

Cartographie de l'occupation des sols des Pyrénées en 1850 et identification des plantes vasculaires indicatrices de l'ancienneté de l'état boisé

**J.L. Dupouey¹, A. Grel², L. Larrieu^{2,3}, W. Heintz², N. Leroy¹, P. Montpied¹, G. Corriol⁴,
E. Hamdi⁴, M. Deconchat², D. Vallauri⁵**

1. Université de Lorraine, AgroParisTech, INRAE, UMR Silva, F-54280 Champenoux. E-mail : jean-luc.dupouey@inrae.fr

2. Université de Toulouse, INRAE, UMR Dynafor, CS 52627, F-31326 Castanet-Tolosan Cedex

3. CNPF-CRPF Occitanie, 7 Chemin de Lacade, F-31320 Auzerville-Tolosane

4. Conservatoire botanique national des Pyrénées et de Midi-Pyrénées, Vallon de Salut, BP 70315, F-65203 Bagnères-de-Bigorre Cedex

5. WWF France, 6 rue des Fabres, F-13001 Marseille

RÉSUMÉ

L'Homme a fortement marqué les paysages européens par des déboisements anciens et à large échelle. Mais depuis le minimum forestier du XIX^e siècle, nous assistons à une reconquête forestière massive, qui constitue une véritable révolution écologique. Les espèces de plantes vasculaires pionnières de ces successions secondaires qui se déroulent sur les anciens terroirs agricoles ont été de longue date bien identifiées. Par contre, les espèces de fin de succession, liées aux périodes de longue continuité de l'état boisé, sont moins connues. Leur recherche nécessite des études historiques préalables visant à évaluer et cartographier l'ancienneté des forêts. Ces travaux n'ont pour l'instant été menés que dans les forêts des plaines et plateaux d'Europe du Nord et de l'Ouest, et de l'est des États-Unis. Les études dans les zones méditerranéennes et de montagne ne font que commencer. Le présent travail a pour objectif d'identifier ces espèces, dites de forêt ancienne, pour le versant nord de la chaîne pyrénéenne.

Un important travail de cartographie de l'occupation des sols sur l'ensemble de la chaîne à une date (1850) proche du minimum forestier a été mené. Nous avons vectorisé les informations portées sur les minutes 1:40 000 de la carte d'État-Major, issues elles-mêmes pour partie du cadastre napoléonien. Cette carte numérique des occupations anciennes du sol est à elle seule un document d'une grande richesse, qui a vocation à servir les recherches pyrénéennes en écologie, géographie ou histoire. Nous avons ensuite croisé cette carte des usages anciens avec celle des forêts actuelles (2003), ce qui permet d'identifier dans le paysage d'aujourd'hui les forêts ayant au moins 150 ans d'ancienneté de l'état boisé, que nous définissons comme forêts anciennes. Nous en présentons quelques grandes caractéristiques. Le taux de boisement du versant nord pyrénéen est passé de 24 % en 1850 à 46 % en 2003. Les forêts anciennes représentent 46 % seulement des forêts actuelles. Les forêts récentes, qui n'existaient pas en 1850, sont très majoritairement agrégées à des massifs anciens (95 % des forêts récentes) et non isolées dans les paysages. De fortes variations apparaissent dans la continuité de l'état boisé selon l'altitude, l'exposition, la position géographique dans les Pyrénées ou le type de propriété foncière.

Le croisement de cette carte avec les bases de données floristiques actuelles permet finalement d'identifier, par des méthodes statistiques appropriées, les espèces pionnières de la recolonisation post-abandon agricole et, surtout, les espèces liées à la continuité de l'état boisé dans les forêts pyrénéennes.

Nous discutons enfin les limites de ce travail et les perspectives qu'il ouvre, en particulier en écologie de la conservation et en écologie du paysage.

Mots-clés : écologie historique, Pyrénées, carte d'État-Major, changement de l'occupation du sol, forêt ancienne, végétation.

ABSTRACT

Mapping of land use in the Pyrenees in 1850 and identification of vascular plants indicative of the ancientness of forest

Man has strongly influenced European landscapes by early, continuous and large scale deforestation. But since the middle of the nineteenth century in France, we are witnessing a massive forest recovery, which is a true ecological revolution. Pioneer plant species of these secondary successions, occurring on former agricultural lands, have long been well identified. But late-successional species, linked to long periods of forest continuity, are less well known. Their identification requires preliminary historical studies in order to locate ancient forests. These studies have so far been conducted in the forests of the plains of northern and western Europe and eastern United States. Studies in Mediterranean and mountain areas are only beginning. This work aimed to identify ancient woodland species of the north side of the Pyrenees mountains, in the south-west of France.

A substantial work on the mapping of land use all over the Pyrenees, at a time (1850) close to the forest minimum, has been conducted. We vectorized the information contained in the minutes of the 1:40 000 "Etat-Major" map, themselves partly derived from the Napoleonic cadastre. This digital map of the ancient land use is in itself a document of great wealth, which is meant to serve the Pyrenean researches in ecology, geography or history. We then crossed this ancient land-use map with the one of present forests (year 2003). This allowed us to identify in today's landscape forests which were already present at least 150 years ago, that we defined as ancient forests. We present the main characteristics of forest changes. The forest cover on North Pyrenean slopes increased from 24 % in 1850 to 46 % today. Ancient forests constitute only 46 % of present forests. Recent forests, which did not exist in 1850, are mostly aggregated to ancient forests (95 % of recent forests), not isolated in the landscape. Large variations occur in the continuity of wooded state according to elevation, aspect, geographical location in the Pyrenees or the type of land ownership.

Finally, crossing the ancient land-use map with current vegetation databases allowed the identification, by appropriate statistical methods, of the pioneer species of post-agricultural recolonization and, on the opposite, of species linked to a long continuity of wooded state in Pyrenean forests.

We discuss the limitations of this work and its perspectives, particularly in conservation ecology and landscape ecology.

Key words: historical ecology, Pyrenees, ancient map, land-use change, ancient forest; vegetation.

RESUMEN

Cartografía del uso del suelo en los Pirineos en 1850 e identificación de plantas vasculares indicativas de la edad del estado arbolado

El hombre ha marcado profundamente los paisajes europeos por medio de deforestaciones antiguas y a gran escala. Pero desde el mínimo forestal del siglo XIX, asistimos a una reconquista forestal masiva, lo que constituye una verdadera revolución ecológica. Las especies de plantas vasculares pioneras de estas sucesiones secundarias, que se desarrollan sobre antiguos terrenos agrícolas, fueron identificadas ya hace tiempo. Sin embargo, las especies del final de la sucesión, ligadas a periodos de larga continuidad del bosque, son menos conocidas. Su investigación precisa de estudios históricos previos para evaluar y cartografiar la antigüedad de los bosques. Por el momento, estos trabajos no se han llevado a cabo más que en los bosques de tierras bajas de la Europa del Norte y del Oeste, y de los Estados Unidos. Los estudios en las áreas mediterráneas y de montaña no han hecho más que comenzar. El presente trabajo tiene como objetivo identificar estas especies, conocidas como especies de bosque antiguo, para la vertiente norte de la cadena pirenaica.

Se ha abordado un importante trabajo de cartografía de la ocupación de suelos en todo el conjunto de la cadena en una fecha (1850) próxima al mínimo forestal. Hemos vectorizado la información 1:40 000 contenida en el mapa del Estado Mayor, que emana parcialmente a su vez del catastro napoleónico. Este mapa digital de la ocupación antigua del suelo es en sí mismo un documento de una gran importancia, que tiene como vocación servir de base en las investigaciones pirenaicas en ecología, geografía o historia. A continuación, hemos cruzado este mapa de usos antiguos con un mapa de bosques actuales (2003), lo que permite identificar en el paisaje de hoy aquellos bosques que tengan al menos 150 años de antigüedad como bosque, que definimos como bosques antiguos. Presentamos algunas de sus características. La tasa forestal de la vertiente norte pirenaica ha pasado de 24% en 1850 a 46% en 2003. Los bosques antiguos sólo representan el 46% de los bosques actuales. Los bosques recientes, que no existían en 1850, están mayoritariamente agregados a macizos antiguos (95% de bosques recientes) y no aislados en el paisaje. Existen fuertes variaciones en la continuidad del bosque según la altitud, la exposición, la posición geográfica en los Pirineos o el tipo de propiedad del suelo. El cruce de este mapa con las actuales bases de datos florísticas permite finalmente identificar, a través de métodos estadísticos apropiados, las especies pioneras de la recolonización post-abandono agrícola y, sobre todo, las especies ligadas a la continuidad del bosque en los bosques pirenaicos. Se discuten finalmente los límites de este trabajo y las perspectivas que abre, en particular en la ecología de la conservación y en la ecología del paisaje.

Palabras clave: ecología histórica, Pirineos, mapa del Estado Mayor, cambio en la ocupación del suelo, bosque antiguo, vegetación.

I. Introduction

Dans les régions du monde où la densité de population est importante, comme en Europe de l'Ouest, l'Homme imprime une très forte marque dans les paysages en les structurant en unités homogènes d'usages variés et très différenciés : villes et villages, vergers, vignobles, cultures de labour, prairies, pâtures, landes, forêts, milieux aquatiques... La végétation de ces divers types de milieux est elle aussi très différenciée. Mais cette structuration n'est pas pérenne. C'est une caractéristique importante de notre histoire urbaine et agraire : à diverses échelles de temps et d'espace, nous avons échangé des territoires entre presque toutes les catégories d'usages citées précédemment. Trois tendances dominent ces changements de vocation des sols : (i) la mise en valeur agronomique des terres, à but majoritairement alimentaire, a conduit au

défrichement des landes et des forêts et à l'assèchement à très large échelle des milieux humides ; (ii) l'urbanisation fait quasiment complètement disparaître tous les autres usages, quels qu'ils soient ; (iii) à l'opposé, l'abandon agricole, lié aux calamités (guerres, épidémies), à l'exode rural, au progrès technique ou aux orientations économiques de l'agriculture, entraîne la recolonisation forestière.

