

Incidence des pratiques agricoles passées sur la biodiversité spécifique en milieu forestier dans l'Est de la France.

Etienne Dambrine

Programme Biodiversité.

Incidence des pratiques agricoles passées sur la biodiversité spécifique en milieu forestier dans l'Est de la France.

Rapport final

Organisme Coordinateur: INRA Nancy

Coordinateurs Scientifiques: E. Dambrine et J. L. Dupouey

A. Rappel des objectifs de l'étude.

1- Recherche d'un échantillon statistiquement représentatif de parcelles forestières sur terrains acide et calcaire dans l'Est de la France ayant divers passés agricole (anciens et récents) et reconstitution de leur utilisation passée par des études historiques et archéologiques.

2- Analyse de la biodiversité botanique des parcelles en fonction de leur utilisation ancestrale, et de leur utilisation actuelle.

3- Analyse des sols en temps que facteurs de cette biodiversité. Identification de traceurs chimiques et microbiologiques de l'utilisation agricole passée des parcelles.

4- Mesure de l'influence du passé agricole sur la productivité actuelle des peuplements.

5- Elaboration d'une méthode de diagnostic, pour juger de la valeur patrimoniale des forêts attribuable à l'occupation ancienne. Cet outil pourra être appliqué dans le cadre de la mise en réserve intégrale de territoires forestiers.

B. Bilan des travaux effectués et résumé des conclusions

1- Evolutions historiques de l'usage des forêts

- Dans les Vosges, sur terrain acide, les parcellaires de 16 fermes Vosgienne, abandonnées entre 1898 et 1940 ont été identifiés sur des documents historiques et sur le terrain, et 5 usages anciens des parcelles ont été répertoriés: jardin, terre labourée, pré de fauche, pâture et forêt immémoriale. Une étude historique des usages agricoles en cours au XIXème siècle a parallèlement été effectuée (Koerner 1999). Ces fermes ont été reboisées par plantation de résineux, majoritairement d'épicéa, immédiatement après l'abandon. La distribution des usages dans le paysage obéit à une logique générale (figure 1): L'habitation et le jardin se trouvent à proximité immédiate d'une source. Les prés, généralement irrigués par une eau additionnée de lisier se trouvaient en contrebas, tandis que les terres se trouvent au dessus de l'habitation, en

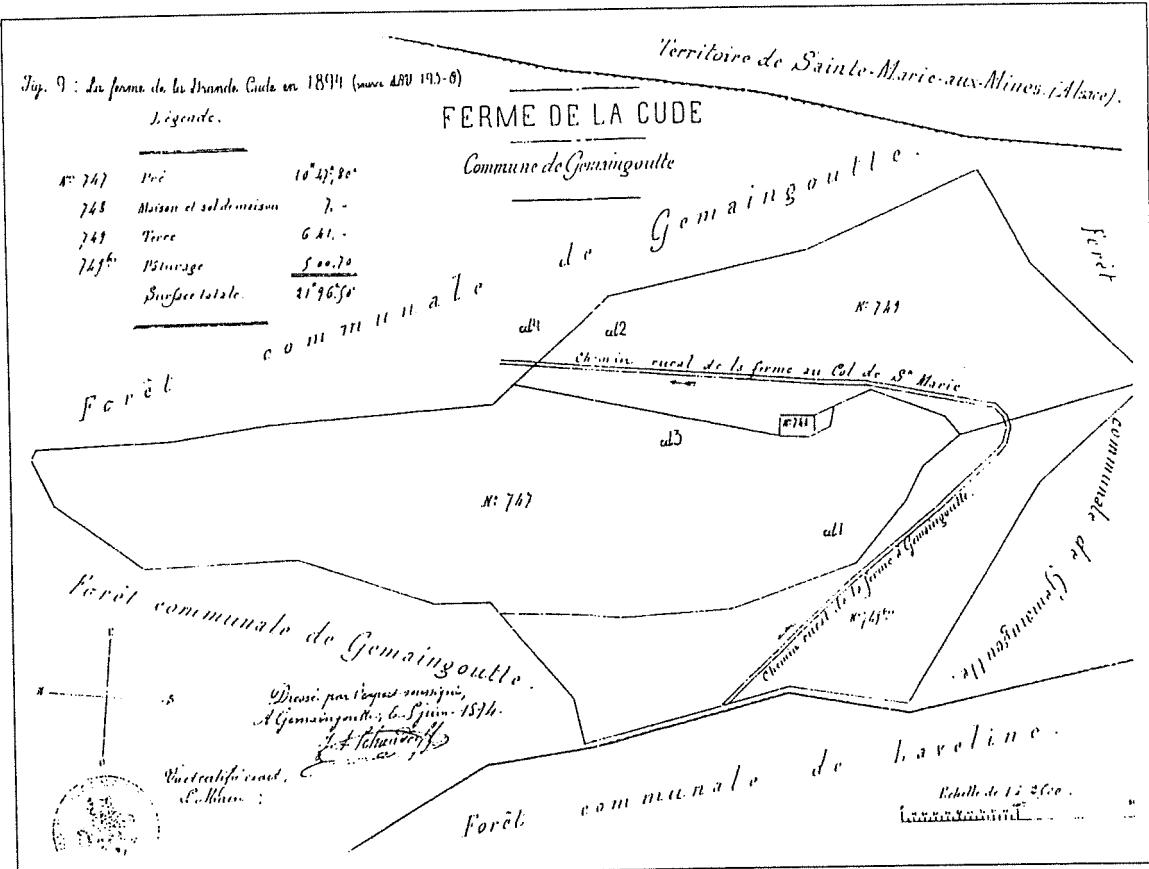


Fig 1 : Plan cadastral de la ferme de La Cude (in Kørner 1993)

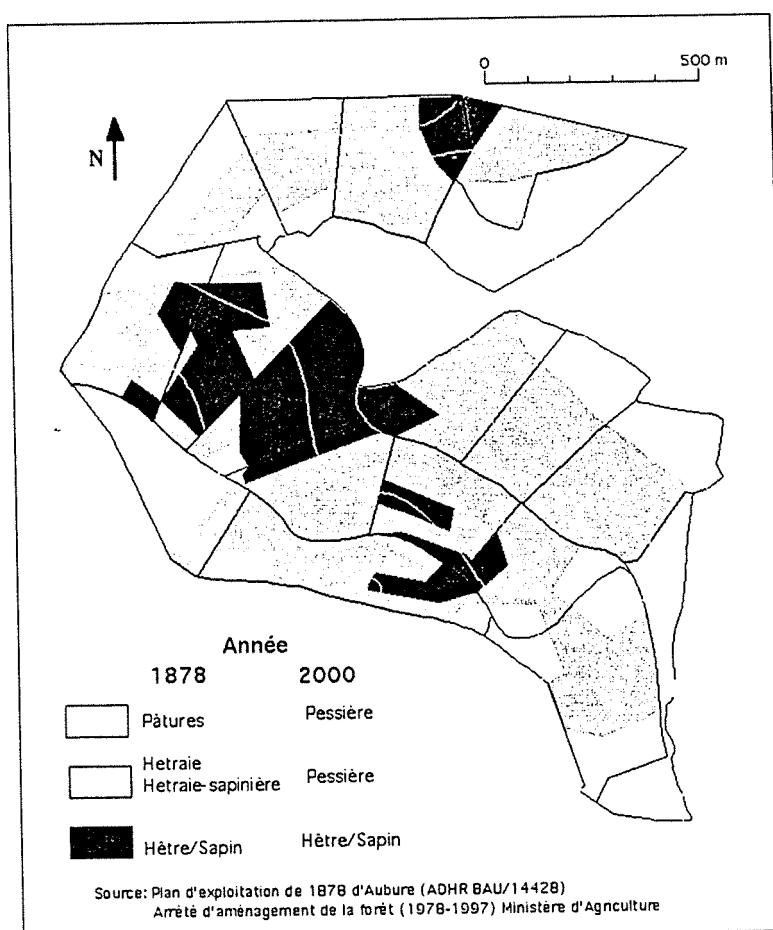


Fig 2 : Evolution de l'usage des sols de la forêt communale d'Aubure

orientation favorable. Les pâtures et les anciennes forêts sont fréquemment éloignées de l'habitation. Cette distribution constitue dans certains cas un biais méthodologique à notre étude de l'influence de l'action humaine sur la biodiversité. Cependant cette logique générale souffre de beaucoup d'exceptions et des distributions en lanières parallèles à la pente et sans relation avec les facteurs du milieu ne sont pas rares.

A l'échelle d'une commune forestière des Hautes Vosges (Aubure), l'occupation ancienne des forêts a été reconstituée à partir d'une étude historique (Koerner 1993). Comparées à la situation actuelle, 3 types d'évolutions ont été observées (figure 2): la transformation de hêtre /ou sapinière en pessière, la transformation de chaumes partiellement arborées en pessières et enfin le maintien de la hêtre sapinière immémoriale. Là encore, la distribution des usages est fonction de logiques paysagères: les anciennes chaumes et pâtures se trouvent en majorité sur les crêtes et en bas de versant, et la forêt immémoriale est plus développée en versant exposé au Nord.

Ces transformations sont représentatives des évolutions dominantes de la montagne Vosgienne. Une analyse historique montre que le taux de boisement de 3 communes des Hautes Vosges (Aubure, Gemaingoutte et Fréland) montre que leur surface forestière a doublé depuis l'établissement du premier cadastre (Koerner 1993). Ces évolutions parallèles ont eu lieu dans l'ensemble des moyennes montagnes françaises en général.

- Sur le plateau calcaire Lorrain, deux des parcellaires gallo-romains sur calcaire qui jalonnent les forêts le long de l'axe Nancy-Neufchâteau ont été cartographiés, l'un, peu étendu (20 ha) sur le secteur forêt de Thuilley aux Groseilles (figure 3a), l'autre, plus vaste (200 ha) en forêt de St Amond (figure 3b). Ces parcellaires ont été datés de l'époque gallo-romaine à l'issue d'un fouille menée en collaboration avec la DRAC Lorraine. Ces parcellaires ont été abandonnés au cours du 3ème siècle après J.C. Le parcellaire de St Amond n'a sans doute jamais été réoccupé depuis, la forêt étant devenue propriété de l'abbaye de Toul, puis forêt domaniale. Le parcellaire de Thuilley est situé plus près d'un village et a donc pu être utilisé plus tardivement pour le pâturage. Nous avons des éléments qui montrent que les anciens murs ont été utilisés à l'époque moderne comme source de pierres (carrière) mais l'absence de tessons récents montre que le site n'a pas été réhabilité. L'occupation gallo-romaine a été déduite à partir de la morphologie des unités et d'un gradient d'éloignement à partir du centre de chaque système agraire étudié : 5 zones ont été identifiées: les zones d'habitation, les enclos proches des habitations, les terrasses proches des habitations ou plus éloignées, de plus grande taille et encloses de murs ou délimitées par des levées de terre, et enfin les zones sans murs ni levées de terre, et donc probablement anciennement forestières (figure 3a). Nous n'avons pas trouvé de logique paysagère (orientation, pente, type de sol) simple à ces implantations si ce n'est la présence d'une ancienne voie romaine le long de laquelle elles s'organisent. Des contact pris avec différents interlocuteurs (forestiers, archéologues, érudits locaux), il ressort que ces exemples d'anciens cadastres gallo-romains en forêt seraient la règle, et non l'exception. La

Thuilley-aux-groseilles

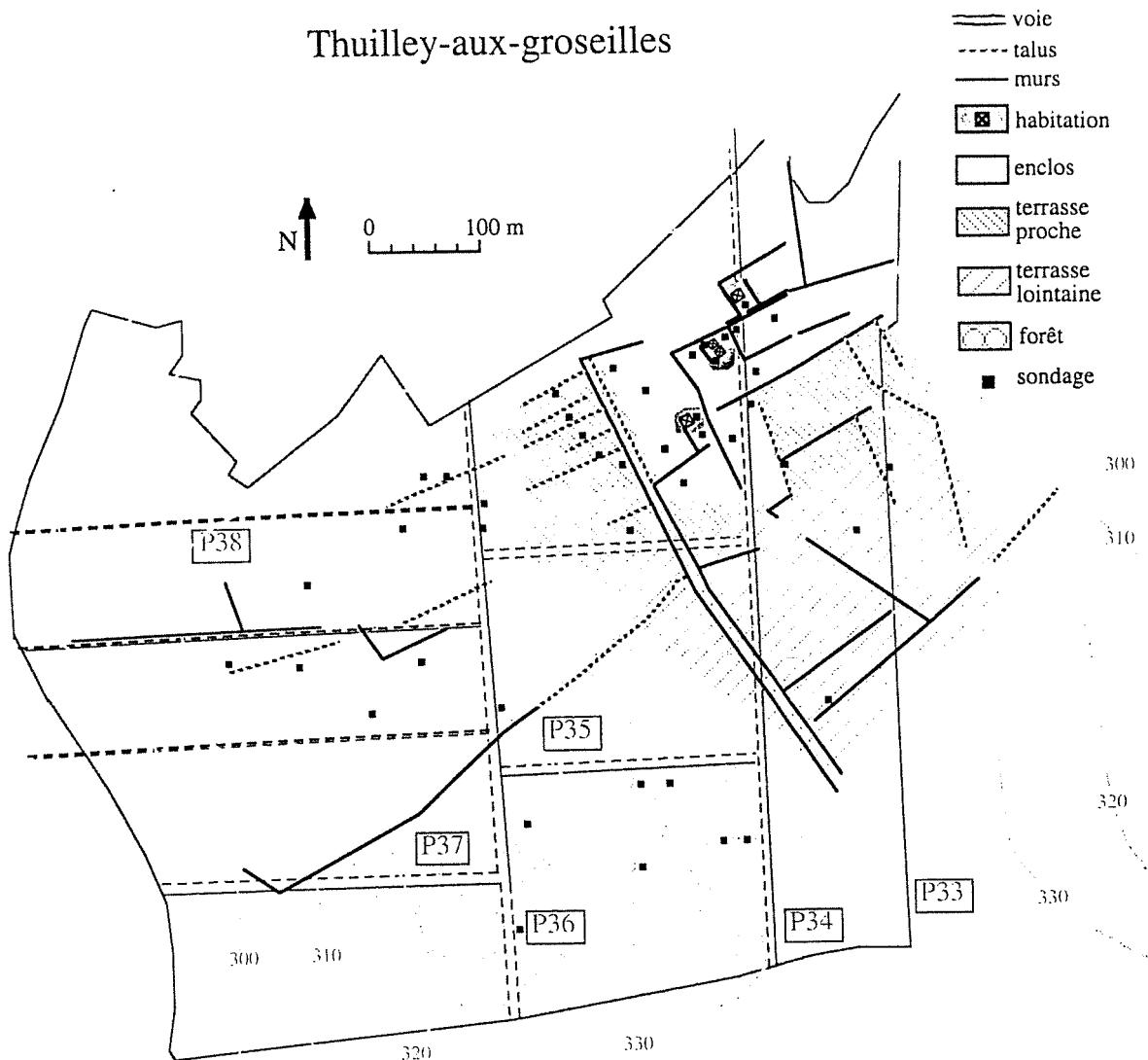


Figure 3a: parcellaire gallo-romain de Thuilley aux groseilles et indication des anciens usages

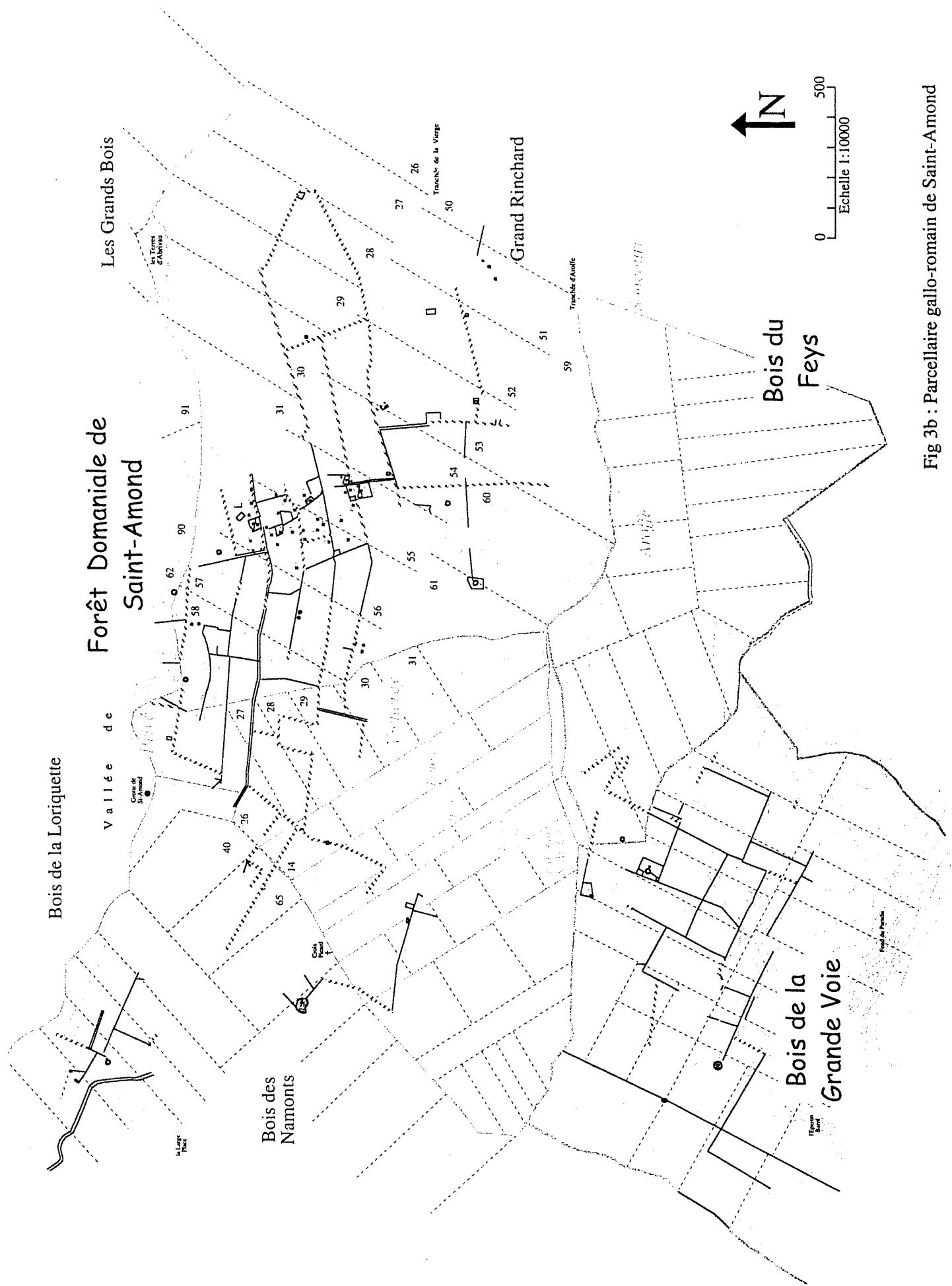


Fig 3b : Parcellaire gallo-romain de Saint-Almond

Figure 4 : Richesse spécifique et coefficient d'Ellenberg pour l'azote en fonction de l'utilisation ancienne dans les fermes vosgiennes

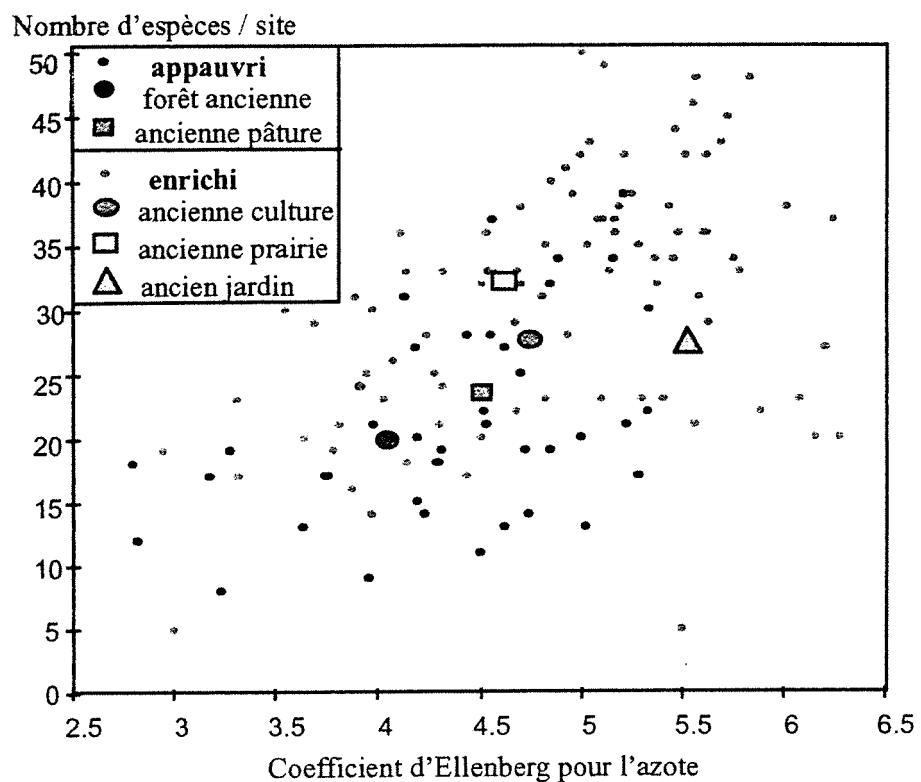
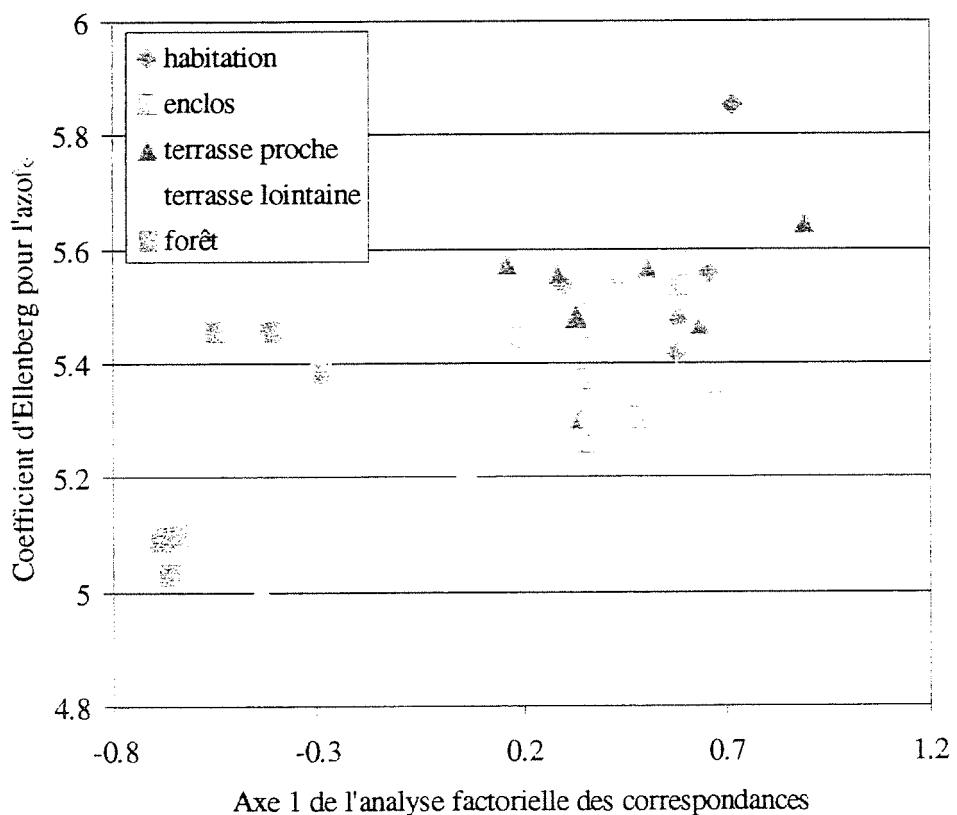


Figure 5 : Valeur indicatrice pour l'azote et position sur l'axe 1 d'une analyse factorielle des correspondances de la végétation du site gallo-romain de Thuilley



cartographie des parcellaires anciens entreprise en forêt de Haye suggère d'ailleurs un défrichement presque total de cette forêt, pourtant considérée jusqu'à aujourd'hui comme immémoriale.

Dans tous les sites étudiés, les propriétés des zones ayant subi d'anciens usages agricoles ont été comparées à celles ayant subi le moins de perturbations.

2- Biodiversité botanique et usages anciens

Des relevés phytoécologiques ont été effectués sur les parcellaires modernes des Vosges ainsi que sur les parcellaires gallo-romains, en distinguant les zones ayant subi différents usages.

Dans les Vosges cristallines et gréseuses comme sur le Plateau calcaire Lorrain, c'est à dire pour des usages agricoles datant de 100 ou 2000 ans respectivement, l'analyse factorielle de la végétation forestière actuelle montre des différences nettes de composition floristique entre parcelles (figures 4 et 5). La végétation des jardins, anciennes terres et anciens prés vosgiens, et celle des parcelles d'habitation, d'enclos et de terrasses proches du Plateau Lorrain apparaît systématiquement plus nitrophile et neutrophile que celle des anciennes forêts. Ce caractère plus nitrophile et neutrophile est confirmé par le calcul des indices d'Ellenberg correspondants. En revanche, la végétation des anciennes forêts ou des pâtures apparaît plus acidiphile.

