

AIX-MARSEILLE UNIVERSITÉ

ED 251 SCIENCES DE L'ENVIRONNEMENT

UR RECOVER – Équipe EMR – IRSTEA Aix-en-Provence

UMR IMBE – Équipe ECIB – CNRS AMU IRD Marseille

Thèse présentée pour obtenir le grade universitaire de docteur en Écologie

Juliet ABADIE

Écologie historique des forêts méditerranéennes :
déterminants du changement du couvert forestier et effets
des usages passés sur les sols et la flore actuels

Historical ecology of Mediterranean forests: drivers of forest cover
change and effects of past land use on current soils and vegetation

Devant le jury composé de :

Guillaume DECOCQ – Professeur, Université de Picardie	Rapporteur
Thomas HOUET – Directeur de Recherche, Université de Rennes 2	Rapporteur
Roberta CEVASCO – Associate Professor, Università di Posenzo	Examineur
Sandrine CHAUCHARD – Maître de Conférences, UHP Nancy	Examineur
Thierry GAUQUELIN – Professeur, Aix-Marseille Univ.	Examineur
Thierry TATONI – Professeur, Aix-Marseille Univ.	Directeur de thèse
Laurent BERGÈS – Ingénieur-Chercheur, Irstea Grenoble	Co-directeur de thèse

Résumé

Après des siècles de déforestation, la couverture forestière européenne est en forte progression depuis le début du XIX^e siècle. L'âge des forêts actuelles est donc hétérogène. Les cartes historiques sont un outil privilégié pour caractériser la continuité temporelle des forêts. En région tempérée, elles ont permis de démontrer que l'ancienneté des forêts conditionne les caractéristiques des sols et la présence de certaines espèces végétales. En revanche, peu d'études ont été réalisées pour tester ces différences en région méditerranéenne.

L'objectif général de la thèse est d'analyser les déterminants du changement du couvert forestier et l'effet de la continuité temporelle et des usages passés sur les sols et la flore des forêts actuelles en région méditerranéenne. Ce travail a été réalisé sur le territoire du Parc Naturel Régional du Luberon.

Le premier volet identifie les déterminants biophysiques et socio-économiques de la distribution des usages (forêt, pâture, culture) et de la reconquête forestière, à partir de données cartographiques de 1860 (carte d'État-Major), 1958 et 2010. Il apparaît notamment que les forêts se sont maintenues sur les terres les moins productives et que la reconquête forestière s'est faite sur des sols peu productifs, et à proximité des forêts préexistantes.

Le second volet explore l'effet de la continuité temporelle (forêt ancienne, récente ou très récente) et des usages passés (forêt, pâture ou culture) des forêts sur leurs caractéristiques écologiques, à partir de relevés floristiques et pédologiques. Les forêts anciennes et récentes se répartissent selon la productivité des sols et accueillent des espèces qui se distinguent par leurs traits et leurs exigences écologiques, avec notamment des espèces spécialistes forestières, phanérophytes et endozoochores plus fréquentes en forêt ancienne.

Si ce travail s'appuie sur la carte d'État-Major, il s'avère que l'écologie historique des forêts méditerranéennes nécessite également des approches *in situ* afin d'appréhender la complexité des usages anciens du paysage.

Outre le caractère original d'une telle étude en région méditerranéenne, ce travail permet d'éclairer les effets des usages passés sur les sols et la flore des forêts avec les déterminants biophysiques du changement du couvert forestier, et d'explorer différents aspects méthodologiques de l'écologie historique.

Abstract

After centuries of deforestation in Europe, forest cover is significantly increasing since the turn of the nineteenth century. The age of current forests is thus heterogeneous. Historical maps are a privileged tool to characterise forest temporal continuity. In temperate regions, they demonstrated that forest ancientness determines soil properties and the presence of some plant species. However, those differences were rarely analysed in the Mediterranean region.

The main objectives of this PhD thesis are to analyse the drivers of forest cover change and the effect of temporal continuity and past land uses on forest soils and understory vegetation in the Mediterranean region. This work relies on the territory of the Regional Natural Park of Luberon.

The first part consists of identifying biophysical and socioeconomic drivers of land use (forest, pasture, arable land) and forest recovery spatial distribution, based on the comparison of 1860 (État-Major map), 1958 and 2010 land uses. Forest maintained on the least productive land while forest recovery occurred on soils with low productivity, and close to pre-existing forests.

