addison J.A., Trofymow J.A. & Marshall V.G., 2003. Abundance, species diversity, and community structure of Collembola in successional coastal temperate forests on Vancouver Island, Canada. *Appl. Soil Ecol.* 24:233-246
- André H.M., Ducarme X. & Lebrun P., 2002. Soil biodiversity: myth, reality or conning? *Oikos* 96:3-24
- Amici V., Santi E., Filibeck G., Diekmann M., Geri F., Landi S., Scoppola A. & Chiarucci A., 2013. Influence of secondary forest succession on plant diversity patterns in a Mediterranean landscape. *J. Biogeogr.* Early view
- Armenddriz L. & Arpin P., 1996. Nematodes and their relationship to forest dynamics: I. Species and trophic groups. *Biol. Fertil. Soils* 23:405-413
- Armendariz I., Hernandez M.A. & Jordana R., 1996. Temporal evolution of soil nematode communities in *Pinus nigra* forests of Navarra, Spain. *Fundam. Appl. Nematol.* 19:561-577
- Arpin P., Ponge J.F., Faille A. & Blandin P., 1998. Diversity and dynamics of eco-units in the biological reserves of the Fontainebleau forest (France): contribution of soil biology to a functional approach. *Eur. J. Soil Biol.* 34:167-177
- Assmann T., 1999. The ground beetle fauna of ancient and recent woodlands in the lowlands of north-west Germany (Coleoptera, Carabidae). *Biodivers. Conserv.* 8:1499-1517
- Bernier N. & Ponge J.F., 1994. Humus form dynamics during the silvigenetic cycle in a mountain spruce forest. *Soil Biol. Biochem.* 26:183-220
- Bonet A. & Pausas J.G., 2004. Species richness and cover along a 60-year chronosequence in old-fields of southeastern Spain. *Plant Ecology* 174:257-270

- Bricaud O., 2010. Les lichens des forêts de la région méditerranéenne française et leur relation avec la continuité écologique des boisements. Rapport WWF, Marseille, 118 pages
- Buée M., Reich M., Murat C., Morin E., Nilsson R.H., Uroz S. & Martin F., 2009. 454 pyrosequencing analyses of forest soils reveal an unexpectedly high fungal diversity. *New Phytol.* 184:449-456
- Buse J., 2012. "Ghosts of the past": flightless saproxylic weevils (Coleoptera: *Curculionidae*) are relict species in ancient woodlands. *J. Insect. Conserv.* 16:93-102
- Chauvat M., Titsch D., Zaitsev A.S. & Wolters V., 2011a. Changes in soil faunal assemblages during conversion from pure to mixed forest stands. *Forest Ecol. Manag.* 262:317-324
- Cesarz S., Fahrenholz N., Migge-Kleian S., Platner C. & Schaefer M., 2007. Earthworm communities in relation to tree diversity in a deciduous forest. *Eur. J. Soil Biol.* 43:S61-S67
- Chauvat M., Trap J., Perez G., Delporte P. & Aubert M., 2011b. Assemblages of Collembola across a 130-year chronosequence of beech forest. *Soil Organisms* 83:405-418
- Chauvat M., Wolters V. & Dauber J., 2007. Response of collembolan communities to land-use change and grassland succession. *Ecography* 30:183-192
- Chauvat M., Zaitsev A.S., Gabriel E. & Wolters V., 2009. How do soil fauna and soil microbiota respond to beech forest growth? *Current Zoology* 55:272-278
- Chauvat M., Zaitsev A.S. & Wolters V., 2003. Successional changes of Collembola and soil microbiota during forest rotation. *Oecologia* 137:269-276