Depuis la première moitié du XIX^e siècle, notre pays connaît un abandon massif des terres agricoles, et une recolonisation forestière probablement sans précédent dans son histoire. Nous avons reconstruit les grands traits statistiques de cette évolution pour les Pyrénées à partir d'une synthèse des données du cadastre napoléonien pour les six départements du massif pyrénéen (Fig. 1). Il a été établi, dans ce périmètre, de 1808 à 1843, avec une date moyenne de 1829. Trois catégories

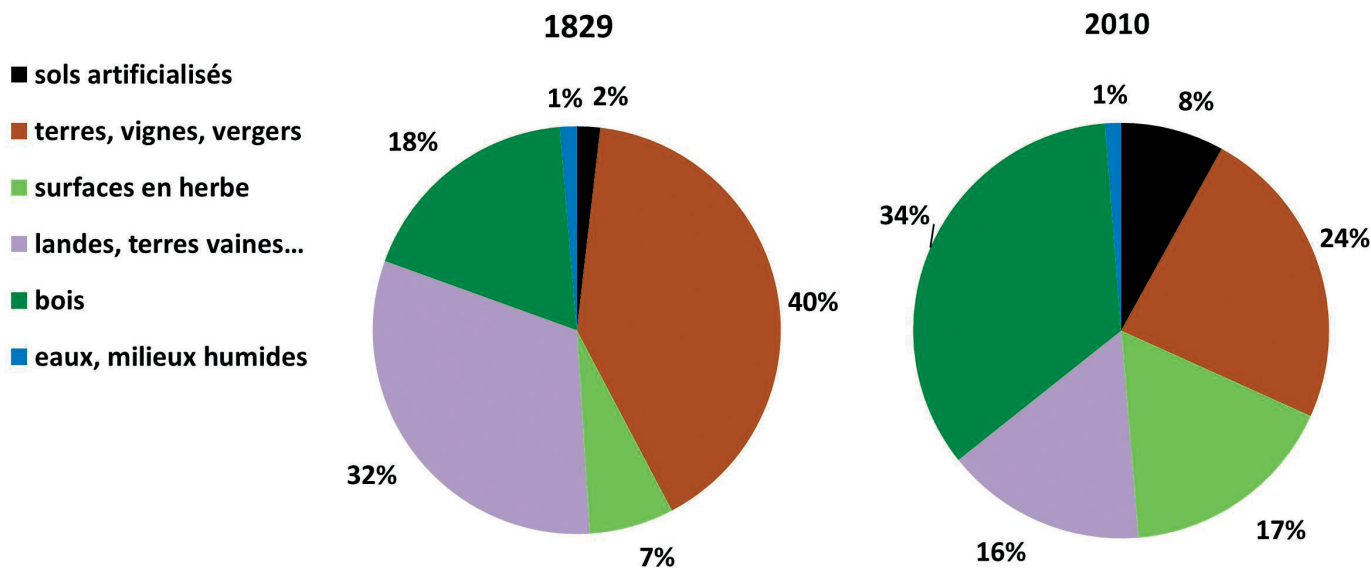


Fig. 1. Évolution de l'occupation des sols dans les six départements pyrénéens (Pyrénées-Atlantiques, Hautes-Pyrénées, Haute-Garonne, Ariège, Aude, Pyrénées-Orientales) entre le cadastre napoléonien et l'époque actuelle (enquête sur l'utilisation du territoire en France [Teruti], année de référence 2010)

d'usage ont fortement progressé depuis cette date : les sols artificialisés (x 4,3 en surface), les prairies et pâtures (x 2,5) et les forêts (x 1,9). À l'inverse, les terres labourées, vignes et vergers ont fortement régressé (division par 1,7), comme les landes et terres vaines (division par 2). Cette dernière catégorie est celle dont l'évolution est la plus délicate à caractériser, car les définitions et les usages des landes, garrigues, maquis, terres vaines, terres vagues, friches... ont fortement évolué depuis le cadastre napoléonien. Elle inclut les territoires qui ne rentrent pas dans les catégories précédentes, aux usages plus intensifs et donc mieux définies. En valeur absolue de superficie, ce sont les forêts qui se sont le plus étendues, avec près de 560 000 ha supplémentaires.

Les forêts ont atteint un minimum de surface en France dans la première moitié du XIX^e siècle (MATHER *et al.* 1999). Depuis, de nouvelles forêts sont donc apparues et ont profondément modifié les paysages. Dans les Pyrénées, les cartes postales du début du XX^e siècle (CARRÉ 2010, DAVASSE *et al.* 2012) ou les photographies aériennes des années 1950 (LAGASQUIE *et al.* 2012) sont des témoins directs de la rapidité et de la force de la reconquête forestière. Ces nouvelles forêts contiennent pour certaines des peuplements déjà adultes, souvent de seconde génération, puisque ce processus de recolonisation est engagé depuis plus d'un siècle. On nomme ces nouveaux peuplements des forêts « récentes », et ceux qui préexistaient à ce minimum des forêts « anciennes » (DUPOUEY *et al.* 2002). On insiste ici sur cette définition : le mot « ancien » fait référence à la continuité de l'état boisé, et non à l'âge des arbres ou à la maturité des peuplements. L'ancienneté est relative à une date qu'il faut préciser. Puisque nous travaillons à partir de la carte d'État-Major, levée aux alentours de 1850, c'est la date de référence que nous utilisons dans ce travail. Une forêt récente peut donc contenir aujourd'hui des arbres ou des peuplements âgés de 150 ans, et un peuplement appartenant à une forêt ancienne peut être en phase de régénération, et dominé par des semis et de jeunes arbres.

De nombreuses études en Europe de l'Ouest se sont intéressées à l'ancienneté de l'état boisé et à son rôle sur l'état et le fonctionnement des écosystèmes forestiers : plus de 400 travaux ont déjà été publiés depuis 1975, selon la base Web of Science (<https://www.webofknowledge.com/>) interrogée avec les mots clefs « ancient forest(s) » ou « ancient woodland(s) ». Ces travaux montrent tous le même phénomène : les sols et la végétation des forêts anciennes diffèrent fortement de celles des forêts récentes (HERMY & VERHEYEN 2007), même dans des peuplements matures, de même composition en essences et sur des substrats géologiques identiques. Les causes de ces différences sont relativement bien connues et se rattachent à deux mécanismes bien différents : (i) l'agriculture ancienne a entraîné des modifications à long terme des caractéristiques physiques, chimiques et biologiques des sols (pierrosité, texture, structure, acidité, contenu en matière organique, phosphore et cations, potentiel de nitrification, cortèges microbiens...), modifiant le filtre des conditions abiotiques et donc les assemblages d'espèces (voir par exemple KOERNER *et al.* 1997), et (ii) certaines espèces de forêt ancienne sont très fortement limitées par la dispersion, ne recolonisant que très lentement les forêts récentes.

Il est donc important de tenir compte, en écologie végétale, de l'histoire de l'occupation des sols car :

- c'est une clef nécessaire pour comprendre la distribution actuelle des espèces ;
- en raison de leurs capacités de dispersion plus faible, certaines espèces de forêt ancienne ont une valeur, au sens de leur coût de restauration, plus importante que les espèces à plus fort pouvoir de recolonisation ;
- en parallèle, les forêts anciennes ont, toutes choses égales par ailleurs, une valeur plus élevée que les forêts récentes. En partie pour la raison précédente, mais aussi parce que certaines modifications du milieu induites par l'agriculture sont irréversibles à l'échelle de quelques millénaires. On ne pourra donc pas, à cette échelle de temps, reconstituer

des forêts anciennes à partir de forêts récentes, alors que la création de forêts récentes est continue, depuis que l'Homme abandonne des territoires agricoles.

Les études visant à déterminer les espèces préférant les forêts anciennes ont été principalement menées dans les plaines de l'ouest, du nord et du centre de l'Europe. Très peu d'études ont été réalisées dans les zones de montagne ou la région méditerranéenne, et aucune dans les Pyrénées. Plusieurs raisons peuvent expliquer ce fait : **(i)** la faible surface couverte par les études de reconstruction de l'histoire des occupations du sol, plus souvent menées de façon monographique sur de

petites zones et de longues périodes qu'à large échelle ; **(ii)** la faible connexion entre les travaux des géographes et historiens des paysages agraires et les botanistes ; **(iii)** l'idée fréquente, mais en grande partie fautive, que ces zones n'ont pas connu de changement (en montagne), ou au contraire en ont connu de trop fréquents et importants (en zone méditerranéenne) pour que la question mérite d'être posée.

Nous avons réalisé une carte de l'occupation des sols de l'ensemble de la chaîne pyrénéenne et de son piémont, à une date proche de celle du minimum forestier du XIX^e siècle, et nous l'avons comparée à la carte des forêts actuelles. L'objectif

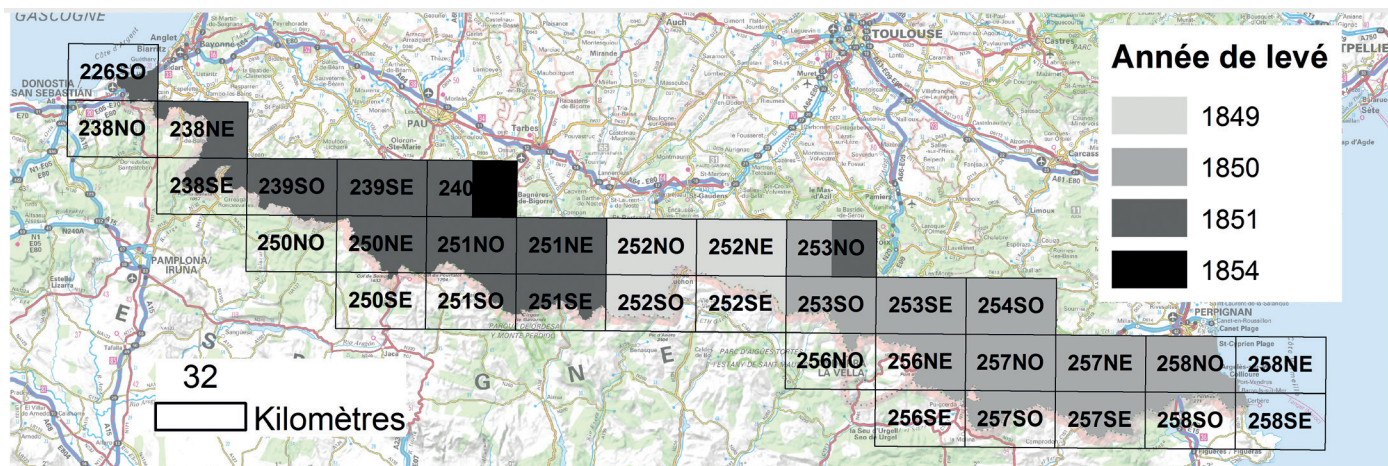


Fig. 2. Feuilles de la carte d'État-Major digitalisées dans le présent travail et année de leur levé. Fonds cartographique © IGN