The second part investigates the effect of forest temporal continuity (ancient, recent or very recent forests) and past land uses (forest, pasture or crop) on their ecological characteristics, based on floristic and pedological data. Ancient and recent forests are distributed according to soil productivity and host species of differing traits and ecological preferences. Notably, species significantly preferring ancient forests are true forest species, phanerophytes and endozoochores.

If this work relies on the État-Major map, it turns out that the historical ecology of Mediterranean forests requires complementary *in situ* approaches in order to fully understand the complexity of past landscape uses.

Besides the original aspect of such a study in the Mediterranean region, this work enables to clarify the effects of past land uses on forest soils and understory vegetation with the biophysical drivers of forest cover change, and to explore different methodological aspects of historical ecology.

Remerciements

Ce coup-ci, Juliet, les remerciements tu abrèges, pas de merci à David Gilmour pour sa guitare qui parle ou à la Terre parce que sans elle, y aurait rien ! Une page et basta, c'est une thèse, pas de place pour les litanies.. ni les violons ! OK OK ! Ah mince, j'ai pas respecté le nombre de pages.. :/

Une thésarde sans financement, c'est comme une plante sans terre, elle ne pousse pas

Ce travail a été financé pour moitié grâce à une bourse régionale, et pour le reste grâce aux fonds d'Irstea.

Une thésarde sans appui scientifique et technique, c'est comme une plante sans eau, elle flétrit

Je tiens à remercier très chaleureusement les membres du jury qui ont accepté avec enthousiasme de lire et d'évaluer ma thèse : Guillaume Decocq, Thomas Houet, Sandrine Chauchard, Roberta Cevasco, Thierry Gauquelin. Je remercie tout particulièrement Laurent Bergès pour son implication dans ce travail et son encadrement sans faille malgré la distance. Laurent merci pour ta confiance, sans elle je n'aurais pas connu le monde de la recherche. Merci aussi à Thierry Tatoni dont le recul était nécessaire et m'a permis de reprendre confiance pour persévérer dans les moments de doute.

Je remercie l'ensemble des membres du comité de thèse : Frédéric Archaux, Catherine Avon, Jean-Luc Dupouey, Sophie Gachet, Kris Verheyen, Aline Salvaudon et Daniel Vallauri, dont les conseils ont toujours été constructifs et bienveillants. En particulier, merci à Catherine Avon pour son aide et son appui technique. Un merci spécial à Jean-Luc Dupouey, qui a été très impliqué tout au long de ce travail, et qui ne tarissait pas d'idées et de propositions fraîches et constructives. Merci Jean-Luc pour ton enthousiasme et ton dévouement à l'écologie historique, tu la fais vivre et progresser en France.

Un très grand merci à toute l'équipe technique d'EMR. Jean-Michel, tu m'as fait découvrir la beauté de la nature méditerranéenne et t'es complètement dévoué à ce travail pendant presque un an. Je ne remercierai jamais assez. Roland, tu as fait preuve d'un profond dévouement, que dis-je, d'abnégation pour ce travail que tu as porté dans ton cœur jusqu'à la dernière minute ;) merci pour les moments passés avec toi, c'était un vrai bonheur. Christian, tu as raccroché le wagon en

cours de route, tu as accompli les tâches les plus pénibles sans broncher et toujours avec la banane, tu es comme la fleur de lotus qui pousse, immaculée, au milieu de ces brutasses. Mathieu, c'est bon dis-le qu'elle est pas en carton ma thèse ! Merci pour ton aide malgré tout ! Fabien, merci pour ta patience !

Je tiens à remercier également toutes les personnes qui m'ont aidée, de près ou de loin pour la réalisation de ce travail. Merci à Christian Ripert qui m'a donné les bases des plantes méditerranéennes à moi petite immigrée des régions froides du Nord qui ne connaissais que le chêne pédonculé et le hêtre ! Merci à Laurent Michel d'avoir assuré la suite et m'avoir épaulé et confirmé les déterminations ! Pour leur savoir sur ce beau pays qu'est le Luberon et la Provence en général, je remercie Pierre Frapa, Pierre Lieutaghi, Laurent Garde et Stéphane Legal. Pour les données carto, merci à Arnoul Hamel (PNRL), Jean-Claude Lacassin (SCP), Frédéric Landais (IGN), Christine Crombet (IGN). Pour le monitorat, merci à Brigitte Talon, avec qui j'ai pris grand plaisir à partager les cours d'histo, merci à Arne Saatkamp et Nicolas Kaldonski de m'avoir accordé leur confiance et à Jordane Gavinet pour les tips. Merci aux co-auteurs pour le brainstorming : Xavier Rochel, Marie Thomas, Raphaël Bec.