Dans le contexte acide des forêts vosgiennes, l'utilisation agricole ancienne est presque uniquement marquée par l'apparition, dans les zones enrichies, d'un cortège d'espèces à tendance rudérale, sans appauvrissement du cortège initial des forêts anciennes. La richesse de ce cortège varie en fonction de la richesse du milieu édaphique initial. En revanche, sur le plateau calcaire, on observe à la fois un apport de nouvelles espèces dans les zones cultivées et la raréfaction de certaines espèces, caractéristiques des zones peu perturbées, le plus souvent à faible capacité de dispersion (Tableau I). En conséquence, en forêt vosgienne, l'usage agricole ancien est marqué par une forte augmentation du nombre d'espèces présentes, alors que dans le contexte calcaire gallo-romain, cette augmentation est beaucoup moins marquée.

Les différences observées de composition botanique entre les forêts utilisées anciennement ou non par l'agriculture dépassent en ampleur comme en qualité, celles que l'on observe à l'intérieur d'une surface destinée à un usage. Elles ne reflètent que secondairement les choix stationnels effectués par le cultivateur pour destiner un espace à un usage.

Tableau I: Quelques espèces caractéristiques du zonage archéologique. Site de Thuilley-aux-Groseilles

Espèces	Maisons, enclos et terrasses proches (22 placettes)	Terrasses lointaines et forêts (21 placettes)
<i>Thuidium tamariscinum</i>	27%	100%
<i>Potentilla sterilis</i>	23%	95%
<i>Carex digitata</i>	27%	90%
<i>Convallaria majalis</i>	18%	81%
<i>Carex montana</i>	5%	67%
<i>Hordelymus europaeus</i>	5%	48%
<i>Neotia nidus-avis</i>	9%	48%
<i>Cephalanthera sp.</i>	0%	33%
<i>Ornithogalum pyrenaicum</i>	5%	38%
...		
<i>Arum maculatum</i>	32%	5%
<i>Cardamine pratensis</i>	41%	14%
<i>Euphorbia cyparissias</i>	27%	0%
<i>Taraxacum officinale</i>	45%	10%
<i>Ranunculus auricomus</i>	100%	52%
<i>Plagiognathus undulatum</i>	77%	24%
<i>Galium odoratum</i>	91%	29%
<i>Milium effusum</i>	100%	29%
<i>Vinca minor</i>	100%	24%

3- Les modifications des sols, conservateurs de la biodiversité.

Les analyses de sols effectuées sur les parcellaires modernes et gallo-romains indiquent des différences nettes entre zones d'occupation. Les sols sont plus profonds, le pH est plus élevé, les teneurs en carbone et en phosphore sont plus élevée dans les zones anciennement cultivées, que dans les pâtures et les forêts immémoriales (Tableau II), ou les zones sans murs (Tableau III). Enfin l'abondance isotopique en ^{15}N (delta ^{15}N) des sols est aussi plus élevée. Les concentrations en P des parcelles enrichies dépassent nettement les valeurs observées dans la cadre du réseau Renecofor ou du réseau des hêtraies du Nord Est (Brêthes et Ulrich, 1994; Duquesnay 1999) de sorte qu'elles ne semblent pas pouvoir provenir de différences préexistantes à l'occupation.

Tableau II: Propriétés des sols de forêts vosgiennes en fonction de leur usage ancien

	Nombre de sites	$\delta^{15}\text{N}$ sol	N sol	$\delta^{15}\text{N}$ fougère	P sol	C/N	pH
forêt	19	0.03a	0.50	-4.44a	0.29a	17.9ab	4.0a
pâture	6	1.38ab	0.64	-3.44ab	0.45a	19.4a	4.2ab
terre	23	1.63b	0.48	-2.72bc	0.46a	16.4ab	4.2ab
pré	19	2.53bc	0.55	-2.55bc	0.43a	15.4ab	4.1a
jardin	6	3.82c	0.35	-2.20c	1.71b	14.0b	4.6b
F	4,68	18.59 ***	1.79 ns	16.13 ***	6.16 ***	2.64 *	3.64 *

Tableau III -Propriétés des sols en fonction de l'usage antique. Site de Thuilley aux Groseilles.

Les teneurs en P des feuilles de chêne sont aussi indiquées

	Nbre de sites	poteries	P2O5 sol (%)	P foliaire (%)	pH	C (%)	C/N	$\delta^{15}\text{N}$	NO ₃ * mg.kg ⁻¹
Maisons	5	2.40	0.36	1.53	7.1	7.7	13.0	1.92	52.7
Enclos	10	1.10	0.23	1.57	7.1	8.2	13.3	0.99	63.9
terrasses proches	7	0.29	0.15	1.19	7.2	7.1	13.2	1.20	56.7
terrasses éloignées	14	0.14	0.11	0.89	6.7	7.1	14.2	0.80	67.1
forêts	7	0.07	0.10	0.87	6.9	6.8	14.1	0.61	40.8
total	43								
F		8.6***	10.4***	5.1*	9.2***	3.1*	2.9*	5.0**	

*quantité moyenne de N-NO₃ produit après 15 semaines d'incubation à pF 2

Figure 6. Azote minéral du sol avant et après 1 mois d'incubation au laboratoire dans les sols de parcelles de 4 fermes vosgiennes (Cude, Solem, Feigne, Muesbach) ayant subi des usages agricoles différents (Jussy 1998)
 (forêt immémoriale, terre labourée, jardin, pré et pâture)

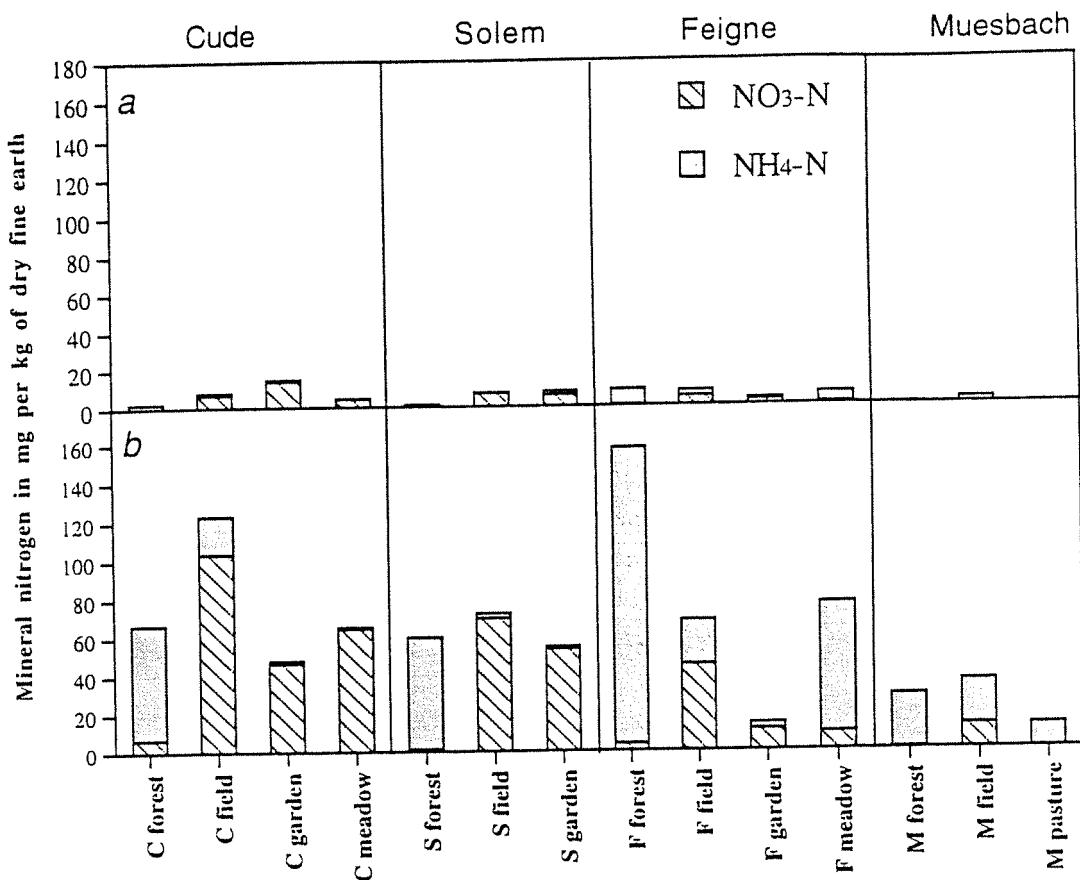
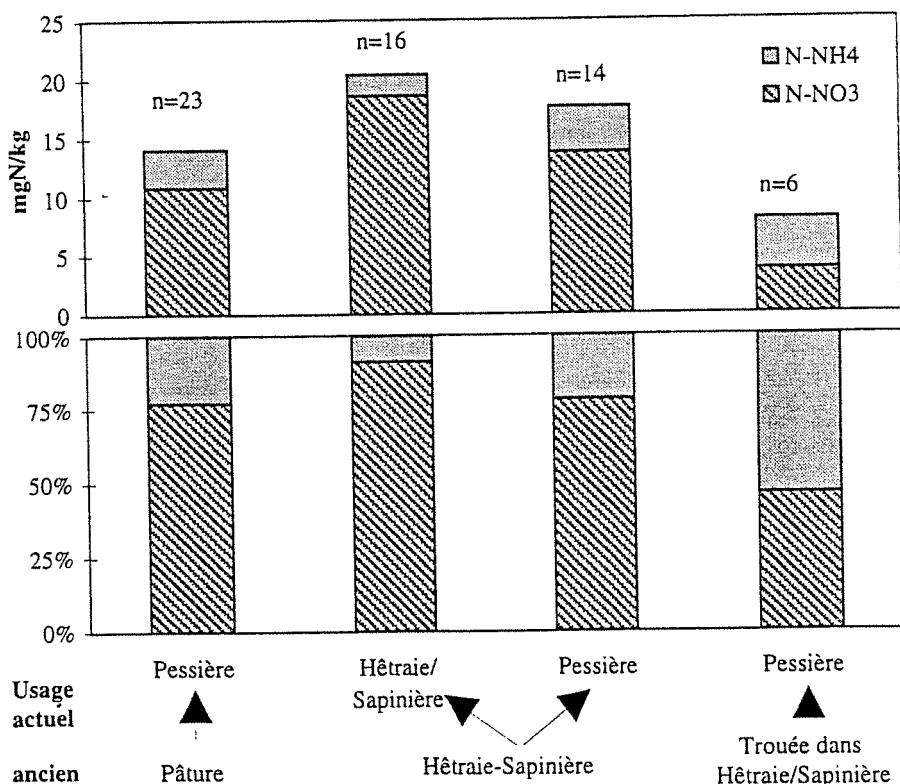


Figure 7. Production absolue de nitrate et d'ammonium et pourcentage relatif de chaque forme à l'issue d'une incubation en laboratoire des sols de la forêt d'Aubure pendant 4 semaines à 15°C



Concentrations en P et en ^{15}N constituent des marqueurs fidèles de l'intensité des anciens usages. L'enrichissent en P est classiquement utilisé en archéologie car il marque spécifiquement les apports de fumier, de lisier ou d'ossements d'origine animale. La persistance de teneurs élevées est liée à sa très faible mobilité dans les eaux de drainage et à une faible insolubilisation. L'utilisation de abondance isotopique en ^{15}N est nouvelle (Koerner et al., 1999a). L'augmentation du delta ^{15}N peut résulter de plusieurs processus qui tous contribuent à une minéralisation accrue de la matière organique: (1) minéralisation des humus et de la matière organique d'origine forestière du sol lors du déboisement et de la mise en culture, (2) apports de fumier ou lisier enrichi en ^{15}N par volatilisation d'urée, (3) drainage de nitrate à bas delta ^{15}N dans les sols forestiers ayant subi la culture. Il semble que l'abondance isotopique en ^{15}N marque plus fortement le défrichement, tandis que la teneur en P illustre plus spécifiquement les zones fortement enrichies .

La relation entre l'affinité pour l'azote décrite par l'indice d'Ellenberg de la végétation et la production d'azote minéral par le sol a été étudiée dans chaque site.

A l'échelle de la ferme vosgienne, la nitrification potentielle nette c'est à dire la production nette de nitrate (NO_3^-) au laboratoire en conditions contrôlées, des sols anciennement fumés et cultivés est forte tandis que celle des anciennes pâtures et forêts résineuses immémoriales avoisinantes est faible voire nulle (figure 6). Par contre la minéralisation potentielle nette, c'est à dire la production d'azote minéral total ($\text{NH}_4^+ + \text{NO}_3^-$) au laboratoire en conditions contrôlées, ne diffère pas sensiblement entre anciens usages (Jussy 1998). La faible nitrification nette des sols très acides à rapport C/N élevé sous forêt résineuse est classique, et s'explique par la faible disponibilité d'azote labile du sol par rapport à l'abondance du carbone. La forte nitrification nette de sols forestiers anciennement fumées s'expliquerait partiellement par la conservation et le turn over d'un stock d'azote labile à $\delta^{15}\text{N}$ élevé d'origine agricole. La différence de rapport C/N de la matière organique totale des sols anciennement fumés ou non fumés n'est pas suffisante pour l'expliquer. D'autre part, l'enrichissement en P ne modifie pas, ou déprime même la nitrification nette (Moares 2000). Elle requiert que des populations bactériennes ou fongiques très différentes aient pu se maintenir à très faible distance (quelques dizaines de mètres), sans que le développement de la forêt ne les homogénéise. Dans ce contexte, la plus grande abondance d'espèces végétales nitrophiles apparaît liée à la disponibilité du nitrate, plus que d'azote total. Cette proportion variable de nitrate dans l'alimentation des espèces de sous bois serait à l'origine de différences d'abondance isotopique mesurées dans une fougère (*Dryopteris carthusiana*) (Tableau II)

A l'échelle d'une forêt communale, il apparaît que la minéralisation et la nitrification potentielle nette est plus forte dans les anciennes forêts mélangées en versant Nord et plus faible en versant Sud et dans les anciens pâturages et trouées plantés d'épicéa (figure 7). Ce constat amène une confirmation du schéma obtenu sur les fermes vosgiennes pour la faible nitrification des pâturages, mais de manière générale la nitrification paraît réduite sous épicéa, quelque soit

l'antécédent, de sorte qu'il pourrait aussi s'agir de l'effet spécifique de l'épicéa. En revanche, il apparaît que la nitrification des forêts anciennes mélangées peut être relativement élevée (Jussy et al., 2000).

- A Thuilley, sur sol à pH neutre, l'ensemble de l'azote minéralisé au laboratoire est nitrifié et la production nette de nitrate ne distingue pas les usages antiques des sols (Tableau III). Par contre des mesures complémentaires montrent que les teneurs foliaires en P des chênes sont nettement plus élevées dans les zones encloses de murs qu'en dehors (figure 8). Il semble donc que les plus forts indices d'affinités pour l'azote (indice N d'Ellenberg) dans les enclos soient plus le fait d'un enrichissement général (P et pH plus élevé) que le reflet d'une plus grande disponibilité d'azote.

La méthode de mesure de la minéralisation nette utilisée, si elle permet de faire ressortir des divergences profondes de fonctionnement microbiologique entre sites, n'est pas à même de mesurer une différence de production brute d'azote minéral ou de nitrate. Or seule cette mesure permettrait d'avoir accès au flux d'azote minéral produit et pour lequel les racines rentrent en concurrence avec les micro-organismes du sol. La compréhension des relations entre fourniture azotée du sol et affinité de la flore pour l'azote passe par des mesures de production brute d'azote et de diversité microbiologique.

4- Croissance des peuplements

La croissance des peuplements a été mesurée dans le cadre de l'étude des fermes Vosgiennes (Koerner et al., 1999b). On observe qu'en moyenne la hauteur dominante à 90 ans des peuplements sur anciens jardins et prés terres cultivées (38.3 m et 37.7 m respectivement) est supérieure à celle des peuplements sur terres cultivées et pâtures (35.4 m). Ces différences sont probablement partiellement liées à des différences de régime hydrique préexistantes et mises à profit par l'activité humaine, mais reflètent aussi très probablement l'enrichissement par la fumure. La hauteur dominante des peuplements plantés sur d'anciennes fermes est très supérieure à celle des forêts anciennes (30.1 m) mais cette différence reflète en général le fait que l'épicéa est l'espèce de plantation tandis que le sapin domine en forêt immémoriale. Cependant cette différence a aussi été observée dans les deux fermes où les espèces forestières étaient les mêmes quelque soit l'usage ancien. Cet accroissement de la productivité forestière s'accompagne d'une augmentation de la fréquence des pourritures de coeur (*Fomes annosus*).

5 - Conclusions, implications pour la gestion et perspectives

La biodiversité forestière actuelle résulte en grande partie, pour sa composante végétale du moins, de l'histoire des usages anciens. Un des résultats majeurs de cette étude est qu'il existe un cortège d'espèces végétales spécifiquement liées à la continuité de l'état boisé sur de longues périodes. Ces espèces tendent à disparaître sous l'effet de la mise en culture. A l'inverse, l'usage agricole d'un sol forestier pendant quelques centaines d'années permet l'introduction d'un riche cortège d'espèces à tendance nitrophile. Ces arrières-effets de l'agriculture sont de très longue durée, voire irréversibles à l'échelle historique.

L'intensité et l'importance spatiale de l'impact de l'usage ancien des sols sur la biodiversité forestière ont été largement sous-estimés. Alors que nous connaissons avec précision l'ampleur des reboisements effectués depuis le XIX^e siècle, les fluctuations antérieures de la surface forestière sont encore très mal connues. Nos travaux en cours ainsi que de nombreuses prospections archéologiques forestières suggèrent un très large déboisement à l'époque gallo-romaine (Ile-de-France -Chantilly, Rambouillet, Compiègne-, Normandie -Brotonne-, Bourbonnais -Tronçais-, Vosges du Nord, Châtillonnais, Plateau de Langres, Jura...). Il reste un énorme travail d'histoire et d'archéologie forestières à effectuer afin de rendre plus systématiques la connaissance et la mesure de ces impacts anciens.

Les mécanismes de maintien de cette mémoire des écosystèmes forestiers, tant au niveau des sols que de la démographie des espèces sont encore très mal connus. Quels sont les mécanismes microbiens par lesquels sont entretenus des différences de cycle des éléments minéraux, en particulier de l'azote ? Quelle est la part des phénomènes de compétition et de dispersion d'une part et de modification des niches écologiques d'autre part dans l'explication des divergences floristiques entre anciennes pratiques ?

Deux conséquences immédiates pour la gestion forestière apparaissent :

- la valeur patrimoniale des forêts dépend de l'histoire de l'utilisation du sol. La présence de sites anciennement cultivés en forêt augmente la diversité des habitats, et donc la diversité globale de la forêt. Cette augmentation se fait cependant au profit d'espèces à tendance rudérale et au détriment d'espèces de forêts anciennes, plus rares et à modes de dispersion peu efficaces. Les décisions de mise en réserve devraient donc absolument être raisonnées en fonction de ce paramètre. La seule prise en compte d'indicateurs indirects de "naturalité" de la forêt est

insuffisante et la recherche des zones à préserver doit impérativement se baser sur une analyse historique précise.

- les zones anciennement cultivées sont nettement plus fertiles que les forêts anciennes. Cet avantage pourrait avec profit être valorisé lors des aménagements par des choix sylvicoles adaptés. En particulier, les zones anciennement cultivées pourraient probablement supporter des essences plus exigeantes que le seul épicéa, tels que les feuillus précieux. Des essais seraient à mettre en place rapidement afin de le montrer.

Articles acceptés (juillet 2000), présentés en annexe:

Jussy J. H., Koerner W., Dambrine E., Dupouey J. L., Benoit M. (1999) Effects of past land use on nitrification in forest soils. (soumis Eur J. Soil Sci.).

Koerner W., Benoit M., Dambrine E., Dupouey J. L. (1999b) Influence des anciennes pratiques agricoles sur la végétation et les sols des anciennes forêts reboisées dans le massif vosgien. Rev. For. Fr. LI 2, 231-238.

Koerner W., Dambrine E., Dupouey J. L., Benoît M. (1999a) The $d^{15}\text{N}$ of forest soil and understorey vegetation reflects the former agricultural land use. Oecologia 121, 3, 421-425

Koerner W., Dupouey J.L., Dambrine E., Benoit M. (1997) Influence of past land use on the vegetation and soils of present day forest in the Vosges mountains. Journal of Ecology 85, 351-358.

Articles soumis et en préparation (juin 2000)

Jussy J. H., Koerner W., Moares C., Dambrine E., Dupouey J. L., Zeller B., Benoit M. (2000) Influence de l'usage ancien des sols sur le cycle de l'azote dans les forêts vosgiennes. Etude et Gestion des Sols (soumis)

Dupouey J.L., Dambrine E., Moares C., Lafitte J.D. (2000) Irreversible impact of past land use on forest biodiversity (en prep)

Communications orales:

Moares C. (2000) Effets de l'usage antique des sols sur l'écologie des forêts actuelles. Journées d'Ecologie Fonctionnelle. La Londe-les-Maures, 2-9 mars.

Dupouey J.L. (2000) Biodiversité forestière et usage ancien des sols. Séminaire invité, Maîtrise d'Archéologie, Université Paris I.

Jussy J. H. (2000) Influence de l'usage ancien des sols sur le cycle de l'azote dans les forêts vosgiennes. Journées Régionales de l'AFES, Nancy, 25-28 avril

Dambrine E. et Dupouey J.L. (2000) Effets de l'usage antique des sols sur l'écologie des forêts actuelles. Tournée de terrain, Journées Régionales de l'AFES, Nancy, 25-28 avril.

Rapports, mémoires, chapitres:

AFAN (1998) Opération de sondages archéologiques dans la cadre du Programme Biodiversité de L'INRA Nancy. Rapport DRAC (30p).

Jussy J. H. (1998) Minéralisation, nitrification et prélèvement racinaire dans des écosystèmes forestiers sur sols acides. Rôle de l'essence, du stade de développement du peuplement et de l'usage ancien des sols. Thèse, Université H. Poincaré, Nancy, 161 p.

Koerner W (1993) Histoire de l'utilisation des sols et déperissement de la forêt vosgienne à l'échelle locale et parcellaire. Maîtrise, Université Paris I 128p

Koerner W (1994) Histoire des parcelles forestières: d'un passé agricole à une fertilité actuelle du milieu. DEA Géographie. Université Paris I. 61p

Koerner W (1999) Conséquences des anciennes pratiques agricoles sur la flore, la fertilité des sols et la production forestière dans les Vosges. Thèse Géographie Université Paris I. 235 p.

Koerner W., Dupouey J. L., Dambrine E., Benoit M. (1998) L'évolution des espaces forestiers et les conséquences pour leurs fertilités. In Des bois dont on fait les Vosges. Une histoire de la forêt vosgienne. pp 174-183. Epinal

Marchand A. (1999) Influence de l'usage antique des sols sur la fertilité et la biodiversité en forêt. Parcellaire de St Amond. Mémoire BTS Forêt.

Pierron A. (1999) Influence de l'usage antique des sols sur la fertilité et la biodiversité en forêt. Parcellaire de Thuilley. Mémoire BTS Forêt.

Influence of past land use on the vegetation and soils of present day forest in the Vosges mountains, France

W. KOERNER, J.L. DUPOUHEY,* E. DAMBRINE† and M. BENOÎT

INRA-Systèmes Agraires et Développement, BP 35, 88501 Mirecourt Cedex, France, +33/29 38 55 00;

koerner@mirecourt.inra.fr, *Unité d'Ecophysiologie forestière, INRA-Nancy, 54280 Champenoux, France,

†Unité Microbiologie, Biogéochimie et Pathologie des Écosystèmes forestiers, INRA-Nancy, Champenoux, France

Summary

1 Afforestation has been widespread in western Europe over the past 200 years. In France, nearly half of the current forested area has previously been used for agricultural purposes.

2 The impact of previous land use on vegetation (physiognomy, species richness and Ellenberg's indicator value) and soil (carbon, nitrogen, phosphorus contents and pH) in the Vosges mountains (north-eastern France) was studied. Previous land uses were classified into four categories (old forest, pasture, cropland, garden) based on historical records. The potential bio-indicative value of $\delta^{15}\text{N}$ as a marker of these previous land uses was also tested.

3 Previous croplands and gardens displayed a higher species richness than old forests (24, 27 and 16 species per plot, respectively), higher Ellenberg's indicator values for nitrogen, humidity and pH and higher vegetation cover. Vegetation of previous pastures was very similar to old forest.

4 Soils under previous agricultural lands displayed a higher phosphorus content, higher pH values and lower C/N ratios than old forests. $\delta^{15}\text{N}$ was the lowest, at any depth, in old forests.