- Chen X.Y., Daniell T.J., Neilson R., O'Flaherty V. & Griffiths B.S., 2010. A comparison of molecular methods for monitoring soil nematodes and their use as biological indicators. *Eur. J. Soil Biol.* 46:319-324
- Clark A.L. & St. Clair S.B., 2011. Mycorrhizas and secondary succession in aspen-conifer forests: Light limitation differentially affects a dominant early and late successional species. *Forest Ecol. Manag.* 262:203-207
- Čoja T., Zehetner K., Bruckner A., Watzinger A. & Meyer E., 2008. Efficacy and side effects of five sampling methods for soil earthworms (Annelida, Lumbricidae). *Ecotox. Environ. Safe.* 71:552-565
- Courty P.E., Buée M., Diedhiou A.G., Frey-Klett P., Le Tacon F., Rineau F., Turpault M.P., Uroz S. & Garbaye J., 2010. The role of ectomycorrhizal communities in forest ecosystem processes: New perspectives and emerging concepts. *Soil Biol. Biochem.* 42:679-698
- Čuchta P., Miklisová D. & Kováč L., 2012. A three-year study of soil Collembola communities in spruce forest stands of the High Tatra Mts (Slovakia) after a catastrophic windthrow event. *European Journal of Soil Biology* 50:151-158
- Dambrine E., Dupouey J.L., Lätü L., Humbert L., Thinon M., Beaufils T. & Richard H., 2007. Present forest biodiversity patterns in France related to former roman agriculture. *Ecology* 88:1430-1439
- DeBellis T., Kernaghan G., Bradley R. & Widden P. 2006. Relationships between stand composition and ectomycorrhizal community structure in boreal mixedwood forests. *Microb. Ecol.* 52:114-126
- Decaëns T., Jiménez J.J., Gioia C., Measey G.J. & Lavelle P., 2006. The values of soil animals for conservation biology. *Eur. J. Soil Biol.* 42:S23-S38
- Decaëns T., Porco D., Rougerie R., Brown G.G. & James S.W., 2013. Potential of DNA barcoding for earthworm research in taxonomy and ecology. *Appl. Soil Ecol.* 65:35- 42
- Déchéne A.D. & Buddle C.M., 2009. Effects of experimental forest harvesting on oribatid mite biodiversity. *Forest Ecol. Manag.* 258:1331-1341

- Deleporte S., 2001. Changes in the earthworm community of an acidophilous lowland beech forest during a stand rotation. *Eur. J. Soil Biol.* 37 :1-7
- Desender K., Ervynck A. & Tack G., 1999. Beetle diversity and historical ecology of woodlands in Flanders. *Belg. J. Zool.* 129:139-156
- Diedhiou A.G., Dupouey J.L., Buée M., Dambrine E., Laüt L. & Garbaye J., 2009. Response of ectomycorrhizal communities to past Roman occupation in an oak forest. *Soil Biol. Biochem.* 41:2206-2213
- Dittrich S., Hauck M., Jacob M., Rommerskirchen A. & Leuschner C., 2013. Response of ground vegetation and epiphyte diversity to natural age dynamics in a Central European mountain spruce forest. *J. Veg. Sci.* 24: 675-687
- Dupouey J.L., Dambrine E., Laffite J.D. & Moares C., 2002. Irreversible impact of past land use on forest soil and biodiversity. *Ecology* 83:2978-2984
- Emberger C., Larrieu L. & Gonin P., 2013. Dix facteurs clés pour la diversité des espèces en forêt. Comprendre l'Indice de Biodiversité Potentielle (IBP). Document technique, Paris, Institut pour le développement forestier, 56 pages.