Dans la dernière ligne droite c'est difficile de se perdre, mais ce n'est pas facile d'avancer, merci à Sonia et Nicole de m'avoir offert un cadre de paix pour rédiger le mémoire. Merci à Michel Vennetier, Bernard Prévosto et Yann Le Coarer pour l'aide sur le plan détaillé et merci aux relecteurs bénévoles : Philip, Hubert, Alban, et surtout, surtout, merci Georges pour ta relecture assidue et très précieuse !

Une thésarde sans soutien, c'est comme une plante sans tuteur, elle pousse n'importe comment (oui une plante grimpante, on est d'accord)

Merci à Marielle Jappiot et Philip Roche qui ont suivi mon travail dans la dernière année. Vous étiez là pour me redresser quand je perdais pied, merci pour ce temps passé et cette bienveillance très précieuse !

Merci également à Gabrielle Boffredo et Isabelle Hammad, les deux mamans poules des thésards, côté Irstea pour la première et école doctorale pour la seconde. Vous êtes des trésors pour tous les thésards qui sont amenés à travailler avec vous :)

Merci à tous les emaxiens pour vos encouragements, les discussions au labo d'écologie forestière à la pause-café, et votre soutien !

Une thésarde sans copains, c'est comme une plante sans soleil, elle est malheureuse, elle végète

Une thèse c'est un marathon, mais si on ne se prend pas des pauses en cours de route pour souffler, on s'écrase au milieu de la course. N'en déplaie aux chercheurs qui pensent qu'un thésard doit consacrer « 100% de son temps à sa thèse » ! J' préfère partir plutôt que d'entendre ça plutôt que d'être sourd. Non mais. Merci aux amis, Ayala, Sylvie, Alban, Laeti, Antho, Greg, Philou, Bastien, Simon, Gigi, Thibaut, Radina, Guillaume, Thibault, Lucas pour votre présence, votre amitié, votre culture musicale (bande de hipsters) et cinématographique (pas tous) et surtout vos blagues à deux balles ! Merci aux copains de pétanque, de grimpe, de sorties Kerry, de Torse, du 3C, de Bras, du yoga, de la danse... Merci Georges pour tes visites vespérales et tes carrés de chocolat !

Merci aux membres de la Société Linnéenne de Provence et du CBN Med de m'avoir permis de garder un pied dans la botanique ! Merci Jean-Claude, Mathias, Philippe, Danièle et Michel, Manuel, Daniel, Henri, Nicolas !

Merci aux soleils de la dernière minute pour le baume au cœur, la joie de vivre qui renaît, les câlins au réveil : Julien, Emma, Patrick, Agathe, Laurence, Christophe, Chrikou, Louise, Figaro, Honey, Griffu, Philéas, Santana, Mistral, Boudu, Totoro, Gadget.

Une thésarde sans amour, c'est comme une plante sans xylème, t'as beau lui mettre de la terre, de l'eau, un tuteur et du soleil, ben ça marche pas !

Pour quelqu'un qui voulait faire de l'écologie historique en Bretagne, y a eu une sacrée erreur d'aiguillage ! Aix-en-Provence ? Oh non pas les Bouches-du-Rhône... et le Luberon, ça me dit vaguement quelque chose mais c'est où ? La botaniste ne se serait peut-être pas aventurée dans des terrains caillouteux, calcaires et secs si y avait pas aussi eu des insectes à y explorer ! Et n'aurais pas eu l'énergie, le courage et la volonté d'avancer sans son acolyte. Ça nous a valu des branches et des élytres cassés, mais malgré tout tu m'as soutenue jusqu'au bout. Merci d'avoir été là, merci d'être encore là malgré tout, merci d'exister.

Une thèse ça fait l'effet d'un ouragan sur une vie. Tu vas tranquillement faire tes courses et quand tu reviens t'as plus de maison. Pas facile de tout reconstruire après ça. Un seul a pu relever le défi. Sans toi l'éminent chercheur à l'égo surdimensionné de chercheur, je l'aurais peut-être fait comme tu dis, mais sans l'espoir, sans la confiance, voire la sérénité par moments. Si je m'en sors sans trop d'égratignures, c'est grâce à toi. Merci quand même.