5 These differences could be interpreted as consequences of the fertility transfer which occurred from pastures to croplands or gardens, through the spread of animal manures on tilled areas. The persistence of such landscape differentiation, even a century later, should be taken into account in forest management.

Keywords: afforestation, $\delta^{15}\text{N}$ enrichment, Ellenberg's indicator value, fertility transfer, plant species richness

Journal of Ecology (1997) **85**, 351–358

Introduction

Human influences since preRoman times have led to large fluctuations in extent and location of forested areas in Europe. In France, the area of forest reached a minimum of 14% of the total area around 1800 (Prior 1987), but this has now increased to 25% as a result of natural and artificial afforestation during the last two centuries. Thus here, as in the rest of Europe, a large part of the present forest area was formerly used as arable land, pasture or for other agricultural purposes (Salbitano 1988; Watkins 1993). However, the specific impact of such former land use on the current state of forest ecosystems has rarely been studied, despite the possible effects on both soil properties and vegetation patterns.

The forests of the Vosges mountains are one location where the acidification and development of podzols can be attributed to episodes of anthropogenic deforestation, related to pastoralism, from the preRoman period to the Middle Ages (Guillet 1968). The long-term persistence of the effects can also be seen in Belgium, where the upper layers of forest soils still showed a higher pH, exchangeable K and Mg contents and lower organic carbon content 75 years after cultivation had been abandoned (Goovaerts *et al.* 1990) and acidification and degradation of structural properties (compaction) of soils were still observed after 150 years (Froment & Tanghe 1967).

Historical factors may also explain variations in plant community structure (Foster 1992). In forested

ecosystems this can be seen by comparing secondary woodlands with ancient woodlands. Some studies showed a decrease in species richness (Peterken & Game 1984) while in others there was little difference (Hermy 1994). Whatever the trend in the number of species, the composition of plant communities differed greatly, as species with a low colonization capacity disappeared from secondary woodlands (Peterken 1993; Hermy 1994). Similar changes had been reported by Roisin & Thill (1952) who noted an increase of nitrogen demanding species and a decrease of slow dispersal species (geophytes) in previously cultivated forests compared to ancient forests. Hill & Jones (1978), studying vegetation dynamics in afforested farmlands, found that the strong relationship between vegetation and previous land use apparent a few years after plantation was absent after 40 years although Froment & Tanghe (1967) found a long-term (150 years) disappearance of geophytes in their study. It has also been suggested that former land use could be involved in forest decline (Zeitvogel & Feger 1990; Glatzel 1991; Koerner & Tabéaud 1993; Hüttl & Schaf 1995). Tamm (1991) suggested that agricultural activities were responsible for the eutrophication of areas close to settlements through the transfer of nitrogen from extensively grazed areas.

In this study, we present preliminary results from a survey of areas in the Vosges mountains (northeastern France) that were formerly used for agricultural purposes and subsequently afforested. Palynological data indicate an intensive transformation of landscape as a result of human colonization in this area since the Bronze Age (Janssen 1981). Agricultural land extension reached a peak at the beginning of the 19th century, then a progressive abandonment of these pastures and croplands occurred as populations moved following the industrial revolution. Most of these abandoned farmlands were subsequently planted (Dion 1970), generally with *Picea abies* (nomenclature follows Tutin *et al.* 1966–1980), thus providing areas which differ in previous use but not in recent management.

The main goals of this survey were:

- 1 to study the specific impact of a number of former agricultural practices (pastures, meadows, fields or gardens) on the current state of forest ecosystems;
- 2 to find potential biological markers for former land use which is often difficult, if not impossible, to deduce from historical records.

Basic elements of soil fertility were analysed (nitrogen, carbon and phosphorus contents) together with the soil isotopic ratio $^{15}\text{N}/^{14}\text{N}$ ($\delta^{15}\text{N}$). This ratio has been shown to be significantly lower in forested soils than in cultivated soils and to depend on the type of fertilizer applied (Riga *et al.* 1971), and we tested whether it could be used as a bio-indicator of past land use and agricultural practices. Plants present in the herbaceous and tree layers were analysed in terms of community composition, diversity and indicator

value for the main environmental factors (pH, nitrogen and humidity) and related to historical use of the plots.

Materials and methods

HISTORICAL DATA COLLECTION AND SAMPLING SCHEME

Spruce plantations were sampled at six different locations in the central part of the Vosges mountains (Table 1) chosen to represent a large range of the main ecological variables: substratum (sandstone, gneiss, granite or glacial deposits), altitude (between 580 and 1000 m) and aspect. Each sampling unit included contiguous parcels of land which had previously been subjected to different agricultural uses. Former land use was assessed by analysis of the French cadastral surveys, documents which provide a map (1/2500 scale) indicating, for each agricultural parcel, the land use at time of survey (1814–1836 for first survey in this area, c. 1938 for second) as either garden, cropland, pasture, meadow or forest. A total of 22 parcels was sampled, ranging in area from a few square metres for gardens to several hectares for pastures. Six of these parcels were classified as forest in the first French cadastral survey and were mixed stands of *Abies alba* and *Fagus sylvatica*, into which *Picea abies* had recently expanded (Janssen 1981), whereas the others were used for agricultural purposes. By the second survey all were forest, having been planted with *Picea abies* (except at one location where *Abies alba* was used) between 1880 and 1936. Since plantation, all stands have been managed in the same manner, as high forest with regular thinnings. Present stand density and basal area are not dependent on previous land use and are, respectively, 353 stems ha^{-1} and $49 \text{ m}^2 \text{ ha}^{-1}$ on average.

VEGETATION SAMPLING

All vascular species and terricolous mosses present in a homogeneous central area (400 m^2) of each parcel were recorded. Each species, in each of four vertical strata (mosses, herbs, shrubs and trees), was given a value of abundance-dominance according to the standard procedure of Braun-Blanquet (1932).

SOIL SAMPLING AND ANALYSIS

Soil layers were collected in a subset of the vegetation plots (Table 1). Five individual samples from each plot were bulked. Each soil layer, after sieving at 2 mm, was analysed for pH (5 g of soil shaken with 25 g water), carbon content (Anne's method), nitrogen content (Kjeldahl's method) and phosphorus content (Duchaufour's method). See Bonneau & Souchier (1994) for a detailed description of analytical methods.

Table 1. General characteristics of sampling units and number of parcels sampled by category of previous land use

Name	Alt. (m)	Aspect	Geological substratum	Dominant tree species	Date of abandonment	Number of parcels sampled for vegetation and soil analysis (in parentheses)			
						Forest	Pasture	Crops	Gardens
Le Beulay	580–780	N–NE	granite	<i>Picea abies</i>	1880–1925	1(1)	1(1)	1(1)	–
Le Haut de la Sappe	850	NE	granito-gneiss	<i>Picea abies</i>	1925	–	2(0)	–	–
Le Muesbach	600	SE	sandstone	<i>Picea abies</i>	1896	1(1)	2(2)	3(2)	1(1)
La Grande Cude	800	N	granite	<i>Abies alba</i>	1914	1(1)	–	2(2)	1(1)
La Capitaine	900	E	glacial deposits	<i>Picea abies</i>	1936	1(0)	–	1(0)	–
Le Pré de Raves	1000	S–SW	glacial deposits	<i>Picea abies</i>	1914	2(0)	–	1(0)	1(0)

The isotopic $^{15}\text{N}/^{14}\text{N}$ ratio was measured on ground samples from a slightly different subset by mass spectrometry at the Service Central d'Analyse, Vervaison/Rhone (France). Results are expressed in ‰ deviations from the international standard atmospheric N_2 [$\delta^{15}\text{N} = (\text{R}_{\text{sample}}/\text{R}_{\text{standard}} - 1) \times 1000$ where $\text{R} = ^{15}\text{N}/^{14}\text{N}$, Mariotti 1983].

DATA ANALYSIS

The indicator value of vegetation for soil pH, nitrogen content and humidity was assessed using Ellenberg's scoring system (Ellenberg *et al.* 1992). For each vegetation plot, a weighted average was calculated for each of these three indicator values, using abundance-dominance of each species as the weighting factor. Variations of Ellenberg's indicator values between the different former land use categories were compared by analysis of variance.

Soil parameters varied with the geographical unit (mainly through the effects of geological substratum), and, within each unit, with the former land use of each sampled parcel. However, our sampling scheme (Table 1) was not sufficient to separate these two factors. Since we were mainly interested in the effect of former land use, we took old forest parcels as a

reference in each unit. Accordingly, values measured in all other parcels were transformed into percentages of the corresponding forest value.

Since meadows never differed from croplands they were merged into the cropland category.

Results

VEGETATION

Human activities modified the physiognomy, species richness and species composition as seen in the effects of previous land use on the different vegetation strata (Table 2). Total cover of the forest floor layer was higher in former croplands and gardens than in forests and pastures (Table 2) and differences can still be seen clearly in the field (Fig. 1). Whereas an average of 16 species were found in old forest parcels, 24 appeared in previous croplands and 27 in gardens. These differences were mainly due to the herb layer (Table 2). Pastures did not differ from old forests (17 species per plot). Although not statistically significant, it is interesting to note that within the tree stratum, a few more species were found in old forests than in adjacent planted areas and pastures and that mosses were more abundant in previous pastures.

Table 2. Average characteristics of vegetation in afforested stands according to former land use. Average Ellenberg's coefficient are weighted by the abundance of each species. Values were compared among land uses by analysis of variance (degrees of freedom: 3 for the model and 18 for the error)

	Former land-use				F-value	P
	forest	pasture	cropland	garden		
Number of vegetation samples	6	5	8	3	–	NS
Moss layer cover (%)	8	7	5	17	3.57	0.036
Herb layer cover (%)	56	47	94	72	–	NS
Tree layer cover (%)	71	71	65	83	–	NS
Total number of species	16.3	17.0	23.9	26.7	5.74	0.006
Number of moss species	1.8	2.6	1.6	1.0	–	NS
Number of herb species	12.5	13.8	20.1	24.0	6.75	0.003
Number of tree species	2.5	1.8	1.8	2.0	–	NS
Ellenberg's coefficient for pH	2.3	2.1	2.8	3.3	5.65	0.007
Ellenberg's coefficient for nitrogen	3.1	2.8	4.3	5.3	10.68	0.0003
Ellenberg's coefficient for humidity	3.1	2.5	3.7	4.3	6.72	0.003



Fig. 1. The Muesbach site in the Vosges mountains. The old stone wall separates two former agricultural parcels which were identified as a pasture (foreground) and cropland (background) in the 1836 cadastral survey. This area was planted with *Picea abies* in 1896 and since then this date, both parcels have been subjected to the same forest management operations.

Ellenberg's mean indicator values were significantly different between former land uses for acidity, humidity and even more for nitrogen (Table 2 and Fig. 2). The classification along an increasing gradient of nitrogen demanding vegetation was: pastures-forests-croplands-gardens. The same order appeared for indicator values of soil pH.

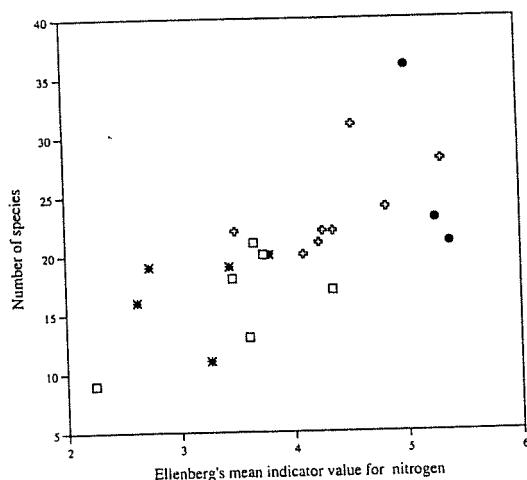


Fig. 2. Species richness in afforested stands after different categories of previous land use, according to Ellenberg's mean indicator value for nitrogen. Land uses: (●) garden; (◇) cropland; (*) pasture; (□) forest.

A total of 97 species was recorded and Table 3 shows for each species which was found in more than one plot, where it occurred. Species were ordered according to their position along the first factorial axis of a reciprocal averaging (Hill 1973). Groups of indicator species were apparent for each former land use. Previous gardens and croplands were characterized by a high frequency of nitrophilic species such as *Galeopsis tetrahit*, *Geum urbanum*, *Impatiens parviflora*, *Mycelis muralis*, *Rubus idaeus*, *Silene dioica*, *Stachys sylvatica* and *Urtica dioica*. On the other hand, old forests and pastures were characterized by a higher frequency of acidophilic or low nitrogen demanding species, e.g. *Vaccinium myrtillus*, *Luzula luzuloides*, *Leucobryum glaucum*, as well as a large number of mosses.

SOIL NUTRIENTS

Comparing soils taken from old forests, we observed differences between sites which could be attributed to substrate differences (Fig. 3). Soils developed on granite (Le Beulay and La Cude) were richer than soils developed on sandstone (Le Muesbach) with lower C/N ratio, higher pH and higher phosphorus content. On sandstone, both carbon and nitrogen contents were low (below measurable limits for nitrogen in the subsurface layers).

Besides these pre-existing differences between sites, important differentiation occurred following cultivation, especially in the surface layer (Fig. 4). Pastures were enriched in carbon (by 50%) near the soil surface in comparison with forests, and depleted in deeper layers (Fig. 4a). Gardens showed an opposite trend, with depletion in surface layers and a strong enrichment around 30 cm depth. Previous croplands showed profiles which were similar to forests.

The surface layer under gardens and pastures was highly enriched with nitrogen (70% more than nearby forests). This difference persisted in deeper layers of gardens, whereas it disappeared under pastures. Croplands were very similar to forests (Fig. 4b).

The C/N ratio was lower in the surface layer under previously farmed areas when compared to old forests (Fig. 4c), but remained lower at depth only under gardens. Similarly, the difference in pH was greatest at all depths under gardens (Fig. 4d).

Phosphorus content was twice as high in the top layer of former pastures and croplands than in old forests, and seven times higher in former gardens. This difference decreased in deeper layers for pastures, and especially for gardens (Fig. 4e).

ISOTOPIC VARIATION

At all sites, we observed an increase of $\delta^{15}\text{N}$ with soil depth and a clear and highly significant isotopic enrichment in agricultural compared to old forest samples (Fig. 5). The $\delta^{15}\text{N}$ increase due to land use

Table 3. Abundance of plant species observed in the different parcels, as a function of previous land use. Coefficients after Braun-Blanquet (1932). Only species present in two or more plots are listed. Location of sampling units: B, Le Beulay; H, Le Haut de Sappe; M, Le Muesbach; G, La Grande Cude; C, La Capitaine; P, Le Pré de Raves. Nomenclature follows Flora Europaea (Tutin et al. 1980)

	Garden			Cropland						Forest					Pasture							
	M	G	P	M	M	C	G	P	G	B	M	P	B	P	G	C	M	B	M	M	H	H
<i>Impatiens parviflora</i>	2	+
<i>Geum urbanum</i>	1	+	.	.	.	+
<i>Hedera helix</i>	+	.	.	.	+
<i>Plagiomnium undulatum</i>	1	.	.	2
<i>Melica uniflora</i>	2	.	.	2
<i>Galium odoratum</i>	1	2	.	1	1
<i>Potentilla sterilis</i>	.	+	.	.	.	+
<i>Geranium robertianum</i>	2	.	.	1	1
<i>Fraxinus excelsior</i>	4	.	+	+ 2
<i>Impatiens noli-tangere</i>	1	+	2	.	.	2	.	+
<i>Stachys sylvatica</i>	1	2	+	.	.	+
<i>Urtica dioica</i>	2	4	+	.	.	+
<i>Silene dioica</i>	2	1	+	.	1	1	1	+	.	.	.	1
<i>Poa nemoralis</i>	+	1	.	.	.	+
<i>Moehringia trinervia</i>	1	.	.	1	.	.	.	1	.	+
<i>Senecio nemorensis</i>	1	3	1	+	+	3	1	1	2	1	1	+
<i>Festuca altissima</i>	3	+	+	5	4	1	.	1	2	.	2	2	.	1
<i>Mycelis muralis</i>	1	.	+	.	.	+	.	.	1	1	.	.	.	
<i>Epilobium montanum</i>	+	1
<i>Larix decidua</i>	.	.	.	+	+	.	.	.	+	+
<i>Atrichum undulatum</i>	1	.	.	.	1	1	.	+	.	+	1	1
<i>Athyrium filix-femina</i>	1	.	1	1	.	2	2	5	.	1	.	.	1	1
<i>Dryopteris filix-mas</i>	2	.	2	3	2	.	+	2	2	+	.	1	.	1	1	1	.
<i>Rubus idaeus</i>	+	3	1	2	2	3	+	1	1	2	.	+	.	+	1
<i>Lonicera nigra</i>	.	.	.	+	1	.	.	.	+	.	.	1
<i>Galeopsis tetrahit</i>	1	2	+	.	.	+	.	+	1	+	.	.	1	.	.	.	1	.	+	.	.	.
<i>Milium effusum</i>	.	+	1
<i>Stellaria nemorum</i>	.	1	2	.	.	1	1	2	+	.	.	1	.	1	1
<i>Rhizomnium punctatum</i>	.	.	.	2	.	.	+	.	+	.	+
<i>Sambucus racemosa</i>	2	.	.	1	+
<i>Fagus sylvatica</i>	+	1	+	2	1	.	+	1	.	.	2	+	3	2	1	2	1	.	+	.	2	2
<i>Dryopteris carthusiana</i>	1	1	1	1	1	+	3	2	3	1	1	1	2	1	2	2	.	.	+	.	2	2
<i>Lysimachia nemorum</i>	+	+
<i>Prenanthes purpurea</i>	+	.	+	+	+	1	.	+	1	+	+	.	.	.	2	+	.	1	.	+	1	.
<i>Oxalis acetosella</i>	2	.	2	2	2	1	1	2	2	1	2	3	2	.	+	2	.	3	1	.	+	.
<i>Corylus avellana</i>	1	.	+	1	1	+	.	.	.
<i>Acer pseudoplatanus</i>	3	+	+	2	1	1	+	1	+	+	+	1	1	1	+	1	.	+	1	1	.	+
<i>Plagiomnium affine</i>	1	1	.	1	1	.	+	.	1	.	.	+	.
<i>Digitalis purpurea</i>	.	+	.	+	1	2	2	1	.	.	1	1	1	.	+	.	1	.	+	5	+	.
<i>Rubus fruticosus</i>	1	.	.	3	2	1	2	.	.	2	2	.	1	.	+	+	.	1	.	+	5	.
<i>Abies alba</i>	2	3	.	2	1	.	4	.	4	4	1	.	3	.	3	1	2	4	1	1	4	4
<i>Picea abies</i>	.	3	5	4	3	4	+	2	+	3	4	5	4	2	2	3	4	2	4	4	1	2
<i>Sorbus aucuparia</i>	.	.	1	.	1	+	.	+	+	+	+	+	+	+	+	.	+	.	+	1	+	.
<i>Solidago virgaurea</i>	.	.	.	+	+	.	+	.	+	.	+	.	.	+	.	+	.	.
<i>Hylocomium-splendens</i>	.	.	1	+	1	.	.	.
<i>Deschampsia flexuosa</i>	1	3	1	+	.	.	1	2	3	2	5	+	.	2	2	.	.	.
<i>Luzula luzuloides</i>	1	.	1	+	.	.	2	.	3	1	1	.	+	.	+	.	1	.
<i>Luzula sylvatica</i>	+	.	4	.	.	.	3
<i>Festuca gigantea</i>	3	.	4	.	.	3	1	.	.	1	+
<i>Galium saxatile</i>	1	+	+	.	1	1	.	1	.	.	.	1	.	1	.	.	.
<i>Hieracium murorum</i>	+	1	.	+	.	.
<i>Cytisus scoparius</i>	+	+	.	2
<i>Thuidium tamariscinum</i>	1	.	.	+
<i>Polygonatum verticillatum</i>	+	.	.	1	.	1	1	.	+	.	1	+	.	.	.
<i>Polytrichum formosum</i>	1	.	.	.	1	1	.	.	.	+	.	1	+	.	.	.
<i>Ilex aquifolium</i>	+	+	1	.	.	.
<i>Pteridium aquilinum</i>	+	1	.	.
<i>Teucrium scorodonia</i>	+	+	.
<i>Dicranum scoparium</i>	2	+	.	2	1	1	.
<i>Leucobryum glaucum</i>	1	2	.	.	.	1	.	+	.
<i>Rhytidiodelphus loreus</i>	1	.	.	.	2	1	.	+	.	.
<i>Pinus sylvestris</i>	+	+	.	.	1	.	+	.	.
<i>Carex pilulifera</i>	+
<i>Vaccinium myrtillus</i>	+	2	3	.	1	2	2	1	.	.
<i>Quercus petraea</i>	+	1	.	.	.

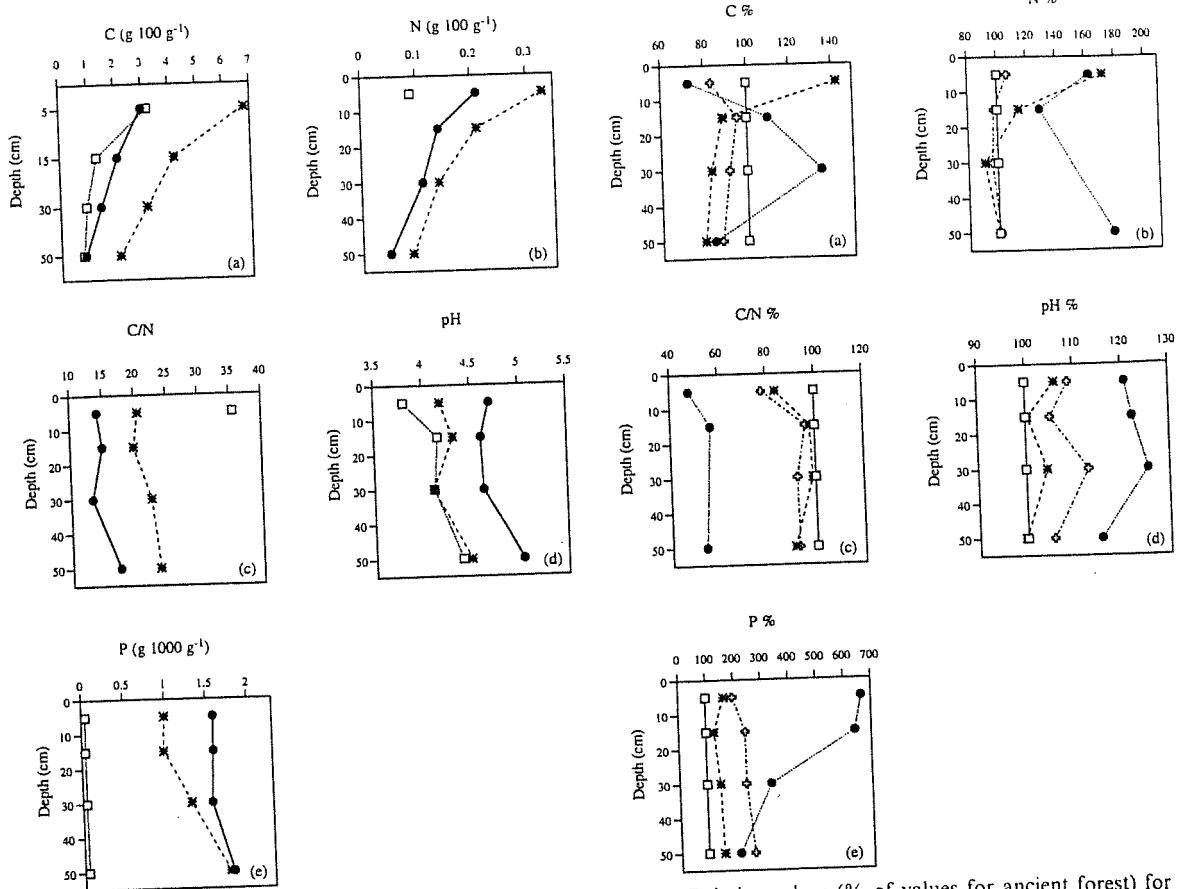


Fig. 3. Pre-existing differences between sites for carbon content (a), nitrogen content (b), C/N ratio (c), pH (d) and phosphorus content (e) in the soil profiles. Sites: (●) Le Beulay; (★) La Grande Cude; (□) Le Muesbach.

Fig. 4. Relative values (% of values for ancient forest) for (a) carbon content, (b) nitrogen content, (c) C/N ratio, (d) pH and (e) phosphorus content according to different categories of previous land use in afforested stands. Land uses: (●) garden; (⊕) cropland; (★) pasture; (□) forest.

ranged between 2.3 and 3.3% regardless of depth. At one site (La Cude), the enrichment was clearly higher in the former gardens than in the former croplands, but this difference was not observed at the other sites.

Discussion

Our study has shown that the present state of forest ecosystems differs not only between recent and ancient woodlands, but also with the type of previous land use in recent woodlands. Both vegetation and soil analyses indicated an increasing gradient of richness from pastures to croplands and gardens. Old forests were nearly as poor as pastures. These differences can be interpreted in relation to the fertility transfers which were and still are in operation in some farming systems. Transfer of elements occurred between croplands and pastures, both indirectly because cattle were fed on pastures and croplands were fertilized by animal manure collected in cowsheds and, in some cases, directly, when dung was collected in pastures and subsequently spread in croplands. Gardens benefited from this transfer even more than croplands, as is shown by their higher phosphorus content.