- Erdmann G., Scheu S. & Maraun M., 2012. Regional factors rather than forest type drive the community structure of soil living oribatid mites (Acari, Oribatida). *Exp. Appl. Acarol.* 57:157-169
- Fenton N.J. & Bergeron Y., 2008. Does time or habitat make old-growth forests species rich? Bryophyte richness in boreal *Picea mariana* forests. *Biol. Conserv.* 141 :1389-1399
- Fernández-Toirán L.M., Ágreda T. & Olano J.M., 2006. Stand age and sampling year effect on the fungal fruit body community in *Pinus pinaster* forests in central Spain. *Can. J. Bot.* 84:1249-1258
- Flinn K.M. & Vellend M., 2005. Recovery of forest plant communities in post-agricultural landscapes. *Front. Ecol. Environ.* 3:243-250
- Frego K.A., 2007. Bryophytes as potential indicators of forest integrity. *Forest Ecol. Manag.* 242:65-75
- Fritz Ö. & Brunet V., 2010. Epiphytic bryophytes and lichens in Swedish beech forests : effects of forest history and habitat quality. *Ecol. Bull.* 53:95-107
- Fritz O., Gustafsson L. & Larsson K., 2008. Does forest continuity matter in conservation? A study of epiphytic lichens and bryophytes in beech forests of southern Sweden. *Biol. Conserv.* 141:655-668
- Geurs M., Bongers J. & Brussaard L., 1991. Improvements to the heptane flotation method for collecting microarthropods from silt loam soil. *Agric. Ecosystems Environ.* 34:213-221
- Graae B.J., 2000. The effect of landscape fragmentation and forest continuity on forest floor species in two regions of Denmark. *J. Veg. Sci.* 11:881-892
- Hánel L., 1996. Soil nematodes in five spruce forests in the Beskydy mountains, Czech Republic. *Fundam. Appl. Nematol.* 19:15-24
- Hánel L., 2001. Succession of soil nematodes in pine forests on coal-mining sands near Cottbus, Germany. *Appl. Soil Ecol.* 16:23-34
- Harmer R., Peterken G., Kerr G. & Poulton P., 2001. Vegetation changes during 100 years of development of two secondary woodlands on abandoned arable land. *Biol. Conserv.* 101:291-304
- Hasegawa M., Okabe K., Fukuyama K., Makino S., Okochi I., Tanaka H., Goto H., Mizoguchi T. & Sakata T., 2013. Community structures of Mesostigmata, Prostigmata and Oribatida in broad-leaved regeneration forests and conifer plantations of various ages. *Exp. Appl. Acarol.* 59:391-408

- Hedde M., Aubert M., Bureau F., Margerie P. & Decaëns T., 2007. Soil detritivore macro-invertebrate assemblages throughout a managed beech rotation. *Ann. For. Sci.* 64 :219-228
- Heneghan L., Salmore A. & Crossley Jr. D.A., 2004. Recovery of decomposition and soil microarthropod communities in an Appalachian watershed two decades after a clearcut. *For. Ecol. Manage.* 189:353-362
- Hermy M. & Verheyen K., 2007. Legacies of the past in the present day forest biodiversity: a review of past land use effects on forest plant species composition and diversity. *Ecol. Res.* 22:361-371
- Hjältén J., Stenbacka F., Pettersson R.B., Gibb H., Johansson T., Danell K., Ball J.P. & Hilszczański J., 2012. Micro and macro-habitat associations in saproxylic beetles: implication for biodiversity management. *PLoS ONE* 7:1-11
- Irmiler U., Arp H. & Nötzold R., 2010. Species richness of saproxylic beetles in woodlands is affected by dispersion ability of species, age and stand size. *J. Insect. Conserv.* 14:227-235
- Jacquemyn H. & Brys R., 2008. Effects of stand age on the demography of a temperate forest herb in post-agricultural forests. *Ecology* 89:3480-3489
- Jamoneau A., Sonnier G., Chabrierie O., Closset-Kopp D., Saguez R., Gallet-Moron E. & Decocq G., 2011. Drivers of plant species assemblages in forest patches among contrasted dynamic agricultural landscapes. *J. Ecol.* 99:1152-1161
- Johnson D., Ijdo M., Genney D.R., Anderson I.C. & Alexander I.J., 2005. How do plants regulate the function, community structure, and diversity of mycorrhizal fungi? *J. Exp. Bot.* 56:1751-1760
- Jonásövä M. & Prach K., 2008. The influence of beetle outbreak vs. salvage logging on ground layer vegetation in Central European mountain spruce forests. *Biol. Conserv.* 141:1525-1535.