À tous les thésards qui sont persuadés qu'ils n'y arriveront jamais
(c'est faux ! La preuve en 328 pages),
Au Luberon qui m'a fait aimer la Provence,
À tous ceux que j'aime,

À Hubert,

Table des matières

Résumé	3
Abstract	5
Remerciements	7
Table des matières	13
Avant-propos	21
I. Introduction générale	23
I.1. Contexte général	25
I.1.1. L'écologie historique	25
I.1.2. Changements d'occupation et d'usage du sol	25
I.1.3. L'objet d'étude : la forêt	27
I.2. Contexte historique de la surface forestière	31
I.3. Déterminants du changement du couvert forestier	32
I.4. Effets des changements d'usages sur la forêt actuelle	34
I.4.1. L'ancienneté : une notion centrale en écologie historique des forêts	34
I.4.2. Les cartes historiques : outil privilégié de l'écologie historique des forêts	36
I.4.3. Effets de l'ancienneté sur l'écosystème forestier	39
I.5. Objectifs de la thèse	46
II. Site d'étude et méthode	51
II.1. Le Parc Naturel Régional du Luberon	53
II.1.1. Contexte biophysique	55
II.1.2. Contexte socio-économique	57
II.1.3. Histoire environnementale	61
II.2. Présentation des données	68
II.2.1. Données d'usage du sol	68

II.2.2. Données biophysiques.....	72
II.2.3. Données socio-économiques.....	74
II.2.4. Autres données cartographiques	75
II.2.5. Données écologiques.....	76
II.3. Démarche méthodologique générale.....	78
III. Déterminants de la distribution spatiale des usages et de la reconquête forestière	81
Abstract.....	83
III.1. Introduction.....	84
III.2. Methods	86
III.2.1. Study area.....	86
III.2.2. Data	88
III.2.3. Analysis	92
III.3. Results.....	93
III.3.1. LULC transitions	93
III.3.2. Drivers of LULC and forest recovery.....	94
III.4. Discussion.....	100
III.4.1. LULC distribution structured by land accessibility and productivity	100
III.4.2. Abandonment of traditional agriculture and pastoralism led to forest recovery	101
III.4.3. From an agro-sylvo-pastoral to a simplified landscape	102
III.4.4. Forest recovery has become independent of human decisions.....	104
III.5. Conclusion	105
IV. Relations entre conditions stationnelles des forêts et leur continuité temporelle et usages passés.....	107
IV.1. Introduction.....	109
IV.2. Matériel et méthodes.....	111
IV.3. Résultats	112
IV.3.1. Continuité forestière	112
IV.3.2. Usages passés.....	113
IV.4. Discussion	117

IV.5. Conclusion.....	119
V. Effets de la continuité temporelle et des usages passés sur la flore.....	123
Abstract.....	125
V.1. Introduction.....	126
V.2. Methods.....	128
V.2.1. Study area.....	128
V.2.2. Vegetation plots.....	128
V.2.3. Forest continuity.....	128
V.2.4. Plant traits, ecological preferences and patrimoniality.....	131
V.2.5. Analysis.....	133
V.3. Results.....	133
V.3.1. Vegetation communities.....	133
V.3.2. Species preference.....	134
V.3.3. Plant traits, ecological preferences and patrimoniality.....	135
V.4. Discussion.....	140
V.4.1. Ancient forest species in the Mediterranean.....	140
V.4.2. Contrasted legacies of former crop and pasture on understory vegetation.....	140
V.4.3. Forest temporal continuity: a long-term succession process.....	141
V.4.4. Legacies of a temporal deforestation.....	142
V.4.5. Implications for conservation.....	143
V.5. Conclusion and perspectives.....	144
VI. Quel outil pour étudier l'effet des usages passés sur les sols et la flore en forêt méditerranéenne ?	147
Résumé.....	149
Abstract.....	150
VI.1. Introduction.....	151
VI.2. Methods.....	154
VI.2.1. Study area.....	154
VI.2.2. Sampling design.....	154