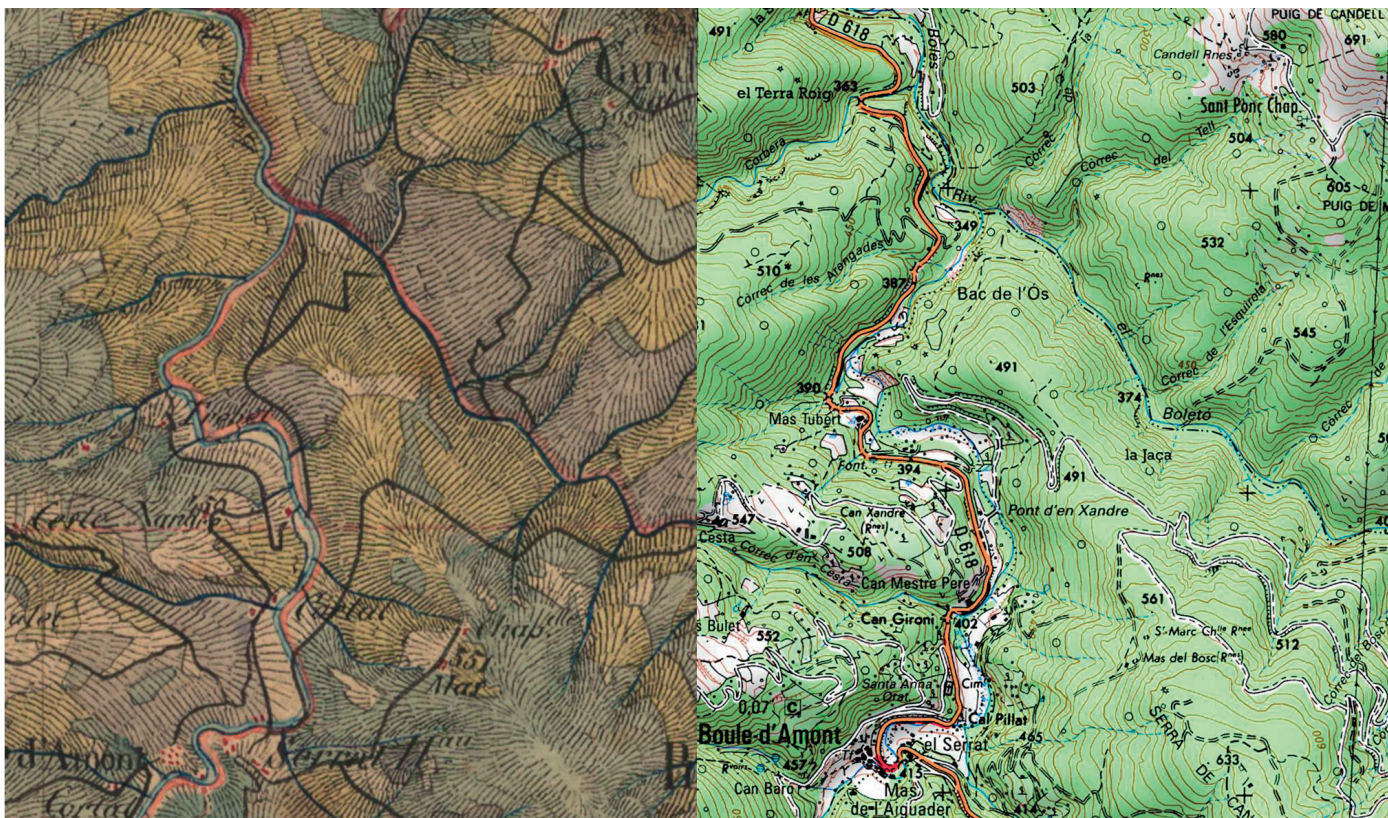


Fig. 3. Extrait de la carte d'État-Major 257NE (Prades), au nord-est du village de Boule-d'Amont (Pyrénées-Orientales). On reconnaît sur cette carte les forêts en vert-jaunâtre, les terres vaines (pâturages) en bleu, les vignes en gris, les terres labourables en blanc et les zones bâties en rouge. La comparaison avec le Scan25 de l'IGN, à droite, montre la très forte progression des formations boisées au cours des 150 dernières années.

du présent travail est de :

- présenter les grands traits de l'évolution de la couverture forestière entre la première moitié du XIX^e siècle et la fin du XX^e dans les Pyrénées, principalement sous l'angle de la localisation des forêts anciennes ;
- croiser la carte de l'ancienneté de l'état boisé avec les bases de données floristiques des conservatoires botaniques pyrénéen et méditerranéen, afin d'établir une première liste d'espèces végétales liées à l'ancienneté de l'état boisé dans les Pyrénées.

II. Matériel et méthodes

1. Réalisation de la carte des forêts anciennes

Nous nous sommes basés sur le document présentant le meilleur équilibre entre proximité de la date du minimum forestier, échelle et précision géographique de la carte, et qualité de l'information sur l'occupation du sol (validité et exhaustivité des usages cartographiés). Des études antérieures (DUPOUEY *et al.* 2007) ont montré que, pour des travaux portant sur de grandes surfaces, les minutes au 1:40 000 couleur de la carte d'État-Major sont les plus adéquates. La carte de l'État-Major est en effet la première carte de la France entière à atteindre une précision géométrique suffisante pour supporter une comparaison fine avec les cartes d'occupation actuelle du sol, ce que ne permet pas la carte de Cassini, qui la précède de presque un siècle. Elle a été levée dans les Pyrénées entre 1849 et 1854, mais très majoritairement en 1850, pour la partie Est, et 1851, pour la partie Ouest (Fig. 2). L'année moyenne de levé, pondérée par les surfaces levées, est 1850. C'est donc par cette date repère que nous désignerons par la suite la période de réalisation de la carte. L'intérêt de cette carte pour l'histoire agraire vient de son mode de réalisation. Elle a en effet été couplée dès l'origine à la réalisation du cadastre napoléonien. Les ingénieurs militaires disposaient dans les Pyrénées, lors des levés des minutes, d'une réduction des plans cadastraux (levés le plus souvent au 1:5 000) pour les aider à réaliser ce qu'on appelait alors la « topographie », c'est-à-dire la représentation de l'occupation du sol (villages, routes, types de cultures...). Ils complétaient et corrigeaient sur le terrain les informations cadastrales, acquises entre 1808 et 1843 dans les Pyrénées. La nomenclature des divers types d'usage du sol représentés sur la carte suit donc assez fidèlement celle du cadastre napoléonien, avec sa variabilité géographique. On trouve principalement six types d'occupation du sol (Fig. 3) : zones bâties, cultures de labour, vignes, prairies (de fauche), pâtures, et bois. Une des limitations majeures de la carte d'État-Major est qu'elle représente parfois par un même figuré (le fond de carte non coloré) les pelouses d'altitude et les zones de culture. Cela n'impacte pas l'étude des mouvements forestiers, mais nécessite un travail supplémentaire lorsque l'on veut savoir sur quels anciens usages une forêt récente s'est développée.

Nous avons réalisé la vectorisation des occupations du sol et le géoréférencement de 32 feuilles (sur les 977 que comporte la carte de France). Les méthodes sont décrites en détail dans FAVRE *et al.* (2013). Nous avons utilisé 2,5 points de géoréférencement en moyenne par km² de terrain. Ceci permet d'atteindre une très bonne précision de la carte finale,

puisque l'erreur quadratique moyenne de positionnement est de 40,6 m, 20,6 m seulement en erreur médiane (annexe I). 95 % des erreurs sont inférieures à 79,5 m. L'erreur de départ de la carte, avant corrections locales, était de 48,3 m en erreur médiane (76,6 m en erreur quadratique moyenne). Le travail de géoréférencement a donc permis de diviser par plus de deux l'erreur (médiane) d'origine. Le temps de travail effectif a été de 40 h en moyenne par feuille pleine, dont 60 % pour la vectorisation et 30 % pour le géoréférencement, le reste étant consacré à l'assemblage des feuilles, la vérification et correction des erreurs et la saisie des informations concernant les dates et auteurs des levés.

Afin d'identifier les forêts déjà présentes dans la première moitié du XIX^e siècle (les forêts anciennes) et celles apparues depuis sur des terrains alors non boisés (les forêts récentes), et de localiser les déboisements, nous avons croisé la carte précédente avec la carte IGN-IFN des forêts actuelles. Cette dernière a été établie à partir de photographies aériennes acquises dans la décennie 1999-2008 (pour le département 09 : en 2001, 11 : 1999, 31 : 1996, 64 : 2008, 65 : 2006, 66 : 1999). L'année moyenne des prises photographiques, pondérée par les surfaces cartographiées, est 2003. C'est par cette date repère que nous désignons par la suite la période de réalisation de la carte des forêts actuelles.

2. Identification des taxons liés à l'ancienneté de l'état boisé

Nous avons utilisé les relevés floristiques conservés dans les bases de données du Conservatoire botanique national des Pyrénées et de Midi-Pyrénées, et du Conservatoire botanique national méditerranéen de Porquerolles pour la partie est de la chaîne. L'analyse n'a porté que sur les plantes vasculaires, avec un regroupement des données au rang spécifique. L'appartenance à un type d'habitat n'est connue que pour une minorité de ces relevés. Nous avons donc extrait les relevés « forestiers » des bases de données précédentes par croisement avec la carte des forêts de l'IFN (voir ci-dessus). Cette façon de sélectionner les relevés nous a conduits à inclure dans nos analyses des relevés localisés dans les forêts actuelles, appartenant le plus souvent à des habitats forestiers, mais aussi à des habitats non forestiers associés à la forêt (coupes, pelouses ou milieux humides intra-forestiers, rochers...).

Par croisement avec la carte d'État-Major, nous avons attribué à chaque relevé l'occupation du sol qu'il avait en 1850. Parmi les 11 343 sites initialement disponibles dans la région d'étude, nous avons éliminé les observations faites avant 1970 dans les zones classées en forêt récente (284 sites), afin de limiter le risque d'inclure des relevés effectués dans des zones non encore boisées au moment du relevé. Nous n'avons ensuite retenu que les 3309 sites où 15 taxons au minimum avaient été relevés.

Pour chaque espèce, nous avons étudié le rôle de l'ancienneté de l'état boisé sur sa présence/absence, en contrôlant les effets de l'altitude et de l'exposition. Dans cet objectif, le modèle de régression logistique suivant a été ajusté, espèce par espèce :

$$\text{logit}(p) = a + b * \text{alti} + c * \text{alti}^2 + d * \text{expo} + e * \text{expo}^2 + f * \text{forêt ancienne} + \varepsilon \quad (1)$$

où p est la probabilité de présence de l'espèce ; logit, la fonction logit : $\log(p/(1-p))$; alti, l'altitude des relevés ; expo, l'exposition des relevés selon un gradient nord-sud, comptée de 0 (nord) à

180 (sud) ; forêt ancienne une variable en deux classes indiquant si la forêt où se situe le relevé était déjà présente sur la carte d'État-Major (forêt ancienne) ou non (forêt récente). Nous avons testé si l'introduction de cette variable (effet fixe) indiquant l'ancienneté de l'état boisé, une fois les effets de l'altitude et de l'exposition (covariables continues) pris en compte, apportait une information significative sur la présence de l'espèce. Afin de tenir compte des grandes variations phytogéographiques au sein de la chaîne pyrénéenne, les analyses ont été réalisées indépendamment dans trois zones (Tab. 1). La zone ouest et pré-pyrénéenne comprend les petites régions forestières « Basses montagnes basques », « Bordure sous-pyrénéenne » et « Front pyrénéen » (voir Fig. 4). La haute chaîne correspond à la région du même nom. La zone est regroupe toutes les petites régions à l'est des précédentes, majoritairement comprises dans les Pyrénées-Orientales. Ces regroupements ont été construits de façon à équilibrer le nombre de relevés disponibles dans chaque zone et se sont appuyés sur une pré-analyse de l'ensemble des relevés. Dans chaque zone, nous n'avons testé que les espèces

présentes dans au moins 30 relevés.