- Kaneko N., Sugawara Y., Miyamoto T., Hasegawa M., & Hiura T., 2005. Oribatid mite community structure and tree species diversity: A link? *Pedobiologia* 49:521-528
- Koivula M., Kukkonen J. & Niemelä J., 2002. Boreal carabid-beetle (Coleoptera, Carabidae) assemblages along the clear-cut originated succession gradient. *Biodivers. Conserv.* 11:1269-1288
- Kranabetter J.M., Friesen J., Gamiet S. & Kroeger P., 2005. Ectomycorrhizal mushroom distribution by stand age in western hemlock, lodgepole pine forests of northwestern British Columbia. *Can. J. For. Res.* 35:1527-1539
- Larrieu L., Cabanettes A. & Delarue A., 2012. Impact of silviculture on dead wood and on the distribution and frequency of tree microhabitats in montane beech-fir forests of the Pyrenees. *Eur J Forest Res* 131:773-786
- Lassauce A., Anselme P., Lieutier F. & Bouget C., 2012. Coppice-with-standards with an overmature coppice component enhance saproxylic beetle biodiversity: A case study in French deciduous forests. *Forest Ecol. Manag.* 266:273-285
- Lebrun P. & Van Straalen N.M., 1995. Oribatid mites: prospects for their use in ecotoxicology. *Exp. Appl. Acarol.* 19: 361-379
- Lindo Z. & Visser S., 2004. Forest floor microarthropod abundance and oribatid mite (Acari: Oribatida) composition following partial and clear-cut harvesting in the mixedwood boreal forest. *Can. J. For. Res.* 34:998-1006
- Magura T., Tothmeresz B. & Elek Z., 2003. Diversity and composition of carabids during a forestry cycle. *Biodivers. Conserv.* 12:73-85
- Malmström A., 2012. Life-history traits predict recovery patterns in Collembola species after fire: A 10 year study. *Appl. Soil Ecol.* 56:35-42

- Marmor L., Tõrra T., Saag L. & Randlane T., 2011. Effects of forest continuity and tree age on epiphytic lichen biota in coniferous forests in Estonia. *Ecol. Ind.* 11:1270-1276
- Martikainen P., Siitonen J., Punttila P., Kaila L. & Rauh J., 2000. Species richness of Coleoptera in mature managed and old-growth boreal forests in southern Finland. *Biol. Conserv.* 94:199-209
- McCook L.J., 1994. Understanding ecological community succession: causal models and theories, a review. *Vegetatio* 110: 115-147
- McSorley R. & Walter D.E., 1991. Comparison of soil extraction methods for nematodes and microarthropods. *Agric. Ecosystems Environ.* 34:201-207
- Meyer P. & Schmidt M., 2011. Accumulation of dead wood in abandoned beech (*Fagus sylvatica* L.) forests in northwestern Germany. *Forest Ecol. Manag.* 261:342-352
- Migge S., Maraun M., Scheu S. & Schaefer M., 1998. The oribatid mite community (Acarina) of pure and mixed stands of beech (*Fagus sylvatica*) and spruce (*Picea abies*) of different age. *Applied Soil Ecology* 9:115-121
- Moning C. & Müller J., 2009. Critical forest age thresholds for the diversity of lichens, molluscs and birds in beech (*Fagus sylvatica* L.) dominated forests. *Ecol. Ind.* 9:922-932
- Nageleisen L.M. & Bouget C. (Coord.), 2009. L'étude des insectes en forêt : méthodes et techniques, éléments essentiels pour une standardisation. Synthèse des réflexions menées par le groupe de travail «Inventaires Entomologiques en Forêt». Les Dossiers Forestiers n°19, Office National des Forêts, 144 pages
- Nascimbene J., Thor G. & Nimis P.L., 2013. Effects of forest management on epiphytic lichens in temperate deciduous forests of Europe. A review. *Forest Ecol. Manag.* 298:27-38