VI.2.3. Soil and vegetation survey.....	156
VI.2.4. Explanatory variables.....	156
VI.2.5. Data analysis.....	157
VI.3. Results.....	158
VI.3.1. Stand characteristics.....	158
VI.3.2. Soil physico-chemical properties.....	158
VI.3.3. Plant communities.....	160
VI.4. Discussion.....	163
VI.4.1. Stronger legacies of <i>in situ</i> PLU remnants than map-based PLU.....	163
VI.4.2. Is the État-Major map relevant in a Mediterranean context?.....	167
VI.5. Conclusions and implications for restoration.....	168
VII. Discussion générale.....	171
VII.1. Synthèse générale.....	173
VII.1.1. L'écologie historique : une histoire de gradients.....	176
VII.1.2. Existe-t-il des espèces de forêt ancienne en région méditerranéenne ?.....	180
VII.1.3. Quels patrons selon la région socio-biogéographique ?.....	182
VII.1.4. Implications pour la conservation de la biodiversité.....	188
VII.2. Approche critique.....	192
VII.2.1. Fiabilité des données cartographiques.....	192
VII.2.2. Périmètre et échelles.....	195
VII.2.3. Plan d'échantillonnage.....	196
VII.2.4. Analyses.....	197
VII.3. Perspectives.....	199
VII.3.1. Analyses complémentaires.....	199
VII.3.2. Dynamiques de distribution des espèces.....	202
VII.3.3. Meilleure connaissance de l'historique des forêts.....	205
VII.3.4. Autres groupes taxonomiques.....	207
VII.3.5. Autres facteurs paysagers et locaux.....	207
VIII. Conclusion.....	210

IX. Bibliographie.....	213
X. Annexes.....	235

L'homme, on a dit qu'il était fait de cellules et de sang. Mais en réalité il est comme un feuillage. Non pas serré en bloc mais composé d'images éparses comme les feuilles dans les branchages des arbres et à travers desquelles il faut que le vent passe pour que ça chante. Comment voulez-vous que le monde s'en serve s'il est comme une pierre ? Regardez une pierre qui tombe dans l'eau. Elle troue. L'eau n'est pas blessée et la voilà qui fait son travail d'usure et de roulis. Il faut qu'à la fin elle gagne et la voilà au bout de sa course qui aplatit à petits coups de vagues la boue docile de ses alluvions. Regardez une branche d'arbre qui tombe dans l'eau. Soutenue par ses feuillages elle flotte, elle vogue, elle ne cesse jamais de regarder le soleil. A la fin de sa transformation elle est le germe, et des arbres et des buissons poussent de nouveau dans les sables. Je ne dis pas que la boue est morte. Je ne dis pas que la pierre est morte. Rien n'est mort. La mort n'existe pas. Mais, quand on est une chose dure et imperméable, quand il faut être roulé et brisé pour entrer dans la transformation, le tour de la roue est plus long. Il faut des milliards d'années pour soulever le fond des mers avec des millimètres de boue, refaire des montagnes de granit. Il ne faut que cent ans pour construire un châtaignier en dehors de la châtaigne et, quiconque a senti un jour de printemps sur les plateaux sauvages l'odeur amoureuse des fleurs de châtaignes comprendra combien ça compte de fleurir souvent.

Jean Giono, 1935

Que ma joie demeure

Avant-propos

Après une longue histoire de déforestation, les forêts européennes et notamment françaises connaissent une forte expansion depuis presque deux siècles. Ce retour de la forêt est particulièrement marqué en Europe méditerranéenne. Les forêts actuelles portent ainsi le témoignage de profondes modifications survenues au cours des siècles. La compréhension de la structure et du fonctionnement actuel des écosystèmes forestiers suppose la prise en compte de leur histoire. Cette connaissance aide à la prédiction des évolutions futures et précise des choix et des objectifs de conservation.

Plus précisément, cette reconquête forestière rapide et constante suscite de nombreuses interrogations. Où la reconquête forestière a-t-elle eu lieu et quels en sont les déterminants socio-économiques et environnementaux ?

Par ailleurs, les changements de la couverture forestière induisent la coexistence de forêts ayant des continuités temporelles et des usages passés différents. Quels sont les effets de ces différentes histoires sur l'écologie actuelle des forêts ? Quels sont les meilleurs outils pour analyser ces effets ?

Cette thèse se propose d'étudier l'histoire des forêts méditerranéennes et son implication sur leur écologie actuelle. Elle s'articule autour de quatre axes : la dynamique du changement du couvert forestier depuis 1860 et ses déterminants (chapitre III), les relations entre les usages passés et la continuité forestière et les conditions stationnelles des forêts actuelles (chapitre IV), les effets des usages passés et de la continuité forestière sur les sols et la flore actuels (chapitres V et VI) et un aspect plus méthodologique relatif au questionnement des cartes historiques en tant qu'outils de l'écologie historique des forêts méditerranéennes (chapitre VI).