As a consequence of these transfers, soil organic matter was modified on a long-term basis, especially

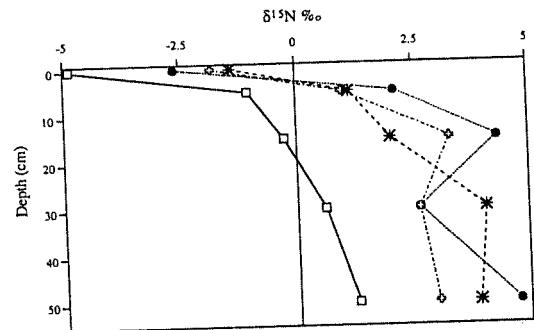


Fig. 5. Isotopic variations of nitrogen ($\delta^{15}\text{N}/^{14}\text{N}$) according to different categories of previous land use in afforested stands. Land uses: (●) garden; (⊕) cropland; (★) pasture; (□) forest.

for gardens and pastures. The maximum carbon concentration observed at the soil surface of former pastures is probably due to the decomposition of the thick root carpet of previous grassland species. On the other hand, garden parcels display a minimum at soil surface, probably linked to rapid decomposition of soil organic matter, and a maximum at around 30 cm deep which could be related to intensive soil digging and former supply of ashes from the hearth and manure.

Nitrogen isotopic enrichment of previously cul-

tivated areas can be interpreted either as a result of fertilization by animal manure, or after indirect $\delta^{15}\text{N}$ enrichment by activation of processes leading to loss of N. Manure $\delta^{15}\text{N}$ is known to be much higher than forest soils $\delta^{15}\text{N}$. Riga *et al.* (1971) indicate values between 3.0‰ and 11.1‰ for manure, depending on the animal producer, compared with values between –7.0‰ and 3.6‰ for soil, depending on depth. Thus, fertilization with animal excreta implies an addition to the original soil nitrogen stock of a ^{15}N -enriched nitrogen pool and consequently, a $\delta^{15}\text{N}$ increase. Besides this direct mixing process, it has been shown that nitrogen fertilization could enhance soil N losses, through NH_3 , volatilization, nitrification or denitrification, since all these processes discriminate against the heavier isotope (Johannesson & Högberg 1994). Whatever the causes of such a $\delta^{15}\text{N}$ increase, it could be used as an indicator of former agricultural land use of soil even if no direct historical information is available.

Differences in vegetation between previous land use types can be explained by two different factors: fertility and ability to colonize. First, differences in soil fertility control plant recolonization after abandonment of cultivation. Indeed, we observed that species linked to gardens and croplands were more nitrogen demanding and had a lower Ellenberg's indicator value for pH than indicator species of old forests and pastures. Secondly, plant species have different colonization abilities. Those with a high dispersal rate are more likely to be found in previously cultivated areas than in adjacent old forests (Dzwonko 1993). Such an effect of dispersal rate is not evident in our data.

We also observed a greater species richness in areas perturbed by human activities in comparison with old forests, except for pastures. Pastures were similar to forests and this could be attributed to the use of ancient forests as extensive pastures or for litter raking and pollarding (Glatzel 1991; Hüttl & Schaf 1995). On the acidic substrate we sampled, old forests had few species (16 species per plot), and increased soil nutrient richness due to cultivation appears to have greatly increased the potential for new species colonization. Such an effect has not been observed on richer soils (Peterken & Game 1984; Hermy 1994). Thus, it is worth noting that human activities lead, under some circumstance but not others, to an increase in species richness. This observation is only valid at the scale we studied, i.e. the 20-m × 20-m plots. Most of the nitrophilic species which appeared in the ex-farmland plots are known to also occur, though at lower frequencies, in the whole forest system, e.g. along streams or edges.

Despite careful selection of comparable sites during our sampling, part of the differences we observed between former land uses may have pre-existed earlier forests, before human clearance for cultivation. It is possible that farmers utilized each parcel according

to its original soil fertility: gardens on the richest, pastures on the poorest. This bias in our analysis was limited because of the proximity of the different parcels. Moreover, these parcels were often delimited by an artificial stone wall (Fig. 1).

Another limit to our interpretation is that it was based on a very simple characterization of previous land use into four categories, assessed at only one date (first French cadastral surveys). Ideally, it would be necessary to understand the dynamics of human activities: the dates of initiation and cessation of cultivation and the succession of cultural practices during this period. Even forests are not a perfect reference because they were probably used more or less intensively during the same periods.

In conclusion, past agricultural land use strongly modified spatial patterns of soil fertility, organic matter characteristics and plant species distribution. These differences are still significant a century later.

Acknowledgements

The authors are grateful to Jean Van Melkebeke for help during historical research, Patrick Behr and Benoît Pollier for technical assistance during field work and Renato Marques for help in taking the photograph. This work was supported by the French Ministère de l'Agriculture. We thank Craig Powell for the English correction of the manuscript.

References

- Bonneau, M. & Souchier, B. (1994) *Pédologie – Constituants et propriétés des sols*, Vol. 2. Masson, Paris.
- Braun-Blanquet, J. (1932) *Plant Sociology. the Study of Plant Communities*. McGraw Hill, New-York. Reprint 1983, Koeltz, Koenigstein.
- Dion, J. (1970) Les forêts de la France du Nord-Est. *Revue géographique de l'Est*, **12**, 1–227.
- Dzwonko, Z. (1993) Relations between the floristic composition of isolated young woods and their proximity to ancient woodland. *Journal of Vegetation Science*, **4**, 693–698.
- Ellenberg, H., Weber, H.E., Düll, R., Wirth, V., Werner, W. & Paulissen, D. (1992) Zeigerwerte von Pflanzen in Mitteleuropa. *Scripta Geobotanica*, **18**, 1–258.
- Foster, D.R. (1992) Land use history (1730–1990) and vegetation dynamics in central New England, USA. *Journal of Ecology*, **80**, 753–772.
- Froment, A. & Tanghe, M. (1967) Répercussion des formes anciennes d'agriculture sur les sols et la composition floristique. *Bulletin de la Société Royale Botanique de Belgique*, **100**, 335–352.
- Glatzel, G. (1991) Internal proton generation in forest ecosystems as influenced by historic land use and modern forestry. *Fertilizer Research*, **27**, 1–8.
- Goovaerts, P., Frankart, R. & Gérard, G. (1990) Effet de la succession de différentes affectations sur les propriétés chimiques de pédons en Fagne de Chimay (Belgique). *Pédologie*, **40**, 179–194.
- Guillet, B. (1968) Essai de détermination de l'âge de deux podzols vosgiens par la palynologie. *OEcologia Plantarum*, **3**, 101–119.

- Hermy, M. (1994) Effects of former land use on plant species diversity and pattern in European deciduous woodlands. *Biodiversity, Temperate Ecosystems, and Global Change*. NATO ASI Series I 20, 123–144. Springer-Verlag, Berlin.
- Hill, M.O. (1973) Reciprocal averaging: an eigenvector method of ordination. *Journal of Ecology*, **61**, 237–249.
- Hill, M.O. & Jones, E.W. (1978) Vegetation changes resulting from afforestation of rough grazings in Caeo Forest, South Wales. *Journal of Ecology*, **66**, 433–456.
- Hüttl, R.F. & Schaf, W. (1995) Nutrient supply of forest soils in relation to management and site history. *Plant and Soil*, **168–169**, 31–41.
- Janssen, C.R. (1981) Contemporary pollen assemblages from the Vosges (France). *Review of Palaeobotany and Palynology*, **33**, 183–313.
- Johannesson, C. & Höglberg, P. (1994) ^{15}N abundance of soils and plants along an experimentally induced forest nitrogen supply gradient. *Oecologia*, **97**, 322–325.
- Koerner, W. & Tabéaud, M. (1993) L'histoire de l'occupation du sol et le dépeuplement dans les forêts vosgiennes. *Annales de Géographie*, **572**, 412–414.
- Mariotti, A. (1983) Atmospheric nitrogen is a reliable standard for natural ^{15}N abundance measurements. *Nature*, **303**, 685–687.
- Peterken, G.F. (1993) Long-term floristic development of woodland on former agricultural land in Lincolnshire, England. In: *Ecological Effects of Afforestation. Studies in the History and Ecology of Afforestation in Western Europe* (ed. C. Watkins), pp. 31–43. CAB International, Wallingford.
- Peterken, G.F. & Game, M. (1984) Historical factors affecting the number and distribution of vascular plant species in the woodlands of central Lincolnshire. *Journal of Ecology*, **72**, 155–182.
- Prior, M. (1987) Forestry: France. *European Environmental Yearbook*, pp. 252–258. International Institute for Environmental Studies. DocTer Ltd., London.
- Riga, A., Van Praag, H.J. & Brigode, N. (1971) Rapport isotopique naturel de l'azote dans quelques sols forestiers et agricoles de Belgique soumis divers traitements culturaux. *Geoderma*, **6**, 213–222.
- Roisin, P. & Thill, A. (1952) Aperçu de la végétation forestière de quelques bois de la région sablo-limoneuse. *Bulletin de la Société Royale Forestière de Belgique*, **59**, 513–537.
- Salbitano, F. (1988) *Human Influence on Forest Ecosystems Development in Europe*. Pitagora, Bologna.
- Tamm, C.O. (1991) Nitrogen in terrestrial ecosystems. Questions of productivity, vegetational changes and ecosystem stability. *Ecological Studies*, **81**, 1–115.
- Tutin, T.G., Heywood, V.H., Burges, N.A., Moore, D.M., Valentine, D.H., Walters, S.M. & Webb, D.A. (1966–1980) *Flora Europaea*. Cambridge University Press.
- Watkins, C. (1993) *Ecological Effects of Afforestation. Studies in the History and Ecology of Afforestation in Western Europe*. CAB International, Wallingford.
- Zeitvogel, W. & Feger, K.-H. (1990) Pollenanalytische und nutzungsgeschichtliche Untersuchung zur Rekonstruktion des historischen Verlaufs des Boden- und Gewässerversauerung im Nordschwarzwald. *Allgemeine Forst- und Jagdzeitung*, **6–7**, 136–144.

Received 10 June 1996
revision accepted 30 January 1997

INFLUENCE DES ANCIENNES PRATIQUES AGRICOLES SUR LA VÉGÉTATION ET LES SOLS DES FORÊTS REBOISEES DANS LE MASSIF VOSGIEN

**Waltraud KOERNER - M. BENOÎT
E. DAMBRINE - J.-L. DUPOUHEY**

CONTEXTE ET OBJECTIFS DE NOTRE ÉTUDE

La surface forestière en France est passée d'environ 9 millions d'hectares en 1830 à 15 à 16 millions d'hectares actuellement. L'extension s'est faite essentiellement sur d'anciens terrains utilisés à fins agricoles et pastorales (Cinotti, 1996).

Depuis le Néolithique, la forêt a dû faire place aux activités anthropiques. Dans le Massif vosgien, il y a deux mille ans, les pâturages sont apparus sur les crêtes et dans la hêtraie d'altitude, et la céréaliculture a commencé à se développer. Au X^e siècle, les plantes cultivées et les pâtures sommitales (les chaumes) ont progressé et ont atteint leur extension maximale au cours du XVIII^e siècle. Le Sapin a reculé et le Hêtre s'est établi progressivement (Guillet et al., 1976). Dans la zone entre Saint-Dié, Gérardmer et Ribeauvillé, les déboisements ne se sont étendus réellement qu'à partir du VII^e siècle, autour des abbayes de Remiremont, Moyenmoutier, Saint-Dié et Munster pour ne citer que les premières. La peste et la guerre de Trente ans, particulièrement meurtrières dans l'Est, ont engendré par la suite un large abandon des terres agricoles.

Ces désastres ont causé une perte importante de revenus pour les seigneurs et les monastères. Pour repeupler les villages, les seigneurs ont attiré la population de la plaine d'Alsace et de la Lorraine par des droits d'utilisation à faible prix des sols enrichis ou des sols en forêt. À la fin du XVII^e siècle, des anabaptistes venaient de Suisse pour s'installer, notamment dans la partie alsacienne du Massif vosgien. Conscients de l'importance de la fertilisation animale, ces colons ont réussi à mettre remarquablement en valeur des terrains considérés comme mauvais.

Au XVII^e siècle, l'extension des terres labourables était très importante, et elle a continué contre la volonté des seigneurs jusqu'à la fin du XVIII^e siècle. Toutes les tentatives de boisement entreprises par les seigneurs et les paroisses ont échoué. La Révolution française a créé un vide législatif qui a aggravé la détérioration de la forêt : presque toutes les propriétés seigneuriales dans les communes sont devenues domaniales (Gadant, 1991) et les habitants en ont profité pour exploiter des surfaces occupées jusqu'alors par la forêt (Rougier-Labergerie,

1801). Une autre cause du recul de la forêt a été la loi de 1793 concernant le partage des biens communaux. Cette loi a été rapportée peu après, mais elle a suffi pour que les forêts communales diminuent (Rougier-Labergerie, 1801).

À partir du XIX^e siècle, les boisements ont débuté, et une nouvelle grande modification est apparue : les plantations d'épicéas, de sapins et de pins. Les raisons du boisement ont été multiples. L'industrie a commencé à s'opposer au monde agricole : la pression sur les terres agricoles a diminué avec l'exode rural et une amélioration du niveau de vie grâce à l'industrie. Elle a permis de libérer une importante main-d'œuvre accélérant l'industrialisation. Les inventions du monde moderne ont également contribué à l'efficacité des boisements. La dépendance vis-à-vis du bois a diminué avec le développement du chemin de fer et de l'industrie : l'acier a commencé à remplacer le bois de construction et le charbon a été utilisé dans les zones rurales comme combustible fossile (Fron, 1909). Grâce aux colonies, l'usage du bois a pu continuer sans utiliser les forêts françaises jusqu'alors ressource principale de matières premières (Huffel, 1904). Dans les Vosges, à la production agricole s'ajoutait alors un salaire venant des usines textiles des villages : les habitants, devenus des ouvriers-agriculteurs, pouvaient acheter des produits agricoles avec l'argent gagné dans les usines. Les reboisements en résineux se sont alors développés, sous l'influence en particulier de l'école forestière de Nancy.

Ce rapide historique de l'occupation des sols vosgiens rappelle qu'en France, comme ailleurs en Europe, toute forêt a de très fortes chances d'avoir un jour été cultivée en partie. Curieusement, l'analyse de la part due à ces anciennes pratiques agricoles dans l'écologie de la forêt actuelle a été pour le moment relativement délaissée. Notre objectif est l'étude de l'impact du passé agricole sur les nouveaux sols redevenus forestiers, leur végétation actuelle et leur croissance.

Notre hypothèse est qu'une part importante de la biodiversité végétale, de la fertilité des sols et de la croissance forestière est liée au passé agricole de la forêt (Koerner *et al.*, 1997). Pour la tester, nous nous sommes intéressés à un ensemble d'anciennes fermes abandonnées et boisées entre 1880 et 1920. Elles sont situées à proximité immédiate des forêts. L'utilisation ancienne de ces sols nous est connue grâce au cadastre. Il s'agit de petites exploitations (quelques hectares) de polyculture-élevage fonctionnant en quasi-autarcie avec des champs, des prés, des jardins et des pâtures, de sorte que nous avons pu indépendamment analyser l'effet de chacun de ces anciens modes d'utilisation du sol.

CHOIX DES SITES ET MÉTHODES EMPLOYÉES

Pour l'étude de la végétation et du sol, un premier échantillonnage a été effectué sur 22 placettes se trouvant sur six sites dans les communes de Gemaingoutte, La-Croix-aux-Mines, Ribeauvillé, Gerbépal et Fraize. Deux sites (Le Beulay à Gemaingoutte et Le-Haut-de-la-Sappe à Gerbépal) se situent sur des versants exploités par des particuliers des villages. Les autres sites correspondent à d'anciennes clairières. Elles avaient été ouvertes pour l'installation de fermes. L'étude de la croissance des arbres a été effectuée dans 66 placettes dans les communes nommées ci-dessus ainsi que dans les communes de Vagney, du Tholy, de Sapois et du Syndicat.

Les sites se distinguent uniquement par leur passé cultural et non par leur traitement sylvicole. Il s'agit de peuplements de résineux [*Abies alba* (Mill.) ou, plus fréquemment, *Picea abies* (Karst.)] plantés vers 1920. Nous avons utilisé les anciens cadastres établis après Napoléon I^r (entre 1814 et 1840) pour retrouver le passé cultural des placettes étudiées. Quatre types

d'anciennes pratiques agricoles ont été retenus : les anciens jardins, les anciennes terres (champs et prairies irrigués), les anciennes pâtures et les forêts anciennes. Ces dernières servent de références de l'état initial de la forêt.

La végétation est indicatrice des conditions environnementales, et peut donc servir à identifier les conséquences des anciennes pratiques sur le milieu. Pour caractériser le milieu actuel, nous avons effectué des relevés floristiques dans les anciennes parcelles agricoles sur une surface de 400 m².

Les coefficients d'Ellenberg (1) expriment le comportement écologique d'une espèce par un chiffre d'une échelle de 1 à 9. Le 1 exprime une valeur très faible du facteur concerné, par exemple le pH ou l'azote [teneur en azote minéral (NH₄⁺ et NO₃⁻)], et le 9 des valeurs très élevées (Ellenberg *et al.*, 1992). Dans ce travail, la moyenne des coefficients pour chaque espèce sur l'ensemble d'un relevé a été calculée. Nous avons seulement tenu compte de la présence ou de l'absence des espèces, et non pas de leur fréquence.

Les sols ont été prélevés à quatre profondeurs : de 0 à 10 cm, de 10 à 20 cm, de 20 à 40 cm et de 40 à 60 cm et analysés au laboratoire INRA d'Arras. Le pH a été mesuré dans l'eau, et l'azote total selon la méthode Kjeldahl, le carbone total selon la méthode Anne et le phosphore total selon la méthode Duchaufour.

La mesure de la croissance des peuplements a été effectuée sur 66 placettes. Les peuplements étudiés (pas les forêts anciennes) correspondent aux critères de la loi d'Eichhorn : ils sont purs, équiennes et complets. L'installation des placettes de production dans les anciennes parcelles agricoles s'est déroulée suivant le protocole couramment utilisé à l'INRA. La productivité forestière actuelle a été déterminée grâce à l'estimation de la hauteur dominante des peuplements ramenée à l'âge de 90 ans. Nous avons mesuré la hauteur des cinq arbres de plus gros diamètre sur des placettes de six ares.

L'âge des arbres a été déterminé par carottage à la souche. Nous avons également noté un indice de qualité des tiges à partir du pourcentage de tiges atteintes de pourriture parmi les arbres carottés.

La hauteur dominante à 90 ans a été calculée à partir des tables de Décourt pour l'Épicéa dans le Nord-Est de la France (Pain et Wallace, 1996).

Nous avons ensuite caractérisé les effets des anciennes pratiques sur la hauteur dominante par une analyse de variance, selon le modèle suivant :

IF 90 = constante + effet ancienne pratique + effet site + erreur.

IF 90 est l'indice de fertilité pris comme étant la hauteur dominante en mètres à 90 ans.

RÉSULTATS

Les activités humaines ont modifié la richesse spécifique de manière significative (figure 1, p. 234). En effet, le nombre d'espèces est plus élevé dans les anciens jardins et les anciennes terres que dans les anciennes pâtures et les forêts anciennes. En moyenne, 16 espèces ont été trouvées par placette dans les forêts anciennes et dans les anciennes pâtures, 29 dans les anciennes terres et 36 dans les anciens jardins.

(1) Voir leur définition dans l'article précédent "Changements de la végétation dans les forêts du Nord-Est de la France" (encadré, p. 222).

Nombre d'espèces

40

35

30

25

20

15

10

5

0

Δ

Figure 1

NOMBRE D'ESPÈCES EN FONCTION
DU COEFFICIENT D'ELLENBERG
POUR L'AZOTE

Δ Anciens jardins

Anciennes terres (prés et champs)

■ Anciennes pâtures

○ Forêts anciennes

Coefficient d'Ellenberg

C/N

Profondeur
(cm)

0
5
15
30
50

40
60
80

100 % C/N

Figure 2

VALEURS RELATIVES DE QUELQUES PARAMÈTRES
DE LA FERTILITÉ DES SOLS

(les valeurs sont données relativement aux forêts anciennes)

Anciens jardins

Anciennes terres (prés et champs)

■ Anciennes pâtures

○ Forêts anciennes

pH

90 100 110 120 130 % pH

PHOSPHORE

0 0
5 5
15 15
30 30
50 50
50 250 450 650 % phosphore

Le coefficient d'Ellenberg pour l'azote est significativement différent entre les anciennes pratiques agricoles et augmente selon la progression suivante : pâtures-forêts-terres-jardins. À noter que nous avons observé le même effet pour le coefficient d'Ellenberg pour l'acidité. Ainsi, les anciens jardins sont caractérisés par une fréquence importante d'espèces nitrophiles comme *Galeopsis tetrahit*, *Geum urbanum*, *Impatiens parviflora*, *Mycelis muralis*, *Rubus idaeus*, *Silene dioica*, *Stachys sylvatica*, *Urtica dioica*. En revanche, des espèces acidophiles sont plus fréquentes sur les forêts anciennes et les anciennes pâtures par exemple : *Vaccinium myrtillus* et *Luzula luzuloides*. On y trouve également plus de mousses.

Nous avons constaté que les anciennes pratiques agricoles ont également modifié la richesse du sol. L'interprétation des valeurs obtenues par les analyses chimiques a nécessité une correction pour chaque site afin de compenser les différences géologiques préexistantes entre les sites (figure 2, p. 234). En effet, les sites étudiés se trouvent notamment sur du grès, du granite ou du gneiss en partie recouverts par des dépôts glaciaires et des arènes. Ainsi, les résultats des analyses ont été exprimés en pourcentage relativement à ceux de la forêt.

En général, le gradient de fertilité du plus pauvre au plus riche est : forêts-pâtures-terres-jardins. En ce qui concerne le rapport C/N, il est plus faible sous les anciens jardins et les anciennes terres et plus élevé sous les forêts anciennes. En profondeur, les placettes sur anciens jardins ont encore un C/N plus faible que les autres placettes. Un effet similaire peut être observé pour le pH. La teneur en phosphore est la plus faible dans les forêts anciennes. Elle est deux fois plus importante dans l'horizon de surface des anciennes terres et des anciennes pâtures et sept fois plus élevée dans les anciens jardins. Ces différences n'existent pas en profondeur.

Concernant l'indice de croissance à 90 ans, le traitement statistique fait apparaître une différence très nette entre les forêts anciennes et les anciennes zones agricoles (figure 3, ci-dessous). Il apparaît que les anciennes pratiques agricoles, quelles qu'elles soient, ont amélioré les capacités de production forestière, par rapport aux parcelles qui ont toujours connu une utilisation forestière. Le gradient de la croissance est, du plus faible au plus fort : forêts-pâtures-champs-prés-jardins. On peut regrouper jardin et pré, ainsi que champ et pâture, comme n'étant pas significativement différents. Le gain en hauteur totale occasionné par les anciennes pratiques est au minimum de 5 m par rapport aux forêts anciennes et peut aller à plus de 8 m pour les anciens jardins. Ce gain reflète l'obtention d'arbres exceptionnels : au Muesbach, nous

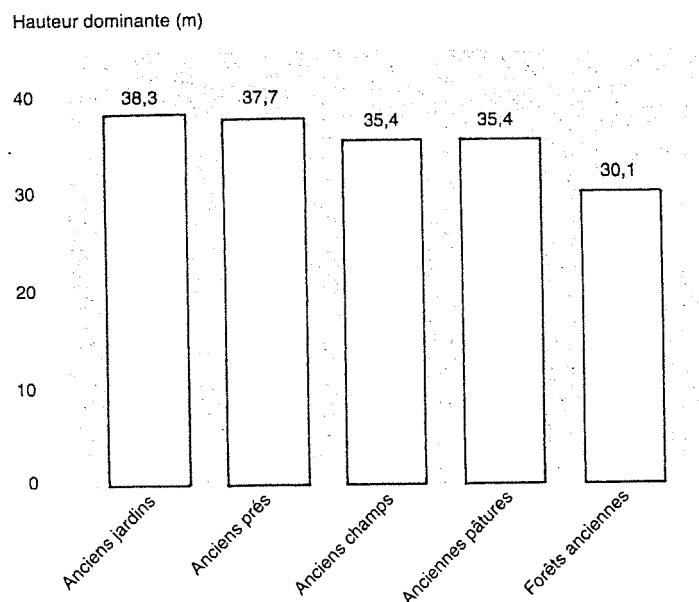


Figure 3
EFFET DES ANCIENNES
PRATIQUES SUR LA HAUTEUR
DOMINANTE

avons observé un Épicéa âgé de 100 ans de 44,5 m dans un ancien jardin et au Demixiard dans un ancien champ, un Épicéa de 43,1 m âgé de 69 ans. Il s'agit des arbres les plus grands, mais leur hauteur est très proche de la hauteur moyenne dominante des placettes auxquelles ils appartiennent (41,2 et 39,6 m). Ainsi de nombreuses placettes étudiées présentent un indice de croissance nettement supérieur à la classe 1 de Décourt.