- Niemelä J., Haila Y. & Punttila P., 1996. The importance of small-scale heterogeneity in boreal forests: variation in diversity in forest-floor invertebrates across the succession gradient. *Ecography* 19:352-368
- Niemela J., Koivula M. & Kotze D.J., 2007. The effects of forestry on carabid beetles (Coleoptera: Carabidae) in boreal forests. *J. Insect Conserv.* 11:5-18
- Nordén B. & Appelqvist T., 2001. Conceptual problems of Ecological Continuity and its bioindicators. *Biodiver. Conserv.* 10:779-791
- Noss R.F., 1990. Indicators for monitoring biodiversity, a hierarchical approach. *Conserv. Biol.* 4:355-364
- Nowak E., 2001. Enchytraeid communities in successional habitats (from meadow to forest). *Pedobiologia* 45:497-508
- Öckinger E., Niklasson M. & Nilsson S.G., 2005. Is local distribution of the epiphytic lichen *Lobaria pulmonaria* limited by dispersal capacity or habitat quality? *Biodiver. Conserv.* 14: 759-773
- Palfner G., Casanova-Katny A.M. & Read D.J., 2005. The mycorrhizal community in a forest chronosequence of Sitka spruce (*Picea sitchensis* (Bong.) Carr.) in Northern England. *Mycorrhiza* 15:571-579
- Palo A., Ivask M. & Liira J., 2013. Biodiversity composition reflects the history of ancient semi-natural woodland and forest habitats, Compilation of an indicator complex for restoration practice. *Ecol. Indic.* 34 :336-344
- Panesar T.S., Marshall V.G. & Barclay H.J., 2001. Abundance and diversity of soil nematodes in chronosequences of coastal Douglas-fir forests on Vancouver Island, British Columbia. *Pedobiologia* 45:193-212

- Paquin P., 2008. Carabid beetle (Coleoptera: Carabidae) diversity in the black spruce succession of eastern Canada. *Biol. Conserv.* 141:261-275
- Paquin P. & Coderre D., 1997. Changes in soil macroarthropod communities in relation to forest maturation through three successional stages in the Canadian boreal forest. *Oecologia* 112:104-111
- Peck R.W. & Niwa C.G., 2005. Longer-term effects of selective thinning on microarthropod communities in a late-successional coniferous forest. *Environ. Entomol.* 34:646-655
- Pelosi C., Bertrand M., Capowiez Y., Boizard H. & Estrade J.R., 2009. Earthworm collection from agricultural fields: Comparisons of selected expellants in presence/absence of hand-sorting. *Eur. J. Soil Biol.* 45:176-183
- Perez G., Decaëns T., Dujardin G., Akpa-Vinceslas M., Langlois E. & Chauvat M., 2013. Response of collembolan assemblages to plant species successional gradient. *Pedobiologia*, In Press
- Ponge J.F., André J., Zackrisson O., Bernier N., Nilsson M.C. & Gallet C., 1998. The forest regeneration puzzle, biological mechanisms in humus-layer and forest-vegetation dynamics. *BioScience* 48:523-530
- Ponge J.F. & Delhay L., 1995. The heterogeneity of humus profiles and earthworm communities in a virgin beech forest. *Biol. Fertil. Soils* 20:24-32
- Ponge J.F., Dubs F., Gillet S., Sousa J.P. & Lavelle P., 2006. Decreased biodiversity in soil springtail communities: the importance of dispersal and land use history in heterogeneous landscapes. *Soil Biol. Biochem.* 38:1158-1161
- Ponge J.F., Gillet S., Dubs F., Fedoroff E., Haese L., Sousa J.P. & Lavelle P., 2003. Collembolan communities as bioindicators of land use intensification. *Soil Biol. Biochem.* 35:813-826
- Rainio J. & Niemela J., 2003. Ground beetles (Coleoptera: Carabidae) as bioindicators. *Biodivers. Conserv.* 12:487-506.