Ce travail s'appuie sur des données de terrain récoltées de mars à décembre 2015 (chapitre VI), la collecte et le traitement de données environnementales spatiales (chapitres III et IV), ainsi que l'analyse de données issues de bases de relevés floristiques existants (chapitre V).

Les chapitres III, V et VI se réfèrent à des publications scientifiques rédigées en anglais.



I. Introduction générale

Photo de couverture : Tapis de *Hyacinthoides non-scripta*, Forêt d'Orléans, août 2016

I.1. Contexte général

I.1.1. L'écologie historique

Une des particularités de l'espèce *Homo sapiens* est sa capacité inégalée pour modifier son environnement. En Europe, depuis le néolithique, voire le paléolithique, l'évolution des milieux naturels s'est faite conjointement aux actions de l'homme (Kaplan *et al.*, 2009 ; Kaplan *et al.*, 2016). Comprendre la structure et le fonctionnement des écosystèmes actuels, éventuellement prédire leur évolution future, passe nécessairement par une approche historique (Foster, 2002 ; Agnoletti, 2007 ; Bürgi and Gimmi, 2007 ; Rhemtulla and Mladenoff, 2007 ; Vellend *et al.*, 2013 ; Beller *et al.*, 2017 ; Maris *et al.*, 2018). En région méditerranéenne, où les activités humaines ont façonné le paysage depuis plusieurs millénaires et de façon intensive, il est d'autant plus important d'adopter une perspective historique (Grove and Rackham, 2001 ; Agnoletti, 2007).

L'écologie historique a vocation à étudier les impacts des activités humaines sur les écosystèmes et les paysages à travers le temps, en se basant sur du matériel historique (cartes, documents écrits, etc.) mais également biologique (cernes des arbres, pollens, charbon) (Girel, 2006 ; Bürgi and Gimmi, 2007 ; Beller *et al.*, 2017). Cette discipline, reconnue récemment, puise ses origines dans des disciplines comme la géographie historique, l'histoire environnementale et l'archéologie environnementale (Szabó, 2015 ; Armstrong *et al.*, 2017). À l'interface entre l'écologie et l'anthropologie, les enjeux de l'écologie historique sont de préserver le patrimoine culturel, de comprendre les mécanismes à l'origine des écosystèmes et paysages actuels, et de mettre en place des mesures de conservation, de gestion, et de restauration (Bürgi and Gimmi, 2007 ; Szabó, 2015). Du fait de son origine multidisciplinaire, l'écologie historique peut être considérée sous deux angles : un point de vue anthropologique, focalisé sur les sociétés humaines (Szabó, 2015) et proche de l'histoire environnementale (Szabó and Hedl, 2011) et un point de vue d'écologie, complémentaire, dont l'objectif est d'étudier l'influence des activités humaines comme facteur d'évolution des écosystèmes. Dans la thèse, l'écologie historique est considérée avec un point de vue d'écologie.

I.1.2. Changements d'occupation et d'usage du sol

L'étude des changements d'occupation et d'usage du sol est une composante de l'écologie historique, à l'échelle du paysage (Girel, 2006 ; Beller *et al.*, 2017), et est également associée à la géographie historique (Foster, 2002 ; Girel, 2006). Il s'agit de comprendre les interactions entre

I. Introduction générale

l'homme et l'environnement à travers les dynamiques des occupations du sol et des usages du sol (Turner *et al.*, 2007).

Il faut tout d'abord distinguer les notions d'occupation du sol et d'usage du sol. Elles sont souvent référencées sous le terme général *Land Use/Land Cover* car elles sont généralement indissociables et interdépendantes, bien qu'elles n'aient pas les mêmes implications. Une occupation du sol correspond à une couverture biophysique du sol, alors qu'un usage du sol implique une finalité socio-économique (Comber *et al.*, 2008). Par exemple, une terre arable est une terre labourée sans végétation naturelle (occupation du sol) sur laquelle on peut cultiver du maïs en monoculture ou du maïs accompagné de citrouilles et de haricots en permaculture (usage du sol).