En raison du grand nombre de tests effectués, nous n'avons considéré comme significativement liées à l'ancienneté de l'état boisé que les espèces pour lesquelles ce facteur, introduit dans la régression logistique, montrait un effet significatif au seuil $P < 0,001$. L'ensemble des calculs a été réalisé sous R (R Core Team, 2013), en utilisant les fonctions *glm* pour l'ajustement du modèle logistique et *summary* pour le test de l'effet de l'ancienneté. La nomenclature est celle du référentiel taxonomique national TAXREF version 5 (GARGOMINY *et al.* 2012).

III. Résultats et discussion

1. Évolution des forêts pyrénéennes (Tab. 2)

Plusieurs études des modalités spatiales et temporelles des déboisements et reboisements ont déjà été faites dans les Pyrénées (voir par exemple REY 1944, DAVASSE & GALOP 1990, FRUHAUF 1980, PÉRON 1986, BONHÔTE *et al.* 2000). Elles ne concernent le plus souvent que des territoires limités.

Zone géographique	Nombre total de relevés	% de relevés en forêt ancienne	Nombre d'espèces présentes dans au moins 30 relevés	Nombre d'espèces montrant une préférence pour les forêts anciennes	Nombre d'espèces montrant une préférence pour les forêts récentes
Zone ouest et front pré-pyrénéen	1 480	53	283	56	56
Haute chaîne	794	46	205	33	8
Zone est	1 035	31	564	22	6
Ensemble de la région étudiée	3 309	44	636	71	61

Tableau 1. Caractéristiques générales des relevés floristiques analysés, et nombre d'espèces montrant une préférence pour les forêts anciennes ou récentes selon le modèle (1)

	Pyrénées	Lorraine	Bassin Parisien	Nord	Vercors	Luberon
Surface du territoire étudié (km ²)	12000	23285	30970	16222	6396	4485
Taux de boisement XIX ^e siècle (% de la surface du territoire)	24,0	29,4	15,7	10,3	31,7	24,7
Taux de boisement actuel (% de la surface du territoire)	46,0	35,0	21,0	9,1	53,3	46,9
Déboisement, en % de la surface forestière au XIX ^e siècle	11,8	10,0	22,4	37,2	9,7	11,1
Déboisement, en % de la surface du territoire	2,8	2,9	3,5	3,8	3,1	2,7
Proportion de forêt ancienne dans la forêt actuelle (% de la surface de forêt actuelle)	46,1	75,8	58,2	71,5	53,7	46,8
Proportion de forêt ancienne en forêt domaniale (% de la surface de forêt domaniale)	56,9	90,3	88,3	95,8	49,4	61,3
Proportion de forêt ancienne en forêt communale (% de la surface de forêt communale)	71,0	88,0	72,8	84,9	71,0	61,7
Proportion de forêt ancienne en forêt privée (% de la surface de forêt privée)	28,0	49,2	48,3	59,8	48,6	41,5
Proportion de forêt récente nucléée (% de la surface de forêt récente)	4,9	10,5	10,0	43,5	2,6	5,6
Référence de l'étude	DUPOUEY & BERGÈS, 2010	ARCHAUX <i>et al.</i> , 2014	JUDE <i>et al.</i> , 2017	DUPOUEY <i>et al.</i> , 2014	SALVAUDON <i>et al.</i> , 2013	

Tableau 2. Caractéristiques de l'évolution des forêts dans les Pyrénées entre 1850 et 2003, comparées à quelques autres zones de France.

Lorsqu'elles embrassent l'ensemble de la chaîne, la précision et l'exhaustivité spatiale des informations apportées deviennent plus faibles. La carte d'évolution que nous avons dressée couvre l'ensemble de la chaîne, avec une bonne précision spatiale. Elle ne concerne que deux dates, 1850 et 2003. De plus, pour 1850, la carte n'identifie les forêts qu'en tant qu'ensemble indifférencié. Elle ne pourra donc pas servir pour étudier l'évolution des types de forêt. La date de 1850 a l'avantage d'être probablement très proche du minimum forestier dans les Pyrénées (DAVASSE & GALOP 1990, CARRÉ 2010).

La forêt n'occupait en 1850 que 24 % du territoire étudié, un chiffre assez faible pour une zone montagneuse. À titre de comparaison, à la même époque, le massif du Vercors était boisé à 32 %, et la Lorraine à 29 %. Depuis cette date, les déboisements ont été relativement limités (12 % de la surface de 1850), comme on l'observe généralement en France. Mais la progression forestière a été extrêmement forte, puisque le taux de couvert forestier a presque doublé, et les Pyrénées se retrouvent aujourd'hui parmi les zones les plus fortement boisées de France. En conséquence, la proportion globale de forêt ancienne dans la forêt actuelle est l'une des plus basses observées jusqu'ici, 46 % seulement, proche de celle du Luberon (SALVAUDON *et al.* 2013, ABADIE *et al.* 2017 ; Tab. 2). On confirme l'opposition entre le nord et le sud de la France mise en évidence lors de l'étude de la couverture forestière de la fin du XVIII^e siècle, à partir des cartes de Cassini (VALLAURI *et al.* 2012). La moitié nord a conservé une plus large part de ses forêts que la moitié sud, où la recolonisation récente a joué un rôle majeur. Il est probable qu'on observera des proportions de forêt ancienne encore plus faibles dans le Massif Central.

Les forêts anciennes sont, en proportion, plus fréquentes dans les forêts communales (71 %) que dans les forêts domaniales (57 %). C'est une particularité que les Pyrénées partagent avec l'autre zone de montagne qui a été étudiée, le massif du Vercors (DUPOUEY *et al.* 2014). Partout ailleurs, les forêts communales ont connu une continuité de l'état boisé inférieure ou égale à celle des forêts domaniales. Cela est peut-être en partie dû au fait que l'État a souvent pris en charge ou favorisé, sur le territoire pyrénéen qu'il gère, la reconstitution des forêts. Les forêts privées contiennent exceptionnellement peu de forêts anciennes (28 %). Dans les Pyrénées plus qu'ailleurs, la forêt ne constituait au XIX^e siècle qu'une faible part des propriétés

privées. La forêt privée s'est bâtie très majoritairement à la suite de l'abandon des terroirs agricoles.

La progression forestière s'est faite de façon très différente selon les petites régions forestières (Fig. 4). Elle a été très forte à l'est, dans les régions d'affinité méditerranéenne, et plus limitée dans les Pyrénées sous influence atlantique. Dans la partie des Pyrénées-Orientales que nous avons étudiée, 70 % des forêts actuelles n'existaient pas sur la carte d'État-Major. À l'opposé, le front nord-pyrénéen est la zone de plus grande continuité forestière, avec 54 % de forêts anciennes dans les forêts actuelles. Localement, des contrastes remarquables apparaissent. Le Capcir a une trajectoire historique très différente de sa voisine, la Cerdagne. Très boisé aujourd'hui (71 % du territoire), il contient une forte proportion de forêts anciennes (50 % des forêts actuelles), alors que la Cerdagne est beaucoup moins boisée (32 % du territoire) et constituée majoritairement de forêts récentes (70 % des forêts actuelles).

Les déboisements les plus importants se situent à l'ouest de la chaîne, dans les petites régions « Bordure sous-pyrénéenne » et, surtout, « Basses montagnes basques ». Dans cette dernière, 7,8 % du territoire ont été déboisés. À l'opposé, le déboisement ne dépasse pas 1 % de la surface des petites régions comprises dans les Pyrénées-Orientales.

L'étude des mouvements forestiers par classes d'altitude (Fig. 5) montre que la progression forestière s'est faite à toutes altitudes, mais de façon beaucoup plus prononcée entre 450 et 1200 m (augmentation du couvert forestier de plus de 30 %, soit plus de 9000 ha en valeur brute, par tranche altitudinale de 50 m). Entre 800 et 900 m, on est passé dans les Pyrénées de 28 % de taux de boisement en 1850 à 75 % en 2003 ! En conséquence, c'est à des altitudes supérieures, entre 1100 m et 1650 m, que la proportion de forêts anciennes est la plus forte, supérieure à 50 %.

On n'observe pas de remontée de la limite supérieure absolue (sur l'ensemble de la chaîne pyrénéenne) de la forêt, qui reste située un peu au-dessus de 2400 m (moins de 500 ha au total sont cartographiés comme boisés au-delà de cette limite, à chacune des deux dates étudiées). Mais localement, la progression peut être très forte. Dans la commune d'Aston (Ariège, Fig. 6) par exemple, la limite des forêts remonte de 1700 à 2300 m. Elle réoccupe des territoires perdus il y a quelques siècles, comme en témoignent les nombreuses et anciennes charbonnières



Fig. 4. Proportion de forêt ancienne par région forestière IFN.