- Ranius T., Johansson P., Berg N. & Niklasson M., 2008. The influence of tree age and microhabitat quality on the occurrence of crustose lichens associated with old oaks. *J. Veg. Sci.* 19 :653-66
- Rätty M. & Huhta V., 2004. Earthworm communities in birch stands with different origin in central Finland. *Pedobiologia* 48:283-291
- Sagot C., Brun J.J., Grossi J.L., Chauchat J.H. & Boudin G., 1999. Earthworm distribution and humus forms in the development of a semi-natural alpine spruce forest. *Eur. J. Soil Bio.* 35:163-169
- Salmon S., Artuso N., Frizzera L. & Zampedri R., 2008. Relationships between soil fauna communities and humus forms: Response to forest dynamics and solar radiation. *Soil Biol. Biochem.* 40:1707-1715
- Salmon S., Mantel J., Frizzera L. & Zanella A., 2006. Changes in humus forms and soil animal communities in two developmental phases of Norway spruce on an acidic substrate. *Forest Ecol. Manag.* 237:47-56
- Salamon J.A. & Alpehi J., 2009. The Collembola community of a Central European forest: Influence of tree species composition. *Eur. J. Soil Biol.* 45:199-206
- Salamon J.A., Scheu S. & Schaefer M., 2008a. The Collembola community of pure and mixed stands of beech (*Fagus sylvatica*) and spruce (*Picea abies*) of different age. *Pedobiologia* 51:385-396
- Salamon J.A., Zaitsev A., Gärtner S. & Wolters V., 2008b. Soil macrofaunal response to forest conversion from pure coniferous stands into semi-natural montane forests. *Appl. Soil Ecol.* 40:491-498

- Sanchez-De Leon Y., Zou X., Borges S. & Ruan H., 2003. Recovery of Native Earthworms in Abandoned Tropical Pastures. *Conserv. Biol.* 17:999-1006
- Scheu S., Albers D., Alpei J., Bury R., Klages U., Migge S., Platner C. & Salamon J.A., 2003. The soil fauna community in pure and mixed stands of beech and spruce of different age: trophic structure and structuring forces. *Oikos* 101:225-238
- Schmidt O., 2001. Appraisal of the electrical octet method for estimating earthworm populations in arable land. *Ann. appl. Biol.* 138:231-241
- Sciana D., Augusto L., Dupouey J.L., Gonzalez M. & Domínguez C.M., 2009. Floristic and ecological differences between recent and ancient forests growing on non-acidic soils. *Forest Ecol. Manag.* 258:600-608
- Sigurdsson B. & Gudleifsson B.E., 2013. Impact of afforestation on earthworm populations in Iceland. *Icel. Agric. Sci.* 26:21-36
- Sillet S.C., McCune B., Peck J.E., Rambo T.R. & Ruchty A., 2000. Dispersal limitations of epiphytic lichens result in species dependent on old-growth forests. *Ecol. Appl.* 10 :789-799
- Similä M., Kouki J., Martikainen P. & Uotila A., 2002. Conservation of beetles in boreal pine forests: the effects of forest age and naturalness on species assemblages. *Biol. Conserv.* 106:19-27
- Siitonen J. & Saaristo L., 2000. Habitat requirements and conservation of *Pytho kolwensis*, a beetle species of old-growth boreal forest. *Biol. Conserv.* 94:211-220
- Siira-Pietikäinen A. & Haimi J., 2009. Changes in soil fauna 10 years after forest harvestings: Comparison between clear felling and green-tree retention methods. *Forest Ecol. Manag.* 258:332-338
- Smith J.E., Molina R., Huso M.M.P., Luoma D.L., McKay D., Castellano M.A., Lebel T. & Valachovic Y., 2002. Species richness, abundance, and composition of hypogeous and epigeous ectomycorrhizal fungal sporocarps in young, rotation-age, and old-growth stands of Douglas-fir (*Pseudotsuga menziesii*) in the Cascade Range of Oregon, U.S.A. *Can. J. Bot.* 80:186-204