Le pourcentage de pourriture au cœur des tiges échantillonnées sur d'anciennes terres agricoles est de 19 % contre 12 % sur forêts anciennes. Nous pouvons expliquer cette différence de sensibilité au pourrissement par un excès d'azote dans le sol en terres agricoles anciennes. Ce déséquilibre aurait là encore son origine dans les anciennes pratiques agricoles.

LES IMPACTS DES ANCIENNES PRATIQUES AGRICOLES SUR LE MILIEU FORESTIER

Notre étude montre que l'état actuel des écosystèmes forestiers diffère non seulement entre les anciennes et nouvelles forêts, mais aussi en fonction des anciennes pratiques agricoles. La végétation, les sols et la croissance montrent un gradient de fertilité croissant des anciennes pâtures, aux anciennes terres et aux anciens jardins. Les forêts anciennes sont semblables aux anciennes pâtures. Ces différences peuvent être expliquées par un transfert de fertilité ayant eu lieu dans les systèmes agricoles. Ce transfert a été effectué par le prélèvement de la biomasse (les récoltes) et par le bétail, notamment à travers les déjections animales. Les anciens jardins, actuellement les endroits les plus riches, ont bénéficié davantage de transferts que les anciennes terres puisqu'on y mettait en plus d'autres déchets de la ferme, tels que les cendres des foyers.

Le nombre élevé d'espèces dans les anciennes terres et les anciens jardins comparé à celui des anciennes pâtures et des forêts anciennes est à relier à une plus grande disponibilité en azote. Il s'agit en effet pour la plupart d'espèces nitrophiles avec une large amplitude écologique. Les forêts ressemblent aux pâtures, ce qui peut être attribué aux anciennes pratiques de pâturage et de prélèvement de litière dans la forêt (Glatzel, 1991 ; Hüttl et Schaaf, 1995).

Les résultats obtenus pour la flore sont confirmés par l'étude de la fertilité des sols. La fertilité est plus importante dans les anciennes terres cultivées que dans les forêts anciennes et les anciennes pâtures.

Les augmentations de richesse du sol se reflètent dans la croissance supérieure des arbres avec parallèlement une baisse de la qualité du bois suite à une sensibilité accrue aux pourritures. Ceci a été également observé en Allemagne (Rehfuss, 1969).

Le classement relatif des différentes anciennes pratiques agricoles est globalement le même pour tous les critères étudiés (végétation, fertilité du sol, productivité). Seules les anciennes pâtures ont un classement qui varie selon le paramètre pris en compte. Lors de notre échantillonnage, nous avons remarqué que les pâtures appartenant à une ferme sont toujours situées sur des sites à roche-mère plus riche (nous avons exclu les pâtures communales et les chaumes). Deux raisons peuvent expliquer cette localisation :

- la pâture devait permettre aux animaux de disposer d'éléments minéraux en quantité suffisante pour leur alimentation ;
- les terrains très acides deviennent impropre au pâturage suite à l'apparition d'une flore de faible valeur pastorale, notamment du *Nardus stricta* L. (Kammerer, 1983).

Toutefois, selon nos résultats et malgré cette localisation sur les substrats les plus riches, les pâturages sont les parcelles les plus appauvries. Il s'agirait donc de terrains relativement riches au départ ayant subi une exportation importante d'éléments nutritifs en surface, confirmant ainsi notre hypothèse d'un transfert de fertilité.

Influence des anciennes pratiques agricoles sur la végétation et les sols des forêts reboisées

En conclusion, les résultats présentés ci-dessus mettent en évidence l'importance des anciennes pratiques agricoles sur la végétation actuelle, la distribution spatiale de la fertilité du sol et la productivité forestière. Ces différences sont clairement visibles plusieurs décennies après la plantation. Le choix raisonné des essences et des traitements sylvicoles pourrait ainsi utilement profiter de la connaissance de l'histoire ancienne des parcelles.

Waltraud KOERNER – M. BENOÎT
Systèmes agraires et Développement
INRA
BP 35
F-88501 MIRECOURT CEDEX

E. DAMBRINE
Unité Microbiologie, Biochimie et Pathologie
des Écosystèmes forestiers
INRA – Centre de Recherches de Nancy
F-54280 CHAMPENOUX

J.-L. DUPOUHEY
Unité d'Écophysiologie forestière
INRA - Centre de Recherches de Nancy
F-54280 CHAMPENOUX

Remerciements

Nous remercions Jean Van Meikebecke pour l'assistance durant les recherches historiques et Benoît Pollier et Patrick Behr pour l'assistance lors du travail de terrain. Nous remercions également les forestiers de terrain (ONF, CRPF et For'Est Vosges) pour l'aide au choix des placettes. Ce travail a été financé par le Ministère de l'Agriculture, de la Pêche et de l'Alimentation et l'Union européenne.

BIBLIOGRAPHIE

- CINOTTI (B.). — Évolution des surfaces boisées en France : proposition de reconstitution depuis le début du XIX^e siècle. — *Revue forestière française*, vol. XLVII, n° 6, 1996, pp. 547-562.
- ELLENBERG (H.), WEBER (H.E.), DÜLL (R.), WIRTH (V.), WERNER (W.), PAULISSEN (D.). — Zeigerwerte von Pflanzen in Mitteleuropa. — *Scripta Geobotanica*, n° 18, 1992, pp. 1-258.
- FRON (A.). — Forêts, pâturages, prés-bois. — Paris : Éd. Librairie Hachette, 1909. — 182 p.
- GADANT (J.). — L'Atlas des forêts de France. — Paris : Éd. Jean-Pierre de Monza, 1991. — 240 p.
- GLATZEL (G.). — Internal proton generation in forest ecosystems as influenced by historic land use and modern forestry. — *Fertilizer Research*, n° 27, 1991, pp. 1-8.
- GUILLET (B.), JANSEN (C.R.), KALIS (A.J.), VALK (E.J.). — La Végétation pendant le Post-glaciaire dans l'Est de la France. In : La Préhistoire française, 2 : Civilisations néolithiques et protohistoriques. — Éd. J. Guilaine, 1976. — pp. 82-87.
- HUFFEL (G.). — Économie forestière. — Paris : Éd. L. Laveur, 1904. — Tome 1, 422 p.
- HÜTTL (R.F.), SCHAAF (W.). — Nutrient supply of forest soils in relation to management and site history. — *Plant and Soil*, n° 168-169, 1995, pp. 31-41.
- KAMMERER (O.). — Le Cheptel bovin dans le val d'Orbey avant la guerre de Trente ans : pour une histoire écologique. — *Histoire de l'Alsace rurale*, n° 24, 1983, pp. 149-160.

- KOERNER (W.), DUPOUHEY (J.-L.), DAMBRINE (E.), BENOÎT (M.). — Influence of past land use on the vegetation and soils of present day forest in the Vosges mountains, France. — *Journal of Ecology*, n° 85, 1997, pp. 351-358.
- PAIN (O.), WALLACE (M.). — Sylviculture de l'Épicéa. — *Bulletin technique de l'ONF*, n° 31, 1996, pp. 43-51.
- REHFUESS (K.E.). — Ernährungszustand und Kernfäulebefall älterer Fichtenbestände auf der schwäbischen Alb. — *Mitteilungen des Vereins für Forstwirtschaftliche Standortskunde Forstpflanzliche Züchtung*, vol. 19, 1969, pp. 6-19.
- ROUGIER-LABERGERIE (-). — Mémoire et observation sur les abus des défrichements et la destruction des bois et forêts ; avec un projet d'organisation forestière. — Auxerre : Imprimerie de L. Fournier, 1801 (an IX). — 76 p.

INFLUENCE DES ANCIENNES PRATIQUES AGRICOLES SUR LA VÉGÉTATION ET LES SOLS DES FORÊTS REBOISÉES DANS LE MASSIF VOSGIEN (Résumé)

Au cours des deux derniers siècles, la surface forestière française a presque doublé. En général, les reboisements ont été effectués sur les zones anciennement occupées par l'agriculture.

Dans la forêt actuelle, nous avons étudié les impacts des anciennes pratiques agricoles sur la végétation (physionomie, richesse floristique et valeurs indicatrices d'Ellenberg) et sur les sols (pH, taux de carbone, azote et phosphore). Une recherche historique portant notamment sur l'analyse des anciens cadastres, établis pendant la première moitié du XIX^e siècle, nous a permis de simplifier et de classer les données concernant les anciennes pratiques agricoles. Nous avons retenu quatre catégories d'anciennes pratiques : les forêts anciennes (nous servant de référence), les pâtures, les champs et les jardins.

Les anciens champs et les anciens jardins présentent une richesse floristique plus importante que les forêts anciennes (respectivement 29, 36 et 16 espèces par placette). De même, les valeurs indicatrices d'Ellenberg pour l'azote, l'humidité, le pH ainsi que le taux de recouvrement sont plus élevés dans les anciens champs et dans les anciens jardins. Il est à noter que la végétation des forêts anciennes et celle des anciennes pâtures sont semblables. Les sols anciennement agricoles et maintenant reboisés ont une teneur en phosphore ainsi qu'un pH plus élevés et un rapport C/N plus bas que les forêts anciennes.

Ces différences de fertilité peuvent être interprétées comme une conséquence d'un ancien prélevement de fertilité dans la forêt (prélèvement de litière, pâture, etc.) et les pâturages, transférée vers les champs et les jardins, via les déjections animales. Ainsi, la différence de la fertilité dans l'espace, encore perceptible un siècle plus tard, doit être prise en compte par la gestion forestière.

THE INFLUENCE OF PAST AGRICULTURAL PRACTICES ON THE VEGETATION AND SOILS OF REFORESTED AREAS IN THE VOSGES MOUNTAINS (Abstract)

The surface area covered with forest has nearly doubled in France in the last two centuries. As a rule, reforestation was performed in areas that were previously farmed.

We studied the impact of past agricultural practices on the vegetation (physiognomy, diversity of the flora and Ellenberg indicator values) and on soils (pH, carbon, nitrogen and phosphorus content) in forests today. Historical research including an investigation of old land registers established during the first half of the 19th century enabled us to simplify and classify data concerning former farming practices. We selected four categories of past practices - ancient forests (which we used as the reference point), pastures, fields and gardens.

The flora is more diverse in ancient fields and gardens than ancient forests (respectively 29, 36 and 16 species per plot). Similarly, Ellenberg values for nitrogen, moisture, the pH and the recovery rate are higher in former fields and gardens. Remarkably, the vegetation in ancient forests and ancient pastures is similar. Land that was farmed and later reforested has a higher phosphorus content, a higher pH and a lower C/N ratio than ancient forests.

These differences in soil fertility may be interpreted as a consequence of past nutrient uptake in forests (litter, grazing, etc.) and pasture land, that was transferred to fields and gardens by animal excreta. Fertility variations in space, which remain distinguishable a century later, should therefore be considered for forest management purposes.

W. Koerner · E. Dambrine · J.L. Dupouey · M. Benoît

$\delta^{15}\text{N}$ of forest soil and understorey vegetation reflect the former agricultural land use

Received: 22 January 1999 / Accepted: 22 July 1999

Abstract Since the middle of the 19th century, the area covered by forests in France has doubled. These new forests grow on previous agricultural lands. We have studied the influence of this agricultural history on the ^{15}N abundance of present-day forests planted on farmlands in the Vosges mountains (north-eastern France) between 1898 and 1930. Different types of land use were identified from old cadastres (1814–1836) of 16 farms. Ancient forests adjacent to farmlands were used as controls. Former pastures, meadows, croplands, gardens and ancient forests were compared for soil $\delta^{15}\text{N}$ (fraction <50 µm and total soil), C/N, P and N content and fern (*Dryopteris carthusiana*) $\delta^{15}\text{N}$. The mean $\delta^{15}\text{N}$ of soil increased in the order ancient forests (+0.0‰) < pastures (+1.4‰) < croplands (+1.6‰) < meadows (+2.5‰) < gardens (+3.8‰). This increase in soil $\delta^{15}\text{N}$ with the intensity of former land use was related to the former input of ^{15}N -enriched manure, and to an activation of soil nitrification leading to ^{15}N -depleted nitrate export on previously manured parcels. Fern $\delta^{15}\text{N}$ increased in the same order as soil $\delta^{15}\text{N}$ in relation to past land use. The mean $\delta^{15}\text{N}$ of fern in ancient forests (-4.4‰) and former pastures (-3.4‰) was 5‰ lower than soil $\delta^{15}\text{N}$ and the two variables were strongly correlated. The $\delta^{15}\text{N}$ of fern in formerly manured parcels varied little (cropland: -2.7‰, meadows: -2.6‰ and gardens: -2.2‰) and independently of soil $\delta^{15}\text{N}$, suggesting that the soil sources of fern N differed between unmanured and manured parcels. Understorey plant $\delta^{15}\text{N}$ and soil $\delta^{15}\text{N}$ appear to be excellent tracers of previous land use in forests, and could be used in historical studies. The persistence of high isotopic ra-

tios in previously manured parcels, almost a century after afforestation, suggests a long-term influence of former land use on the N cycle in forest soils.

Key words $\delta^{15}\text{N}$ · Forest · Past land use · N cycling · *Dryopteris carthusiana*

Introduction

Variations in ^{15}N natural abundance in forest plants and soils, expressed in per mil $\delta^{15}\text{N}$ deviations from standard atmospheric N_2 , have been intensively studied in recent years (see reviews by Handley and Raven 1992; Höglberg 1997). Because many natural processes induce isotopic fractionation, the study of N transformation in forest ecosystems may gain additional information from soil and plant natural isotopic abundance. In general, chemical and biological transformation discriminate again the heavier isotope, leading to ^{15}N enrichment of the substrate in comparison to the product. But fractionation factors may vary considerably as they mainly result from kinetic processes. In addition, many transformations may occur simultaneously, which complicates considerably interpretation of the results. In forests, high soil $\delta^{15}\text{N}$ values have been related to the high nitrification potential of forest soils (Garten and Van Miegroet 1994), to ^{15}N -depleted nitrate drainage induced by N fertilization (Höglberg 1990) or clearcutting (Pardo 1997), to ^{15}N -depleted NH_3 volatilization after urea fertilization (Johannsson and Höglberg 1994) or to ^{15}N -depleted N_2O losses by denitrification in wet valley bottoms (Mariotti et al. 1988; Koba et al. 1997). The $\delta^{15}\text{N}$ of cultivated soils is higher than that of forest soils (Riga et al. 1971), as a result of higher losses of ^{15}N -depleted N. As N-saturated ecosystems lose N (Aber et al. 1989), soil and plant $\delta^{15}\text{N}$ have been used to detect possible N saturation of forest ecosystems (Höglberg 1990).

Variations in $\delta^{15}\text{N}$ in the soil-plant system have been related to fractionation during the transformation from soil N to plant-available N, or during N absorption, or to

W. Koerner · M. Benoît
SAD-INRA, BP 29, F-88501 Mirecourt, France

E. Dambrine (✉)
Cycles Biogéochimiques-INRA Nancy,
F-54280 Champenoux, France
e-mail: dambrine@nancy.inra.fr
Fax: +33-3-8339-4069

J.L. Dupouey
Phytoécologie-INRA Nancy, F-54280 Champenoux, France

N fractionation in the plant (Gebauer and Schulze 1991). As many temperate forest ecosystems are N limited, most of the mineral N produced annually is absorbed by plants, and therefore large kinetic fractionation due to N absorption is rather unlikely (Evans et al. 1996; Högberg 1997).

A large proportion of forest soils in the temperate zone has been used for agriculture in the past. For example, about half of the present forest area in France was used as pastures, meadows or croplands in 1850. Various effects of previous agricultural land use on forest soil properties have been described, such as higher (Goovaerts et al. 1990) or lower (Glatzel 1991) base saturation, depending of the type of agricultural practices, or degradation of humus (Hüttl and Schaf 1995) or structural properties (Froment and Tanghe 1967). But the effects of previous agricultural land use practices on forest and soil $\delta^{15}\text{N}$ have been poorly studied up to now (Koerner et al. 1997), although the diversity of agricultural practices imply N transfers through cattle circulation, from N outputs in ancient forests and pastures by grazing to N inputs as manure in meadows or croplands.

We have studied the influence of past agricultural land use on the ecology of present-day forests which were planted on farmlands in the Vosges mountains (northeastern France) between 1850 and 1920 (Koerner et al. 1997). Parcels differing by type of former land use were selected from old cadastres (public record of the location, extent, value and ownership of lands) and identified in the forest. In the present study, forest parcels including former pastures, meadows, croplands, gardens and ancient forests were compared for $\delta^{15}\text{N}$ in the soil fine fraction and total fraction of the A₁ horizon, and fern [*Dryopteris carthusiana* (Hoffm.) A. Gray], while also examining the soil C/N ratio, pH and plant-available P.

The aims were to evaluate $\delta^{15}\text{N}$ as a potential tracer of previous agricultural use of forest, and to study the effects of previous land use on the present forest soil N cycle.

Materials and methods

Site selection

Sixteen forest sites corresponding to individual former farmlands isolated in immemorial forests were selected in the Vosges massif to represent a large range of the main ecological variables: substratum (sandstone, granite, gneiss, and glacial deposits), acidic soils (brown earth to podzol), elevation (between 500 and 900 m) and slope. Each site included contiguous parcels on the same bedrock subjected to different former land use. Former land use was

assessed by analysing old French cadastral maps (1/2500 scale) indicating the land use at time of cadastral survey (1814–1836, for the first survey in this area) as either garden, cropland, meadow, pasture or forest. Parcels were carefully located in the present forest using maps and the position of farm ruins and stonewalls. A total of 19 ancient forests and 54 new forest parcels were sampled, ranging in area from several square metres for gardens to several hectares for pastures. All new forests were Norway spruce [*Picea abies* (L.) Karst.] plantations, whereas all ancient forests were mainly composed of fir (*Abies alba* Mill.) with various proportion of beech (*Fagus sylvatica* L.) and spruce, except at two sites where similar tree species were found (one with fir and one with spruce). All parcels were forests in 1936. Tree coring showed that new forests were planted between 1898 and 1930. Since plantation, all stands have been managed in the same manner, as high forest with regular thinning. In a small farm area, still presently cultivated, a currently manured pasture, a crop field and three meadows were chosen and analysed for soil $\delta^{15}\text{N}$.

Soil and vegetation sampling and analysis

In the middle of each parcel, a soil pit was dug, described and sampled. The aboveground part of *D. carthusiana*, the commonest understorey species in these forests, was also collected. Samples of the first mineral horizon (A₁, 0–5 cm) were air dried and fine earth was obtained by sieving to <2 mm. The soil fine fraction (0–50 µm) was separated using the method of Bruckert and Klibertus (1980). Fifty grams of soil, 180 ml distilled water and ten glass balls (diameter 6 mm) were placed in 250-ml bottles and put on a rotary shaker for 16 h. Suspensions were passed through a 50-µm sieve. The fine fraction was flocculated by CaCl₂ and recovered after centrifugation. Soil and plant samples were finely ground (<50 µm) and analysed for $\delta^{15}\text{N}$ by mass spectrometry at the Service Central d'Analyse of CNRS, Vernaison/Rhone.

Plant-available P (extracted by H₂SO₄ N/250 + NaOH N/10), total C (Anne method), total N (Kjehldal method) and pH (see Bonneau and Souchier 1994) were measured on most soil samples (<2 mm).

Results

Effects of land use on soil and fern N and $\delta^{15}\text{N}$, and soil C/N and P

The soil $\delta^{15}\text{N}$ values of presently cultivated parcels were 0.5‰ for the pasture, 2.9‰ for the crop field, and 2.1‰, 3.9‰ and 5.4‰ for the different meadows. These values are comparable to those presented by Riga et al. (1971). In the forests, whatever soil or plant fraction was studied, $\delta^{15}\text{N}$ increased following the former agricultural land use: forest<pasture<cropland<meadow<garden (Table 1). Differences between ancient and new forests were always highly significant but the best separation between the different types of former land use was obtained with

Table 1 $\delta^{15}\text{N}$ of soil fine fraction, total soil, and fern in relation to past land use. Past land uses sharing the same letter in a given column do not differ significantly according to a Bonferroni test ($P<0.05$)

	Number of samples	$\delta^{15}\text{N}$ fine fraction	$\delta^{15}\text{N}$ total soil	N total soil	$\delta^{15}\text{N}$ fern	N fern
Forest	19	0.58a	0.03a	0.50	-4.44a	2.35
Pasture	6	1.80ab	1.38ab	0.64	-3.44ab	2.29
Crop field	23	2.43b	1.63b	0.48	-2.72bc	2.44
Meadow	19	3.14b	2.53bc	0.55	-2.55bc	2.40
Garden	6	4.64c	3.82c	0.35	-2.20c	2.54
<i>F</i> _{4,68}		19.75***	18.59***	1.79n.s.	16.13***	0.83n.s.

*** $P<0.001$; n.s. not significant

Table 2 Soil-available phosphorus and C/N in relation to past land use. Values sharing the same letter in a given column do not differ significantly according to a Bonferroni test ($P<0.05$)

	Number of samples	P	C/N	pH
Forest	14	0.29a	17.9ab	4.0a
Pasture	6	0.45a	19.4a	4.2ab
Crop field	22	0.46a	16.4ab	4.2ab
Meadow	15	0.43a	15.4ab	4.1a
Garden	3	1.71b	14.0b	4.6b
$F_{4,58}$		6.16***	2.64*	3.64*

* $P<0.05$; *** $P<0.001$

Table 3 Analysis of variance of past land use (manured versus unmanured) and site (lower versus higher fertility) effects on total soil $\delta^{15}\text{N}$, fern $\delta^{15}\text{N}$, soil-available phosphorus, C/N and pH variations

	Between site % of variance	Between past land use % of variance	Interaction
Total soil $\delta^{15}\text{N}$	3	90	2
Fern $\delta^{15}\text{N}$	9	98	1
P	57	39	4
C/N	44	41	16
pH	54	44	2

data for the soil fine fraction. However, differences between ancient forests and pastures as well as between croplands and meadows were never significant. The N concentration of soil or fern was not related to either $\delta^{15}\text{N}$ or types of land use. The soil C/N ratio, pH and P concentration were related to previous land use and soil $\delta^{15}\text{N}$, but the separation between former land use was much better using $\delta^{15}\text{N}$ (Table 2). Land use was classified in relation to the direction of N transfers, on the basis of traditional agricultural management practices (Lafite 1904). Ancient forests and pastures, which both exported N through cattle grazing were grouped and called "unmanured", whereas croplands, meadows and gardens, which received cattle manure were associated in a group called "manured". In parallel, the background fertility of sites was classified as "higher fertility" or "lower fertility", on the basis of bedrock chemistry (lower: sandstone and glacial deposits; higher: granite and gneiss), soil types (lower: podzols; higher: brown earth), and ground vegetation in ancient forests. An analysis of variance of past land use and site fertility effects showed that the inter-site variability of $\delta^{15}\text{N}$ was much lower than the variability due to past land use, whereas a high proportion of P, C/N and pH variability was associated with site effects (Table 3).

Comparison of soil and plant $\delta^{15}\text{N}$

The $\delta^{15}\text{Ns}$ of soil fractions were strongly related ($r=0.97$), the fine fraction being on average 0.65‰ higher ($r=0.97$), the fine fraction being on average 0.65‰ higher ($r=0.97$).

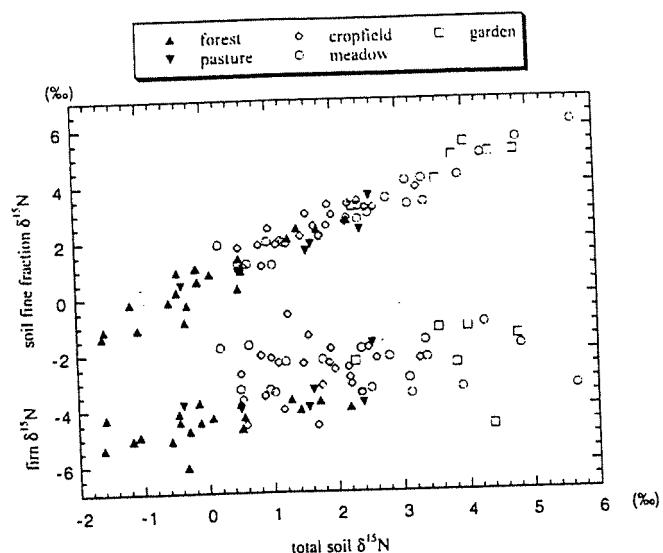


Fig. 1 $\delta^{15}\text{N}$ of the soil fine fraction (a) and fern (b) in relation to $\delta^{15}\text{N}$ of total soil and previous land use

Table 4 Mean $\delta^{15}\text{N}$ values of total soil and fern in relation to past land use and site fertility. Means followed by the same letter do not differ significantly, according to a Bonferroni test at the $P<0.05$ level

Previous land use	Site fertility	$\delta^{15}\text{N}$ total soil	$\delta^{15}\text{N}$ fern
Unmanured	Lower	0.30a	-4.10a
	Higher	0.46a	-4.25a
Manured	Lower	1.79b	-2.40b
	Higher	2.59c	-2.71b

er than the total soil, independently of former land use. In the unmanured group, fern $\delta^{15}\text{N}$ was on average -4.2‰, that is 5‰ lower than total soil $\delta^{15}\text{N}$ (Fig. 1). In this group, fern $\delta^{15}\text{N}$ was strongly correlated to total soil $\delta^{15}\text{N}$ ($r=0.69$, $n=25$, $P<0.001$) but fern $\delta^{15}\text{N}$ varied less than soil $\delta^{15}\text{N}$. In the manured group, $\delta^{15}\text{N}$ of fern was on average 1.6‰ higher than in the unmanured group and varied little, independently of total soil $\delta^{15}\text{N}$ ($r=0.17$, $n=48$, $P>0.10$).