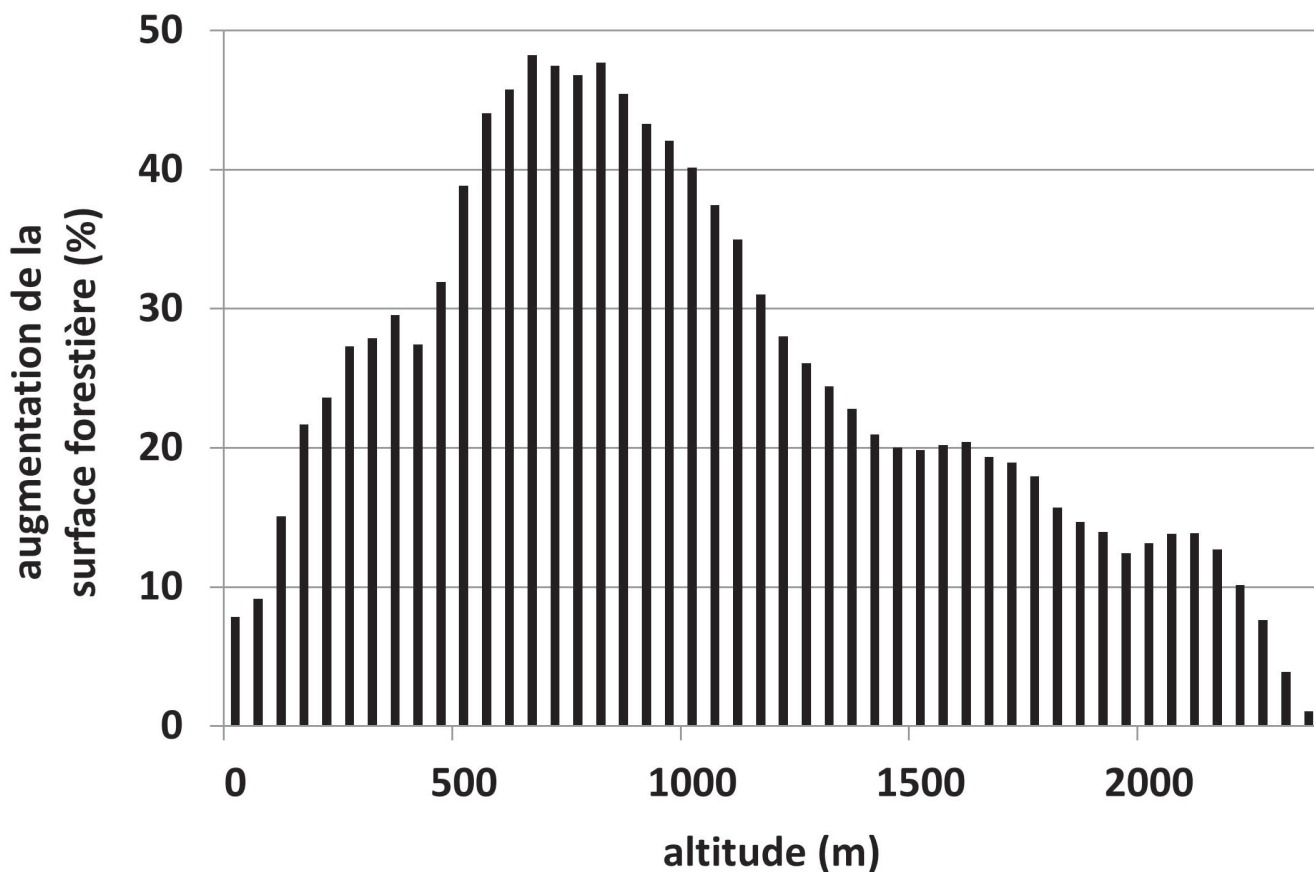


Fig. 5. Augmentation de la surface forestière entre 1850 et 2003, par tranche altitudinale de 50 m, en pourcentage de la surface du territoire dans chaque tranche altitudinale.

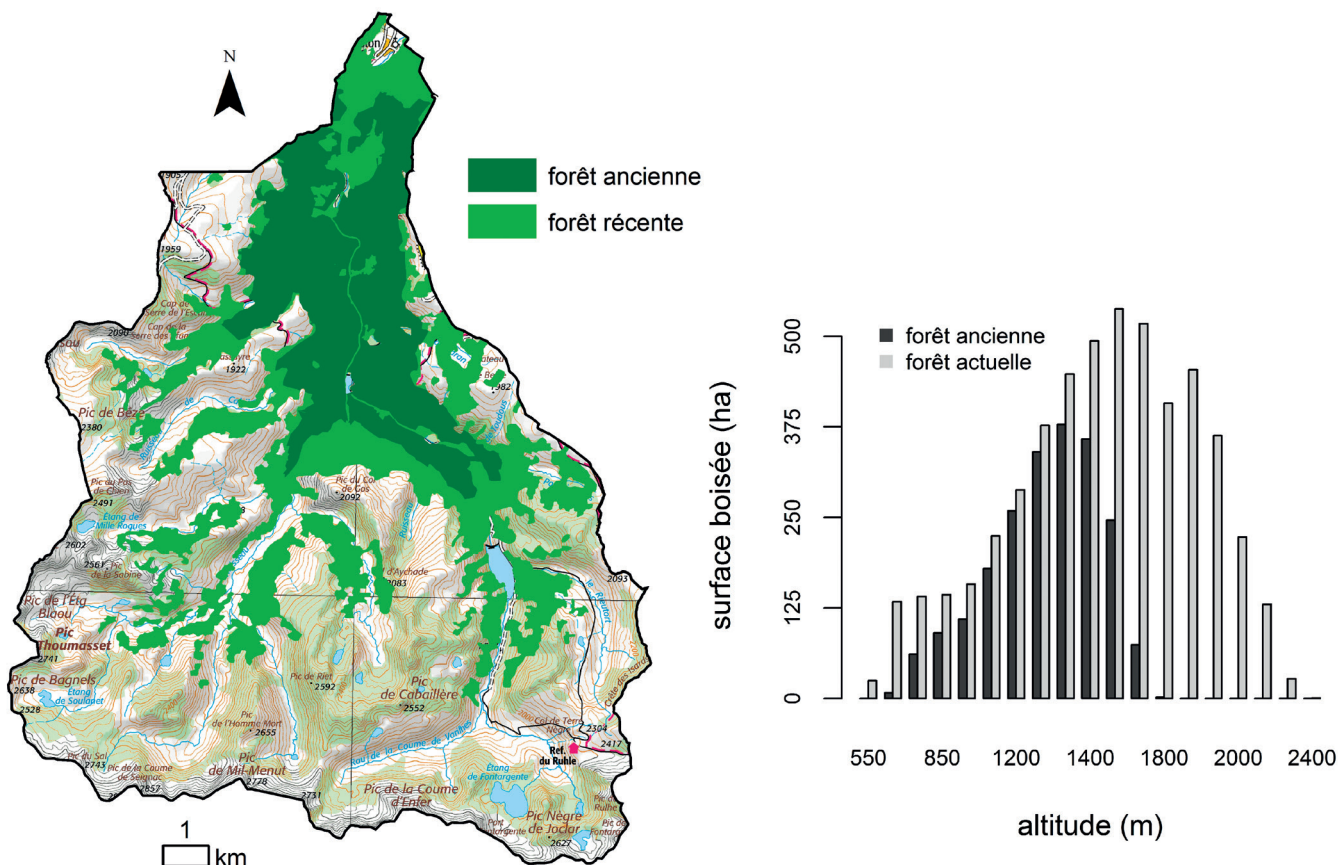


Fig. 6. Remontée de la limite des forêts dans la commune d'Aston (Ariège) entre 1850 et 2001. À gauche, carte des forêts anciennes et récentes. Fond IGN SCAN 100®. À droite, histogramme de distribution des surfaces boisées en fonction de l'altitude, par classes de 100 m. La forêt actuelle est l'union des forêts anciennes et récentes. Les déboisements représentent des surfaces très faibles dans cette commune et ne sont pas représentés.

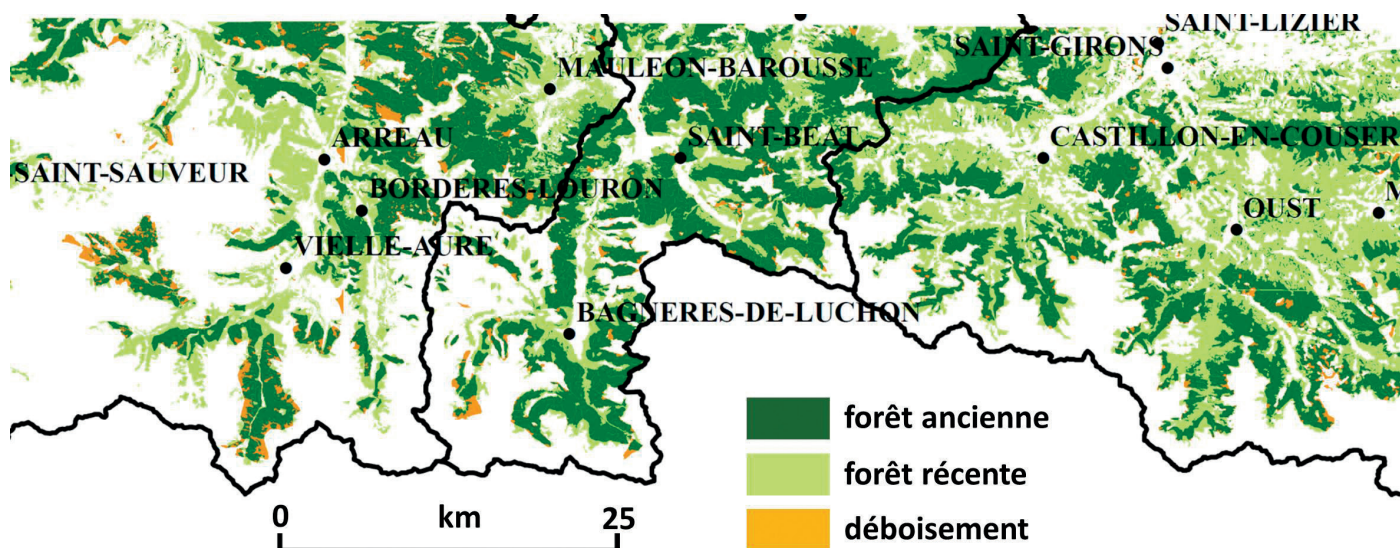


Fig. 7. Extrait de la carte de l'ancienneté des forêts dans la zone centrale des Pyrénées

trouvées à la base de cette tranche altitudinale, en milieu asylvatique (BONHÔTE & MÉTAILIÉ 1993).

On retrouve ainsi les deux zones classiques de la progression forestière : les territoires agro-pastoraux abandonnés de la moyenne montagne, souvent directement connectés aux villages, et les pâturages et autres parcours d'altitude, antérieurement gagnés sur les forêts subalpines. On comprend qu'il soit bien difficile de percevoir les impacts du changement climatique sur le déplacement des espèces forestières, masqués par cette violente dynamique anthropique.

Ces comparaisons, en particulier altitudinales, sont biaisées par les différences de définition de la forêt aux deux dates étudiées. Le cadastre napoléonien était basé sur le type de production principal de chaque parcelle. Une zone de boisement plus ou moins lâche en limite supérieure de la forêt était classée « forêt » ou « pâture » selon l'usage principal reconnu par la communauté. Aujourd'hui, le classement fait par l'IGN-IFN est physiognomique et biologique, dépendant du taux de couvert des ligneux et de leur hauteur à maturité. L'impact de ce biais reste à quantifier.