- Sohlenius B., 2002. Influence of clear-cutting and forest age on the nematode fauna in a Swedish pine forest soil, *Appl. Soil Ecol.* 19:261-277
- Speight M.C.D., 1989. Les invertébrés saproxyliques et leur protection. Strasbourg, Conseil de l'Europe, 78 pages
- Spence J.R., Langor D.W., Niemela J., Carcamo H.A. & Currie C.R., 1996. Northern forestry and carabids: the case for concern about old-growth species. *Ann. Zool. Fenn.* 33:173-184
- Sroka K. & Finch O.D., 2006. Ground beetle diversity in ancient woodland remnants in north-western Germany (Coleoptera, Carabidae). *J. Insect. Conserv.* 10:335-350
- Stenbacka F., Hjältén J., Hilszczanski J. & Dynesius M., 2010. Saproxylic and non-saproxylic beetle assemblages in boreal spruce forests of different age and forestry intensity. *Ecol. Appl.* 20:2310-2321
- Szilávecz K. & Csuzdi C., 2007. Land use change affects earthworm communities in Eastern Maryland, USA. *Eur. J. Soil Bio.* 43:S79-S85
- Taboada A., Kotze D.J., Tarrega R. & Salgado J.M., 2008. Carabids of differently aged reforested pinewoods and a natural pine forest in a historically modified landscape. *Basic Appl. Ecol.* 9:161-171
- Toigo M., Paillet Y., Noblecourt T., Soldati F., Gosselin F. & Dauffy-Richard E., 2013. Does forest management abandonment matter more than habitat characteristics for ground beetles? *Biol. Conserv.* 157:215-224

- Twieg B.D., Durall D.M. & Simard S.W., 2007. Ectomycorrhizal fungal succession in mixed temperate forests. *New Phytol.* 176:437-447
- Uotila A. & Kouki J. 2005. Understorey vegetation in spruce dominated forests in eastern Finland and Russian Karelia: successional patterns after anthropogenic and natural disturbances. *Forest Ecology and Management* 215:113-137.
- Vandekerckhove K., De Keersmaeker L. Menke N., Meyer P. & Verschelde P., 2009. When nature takes over from man: Dead wood accumulation in previously managed oak and beech woodlands in North-western and Central Europe. *Forest Ecol. Manag.* 258:425-435
- Verheyen K. & Hermy M., 2004. Recruitment and growth of herb-layer species with different colonizing capacities in ancient and recent forests. *J. Veg. Sci.* 15:125-134
- Vetaas O.R., 1997. The effect of canopy disturbance on species richness in a central Himalayan oak forest. *Plant Ecology* 132:29-38
- Waters J.R., McKelvey K.S., Luoma D.L. & Zabel C.J., 1997. Truffle production in old-growth and mature fir stands in north-eastern California. *For. Ecol. Manage.* 96:155-166
- Winter S. & Möller G.C., 2008. Microhabitats in lowland beech forests as monitoring tool for nature conservation. *Forest Ecol. Manag.* 255:1251-1261
- Wu Y.T., Wubet T., Trogisch S., Both S., Scholten T., Bruelheide H. & Buscot F., 2013. Forest age and plant species composition determine the soil fungal community in a Chinese subtropical forest. *PLoS ONE* 8(6):e66829. doi:10.1371/journal.pone.0066829
- Yeates G.W., Hawke M.F. & Rijske W.C., 2000. Changes in soil faune and soil conditions under *Pinus radiata* agroforestry regimes during a 25-years tree rotation. *Biol. Fertil. Soils* 31:391-406
- Yeates G.W., 2007. Abundance, diversity and resilience of nematode assemblages in forests soils. *Can. J. For. Res.* 37:216-225
- Zaitsev A.S., Chauvat M., Pflug A. & Wolters V., 2002. Oribatid mite diversity and community dynamics in a spruce Chronosequence. *Soil Biol. Biochem.* 34:1919-1927