In ancient forests and pastures, the $\delta^{15}\text{N}$ of soil fractions and fern did not differ between sites of higher and lower fertility (Table 4). In manured parcels, significant differences in soil $\delta^{15}\text{N}$ appeared between these two fertility classes.

Discussion

This study confirms that the $\delta^{15}\text{N}$ of soil and understorey vegetation are excellent tracers of previous agricultural land use in forest (Koerner et al. 1997). This result is remarkable given our poor a priori knowledge of former land use. It suggests that the land use types described in cadastres of the 19th century had been stable and fixed for centuries. This tracer appears to be a much more

powerful indicator of former land use than the more commonly used soil P.

The observed gradient of increasing $\delta^{15}\text{N}$ from ancient forests to gardens can be related to the intensity of element transfers, from grazed forests and pastures to manured crops, meadows and gardens. Although grazing in forests was forbidden, there are numerous reports of trials in the last centuries showing that it was rather common (Kammerer 1983). Moreover, litter was sometimes collected in the forest and used in cowsheds. Thus, elements were transferred from pastures and grazed forests to croplands, both indirectly, because cattle were fed in pastures or forests while animal manure collected in cowsheds was spread on croplands, and directly, when dung was collected in pastures and subsequently spread in croplands. Meadows were directly irrigated with dilute liquid manure. Gardens, which provided vegetables to the farmers were obviously heavily manured. These processes are in agreement with old farming practices from this area, which can still be observed in remote sites.

Nitrogen isotopic enrichment of cultivated areas can be interpreted as the result of (1) mineralization of soil organic matter following the original clearcutting (Pardo 1997) and ploughing, (2) continuous fertilization with ^{15}N -enriched animal manure (Mizutani et al. 1991), and (3) activation of processes leading to loss of depleted N such as nitrate leaching and ammonia volatilization (see review by Höglberg 1997). The persistence of this ^{15}N enrichment almost a century after afforestation can be explained either by a tight N cycle in the forest, preserving the original soil pool, and/or by the initiation/activation of processes leading to soil losses, as depleted N- NO_3^- leaching.

Assuming an average nitrogen deposition rate of 10 kg ha^{-1} year $^{-1}$ since afforestation, 800 kg N ha^{-1} would have accumulated in the soil in 80 years. Average N storage in the A₁ horizon (0–5 cm) can be estimated as 2000 kg N ha^{-1} from an average N concentration of 0.5% and an assumed density of 0.8 in the A₁ horizon. Hence, atmospheric N input could not erase the original ^{15}N signature even if it was entirely stored in the A₁ horizon, but would have reduced the difference between manured and unmanured parcels. $\delta^{15}\text{N}$ values of formerly cultivated forests are lower than the average value of nearby presently cultivated parcels, as well as those given by Riga et al. (1971) for manured crops. Hence, initial labelling due to former cultivation may explain part of present-day ^{15}N variations.

But depleted N- NO_3^- has also certainly been lost from the soil in formerly manured parcels. Thorne and Hamburg (1985) in an old-field succession, and Jussy (1998) in conifer plantations in the Vosges Mountains have shown that nitrification was much higher on former arable lands than in ancient forests. Moreover, intense nitrate leaching has occurred in these plantations (Stevens et al. 1994; Marques et al. 1997).

The difference between soil $\delta^{15}\text{N}$ in previously manured and unmanured parcels was larger in sites with

higher background fertility. Richer sites may have been submitted to higher manure input or subsequent nitrification and nitrate losses were higher.

Fern $\delta^{15}\text{N}$ was strongly depleted in relation to total soil and even more in relation to the fine soil fraction, from which mineral nitrogen was supposed to originate. This suggests that plant-available N was strongly depleted in comparison to soil N. Fern $\delta^{15}\text{N}$ was correlated with soil $\delta^{15}\text{N}$ in unmanured parcels but this correlation disappeared in previously manured parcels. This suggests that in previously manured sites, fern takes up nitrogen from a different, ^{15}N -enriched, N pool, in comparison with unmanured sites.

In this study, forest soil $\delta^{15}\text{N}$ was revealed to be a tracer of the intensity of previous agricultural use, while fern $\delta^{15}\text{N}$ more clearly separated previously manured and unmanured sites. Because a large proportion of French and European forests were previously used for agricultural purposes, considering land use history appears necessary to understand the nitrogen cycle in present-day forests.

Acknowledgements This work was supported by the French Ministère de l'Agriculture. We thank Patrick Behr and Benoît Pollier for technical assistance.

References

- Aber JD, Nadelhoffer KJ, Steudler P, Melillo JM (1989) Nitrogen saturation in northern forest ecosystems. *Bioscience* 39:378–386
- Bonneau M, Souchier B (1994) *Pédologie*. Masson. Paris
- Bruckert S, Kilbertus G (1980) Fractionnement et analyse des complexes organominéraux de sols bruns et de chernozems. *Plant Soil* 57:271–295
- Evans RD, Bloom AJ, Sukrapanna SS, Ehleringer JR (1996) Nitrogen isotope composition of tomato (*Lycopersicon esculentum* Mill) grown under ammonium or nitrate nutrition. *Plant Cell Environ* 19:1317–1328
- Froment A, Tanghe M. (1967) Répercussions des formes anciennes d'agriculture sur les sols et la composition floristique. *Bull Soc R Bot Belg* 100:335–352
- Garten CT Jr, Van Miegroet H (1994) Relationships between soil nitrogen dynamics and natural ^{15}N abundance in plant and foliage from Great Smoky Mountains National Park. *Can J For Res* 24:1636–1645
- Gebauer G, Schulze ED (1991) Carbon and nitrogen isotopes ratios in different compartments of a healthy and declining *Picea abies* forest in the Fichtelgebirge, NE Bavaria. *Oecologia* 87:198–207
- Glatzel G (1991) Internal proton generation in forest ecosystems as influenced by historic land use and modern forestry. *Fertilizer Res* 27:1–8
- Goovaerts P, Frankart R, Gérard G (1990) Effet de la succession des différentes affectations sur les propriétés chimiques de pédons en Fagne de Chimay (Belgique). *Pédologie* 60:179–194
- Handley LL, Raven JA (1992) The use of natural abundance of nitrogen in plant physiology and ecology. *Plant Cell Environ* 15:965–985
- Höglberg P (1990) Forests losing large quantities of nitrogen have elevated $^{15}\text{N}/^{14}\text{N}$ ratios. *Oecologia* 84:229–231
- Höglberg P (1997) ^{15}N natural abundance in soil-plant systems. *New Phytol* 95:179–209
- Hüttl RF, Schaf W (1995) Nutrient supply of forest soils in relation to management and site history. *Plant Soil* 168–169:31–41

- Johannesson C, Höglberg P (1994) ^{15}N abundance of soils and plants along an experimentally induced forest nitrogen supply gradient. *Oecologia* 97:322–325
- Jussy JH (1998) Minéralisation, nitrification et prélèvement d'azote dans différents peuplements forestiers sur sol acide. PhD thesis, University of Nancy
- Kammerer O (1983) Le cheptel bovin dans le val d'Orbey avant la guerre de Trente ans: pour une histoire écologique. *Hist Alsace Rurale* 24:149–160
- Koba K, Tokuchi N, Wada E, Nakajima T, Iwatsubo G (1997) Intermittent denitrification: the application of a ^{15}N natural abundance method to a forested ecosystem. *Geochim Cosmochim Acta* 23:5043–5050
- Koerner W, Dupouey JL, Dambrine E, Benoit M. (1997) Influence of past land use on the vegetation and soils of present day forest in the Vosges mountains, France. *J Ecol* 85:351–358
- Lafite C (1904) L'agriculture dans les Vosges. Matot-Braine, Reims
- Mariotti A, Landreau A, Simon B (1988) ^{15}N isotope biogeochemistry and natural denitrification process in groundwater: application to the chalk aquifer of northern France. *Geochim Cosmochim Acta* 52:1869–1878
- Marques R, Ranger J, Vilette S, Granier A (1997) Nutrient dynamics in a chronosequence of Douglas fir stands of the Beaujolais Mounts: quantitative approach. *For Ecol Manage* 92:167–197
- Mizutani H, Kabaya Y, Moors PJ, Speir TW, Lyon GL (1991) Nitrogen isotope ratios identify deserted seabird colonies. *Auk* 108:960–964
- Pardo LH (1997) Changes in $\delta^{15}\text{N}$ over time for a clearcut and a mature forest. *Biogeomon* 97. J Conf Abs 2:266
- Riga A, Van Praag HJ, Brigode N (1971) Rapport isotopique naturel de l'azote dans quelques sols forestiers et agricoles de Belgique soumis à différents traitements culturaux. *Geoderma* 6:213–222
- Stevens P, Norris DA, Sparks TH, Hodgson AL (1994) The impacts of atmospheric N inputs on throughfall, soil and streamwater interactions for different age forest and moorland catchments in Wales. *Water Air Soil Pollut* 73:297–317
- Thorne JF, Hamburg SP (1985) Nitrification potentials of an old-field chronosequence in Campton, New Hampshire. *Ecology* 66:1333–1338

Influence of former agricultural land use on nitrification in forest soils

J.H. JUSSY⁽¹⁾, W. KOERNER⁽²⁾, É. DAMBRINE⁽¹⁾, J.L. DUPONTEY⁽³⁾ & M. BENOIT⁽²⁾

(1) Équipe Cycles Biogéochimiques, INRA-Nancy, 54280, Champenoux, France, (2) INRA-Systèmes Agraires et Développement, BP 35, 88501 Mirecourt Cedex, France, (3) Équipe Phytoécologie, INRA-Nancy, 54280, Champenoux, France

Corresponding author: JH JUSSY. E-mail: jussy@nancy.inra.fr

Fax number: 33 03 83 39 40 69

Summary

About half of West European forests grow on soils previously used for agricultural purposes. However, past land use has never been integrated into the parameters controlling nitrification in forest soils. We compared the potential mineralization and nitrification rates of former agricultural plots reasserted with coniferous stands with those of surrounding old forests. Soil natural abundance of nitrogen 15 ($\delta^{15}\text{N}$) was strongly related to past land use and potential nitrification. Barely a century after reforestation, potential nitrification rates were still much higher in former croplands than in ancient forests. Nitrification in forest soils is therefore strongly dependent on previous soil enrichment by agricultural practices, which may lead to different nitrate leaching according to past land use.

Introduction

There is a considerable debate about the origin and mechanisms of nitrate leaching from forests. Nitrate leaching has been considered as a consequence of N saturation of ecosystems because N leaching increases statistically when N deposition increases (Skeffington 1990, Gundersen 1992). Nitrate leaching from forest soils occurs when N supply by atmospheric deposition, N₂ symbiotic fixation or soil N nitrification overpasses forest N requirements. Experimentally, nitrate leaching has been induced by N fertilisation, as well as clear-cuts. Except at sites where the nitrate input is so high that the nitrate is passively leached throughout the soil profile in winter, leaching basically occurs when there is a net production of nitrate in the soil, that is when the transformation of organic N or NH₄⁺ into NO₃⁻ occurs and overpasses microbial and root uptake of nitrate. Nitrification in acidic soils is produced by heterotrophic fungi (Killham 1990) and autotrophic bacteria (De Boer *et al* 1990). The rate of nitrification is influenced by microclimatic and pedological parameters: temperature (Foster 1989, Emmer & Tietema 1990, Grundmann *et al* 1995, Zanner & Bloom 1995, Stark 1996), soil moisture (Tietema *et al* 1992, Grundmann *et al* 1995), pH (Tietema *et al* 1992), oxygen (Grundmann *et al* 1995) and ammonium (Stark & Firestone 1996) contents and C/N ratio of the substrate (Nohrstedt *et al* 1996). But apart from extreme soil conditions, such as very low pH and high C/N ratio, or moderate pH and low C/N, which respectively inhibit or favour nitrification and nitrate leaching, net nitrification and consequently the possibility for nitrate leaching cannot be predicted accurately from the soil composition or ecosystem characteristics.

Losses of soil N associated to nitrification and nitrate leaching, or to denitrification or NH₃ volatilisation increase the soil ¹⁵N natural abundance ($\delta^{15}\text{N}$). In forests, soil $\delta^{15}\text{N}$ values have been related to their nitrification potential (Garten & Van Miegroet 1994), to N losses by leaching after chronic deposition or clear-cut (Emmett *et al* 1998), or to volatilisation after fertilisation (Högberg 1990, Johannsson & Högberg 1994). As N

saturated ecosystems loose N (Aber *et al* 1989), soil $\delta^{15}\text{N}$ have been used to detect a possible N saturation of forest ecosystems (Högberg 1990).

The $\delta^{15}\text{N}$ of cultivated soils is higher than that of forest soils (Riga *et al.* 1971), as a result of higher losses in depleted gaseous NH_3 . Now, most forest soils in the temperate zone have been used for agriculture in the past. For instance, about half of the present forest area in France was used as pastures, crops or cropland in 1850 (Cinotti 1996). Various effects of previous agricultural land use on forest soil properties have been described (Glatzel 1991, Hüttl & Schaaf 1995, Koerner *et al* 1997), but long term effects on nitrification activity and consequently on nitrate leaching are unknown. In a former paper (Koerner *et al* 1997) we have analyzed the soils and vegetation diversity of previous farmlands in the Vosges mountains. Higher soil $\delta^{15}\text{N}$ were measured in new forests and related to previous land use. Besides, the vegetation displayed a higher species richness and Ellenberg's indicator values for Nitrogen (Ellenberg 1986) were higher in previous croplands, meadows and gardens. In this work, we have measured soil potential nitrification and $\delta^{15}\text{N}$ in present day forests, which were planted on farmlands in the Vosges mountains (Northeastern France) between 1850 and 1920 (Koerner 1999). The aim was to establish relationships between previous land management, nitrification and nitrate availability.

Material and methods

Site History Recknowing

Sixteen abandoned forests were chosen (Koerner 1999), in order to cover the main range of ecological conditions: bedrock (sandstone, granite, gneiss and glacial deposits), acidic soils (brown earth to podzol), altitude (from 500 to 900 m) and slope.

For each afforested farm, adjacent plots differing by the type of previous land use were obtained from analyses of the French cadastral survey. This document provide a map

(1/2500) indicating for each plot the land use at the time of survey, (1814-1836 for the first survey in this area, 1936 for the second). Five types of past land use were selected: garden, cropland, meadow (fertilized and mowed), pasture and ancient forests surrounding these plots used as controls. A total of 73 parcels were sampled: 54 previously agricultural parcels now forested, and 19 ancient forests. Parcels were carefully identified in present forests using maps and the position of farm ruins and stonewalls. All new forests were now planted with Norway spruce (*Picea abies* (L.) Karst.), whereas fir (*Abies alba* Mill.) was dominant in old forest, with various proportion of spruce and beech (*Fagus sylvatica* L.). Tree coring indicated that afforestation occurred between 1898 and 1930. All plots were forested at the time of the cadastral survey of 1936. Forest management was similar in all forests, with regular thinning.

Soil analysis

Samples of the first mineral horizon (A1) were collected from a pit in the middle of each plot. Each profile was described. Samples were air-dried, sieved (2 mm) and most were analysed (see Bonneau and Souchier 1994) for pH (5 g of soil in 25 g water), total carbon and nitrogen contents (Anne's and Kjeldhal's methods) and plant available phosphorus contents (Duchaufour's method). A subsample was analyzed for $\delta^{15}\text{N}$ using a mass spectrometer (Finnigan mat.) at the Service Central d'Analyse of the CNRS, Vernaison (France). Results were expressed in ‰ deviations from the international standard atmospheric N₂ [$\delta^{15}\text{N} = R_{\text{sample}}/R_{\text{standard}} - 1 \times 1000$ where $R = ^{15}\text{N}/^{14}\text{N}$, Mariotti 1983].

Potential nitrification

Soils from the two upper mineral soil layer (0-15 cm and 15-30 cm) in four sites on homogeneous bedrock (Table 1) were incubated in the laboratory in order to compare

potential mineralizing and nitrifying capacities. Sites were chosen, from the richest soils and bedrock (brown earth on gneiss) to the poorest (podzol on sandstone). Soils were sampled on August 1997, sieved in the field (4 mm) and transported to the laboratory. For each soil layer, about 2 kg of fine earth were incubated at 30°C in 15 plastic boxes closed with parafilm (American National CanTM). Moisture was measured by drying a subsample at 105°C and was maintained constant at the initial content during the incubation. The mineral nitrogen (NO_3^- -N + NH_4^+ -N) contents in samples were determined before incubation and after 4 weeks of incubation. The soil mineral nitrogen was extracted in KCl 1 N: 40 g of moist soil were mechanically shaken during one hour in 200 ml KCl 1 N. The supernatant liquid was centrifuged (2500 rpm for 15 mn) and filtered. Mineral nitrogen contents (NO_3^- -N and NH_4^+ -N) in the KCl-extracts were measured by automatic colorimetry using an Autoanalyzer Technicon II. Two or three replicated extractions per soil sample were effected.

Results

Soil analysis

Soil C/N ratio, pH, available phosphorus and especially $\delta^{15}\text{N}$ were related to previous land use (Table 2), whereas soil N concentration was not. $\delta^{15}\text{N}$ increased from forests to gardens following the order: forest < pasture < cropland < meadow < garden. Soil $\delta^{15}\text{N}$ values of plantations on previously cultivated areas were comparable to that of presently cultivated areas (Riga *et al* 1971). P concentration and pH were the highest in afforested gardens, where the C/N ratio was the lowest. On the opposite, the P concentration and pH were the lowest in soils of ancient forests. The highest C/N ratio was measured in soil of afforested pastures. Past land use according to cadastral surveys were related to previous agricultural practices and to N transfers (Lafite 1904, Koerner 1999). N was exported from ancient forests and former pastures by cattle grazing, litter

raking and wood harvest, whereas previous gardens, croplands and meadows received N from farmyard manure.

Potential nitrification

The mean mineral nitrogen (KCl-extractable NO_3^- -N + NH_4^+ -N) content in each site (Fig. 1a) was not significantly different between the sites Cude, Solem and Feigne. It was lower ($P < 0.001$) at site Muesbach. The mineral nitrogen content was higher ($P < 0.05$) in the former croplands and gardens than in the old forests. After incubation, the mineral nitrogen content of every soil increased strongly at all sites whatever the past land use (Fig. 1b). The podzolic soil from Muesbach, which is very sandy, showed a significantly lower content. On average, previous cultivation had no effect on the nitrogen mineralizing capacity of the soils, except for lower values in the former gardens.

Before incubation, the initial nitrate content was close to zero in the ancient forest soils but significantly higher in the former agricultural soils. After incubation the nitrate content in the old forest soils was still very low but it increased sharply in the previous agricultural soils. After or before incubation, the percentage of NO_3^- -N to total mineral nitrogen was always lower ($P < 0.001$) in the ancient forests than in the previously cultivated soils (Fig. 2). In the 13 sites, relative $\delta^{15}\text{N}$ values were strongly correlated with the percentage of nitrate produced (Fig. 3).

Similar results were obtained after incubation of the 15-30 cm soil layers (Fig. 4) but mineralization and nitrification strongly decreased with increasing depth, excepted in the former garden at Feigne where nitrification increased. Nitrification was especially high in the former farm plots in both layer (excepted in the 15-30 layer in the former garden at Solem) and the difference between former agricultural lands and old forests was larger at sites on the richest geologic substrata (Cude and Solem).

Discussion

The high nitrification activity of former manured parcels reasserted with conifers since about one century may be related to changes in the competitive balance between nitrifying microbial communities and microbial nitrogen consumers (Stark & Hart 1997). Changes might have been triggered by previous tillage (Lossaint & Rapp 1960), manure input, and maintained by microbial population dynamics as well as higher phosphorus content (Le Tacon 1972, Troelstra *et al* 1990).

The increasing $\delta^{15}\text{N}$ from forest to previous gardens can be related to the transfer of nutrients, especially nitrogen, from forests and pastures to crops, meadows and gardens. Transfers occurred from ancient forests by litter raking, wood exploitation and cattle grazing (Kammerer 1983). Animal manure from cowsheds and dung were collected from pastures and spread in croplands and gardens and sometimes in meadows, also fertilized by irrigation. Moreover, gardens received house waste (Koerner *et al* 1997). The difference between manured and unmanured parcels was enhanced in the richest sites (e.g. Cude) which were submitted to much more intensive management practices. Deforestation and input of organic N on previous cultivated lands may be the cause for higher $\delta^{15}\text{N}$ values in the soil. But these changes have also induced a higher nitrification which, in turn, if nitrate was lost (leaching and/or denitrification) may have maintained the difference in $\delta^{15}\text{N}$.

Conclusion

Previous land use should be regarded as a major factor affecting nitrification in forests. This long lasting effect of former land use explains the high nitrate leaching measured below mature coniferous plantations at several experimental sites (Mohamed 1992, Stevens *et al* 1994, Marques *et al* 1997). Hence, the general correlation in forest sites between nitrate leaching and nitrate deposition can be partly due to previous agriculture, still inducing nitrification.

Care should be taken when using forest soil $\delta^{15}\text{N}$ as an indicator of N saturation as it may illustrate previous agricultural practices (e.g. fertilisation by animal manure, Riga *et al* 1971, ploughing, Emmett *et al* 1998) which continue to stimulate nitrification, as well as processes leading to loss of depleted N such as nitrate leaching (Koopmans *et al* 1997), denitrification and ammonia volatilisation. Finally forest history should be considered when critical loads of nitrogen are to be calculated.

Acknowledgements

The authors would like to thank Jean Van Melkebeke for help during historical research and Patrick Behr and Benoît Pollier for technical assistance during field work.

References

- Aber, J.D., Nadelhoffer, K.J., Steudler, P. & Melillo, J.M. 1989. Nitrogen saturation in northern forest ecosystems. *Bioscience*, **39**, 378-386.
- Bonneau, M. & Souchier, B. 1994. *Constituants et propriétés des sols, Part 2 : Pédologie* (ed Masson), Paris.
- Cinotti, B. 1996. Évolution des surfaces boisées en France : proposition de reconstitution depuis le début du XIX^e siècle. *Revue Forestière Française*, **48**, 547-562.
- De Boer, W., Klein Gunnewiek, P.J.A. & Troelstra, S.R. 1990. Nitrification in Dutch heathland soils. II. Characteristics of nitrate production. *Plant and Soil*, **127**, 193-200.
- Ellenberg, H. 1986. Vegetation Mitteleuropas mit den Alpen. E. Ulmer Verlag.
- Emmer, I.M & Tietema, A. 1990. Temperature-dependant nitrogen transformations in acid oak-beech forest litter in the Netherlands. *Plant and Soil*, **122**, 193-196.
- Emmett, B.A., Kjonaas, O.J., Gundersen, P., Koopmans, C., Tietema, A. & Sleep, D. 1998. Natural abundance of ¹⁵N in forest across a nitrogen deposition gradient. *Forest Ecology and Management*, **101**, 9-18.
- FAO-UNESCO 1975. Carte mondiale des sols au 1: 5000000. Volume I : légende.
- Foster, N.W. 1989. Influences of seasonal temperature on nitrogen and sulfur mineralization/immobilization in a Maple-Birch forest floor in central Ontario. *Canadian Journal of Soil Science*, **69**, 501-514.
- Garten, C.T., Jr. & Van Miegroet, H. 1994. Relationships between soil nitrogen dynamics and natural ¹⁵N abundance in plant foliage from Great Smoky Mountains National Park. *Canadian Journal of Forest Research*, **24**, 1636-1645.
- Glatzel, G. 1991. The impact of historic landuse and modern forestry on nutrient relations of Central European forest ecosystems. *Fertilizer Research*, **27**, 1-8.
- Grundmann, G.L., Renault, P., Rosso, L. & Bardin, R. 1995. Differential Effects of Soil Water Content and Temperature on Nitrification and Aeration. *Soil Science Society of America Journal*, **59**, 1342-1349.