On note de fortes différences d'évolution des forêts selon la pente et l'exposition. Sur les terrains faiblement pentus (jusqu'à 10° de pente), les forêts actuelles sont très majoritairement récentes (à 70 %). Les forêts anciennes représentent 49 % des forêts actuelles en exposition nord (nord-ouest à nord-est), mais 35 % seulement en exposition sud (sud-est à sud-ouest). Cela traduit la localisation préférentielle des territoires précédemment ouverts puis abandonnés par l'agriculture en expositions chaudes et en pentes faibles.

La recolonisation forestière s'est faite presque exclusivement par accréation, les boisements récents venant s'agréger aux massifs anciens (Fig. 7) en les réunissant progressivement. Les boisements par nucléation, c'est-à-dire apparaissant de façon isolée au milieu des zones cultivées ou pâturées, et non connectés aux massifs anciens, ne représentent que 4,9 % des forêts récentes (Tab. 2). C'est l'un des taux les plus bas observés jusqu'à maintenant en France, avec ceux du Luberon et du Vercors. Cette caractéristique distingue les forêts de montagne

des forêts de plaines. Des travaux récents (ARCHAUX *et al.* 2014) montrent le rôle positif joué par la continuité spatiale entre forêts récentes et anciennes sur la vitesse de recolonisation des nouvelles forêts par les espèces végétales de forêt ancienne. Les Pyrénées seraient, sous cet angle, une zone plus favorable à la recolonisation des forêts récentes par les espèces de forêt ancienne. On devrait donc y observer une différenciation de la végétation entre forêts anciennes et récentes plus faible qu'ailleurs, hypothèse difficilement testable aujourd'hui.

2. Identification des espèces liées à l'ancienneté de l'état boisé

On met en évidence une liste de 132 taxons qui montrent une réaction significative à l'ancienneté de l'état boisé dans l'une ou l'autre des trois zones étudiées (annexe II).

Sept taxons montrent une préférence pour les forêts anciennes dans toutes les zones : *Abies alba*, *Dryopteris dilatata*, *Fagus sylvatica*, *Galium odoratum*, *Geranium nodosum*, *Luzula sylvatica* et *Melica uniflora*. Ils indiquent très clairement que les hêtraies sapinières, acidiphiles (à luzule) ou acidiphiles à neutrophiles (à aspérule) sont des types de forêts plus fréquents dans les zones anciennement boisées.

De nombreuses espèces déjà bien connues dans les plaines européennes pour être significativement associées à l'ancienneté de l'état boisé le sont aussi ici (mais pas dans les trois zones à la fois) : *Euphorbia amygdaloides*, *Lamium galeobdolon*, *Lathyrus linifolius*, *Mercurialis perennis*, *Milium effusum*, *Oxalis acetosella*, *Potentilla sterilis*...

Les espèces les plus intéressantes sont celles qui n'avaient pas, ou peu, encore été mentionnées dans les listes déjà publiées, telles *Cardamine heptaphylla*, *Geranium nodosum*, *Hypericum androsaemum*, *Scrophularia alpestris*, *Ranunculus tuberosus*... Ces espèces, d'affinités montagnarde, méditerranéenne ou atlantique, étaient en effet absentes ou trop rares dans les régions du nord de l'Europe précédemment étudiées pour que leur comportement vis-à-vis de l'ancienneté de l'état boisé puisse être identifié. Il sera intéressant d'analyser plus en détail les causes, pour chacune de ces espèces, de leur présence préférentielle dans les forêts anciennes : limitation

par la dispersion, ou influence des conditions de milieu ?

Fait intéressant, parmi les espèces herbacées ayant une préférence pour l'ancienneté de l'état boisé, en plus de plantes considérées comme caractéristiques de végétations herbacées sciaphiles intra-forestières (JULVE 1993) : *Carex sylvatica*, *Luzula sylvatica*, *Lamium galeobdolon*, *Euphorbia amygdaloides*, *Milium effusum*, *Melica uniflora*, *Oxalis acetosella*, *Anemone hepatica*, *Cardamine heptaphylla* ... on trouve aussi des espèces plus héliophiles, souvent liées aux ourlets, dont le lien avec la dynamique intra-forestière se trouve ici étayé : *Brachypodium sylvaticum*, *Bromus ramosus*, *Digitalis lutea*, *D. purpurea*, *Hypericum androsaemum*, *Lathyrus linifolius*, *Potentilla sterilis*, *Scrophularia alpestris* ...

Parmi les fougères, seules deux saxicoles, *Asplenium rutamuraria* et *A. trichomanes*, sont liées aux forêts récentes. Les dix autres espèces de la liste préfèrent les forêts anciennes. Ce comportement préférentiel se retrouve pour les mousses (résultats non montrés).

Les espèces liées aux forêts récentes sont des espèces connues des milieux ouverts, de pelouses, pâtures ou prairies de fauche principalement. Il sera intéressant de distinguer, parmi ces espèces, celles qui préfèrent les anciennes cultures de labour, les anciennes prairies, les anciennes vignes ou les anciens parcours, puisque la carte d'État-Major permet de faire ces distinctions. Seule *Briza media* est caractéristique des forêts récentes dans les trois zones analysées. Il est intéressant de noter que beaucoup d'espèces de forêt récente ne sont pas signalées dans les flores comme ayant comme habitat, même secondaire, les forêts. *Briza media* par exemple, pourtant fréquente dans les forêts pyrénéennes (12 % des relevés que nous avons analysés), n'est pas indiquée comme fréquentant les bois par la flore du CNRS (GUINOCHET & VILMORIN 1978), ni par celle de l'IDF (RAMEAU *et al.* 1989-1993).

Aucune espèce ne change de *preferendum* selon la zone géographique.

Les espèces arborescentes de la liste montrent des comportements globalement attendus : *Abies alba*, *Fagus sylvatica*, *Quercus petraea* préférentiellement dans les forêts anciennes, *Acer pseudoplatanus*, *Juniperus communis*, *Robinia pseudoacacia* ou *Ulmus minor* dans les forêts récentes, que ce soit en raison de leur autécologie, ou à la suite de choix humains. Mais quelques espèces notables ont un comportement inattendu : *Fraxinus excelsior*, *Sorbus aria* et *Sorbus aucuparia* apparaissent statistiquement plus fréquemment dans les forêts anciennes, alors que ce sont des espèces bien connues des accrus forestiers. Il sera intéressant d'approfondir les causes de ces discordances. Peut-être cela dénote une importance particulière de ces espèces dans les phases initiales du cycle sylvigénétique des forêts anciennes pyrénéennes. Mais les relevés des conservatoires botaniques ne sont peut-être pas les plus adaptés à l'étude de la distribution des ligneux hauts, pour diverses raisons. D'une part, l'absence de caractérisation systématique des habitats dans les bases de données des conservatoires ne permet pas une sélection stricte des seuls relevés forestiers lors des analyses. L'impact sur la distribution apparente des arbres est probablement très significatif. D'autre part, les types de relevés effectués par les conservatoires sont très variés, et n'incluent pas toujours

le relevé des strates arborescentes. Au total, parmi les 3309 relevés que nous avons analysés, 20 % ne contenaient aucune espèce d'arbre, alors qu'ils sont tous supposés être localisés en forêt. Pour l'analyse du comportement des taxons ligneux, le croisement de la carte d'ancienneté de l'état boisé avec les données de l'IGN-IFN devrait donner des résultats plus fiables.

L'introduction des covariables de contrôle (altitude, exposition) dans la recherche des espèces liées à l'ancienneté de l'état boisé joue un rôle important dans l'analyse. Si l'on ajuste le modèle logistique avec pour seule variable explicative l'ancienneté de l'état boisé, sans donc contrôler les effets de l'altitude ni ceux de l'exposition, 181 espèces montrent un effet significatif de l'ancienneté dans l'une ou l'autre des trois zones étudiées. Mais une fois les variations topographiques prises en compte, il n'y en a plus que 132. Cette différence est principalement due au fait qu'il existe des liens entre l'ancienneté de l'état boisé et ces covariables (voir par exemple au chapitre précédent, pour l'altitude et l'exposition). La prise en compte du rôle des variations topographiques permet donc d'identifier avec plus de fiabilité les espèces liées à l'ancienneté de l'état boisé. Mais il reste un facteur de variation important que nous n'avons pas introduit ici : les variations de la nature des sols. Il est probable que les zones laissées à la forêt lors du minimum forestier soient situées sur des sols moins favorables (plus pierreux, plus acides, plus secs...) que celles qui ont été défrichées. On pourrait donc améliorer la recherche des espèces de forêt ancienne en contrôlant ce facteur.

IV. Conclusion

La carte des occupations anciennes du sol que nous avons réalisée, et la carte des forêts anciennes qui en découle par croisement avec la carte des forêts actuelles, est d'une très bonne précision géométrique (une vingtaine de mètres d'erreur en valeur médiane). Elle peut donc être utilisée par les chercheurs et les gestionnaires avec une certaine confiance, lorsqu'il s'agit de rechercher et délimiter les zones forestières ayant connu une longue continuité de boisement ou, au contraire, les zones ayant été précédemment mises en culture ou pâture.

Cette carte n'est qu'une étape, un outil, qui servira à d'autres applications. De nombreuses perspectives s'ouvrent en recherche ou pour l'usage de cette carte :

- caractériser plus finement l'impact de l'ancienneté sur la flore : en travaillant sur les bases de données de l'IGN-IFN ; en intégrant dans l'analyse l'effet du type de sol ; en identifiant les espèces différentielles par étage bioclimatique, et non plus globalement ; en étudiant les mécanismes du maintien à long terme des impacts des déboisements anciens ; en comparant la flore des forêts récentes selon le mode d'utilisation précédent le reboisement (cultures, prairies, pâtures, vignes...) ; en étudiant la distribution spatiale des espèces de forêt ancienne en fonction de la distance à la lisière entre forêts anciennes et récentes (PELLISSIER *et al.* 2013, BERGÈS *et al.* 2016...)
- étudier les impacts de l'ancienneté de l'état boisé sur d'autres composantes de la biodiversité que les seules plantes vasculaires. Nous devrions pouvoir rapidement caractériser le comportement de certaines espèces de la bryoflore et de la

fonge grâce aux relevés du Conservatoire botanique national des Pyrénées et de Midi-Pyrénées. Il existe également des bases de données concernant les insectes, en particulier les coléoptères saproxyliques, qui pourraient être croisées avec notre carte. Mais il serait aussi intéressant d'échantillonner la microfaune et les communautés microbiennes des sols, qui sont soumises à des contraintes comparables à celles subies par la flore (dispersion, fertilité des sols).

– étudier les interactions entre les effets de l'ancienneté de l'état boisé et d'autres facteurs importants de contrôle du fonctionnement des écosystèmes forestiers : les effets du type de sylviculture, des substitutions d'essence (enrésinement).