Les transformations des modes d'occupation du sol sont une des sources principales de l'érosion de la biodiversité (Pimm and Raven, 2000 ; Foley *et al.*, 2005) et des changements globaux (Foley *et al.*, 2005 ; Turner *et al.*, 2007). En particulier, elles sont responsables de la destruction et de la fragmentation des habitats naturels, qui impactent la distribution des populations et leur capacité à se déplacer au sein de leur habitat (Fahrig, 2003 ; Fischer and Lindenmayer, 2007 ; Lomba *et al.*, 2011). Une meilleure connaissance de la distribution des occupations et usages du sol permet de mettre en place des recommandations d'aménagement du territoire (Rindfuss *et al.*, 2004; Mitsuda and Ito, 2011). En particulier, connaître les déterminants ou forces motrices des occupations et usages et de leurs changements permet de mieux appréhender le territoire pour y adapter une stratégie d'aménagement (Mitsuda and Ito, 2011).

Depuis que l'Homme est en mesure de modifier son environnement, il est le principal responsable de la modification des occupations du sol (Turner *et al.*, 2007 ; Ellis, 2015; Kaplan *et al.*, 2016). Hersperger *et al.* (2010) définissent un cadre conceptuel pour l'étude des déterminants de ces changements. Trois composantes sont différenciées : les forces motrices ("*driving forces*"), qui peuvent être politiques, économiques, culturelles, technologiques ou naturelles ; les acteurs individuels (fermiers, investisseurs immobiliers) ou institutionnels (région, agences, gouvernements) ; le changement lui-même, qui peut être un changement d'occupation ou d'usage du sol. Les interactions possibles entre ces trois composantes sont synthétisées en quatre modèles, dont le modèle DF-C qui s'intéresse à la relation directe entre les forces motrices et le changement. Les trois autres modèles s'intéressent également aux acteurs et sont plus précis en termes de mécanismes mais nécessitent des enquêtes auprès des acteurs. Le premier modèle permet quant à lui d'étudier des mécanismes à différentes échelles et d'intégrer l'ensemble des occupations ou usages du sol. C'est dans le cadre de ce modèle que la thèse s'intègre.

La forêt est un milieu privilégié en écologie historique (Szabó, 2015). Considérée à la fois comme un milieu naturel et un lieu de production, la forêt a fait l'objet de nombreuses études et de rapports au cours du temps (Szabó, 2015). Par conséquent, les documents historiques sont

I. Introduction générale

relativement abondants par rapport aux autres milieux. De plus, parmi les outils d'écologie historique, le matériel biologique permettant de retracer l'histoire des forêts est largement étudié (palynologie, dendrologie, pédoanthracologie, etc.) (Beller *et al.*, 2017).

En outre, la perspective historique représente un enjeu fort dans les écosystèmes forestiers. Ces milieux sont particulièrement affectés par l'Homme depuis des millénaires (Kaplan *et al.*, 2009 ; Kaplan *et al.*, 2016). De plus, les forêts ont un cycle de développement plus long par rapport aux autres milieux naturels, ce qui implique une réponse différée aux perturbations (Vellend *et al.*, 2006; Bürgi and Gimmi, 2007).

I.1.3. L'objet d'étude : la forêt

I.1.3.1. Définition

Selon la FAO (Food and Agriculture Organization), la forêt est un espace boisé d'au moins 0.5 hectares, dont les arbres mesurent au moins cinq mètres de haut et dont la canopée recouvre au moins 10% de la surface. Les coupes forestières ou les ouvertures liées à des perturbations naturelles, telles que le feu ou la chute d'arbres sont considérées comme de la forêt, contrairement aux espaces boisés cultivés (vergers, oliveraies) ou aux parcs urbains (MacDicken, 2012). Cette définition est reprise et détaillée par l'IFN pour la réalisation de la couche de couverture forestière : les forêts ouvertes ont une couverture de la canopée comprise entre 10 et 40 % tandis que les forêts fermées ont une couverture de canopée supérieure à 40 % (IGN-IFN, 2012). Différentes interprétations ou subtilités existent selon les auteurs. Ainsi, Amici *et al.* (2013) considèrent que les forêts doivent avoir une couverture de canopée supérieure à 50 %. Les auteurs britanniques utilisent les termes "wood" ou "woodland" car les forêts sont associées aux plantations de conifères entreprises au XXe siècle (Goldberg *et al.*, 2007).