- Gundersen, P. 1992. Nitrogen Circulation in three spruce forests in Denmark. In: *Responses of forest ecosystems to environmental changes* (eds A. Teller *et al*), pp 724-725. Elsevier Applied Science, London and New York.
- Högberg, P. 1990. Forests losing large quantities of nitrogen have elevated ^{15}N : ^{14}N ratios. *Oecologia*, **84**, 29-231.
- Hüttl, R.F. & Schaaf, W. 1995. Nutrient supply of forest soils in relation to management and site history. *Plant and Soil*, **168-169**, 31-41.
- Johannesson, C. & Högberg, P. 1994. ^{15}N abundance of soils and plants along an experimentally induced forest nitrogen supply gradient. *Oecologia*, **97**, 322-325.
- Killham, K. 1990 Nitrification in coniferous forest soils. *Plant and Soil*, **128**, 31-44.
- Koerner, W. 1999 *Impact des anciennes utilisations agricoles sur la fertilité du milieu forestier actuel*. PhD thesis, University of Panthéon-Sorbonne, Paris.
- Koerner, W., Dupouey, J.L., Dambrine, E. & Benoît, M. 1997. Influence of past land use on the vegetation and soils of present day forest in the Vosges mountains, France. *Journal of Ecology*, **85**, 351-358.
- Koopmans, C., Van Dam, D., Tietema, A. & Verstraten, J. 1997. Natural ^{15}N abundance in two nitrogen saturated forest ecosystems. *Oecologia*, **111**, 470-480.
- Lafite, C. 1904. *L'agriculture dans les Vosges* (ed Matot-Braine), Reims.
- Le Tacon, F. 1972. Disponibilité de l'azote nitrique et ammoniacal dans certains sols de l'est de la France. Influence sur la nutrition et la croissance de l'Épicéa commun (*Picea abies* KARST.). *Annales des Sciences forestières*, **30**, 183-205.
- Lossaint, P. & Rapp, M. 1960 Sur la minéralisation de l'azote organique d'un humus lent forestier à la suite d'un labour. *Compte Rendu des séances de l'Académie des Sciences*, **251**, 3034-3036.
- Mariotti, A. 1983. Atmospheric nitrogen is a reliable standart for natural ^{15}N abundance measurements. *Nature*, **303**, 685-687.
- Marques, R., Ranger, J., Villette, S. & Granier, A. 1997. Nutrient dynamics in a chronosequence of Douglas-fir (*Pseudotsuga menziesii* (Mirb.) Franco) stands on the

Beaujolais Mounts (France). 2- Quantitative approach. *Forest Ecology and Management*, **92**, 167-197.

Mohamed, D.A. 1992. *Rôle du facteur édaphique dans le fonctionnement biogéochimique et l'état de santé de deux pessières vosgiennes. Effet d'un amendement calco-magnésien*. PhD thesis, University Henri Poincaré Nancy I.

Nohrstedt, H.Ö., Sikström, U., Ring, E., Näsholm T., Höglberg P. & Persson T. 1996. Nitrate in soil water in three Norway spruce stands in southwest Sweden as related to N-deposition and soil, stand, and foliage properties. *Canadian Journal of Forest Research*, **26**, 836-848.

Riga, A., Van Praag, H.J. & Brigode, N. 1971. Rapport isotopique de l'azote dans quelques sols forestiers et agricoles de Belgique soumis à divers traitements culturaux. *Geoderma*, **6**, 213-222.

Skeffington, R.A. 1990. Accelerated nitrogen inputs - A new problem or a new perspective? *Plant and Soil*, **128**, 1-11.

Stark, J.M. 1996. Modelling the temperature response of nitrification. *Biogeochemistry*, **35**, 433-445.

Stark, J.M. & Firestone, M.K. 1996. Kinetics characteristics of ammonium-oxidizer communities in a California oak woodland-annual grassland. *Soil Biology and Biochemistry*, **28**, 1307-1317.

Stark, J.M. & Hart, S. 1997. High rates of nitrification and nitrate turnover in undisturbed coniferous forests. *Nature*, **385**, 61-64.

Stevens, P., Norris, D.A. Sparks, T.H. & Hodgson, A.L. 1994. The impacts of atmospheric N inputs on throughfall, soil and streamwater interactions for different age forest and moorland catchments in Wales. *Water, Air and Soil Pollution*, **73**, 197-317.

Tietema, A., Warmerdam, B., Lenting, E, & Riemer, L. 1992. Abiotic factors regulating nitrogen transformations in the organic layer of forest soils: Moisture and pH. *Plant and Soil*, **147**, 69-78.

- Troelstra, S., Wagenaar, R. & De Boer, W. 1990. Nitrification in Dutch heathland soils. I. General soil characteristics and nitrification in undisturbed soil cores. *Plant and Soil*, **127**, 179-192.
- Zanner, C.W. & Bloom, P.R. 1995. Mineralization, Nitrification, and Denitrification in Histosols of Northern Minnesota. *Soil Science Society of America Journal*, **59**, 1505-1511.

Table 1. The four sites of the potential nitrification study.

site	Cude	Solem	Feigne	Muesbach
altitude	850 m	700 m	800 m	650 m
bedrock	granite	glacial deposits	glacial deposits	Vosgian sandstone
soil type	distic cambisol	distic cambisol	leptic podzol	podzol
species afforested	<i>Abies alba</i>	<i>Picea abies</i>	<i>Picea abies</i>	<i>Picea abies</i>
date of afforestation	1924	1930	1920	1896

Soil types according to the FAO-UNESCO (1975) taxonomy.

Table 2. Soil available phosphorus, total nitrogen, C/N, pH and $\delta^{15}\text{N}$ in relation to past land use. ***: $P < 0.001$; **: $P < 0.01$; *: $P < 0.05$; ns: not significant. Different letters in a given column show significant differences according to a Bonferroni test ($P < 0.05$).

	N° of samples ¹	P	N	C/N	pH	$\delta^{15}\text{N}$ < 2 mm
forest	19/14	0.29a	0.50	17.9ab	4.0a	0.03a
pasture	6	0.45a	0.64	19.4a	4.2ab	1.38ab
crop	23/22	0.46a	0.48	16.4ab	4.2ab	1.63b
meadow	19/15	0.43a	0.55	15.4ab	4.1a	2.53bc
garden	6/3	1.71b	0.35	14.0a	4.6b	3.82c
F		6.16***	1.79ns	2.64*	3.64*	18.59***

1: the first number is for $\delta^{15}\text{N}$ and N analyses; the second number is for P and pH.

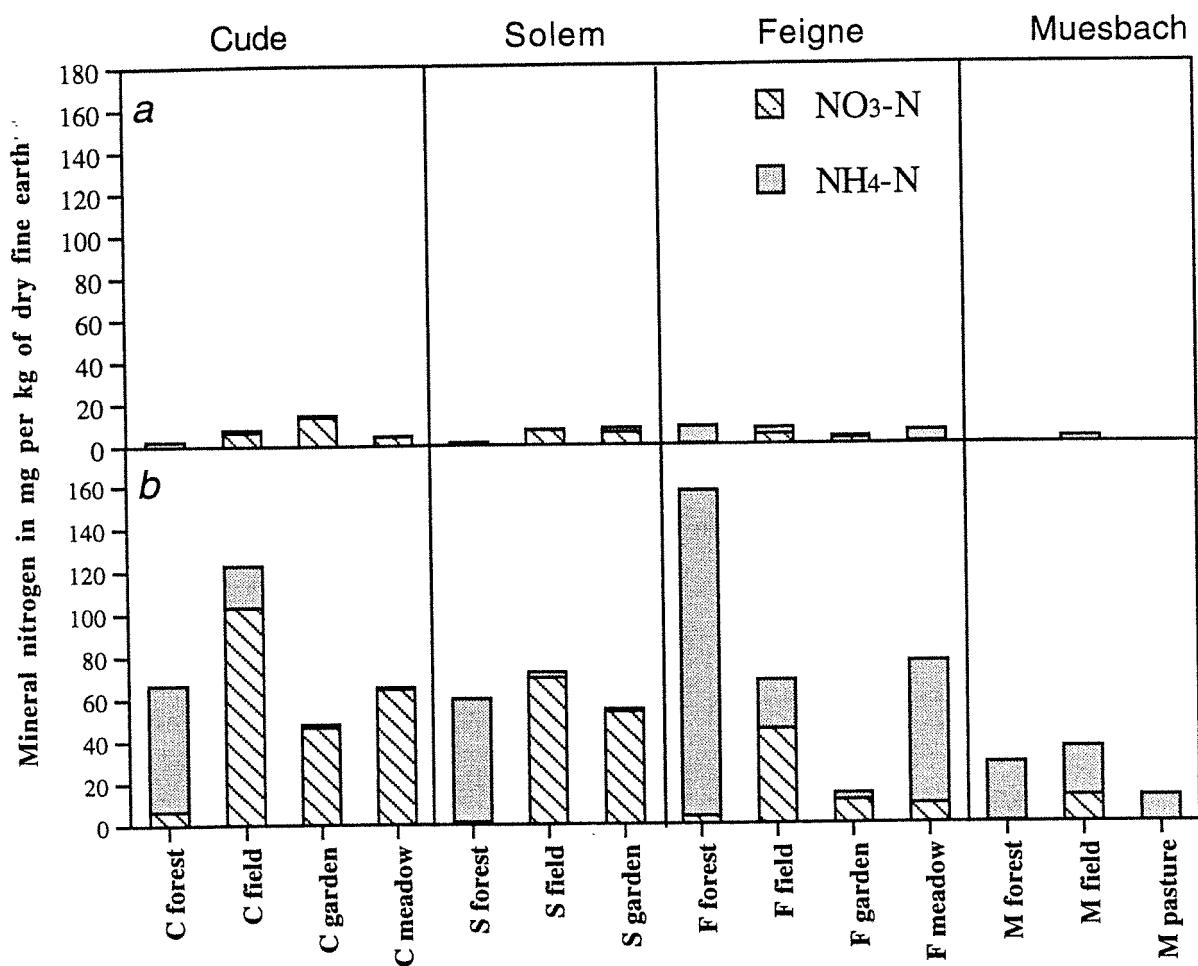


FIG. 1 Mineral nitrogen contents (NO_3^- -N + NH_4^+ -N) in the soils at Cude (C), Solem (S), Feigne (F) and Muesbach (M). a, initial contents; b, contents after 30 days of aerobic laboratory incubation at 30°C. Mineral nitrogen was extracted in KCl 1 N (40/200) after agitation (1h), centrifugation and filtration. Analyses were carried out on an automated continuous flow colorimeter TRAACS 2000. Each result was a three-replicate mean in 'a' and a two-replicate mean in 'b'.

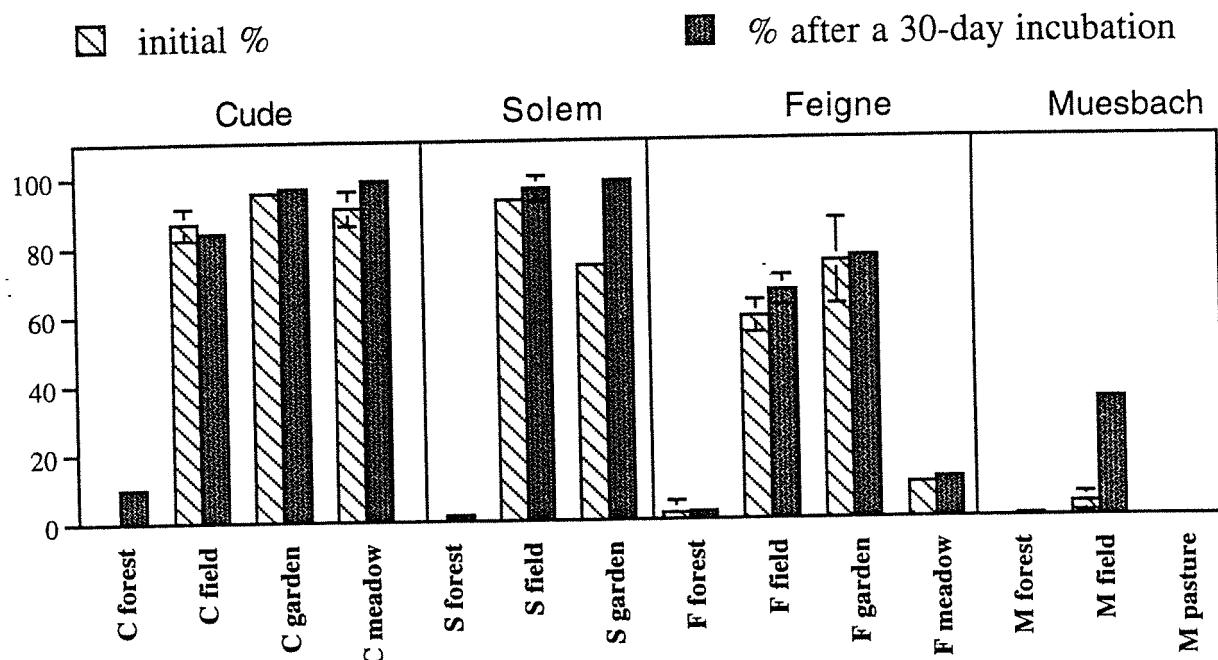


FIG. 2 Soil percentage of NO_3^- -N to total mineral nitrogen (NO_3^- -N + NH_4^+ -N) at Cude (C), Solem (S), Feigne (F) and Muesbach (M) after 0 (three replicates) and 30 days (two replicates) of incubation, according to previous land use. Bars represent + or - the standard deviation

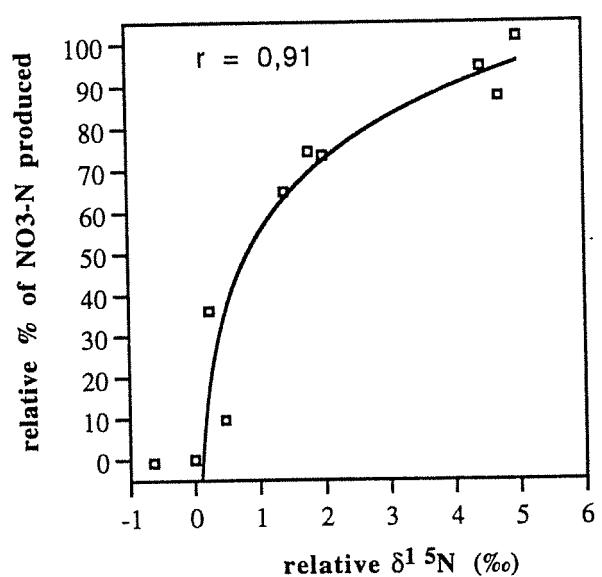
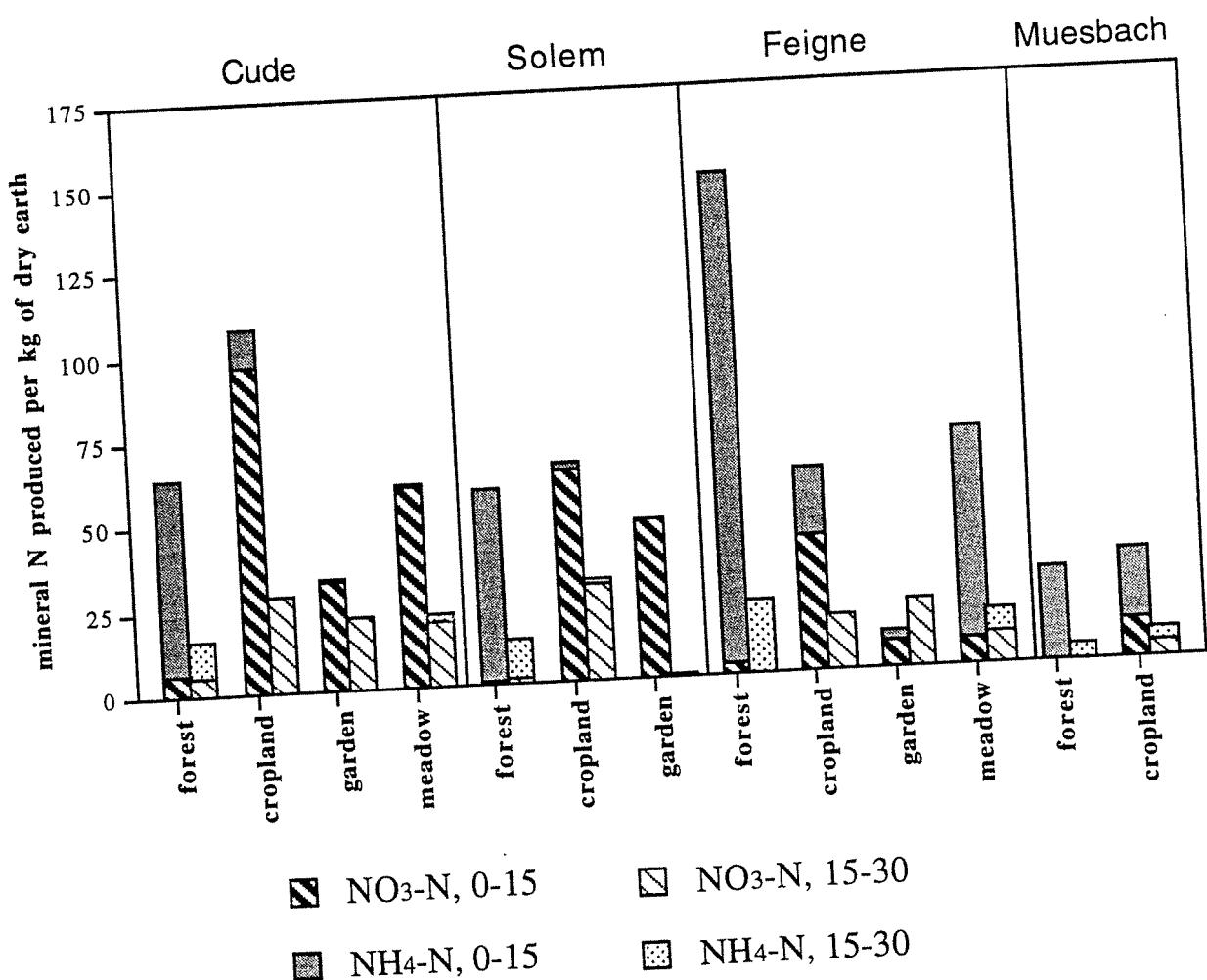


FIG. 3 Relative percentage of nitrate-N produced (= percentage of nitrate-N produced after 30 days of laboratory incubation - percentage of nitrate-N produced in old forest soils in each site) according to relative $\delta^{15}\text{N}$ (upper layer $\delta^{15}\text{N}$ - upper forest layer $\delta^{15}\text{N}$ in each site). The curve is an adjustment according to a logarithmic function.



Captions to Figures:

Figure 1: Mineral nitrogen contents (NO_3^- -N) + (NH_4^+ -N) in the soils. a: initial contents; b: contents after 30 days of incubation at 30°C. Each result was a three-replicate mean in 'a' and a two-replicate mean in 'b'.

Figure 2: Soil percentage of NO_3^- -N to total mineral nitrogen. Bars represent + or - the standard deviation.

Figure 3: Relative percentage of nitrate-N produced according to relative $\delta^{15}\text{N}$. Relative percentage of nitrate-N produced = percentage of nitrate produced after incubation - percentage of nitrate produced in old forest soils at each site. Relative $\delta^{15}\text{N}$ = upper layer $\delta^{15}\text{N}$ - old forest upper layer $\delta^{15}\text{N}$ at each site. The curve is an adjustment according to a logarithmic function.

Figure 4: Mineral nitrogen produced in the 0-15 and 15-30 cm soil layers according to past land use.

La végétation des forêts anciennes

Jean-Luc Dupouey⁽¹⁾, Delphine Sciama⁽²⁾, Etienne Dambrine⁽³⁾, Jean-Claude Rameau⁽²⁾

(1) Phytoécologie forestière, INRA, 54280 Champenoux, courriel : dupouey@nancy.inra.fr

(2) Ecologie Forestière et Dynamique des Paysages, ENGREF, 14 rue Girardet, 54042 Nancy Cedex

(3) Cycles biogéochimiques, INRA, 54280 Champenoux

Dans les paysages d'Europe de l'Ouest fortement marqués par l'action de l'homme, il n'existe plus aujourd'hui de forêts primaires¹. Les modifications globales de l'environnement, telles que les dépôts azotés ou l'augmentation du taux de CO₂ atmosphérique, empêchent probablement leur reconstitution, même hors de toute intervention humaine directe. L'observation des zones forestières peu gérées ou des petites surfaces de réserves intégrales, toutes de création récente à l'échelle de la dynamique forestière, permet cependant de proposer quelques critères de naturalité. Ainsi, les forêts subnaturelles sont le plus souvent définies comme des surfaces boisées d'essences climaciques (essences caractéristiques des stades ultimes de la dynamique naturelle des écosystèmes forestiers), présentant une structure de peuplement hétérogène et une juxtaposition de phases de développement liées à la présence de trouées, avec une forte accumulation de matière organique, vivante -volumes sur pied élevés- et morte -dans le bois mort et les sols-. Le critère d'ancienneté est souvent avancé, sans d'ailleurs toujours préciser si on parle de l'ancienneté de l'état boisé du territoire, ou de l'âge du peuplement. Nous présentons ici une synthèse des résultats obtenus récemment en Europe de l'Ouest, et plus particulièrement en France, sur le rôle important que joue ce critère d'ancienneté dans les variations du tapis végétal forestier.

Les forêts anciennes et leur cartographie

La forêt française, fortement déboisée depuis le néolithique, connaît aujourd'hui une progression rapide, comme toutes les forêts européennes. Cette inversion de tendance s'est produite, en France, à la charnière entre le XVIII^e et le XIX^e siècle (Koerner *et al.*, 2000). Près de la moitié des forêts françaises d'aujourd'hui étaient, il y a deux siècles, des territoires agricoles -champs, prés de fauches ou pâtures plus ou moins intensives-. On peut ainsi distinguer dans le paysage actuel les forêts préexistantes à ce minimum forestier, désignées par le terme précis de forêts anciennes, par opposition aux forêts dites récentes, installées par la suite. Cette distinction se réfère à la continuité de l'état boisé, et non à l'âge des arbres ou du peuplement -les forêts récentes peuvent ainsi atteindre l'âge de 200 ans-. Les recherches initiées en Angleterre (Rackham, 1980, Peterken, 1981), puis poursuivies en Belgique, en Suède, en Allemagne, en Pologne et en France ont montré que cette ancienneté de l'état boisé était un critère déterminant du fonctionnement des écosystèmes forestiers actuels. En particulier, il existe de fortes différences de tapis herbacé entre les terrains déjà boisés à la date des premiers documents historiques disponibles (entre 1600 et 1850 selon les pays) et ceux qui ne l'étaient pas et qui ont été reboisés ensuite. Cette différence apparaît que la forêt ancienne ait été exploitée, parfois même en taillis, ou non.

Ces travaux nécessitent une analyse minutieuse des documents cartographiques historiques décrivant le mode d'utilisation ancien du sol. En France, le premier témoin, à l'échelle de l'ensemble du territoire, des paysages agricoles et forestiers est le cadastre napoléonien. Etabli de 1808 à 1850 -mais en grande partie achevé aux alentours de 1835-, il cartographie, à des échelles supérieures au 1/10 000, les parcellaires et la nature des cultures qu'ils contiennent. Celle-ci est décrite en grandes catégories :

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

jardins, terres, prés, pâtures, vignes, landes ou friches et bois. La superposition de ce cadastre ancien avec les parcellaires forestiers actuels permet donc d'identifier forêts anciennes et forêts récentes. Elle peut se faire par digitalisation du cadastre napoléonien, référencement géographique dans un système de coordonnées géographiques actuel et enfin croisement, à l'aide d'outils de géomatique, avec la carte forestière actuelle. Mais il est souvent plus précis, voire nécessaire, de revenir sur le terrain afin d'identifier les limites exactes des parcellaires anciens. La carte de Cassini, antérieure (1760-1789), est malheureusement trop imprécise pour permettre un travail semblable. Nos voisins européens sont souvent mieux lotis. Ainsi, une partie de la Belgique est couverte par la carte du comte de Ferraris, au 1/11 250, établie dès 1778. L'Angleterre dispose depuis peu de la carte informatisée des forêts antérieures à 1600 (English Nature, 2002) pour l'ensemble de son territoire.