– puisque la recolonisation des forêts récentes par les espèces de forêt ancienne est en partie contrôlée par des contraintes de vitesse de dispersion, il est particulièrement important d'étudier de façon différentielle comment ces deux catégories d'espèces, celles liées aux forêts récentes et celles liées aux forêts anciennes, ont déjà réagi et comment elles se comporteront sous l'effet des changements climatiques observés et prévus. On peut faire l'hypothèse que les populations des espèces liées aux forêts anciennes ont connu des vitesses de déplacement plus lentes et, dans le futur, seront plus à risque que celles des forêts récentes. C'est particulièrement vrai dans les Pyrénées où le réchauffement climatique de la fin du XX^e siècle a été plus fort que dans les autres massifs montagneux français (MOISSELIN *et al.* 2002).

– étudier les déterminants environnementaux (contraintes de sol, de topographie, éloignement...) et sociaux (démographie, industrialisation, urbanisation et évolution des voiries...) des changements passés de l'occupation des sols.

– raisonner les choix pour l'établissement des trames vertes.
– hiérarchiser les zones devant bénéficier d'un statut conservatoire particulier.

Les forêts anciennes, en utilisant la date de référence de 1850, représentent 46 % des forêts actuelles. Cela peut paraître élevé, mais ne représente que 21 % du territoire pyrénéen. Si l'on remonte à des époques antérieures à 1850, il est certain qu'une partie des forêts que nous appelons anciennes en nous basant sur la carte d'État-Major ont été en fait défrichées puis reboisées. La mise en culture ayant souvent des effets irréversibles sur le milieu et la biodiversité, le « capital » de forêts anciennes ne peut que s'amenuiser avec le temps et doit donc faire l'objet d'efforts de conservation adaptés.

À l'intérieur de l'espace forestier, on s'intéressera en particulier à la combinaison de l'ancienneté de l'état boisé avec l'âge des arbres ou le degré de maturité des peuplements, afin d'identifier les bois à la fois anciens et âgés ou matures, qui sont rares (SAVOIE *et al.* 2011, 2015).

– dans le cadre d'une augmentation des prélèvements de bois (bois énergie par exemple) ou d'une réappropriation par l'agriculture des terrains anciennement abandonnés, permettre de mieux raisonner les choix de territoire les plus adéquats.

REMERCIEMENTS

Nous remercions Sylvie LADET, Michel Goulard et Amélie Lefèvre pour leur appui lors de la numérisation de la carte, ainsi que Marta

Infante pour la traduction du résumé en espagnol. La Région Midi-Pyrénées et l'Union Européenne (projet FEDER CAFOPYR) ont participé au financement de ce travail.

BIBLIOGRAPHIE

- ABADIE, J., J.L. DUPOUEY, C. AVON, X. ROCHEL, A. SALVAUDON, T. TATONI & L. BERGÈS. 2017. – Déterminants du changement du couvert forestier depuis 1860 dans le parc naturel régional du Luberon et implications pour la répartition des forêts actuelles. *Revue forestière française*, 69 (4-5) : 371-385.
- ARCHAUX, F., L. BERGÈS, C. BOUGET, A. BRIN, S. CHAUCHARD, E. DAUFFY-RICHARD, F. DUBS, J.L. DUPOUEY & E. SEVRIN. 2014. – *Dispersion et persistance de la biodiversité dans la trame forestière (DISTRAFOR)*. Programme « Biodiversité, gestion forestière et politiques publiques ». GIP-ECOFOR, rapport final, 109 pp. + ann.
- BERGÈS, L., C. AVON, L. ARNAUDET, F. ARCHAUX, S. CHAUCHARD & J.L. DUPOUEY. 2016. – Past landscape explains forest periphery-to-core gradient of understory plant communities in a reforestation context. *Diversity and Distributions*, 22 (1): 3-16.
- BONHÔTE, J., & J.P. MÉTAILLIÉ. 1993. – La limite supérieure de la forêt dans une vallée métallurgique (vallée d'Aston, Ariège, France). Actes du colloque « Proto-industries et histoire des forêts », *Cahiers de l'Isard*, 3 : 271-285.
- BONHÔTE, J., B. DAVASSE, C. DUBOIS, D. GALOP, V. IZARD & J.P. MÉTAILLIÉ. 2000. – Histoire de l'environnement et cartographie du temps dans la moitié Est des Pyrénées : pour une « chrono-chorologie ». In : Barrue-Pastor M., Bertrand G. (éds.), *Les temps de l'Environnement*. Presses Universitaires du Mirail, Toulouse, pp. 501-515.
- CARRÉ, J. 2010. – *Le temps des paysages. Evolutions paysagères et gestion durable des territoires en montagne pyrénéenne (hautes vallées du gave de Pau et du Vicdessos)*. Thèse de Doctorat, Toulouse, 470 pp. + ann.
- DAVASSE, B. & D. GALOP. 1990. – Le paysage forestier du haut Vicdessos (Ariège) : l'évolution d'un milieu anthropisé. *Revue Géographique des Pyrénées et du Sud-Ouest*, 61 (4) : 433-457.
- DAVASSE, B., S. BRIFFAUD, J. CARRÉ (J.), D. HENRY & J.F. RODRIGUEZ. 2012. – L'observation environnementale au prisme du paysage. Dynamiques paysagères, actions territoriales et représentations socio-spatiales contemporaines dans le territoire de l'OHM Pyrénées-Haut Vicdessos. *Sud-Ouest Européen*, 33 : 57-68.
- DUPOUEY, J.L., J. BACHACOU, R. COSSERAT, S. ABERDAM, D. VALLAURI, G. CHAPPART & M.A. CORVISIER DE VILLELE. 2007. – Vers la réalisation d'une carte géoréférencée des forêts anciennes de France. *Le Monde des Cartes*, 191 : 85-98.
- DUPOUEY, J.L. & L. BERGÈS (coord.). 2010. – *Corylus* : Influence de la composition et de la structure des masses forestières sur la biodiversité. *Biodiversité et gestion forestière, Résultats scientifiques et acquis pour les gestionnaires et décideurs, Projets 2005-2009*. GIP Ecofor, MEEDDM : 89-108.
- DUPOUEY, J.L., R. BESOAIN, S. CHAUCHARD, T. FEISS, L. LAIGLE, P. MONTPIED, X. ROCHEL, T. CORDONNIER & L. BERGÈS. 2014. – *Identifier les facteurs historiques de vulnérabilité dans la relation sylviculture-biodiversité*. Projet FORGECO, programme ANR Systerra, Compte-rendu de fin de projet, Annexe Ia, 52 pp.
- DUPOUEY, J.L., D. SCIAMA, W. KOERNER, E. DAMBRINE & J.C. RAMEAU. 2002. – La végétation des forêts anciennes. *Revue forestière française*, 54 (6): 521-532.
- FAVRE, C., A. GREL, E. GRANIER, R. COSSERAT-MANGEOT, J. BACHACOU & J.L. DUPOUEY. 2013. – *Digitalisation des cartes anciennes*.

- Manuel pour la vectorisation et le géoréférencement des minutes 1:40 000 de la carte d'État-Major. v12.7.3.* INRA, Nancy, 54 pp.
- FRUHAUF, C. 1980. – Forêt et société : de la forêt paysanne à la forêt capitaliste en Pays de Sault, sous l'Ancien Régime (1670-1791). CNRS, Paris, 302 pp.
- GARGOMINY, O., S. TERCERIE, P. DASZKIEWICZ, C. REGNIER, T. RAMAGE, P. DUPONT & L. PONCET. 2012. – *TAXREF v5.0, référentiel taxonomique pour la France : mise en œuvre et diffusion.* Rapport SPN 2012 - 32. 75 pp.
- GUINOCHE, M. & R. DE VILMORIN. 1978. – *Flore de France.* Fascicule 3. CNRS, Paris, 1199 pp.
- HERMY, M. & K. VERHEYEN. 2007. – Legacies of the past in the present-day forest biodiversity: a review of past land-use effects on forest plant species composition and diversity. *Ecological Research*, 22 : 361-371.
- JUDE, S., N. LEROY, S. CHAUCHARD, P. MONTPIED, X. ROCHEL & J.L. DUPOUEY. 2017. – Évolution forestière du Nord-Pas-de-Calais entre le XIX^e et le XXI^e siècle. Aspects méthodologiques, premiers résultats. *Cahier du GHFF Forêt, Environnement et Société*, 27 : 141-147.
- JULVE, P. 1993. – Synopsis phytosociologique de la France (communautés de plantes vasculaires). *Lejeunia*, n.s., 140 : 1-160. [base de données mise à jour régulièrement sur Internet : JULVE P., 1998, Baseflor. Index botanique, écologique et chorologique de la flore de France, <http://perso.wanadoo.fr/philippe.julve/catminat.htm>]
- KOERNER, W., J.L. DUPOUEY, E. DAMBRINE & M. BENOÎT. 1997. – Influence of past land use on the vegetation and soils of present day forest in the Vosges mountains, France. *Journal of Ecology*, 85 (3): 351-358.
- LAGASQUIE, J.J., J.P. TIHAY & P. LAPENU. 2012. – *Parc National des Pyrénées, une cartographie des paysages.* Parc National des Pyrénées, Tarbes, 70 pp. + carte + CD-ROM.
- MATHER, A.S., J. FAIRBAIRN & C.L. NEEDLE. 1999. – The course and drivers of the forest transition: the case of France. *Journal of Rural Studies*, 15 (1): 65-90.
- MOISSELIN, J.M., M. SCHNEIDER, C. CANELLAS, & O. MESTRE. 2002. – Les changements climatiques en France au XX^e siècle. *La Météorologie*, 38 : 45-56.
- PELLISSIER, V., L. BERGÈS, T. NEDELTCHEVA, M.C. SCHMITT, C. AVON, C. CLUZEAU & J.L. DUPOUEY. 2013. – Understorey plant species show long-range spatial patterns in forest patches according to distance-to-edge. *Journal of Vegetation Science*, 24 : 9-24.
- PÉRON, Y. 1986. – Paysage témoin, paysage acteur d'une société pré-montagnarde sur la défensive. In : Chiva I., Goy J. (eds.), *Les Baronnies des Pyrénées. Anthropologie et histoire, permanences et changements.* Tome 2 : Maisons, espace, famille, EHESS, Paris, pp. 11-61.
- R Core Team. 2013. – *R : A language and environment for statistical computing.* R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria, URL <http://www.R-project.org/>
- RAMEAU, J.C., D. MANSION, & G. DUMÉ. 1989-1993. – *Flore forestière française.* Tomes 1, plaines et collines et tome 2, montagnes. Institut pour le développement forestier, Paris, 1785 & 2421 pp.
- REY, P. 1944. – Déboisement et reboisement dans l'ancien Consulat de Foix. *Travaux du Laboratoire Forestier de Toulouse*, IV, I, Art. II, 13 pp.
- SALVAUDON A., A. HAMEL, A. GREL, M. ROSSI & VALLAURI. 2013. – Notice de la carte des forêts anciennes du Parc naturel régional du Lubéron (1/40 000), avec référence aux autres usages du sol. PNRL/WWF, 18 pp.
- SAVOIE, J.M., (coord.), M. BARTOLI, A. BRIN, H. BRUSTEL, J. CELLE, G. CORRIOL, C. COSTE, C. HANNOIRE, M. HARREL, L. LARRIEU, J.P. SARTHOU & L. VALLADARES. 2011. – *Forêts pyrénéennes anciennes de Midi-Pyrénées.* Rapport d'étude 2008-2011 de projet FEDER. École d'ingénieurs de Purpan, DREAL Midi-Pyrénées. 320 pp.
- SAVOIE, J.M., (coord.), M. BARTOLI, F. BLANC, A. BRIN, H. BRUSTEL, E. CATEAU, G. CORRIOL, S. DEJEAN, N. GOUIX, C. HANNOIRE, M. INFANTE SÁNCHEZ, L. LARRIEU, Y. MARCILLAUD, L. VALLADARES & C. VICTOIRE. 2015. – *Vieilles forêts pyrénéennes de Midi-Pyrénées. Deuxième phase. Évaluation et cartographie des sites. Recommandations.* Rapport final. École d'ingénieurs de Purpan, DREAL Midi-Pyrénées, 125 pp.
- VALLAURI, D., A. GREL, E. GRANIER & J.L. DUPOUEY. 2012. – Les forêts de Cassini. Analyse quantitative et comparaison avec les forêts actuelles. Rapport WWF/INRA, Marseille, 64 pp. + CD.

Feuille	Date des levés	Surface vectorisée (km ²)	Nombre de points de géoréférencement	Erreur de positionnement médiane (m)	
				avant géoréférencement	après géoréférencement
226SO	1851, 1852	122	172	32	20
238NE	1851	369	934	48	20
238NO	1851	10	87	68	28
238SE	1851	194	463	64	32
239SE	1851	638	2 444	43	23
239SO	1851	572	3 574	45	13
240SO	1851, 1854	638	1 770	59	24
250NESE	1851	461	1 143	48	23
250NO	1851	27	262	65	13
251NE	1850, 1851	636	994	79	35
251NO	1851	612	987	43	20
251SE	1851	390	588	60	31
251SO	1851	139	328	70	47
252NE	1849	635	1 030	50	26
252NO	1849	615	2 235	46	18
252SE	1849	136	457	72	32
252SO	1849	332	870	59	26
253NO	1850	638	1 376	41	18
253SE	1850	638	977	35	20
253SO	1850, 1852	517	739	49	23
254SO	1850	640	1 073	58	23
256NE	1850	385	672	47	20
256NO	1850	29	231	75	34
256SE	1850	24	75	44	22
257NE	1850, 1852	641	2 760	48	18
257NO	1850, 1852	639	1 045	44	19
257SE	1850, 1852	388	1 430	45	19
257SO	1850, 1852	275	571	62	28
258NE	1850	7	47	36	20
258NO	1850	554	522	29	25
258SE	1850	19	207	34	15
258SO	1850	101	200	47	27
Total		12 022	30 263	48	21

Annexe I. Liste des feuilles de la carte d'État-Major vectorisées, avec leur date de levé et la précision de positionnement des limites des anciennes occupations du sol.

Taxon	FP	HC	Est
<i>Abies alba</i>	fa	fa	Fa
<i>Acer campestre</i>	fa		
<i>Acer opalus</i>	fa		
<i>Achillea millefolium</i>	fr	fr	
<i>Ajuga reptans</i>			fa
<i>Allium sphaerocephalon</i>	fr		
<i>Anemone hepatica</i>	fa		
<i>Anthyllis vulneraria</i>	fr		
<i>Asperula cynanchica</i>	fr		
<i>Asplenium ruta-muraria</i>	fr		
<i>Asplenium scolopendrium</i>	fa		
<i>Asplenium trichomanes</i>	fr		
<i>Athyrium filix-femina</i>	fa	fa	
<i>Blechnum spicant</i>	fa	fa	
<i>Brachypodium rupestre</i>	fr	fr	
<i>Brachypodium sylvaticum</i>	fa	fa	
<i>Briza media</i>	fr	fr	fr
<i>Bromus ramosus</i>	fa		
<i>Bupleurum falcatum</i>	fr		
<i>Caltha palustris</i>	fr		
<i>Campanula rotundifolia</i>		fa	
<i>Cardamine flexuosa</i>	fa		
<i>Cardamine heptaphylla</i>	fa		fa
<i>Cardamine impatiens</i>		fa	fa
<i>Cardamine pratensis</i>	fa		
<i>Carduus defloratus</i>	fr		
<i>Carex sylvatica</i>	fa		fa
<i>Centaurea jacea</i>	fr	fr	
<i>Circaea lutetiana</i>	fa	fa	
<i>Cirsium palustre</i>	fr		
<i>Dactylis glomerata</i>	fr		
<i>Daphne laureola</i>	fa	fa	
<i>Deschampsia flexuosa</i>	fa		
<i>Dianthus hyssopifolius</i>	fr		
<i>Digitalis lutea</i>		fa	
<i>Digitalis purpurea</i>	fa		
<i>Dryopteris affinis</i>	fa	fa	
<i>Dryopteris dilatata</i>	fa	fa	fa
<i>Dryopteris filix-mas</i>	fa	fa	
<i>Echium vulgare</i>	fr		fr
<i>Epilobium montanum</i>	fa		
<i>Erinus alpinus</i>	fr		
<i>Eryngium campestre</i>			fr
<i>Euphorbia amygdaloides</i>	fa	fa	
<i>Euphorbia dulcis</i>	fa		
<i>Euphorbia hyberna</i>			fa

Taxon	FP	HC	Est
<i>Fagus sylvatica</i>	fa	fa	fa
<i>Festuca altissima</i>		fa	
<i>Festuca heterophylla</i>		fa	
<i>Filipendula ulmaria</i>	fr		
<i>Fraxinus excelsior</i>	fa	fa	
<i>Galium mollugo</i>	fr		
<i>Galium odoratum</i>	fa	fa	fa
<i>Galium verum</i>	fr		
<i>Genista hispanica</i>	fr		
<i>Geranium nodosum</i>	fa	fa	fa
<i>Geranium phaeum</i>	fr		
<i>Geranium robertianum</i>	fa		
<i>Geranium sanguineum</i>	fr		
<i>Globularia nudicaulis</i>	fr		
<i>Gymnocarpium dryopteris</i>	fa		
<i>Hedera helix</i>	fa	fa	
<i>Helianthemum barium</i>	fr		
<i>Helleborus foetidus</i>	fr		
<i>Helleborus viridis</i>	fa		
<i>Hippocrepis comosa</i>	fr		
<i>Holcus lanatus</i>	fr	fr	
<i>Hypericum androsaemum</i>	fa	fa	
<i>Hypericum perforatum</i>	fr		
<i>Ilex aquifolium</i>	fa		fa
<i>Juniperus communis</i>	fr		fr
<i>Koeleria vallesiana</i>	fr		
<i>Lactuca plumieri</i>			fa
<i>Lamium galeobdolon</i>	fa		fa
<i>Lathyrus linifolius</i>	fa	fa	
<i>Lathyrus ochraceus</i>			fa
<i>Lathyrus pratensis</i>		fr	
<i>Leucanthemum vulgare</i>	fr		
<i>Libanotis pyrenaica</i>	fr		
<i>Lonicera xylosteum</i>	fa		
<i>Lotus corniculatus</i>	fr		
<i>Luzula sylvatica</i>	fa	fa	fa
<i>Medicago lupulina</i>	fr		
<i>Melica ciliata</i>	fr		
<i>Melica uniflora</i>	fa	fa	fa
<i>Mercurialis perennis</i>	fa	fa	
<i>Milium effusum</i>	fa		fa
<i>Ononis spinosa</i>			fr
<i>Origanum vulgare</i>	fr		
<i>Oxalis acetosella</i>	fa	fa	
<i>Pimpinella saxifraga</i>		fr	
<i>Plantago lanceolata</i>	fr		

Taxon	FP	HC	Est
<i>Polystichum aculeatum</i>	fa		
<i>Polystichum x bicknellii</i>	fa		
<i>Polystichum setiferum</i>	fa	fa	
<i>Potentilla erecta</i>	fr		
<i>Potentilla sterilis</i>	fa	fa	
<i>Ranunculus bulbosus</i>	fr		
<i>Ranunculus tuberosus</i>	fa	fa	
<i>Ribes alpinum</i>	fa		
<i>Rosa arvensis</i>	fa	fa	
<i>Rubus idaeus</i>	fa		
<i>Rumex acetosa</i>	fr		
<i>Ruscus aculeatus</i>	fa		
<i>Salix atrocinerea</i>	fr		
<i>Sambucus racemosa</i>		fa	
<i>Sanguisorba minor</i>	fr		
<i>Saxifraga rotundifolia</i>			fa
<i>Scabiosa columbaria</i>	fr		fr
<i>Scrophularia alpestris</i>	fa		fa
<i>Sedum album</i>	fr		
<i>Sedum dasyphyllum</i>	fr		
<i>Sedum sediforme</i>	fr		
<i>Seseli montanum</i>	fr		
<i>Silene dioica</i>			fa
<i>Silene nutans</i>	fr		
<i>Sorbus aria</i>	fa		
<i>Sorbus aucuparia</i>	fa		
<i>Stachys recta</i>	fr		
<i>Stellaria graminea</i>		fr	
<i>Stellaria nemorum</i>			fa
<i>Succisa pratensis</i>	fr		
<i>Tanacetum corymbosum</i>	fr		
<i>Teucrium chamaedrys</i>	fr		
<i>Teucrium pyrenaicum</i>	fr		
<i>Tilia platyphyllos</i>		fa	
<i>Trifolium pratense</i>	fr		
<i>Trifolium repens</i>	fr		
<i>Ulmus minor</i>	fa		
<i>Vaccinium myrtillus</i>	fa		
<i>Veronica chamaedrys</i>	fa		
<i>Veronica officinalis</i>			fa

Annexe II. Taxons liés de façon significative à l'ancienneté de l'état boisé, par zone géographique. « fa » : préférence pour les forêts ancienne ; « fr » : préférence pour les forêts récentes. FP : front pyrénéen ; HC : haute-chaîne ; Est : Pyrénées de l'Est (voir texte et fig. 4 pour la définition de ces zones).