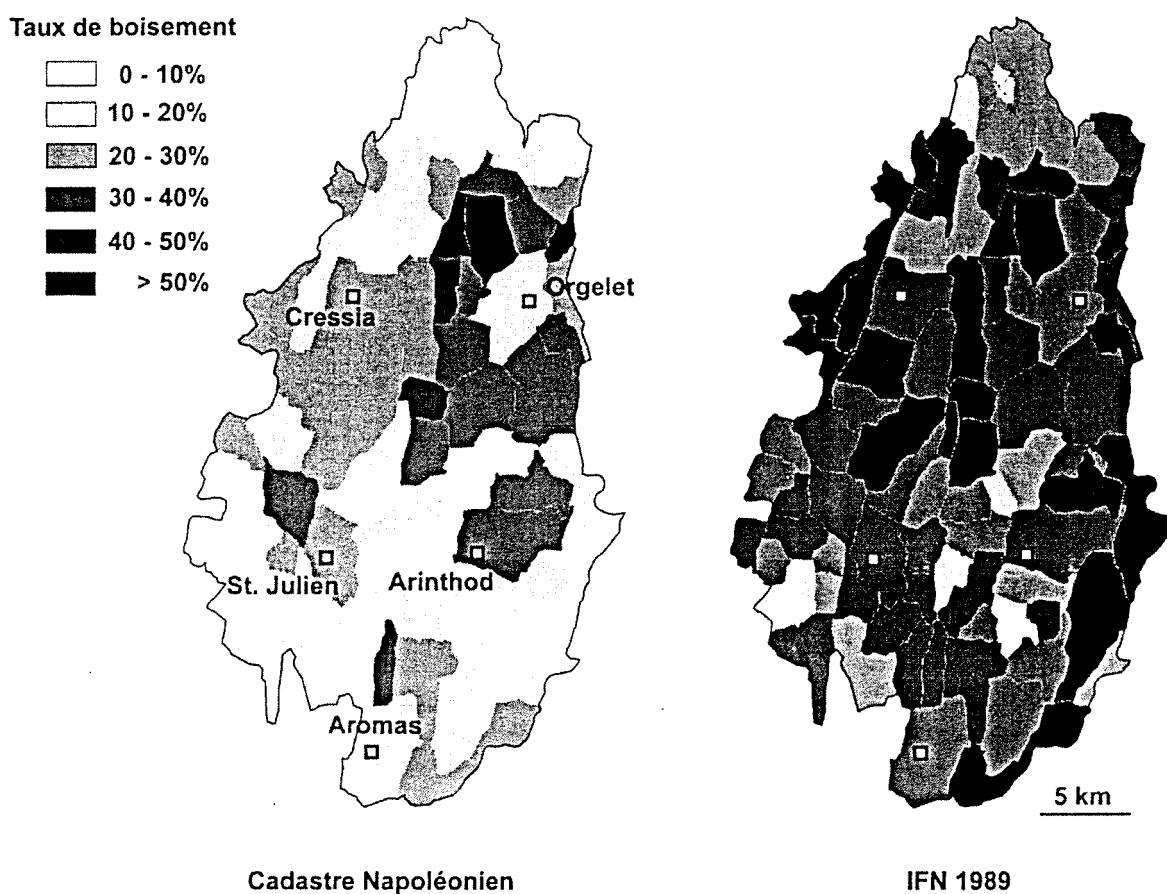


Figure 1 - Evolution de la surface forestière dans la Petite Montagne jurassienne.

L'exemple de la Petite Montagne jurassienne

Nous avons étudié plus précisément les conséquences de cette différenciation historique du paysage dans la région naturelle de la Petite Montagne jurassienne (Sciama, 1999). C'est une zone de forte déprise agricole (figure 1) où les accrus naturels forment une large part du reboisement. Le cadastre napoléonien, réalisé entre 1809 et 1837, indique un taux de boisement de 21%. En 1989, l'Inventaire forestier national mesure dans la même région un taux de boisement de 42%. La moitié des forêts actuelles sont donc des forêts anciennes. L'échantillon analysé croise de façon équilibrée l'ancienneté de l'état boisé (61 relevés en forêt ancienne, 65 en forêts récentes) avec les différents types de substrat de la région. Dans les forêts récentes, les stades les plus jeunes de recolonisation de la forêt ont été écartés (haies, lisières, stades pionniers). Sur les substrats calcaires de cette région, la diversité floristique est assez élevée (164 espèces dans les 126 relevés effectués). L'analyse factorielle des correspondances du tableau de présence des 164 espèces dans les 126 relevés montre, sur l'axe 1, une

différenciation stationnelle en fonction du type de substrat sur lequel se développe la végétation (5,2% de la variance totale). Mais surtout, dès l'axe 2 (figure 2), et expliquant une part presque aussi importante de la variance totale (3,2%), on voit clairement apparaître le facteur ancienneté de l'état boisé.

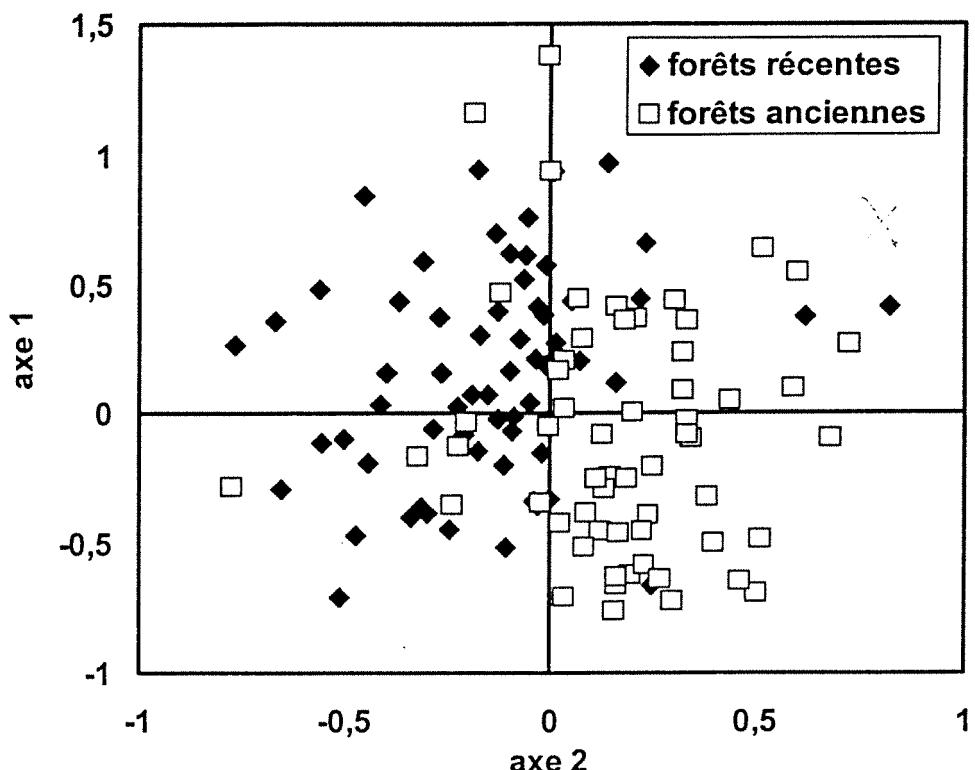


Figure 2 : Analyse factorielle des correspondances des relevés de végétation de la Petite Montagne jurassienne. Position des forêts anciennes et récentes (état boisé depuis plus ou moins de 200 ans, respectivement), dans le plan des axes 1 et 2.

Le tableau I présente la liste des espèces ayant une fréquence de présence significativement plus élevée en forêt récente ou en forêt ancienne, responsables de la différenciation des relevés en deux groupes. Dans cette région, 12 espèces apparaissent plus fréquemment en forêt récente, et 21 en forêt ancienne. Ces dernières sont parfois presque totalement absentes des forêts récentes (luzule poilue, muguet et lis martagon). La plupart de ces espèces de forêts anciennes sont très communes dans les forêts françaises : anémone sylvie, aspérule odorante, lamier jaune, primevère élevée... On note la différence entre les deux chênes : pédonculé préférentiellement en forêt récente, sessile en forêt ancienne. Les morts-bois calcicoles sont tous caractéristiques des forêts récentes.

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

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

Tableau I - Espèces différentielles des forêts récentes et anciennes dans la Petite Montagne jurassienne. Le pourcentage indique la fréquence de présence de chaque espèce (sur un total de 65 relevés en forêt récente et 61 en forêt ancienne).

Les espèces de forêts anciennes en Europe

La synthèse des études du même type, menées dans diverses régions d'Europe, nous a permis de dresser une liste d'une centaine d'espèces (tableau en annexe) les plus fréquemment citées dans la littérature comme caractéristiques des forêts anciennes (voir aussi la synthèse de Hermy *et al.*, 1999). Il faut bien souligner que ces espèces ne sont pas totalement absentes des forêts récentes, mais seulement significativement moins fréquentes. Ainsi, dans la Petite Montagne jurassienne, la proportion dans chaque relevé des espèces de la liste présentée en annexe est, en moyenne, de plus de

40% en forêt ancienne et de moins de 40% en forêt récente. En d'autres termes, il est courant d'observer des espèces de forêts anciennes en forêts récentes, et vice-versa. De plus, l'association entre ancienneté des forêts et fréquence de présence de certaines espèces n'a qu'une portée régionale. Le comportement autécologique d'une espèce peut varier selon qu'on l'observe au cœur de son aire de distribution, ou en limite. De même, les modes d'utilisation anciens du sol et donc leur impact à long terme varient fortement selon les régions. Ainsi, la liste précédente peut être largement modifiée selon la région naturelle où est observée la relation entre fréquence des espèces et ancienneté de l'état boisé. En particulier, elle ne prend pas en compte de nombreuses espèces forestières rares qui, dans leur aire de distribution géographique limitée, pourraient s'avérer d'excellents indicateurs de forêts anciennes.

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

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

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

Une faible efficacité de colonisation

Le mode de dispersion des espèces de forêts anciennes est en général peu efficace. Dwzonko (1993) observe dans les accrus adjacents aux forêts anciennes que la fréquence de ces espèces, souvent myrmécochores (graines dispersées par les fourmis), autochires (dispersées par projection des graines), barochores (dispersées par simple gravité) ou se propageant végétativement, est inversement corrélée à la distance à la limite entre le massif ancien et la forêt récente. La vitesse de colonisation moyenne observée le long de ces limites est de 30 m/siècle en moyenne, et de 50 m/siècle pour les individus les plus rapides (figure 2). Une fois installées, les espèces de forêts anciennes se reproduisent principalement par voie végétative (rhizomes, stolons, bulbilles...). Elles ont une durée de vie longue, et produisent peu de diaspores. Ces espèces sont presque totalement absentes de la banque de graines des sols forestiers, colonisée principalement par des espèces rudérales (Augusto *et al.*, 2001). Une part importante sont des géophytes (plantes dont seuls persistent pendant l'hiver les organes souterrains -bulbes, rhizomes ou tubercules-).

Leur présence ou absence dans les reboisements récents est donc liée à l'éloignement des sources potentielles de graines que sont les massifs anciens. Mais elle est aussi liée à la présence des refuges ou voies de colonisation que constituent les haies, les bords de chemins, les mégaphorbiaies en montagne, voire les pelouses ou les prairies si la gestion n'y est pas trop intensive. La plupart des espèces présentées en annexe peuvent en effet se maintenir après déboisement dans l'un ou plusieurs de ces habitats ce qui suggère qu'elles craignent probablement plus le labour ou le pâturage que l'absence d'ombre. On comprend l'importance de la structure du paysage pour la restauration de la présence de ces espèces dans les reboisements.

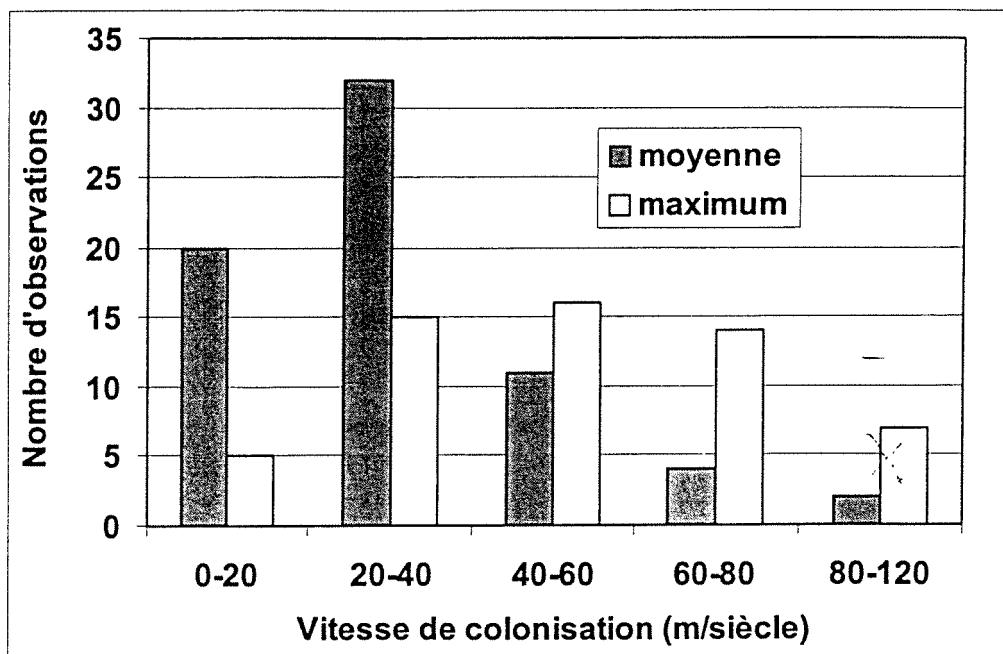


Figure 2 : Vitesse de colonisation des espèces de forêt ancienne. Synthèse bibliographique à partir de l'observation de la distance parcourue par 55 espèces à l'interface entre forêt ancienne et forêt récente dans 5 sites européens.

Les limitations à la colonisation imposées aux espèces de forêts anciennes dans les forêts récentes impliquent qu'elles y sont de moins bonnes indicatrices des conditions de milieu qu'en forêt ancienne. Dans une région où les deux types de forêts se rencontrent, anciennes et récentes, la distribution géographique des espèces de forêts anciennes est en partie contrôlée par l'histoire de l'occupation du sol, parfois plus que par les autres facteurs de variation stationnels. Ces espèces n'ont de réelle valeur indicatrice qu'au sein de la seule forêt ancienne puisqu'en forêt récente, leur présence est liée en partie à la date d'abandon par l'agriculture, à la distance et au degré d'isolement de la forêt reboisée par rapport aux forêts anciennes les plus proches. En conséquence, la réalisation des catalogues de stations forestières pourrait probablement être améliorée par la prise en compte de l'ancienneté des sites échantillonnés.

Des modifications durables des sols

L'agriculture est à l'origine de modifications profondes de la structure et de la chimie des sols. Le labour provoque un compactage des sols, et donc une modification du régime hydrique. Les éléments grossiers, lorsqu'ils ne sont pas enlevés (épierrement) sont souvent broyés par le labour, étant alors à l'origine d'un amendement naturel. Les apports d'engrais organique ou minéral modifient les stocks et les flux de cations, d'azote et de phosphore. Le taux de matière organique des terres labourées est plus bas, et leur pH plus élevé que celui des forêts adjacentes.

Ces différences peuvent perdurer pendant plusieurs siècles après abandon de l'agriculture. On observe généralement une épaisseur de litière plus élevée dans les forêts anciennes. Dans les horizons de surface du sol, le rapport C/N est plus élevé et le pH plus bas qu'en forêt récente (figure 3a). Du point de vue chimique, l'indicateur le plus marquant et le plus durable d'un antécédent agricole est un taux de phosphore élevé. Les différences de stock et de concentration en azote, élément beaucoup plus rapidement recyclé, restent moins longtemps visibles. Nos travaux (Koerner et al., 1999) ont permis de découvrir un nouvel indicateur de l'usage agricole ancien des sols, son contenu en isotope 15 de l'azote (figure 3b). Cet isotope est plus abondant dans les forêts récentes, en partie parce que le rapport $^{15}\text{N}/^{14}\text{N}$ des excréments animaux est très supérieur ("enrichi") à celui des sols sur lesquels on les épand. Les propriétés des sols des forêts récentes favorisent certaines plantes compétitives rudérales telles que l'ortie (*Urtica dioica*), la ronce (*Rubus fruticosus*), le lierre terrestre (*Glechoma hederacea*),

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

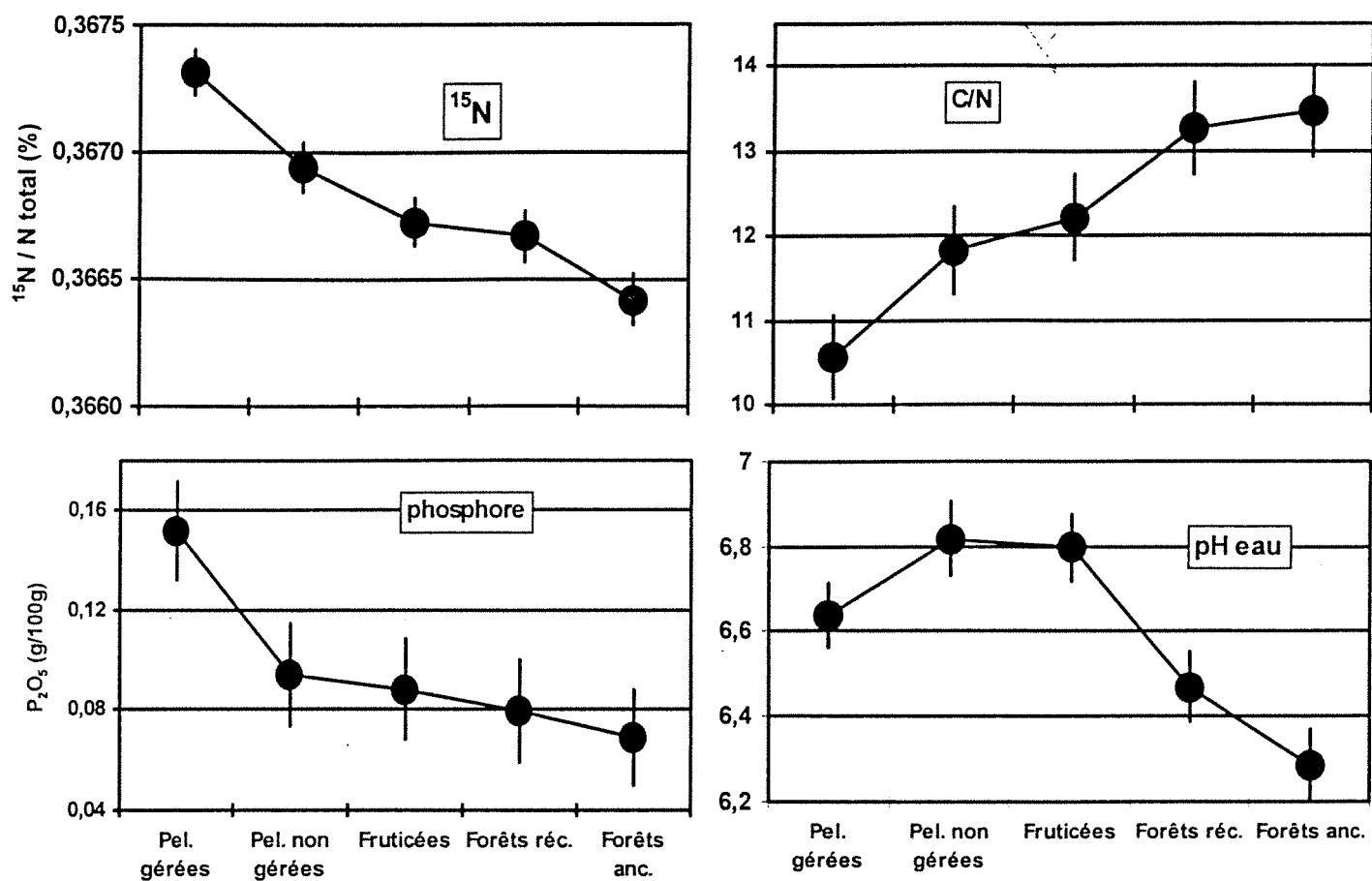


Figure 3 - Evolution de quelques paramètres physico-chimiques de l'horizon de surface des sols au cours des successions végétales après abandon cultural dans la Petite Montagne jurassienne : proportion de l'isotope 15 de l'azote, rapport carbone/azote, contenu en phosphore, pH mesuré dans l'eau. Les mesures ont été faites dans 15 placettes de chacun des 5 stades étudiés (pelouses gérées, pelouses non gérées, fruticées, forêts récentes et forêts anciennes). Les barres verticales indiquent l'erreur standard.

L'ancienneté des forêts, un concept opérationnel

Le critère d'ancienneté des forêts a finalement de nombreux avantages :

- Il est simple, pouvant se décliner de façon dichotomique (forêt ancienne/forêt récente) ou, lorsque des informations plus précises sont disponibles, en séparant des types (pâtures, champs...) et des périodes d'utilisation ancienne du sol. C'est un critère plus simple à mettre en oeuvre que le concept de naturalité.
- Telle que nous l'avons définie, l'ancienneté des forêts est un indicateur stable, contrairement à d'autres indicateurs liés à l'intensité de la gestion forestière. On peut donc envisager de l'intégrer comme une information pérenne dans les aménagements forestiers, sous forme de cartes d'ancienneté des forêts par exemple, comme on a pu établir des cartes de types de stations.
- Mais surtout, de nombreux travaux de recherche montrent que l'ancienneté de l'état boisé contrôle de façon importante le fonctionnement et la diversité des écosystèmes forestiers actuels : c'est un indicateur pertinent. En particulier, il joue un rôle plus important que l'âge des arbres et des peuplements sur la végétation herbacée (plantes à fleurs et fougères). Cela n'est probablement pas le cas pour d'autres composantes de la biodiversité forestière, tels que les oiseaux ou les insectes saproxylophages. Cela reste à vérifier pour les lichens, les mousses, les insectes et micro-organismes du sol ou la micro-flore accompagnatrice (pathogènes, symbiotes...).
- C'est un indicateur de valeur patrimoniale. La continuité de l'état boisé sur une large part du territoire a permis de maintenir une flore et, très probablement, une faune particulières, qui n'existent pas dans les forêts récentes. Les forêts anciennes ont donc, sous cet angle, une valeur patrimoniale plus élevée que les forêts récentes, malgré leur structure de peuplement parfois très artificialisée par la sylviculture (taillis sous futaie par exemple). Ce n'est pas lié à la richesse en espèces qui n'est pas plus élevée, voire plus faible, que dans les forêts récentes. Cet indicateur est plus particulièrement pertinent dans les régions de plaine fortement cultivées où les forêts anciennes n'occupent plus que de petites surfaces (bassin parisien, nord et ouest de la France) ou dans les régions où de larges surfaces ont été reboisées au cours du XIX^e et du XX^e siècle et où les forêts n'ont donc pas toutes la même valeur (centre et sud de la France principalement).
- Les documents cartographiques (cadastre napoléonien) nécessaires à l'identification précise des forêts anciennes existent pour presque tout le territoire français. Leur accès, aux archives, et plus encore leur digitalisation sont cependant malaisés. La liste d'espèces de forêts anciennes que nous publions en annexe permet, là où ces documents historiques n'ont pas encore été analysés, d'identifier les zones potentielles de forêt ancienne et donc d'aider à définir des priorités dans la conservation des forêts.

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

Références

- Augusto L., Dupouey J.L., Picard J.F., Ranger J., 2001, Potential contribution of the seed bank in coniferous plantations to the restoration of native deciduous forest vegetation, *Acta Oecologica*, 22 (2), 87-98
- European Forest Institute, 2002, Glossary of international terms of natural forests and natural forest research, http://www.efi.fi/Database_Gateway/FRRN/howto/glossary.html
- English Nature, 2002, Ancient woodland inventory (provisional) for England - Digital Boundaries, http://www.english-nature.org.uk/pubs/gis/tech_aw.htm
- Hermy M., 1994, Effects of former land use on plant species diversity and pattern in European deciduous woodlands, In Boyle T.J.B., Boyle C.E.B. (eds.), "Biodiversity, températ e ecosystems and global change", NATO ASI Series, I 20, Springer, Berlin, 123-144.
- Hermy M., Honnay O., Firbank L., Grashof-Bokdam C., Lawesson J.E., 1999, An ecological comparison between ancient and other forest plant species of Europe, and the implications for forest conservation, *Biological Conservation*, 91, 9-22
- Koerner W., Cinotti B., Jussy J.H., Benoît M., 2000, Evolution des surfaces boisées en France depuis le début du XIX^e siècle : identification et localisation des boisements des territoires agricoles abandonnés, *Revue Forestière Française*, 52, 249-269.
- Koerner W., Dambrine E., Dupouey J.L., Benoît M., 1999, $\delta^{15}\text{N}$ of forest soil and understorey vegetation reflect the former agricultural land use, *Oecologia*, 121, 421-425
- Lund H.G., 2002, Definitions of old growth, pristine, climax, ancient forests, and similar terms, <http://home.att.net/~gklund/pristine.html>
- Peterken G.F., 1981, Woodland conservation and management, Chapman & Hall, Londres
- Pigott C.D., 1971, Analysis of response of *Urtica dioica* to phosphate. *New Phyt.*, 70, 953-966.
- Sciama D., 1999, Dynamique de la végétation forestière dans des terrains en déprise agricole en Petite Montagne jurassienne, Thèse doctorat ENGREF-Nancy, 268 p. + ann.
- Rackham O., 1980, Ancient woodland. Its history, vegetation and uses in England, Edward Arnold, Londres

Annexe : liste synthétique des espèces les plus fréquemment liées à l'ancienneté de l'état boisé dans les forêts d'Europe de l'Ouest. G : géophyte (plantes à bulbes, rhizomes ou tubercules), m : myrmécochore (graines dispersées par les fourmis).

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