À l'échelle mondiale, les forêts couvrent 41,9 millions de km², soit 28 % des terres émergées (Millennium Ecosystem Assessment, 2005). Elles sont répandues sur tous les continents (à l'exception de l'Antarctique) et donc réparties dans tous les biomes. La préservation et le bon fonctionnement des écosystèmes forestiers représentent un enjeu pour les sociétés humaines à l'échelle mondiale, notamment parce qu'ils rendent de nombreux services écosystémiques (Millennium Ecosystem Assessment, 2005). Au-delà de la production du bois, les milieux forestiers participent à la régulation du climat et de l'eau, à l'amélioration de la qualité de l'air et de l'eau, à l'augmentation du rendement des cultures, et constituent à la fois des réservoirs de biodiversité et des lieux de récréation et de valeur culturelle (Krieger, 2001 ; Decocq *et al.*, 2016a). Dans des secteurs où la topographie est prononcée, notamment en région méditerranéenne, les

forêts permettent également de limiter l'érosion des sols et les risques d'éboulements de terrain et d'inondations (Scarascia-Mugnozza *et al.*, 2000).

I.1.3.2. Fonctionnement de l'écosystème forestier

L'écosystème forestier est le stade ultime d'une série de végétation, en climat non aride. Il est caractérisé par la superposition de strates de végétation de hauteur variable, dominées par une strate arborée. Le rayonnement solaire, les précipitations et le vent sont interceptés par la canopée, générant un microclimat dans le sous-bois. La lumière est réduite, représentant jusqu'à 1% de la lumière en milieu ouvert. La température est tamponnée : il y fait plus frais en été ou en journée grâce à l'ombre des arbres, et moins froid en hiver ou la nuit car le vent ne s'y engouffre pas. Enfin, l'eau des précipitations s'écoule le long des troncs pour alimenter directement le sol, et l'humidité relative y est augmentée par rapport aux milieux ouverts environnants. Les arbres accumulant une grande quantité de matière organique (troncs et système racinaire), les forêts sont considérées comme des puits de carbone (Otto, 1998).

Le développement racinaire des arbres et l'importante quantité de matière tombant au sol contribuent respectivement à la formation d'un sol profond et d'un humus épais (Otto, 1998). La minéralisation permet de redistribuer les éléments minéraux aux espèces végétales. La forte quantité de matière organique augmente le ratio C/N et réduit le pH.

Les forêts européennes se sont mises en place il y a plusieurs millénaires et ont recouvert l'Europe (Roberts *et al.*, 2018). On y retrouve donc des espèces adaptées à des conditions particulières et à un écosystème plus ou moins stable dans l'espace, formant de grandes étendues de surface forestière. Ces adaptations peuvent être analysées à l'aide de traits d'histoire de vie.

La plupart des espèces forestières sont pérennes et à reproduction clonale (Whigham, 2004). Elles dispersent leurs graines grâce aux fourmis (myrmécochores) ou ne possèdent pas de mode de dispersion particulier (barochores, autochores). De plus, l'absence de vent ne nécessite pas de structure de dispersion adaptée, il n'y a donc pas ou peu d'espèces anémochores. En Europe tempérée, les sols forestiers ne sont pas soumis à des perturbations majeures (pas de labour et peu de pâturage). Les graines peuvent donc germer d'une année sur l'autre et ne sont pas maintenues dans le sol (banque de graine inexistante).

L'absence de lumière, probablement le facteur le plus limitant du développement végétal en sous-bois (Whigham, 2004), a donné lieu à différentes formes d'adaptations. Certaines espèces ont une floraison courte et vernale, afin d'effectuer la reproduction avant que les feuilles des arbres ne se développent, alors que la luminosité est encore importante dans le sous-bois (Whigham, 2004).

I. Introduction générale

Enfin, le mode de gestion des forêts sur le long terme a pu favoriser certaines espèces. En effet, la gestion en taillis ou en taillis sous futaie induit régulièrement une brutale augmentation de la luminosité. Les espèces adaptées aux perturbations naturelles, comme les chutes d'arbres, et qui possèdent un développement en colonies denses, ont par exemple pu être favorisées (Hermy and Verheyen, 2007 ; Rackham, 2008).

I.1.3.3. Particularité des forêts méditerranéennes

Les forêts méditerranéennes se trouvent principalement autour de la mer Méditerranée, mais des écosystèmes de type méditerranéen se retrouvent également en différents points du globe : le Chaparral et la Péninsule de Basse-Californie, le *Matorral* du Chili, le *Fynbos* d'Afrique du Sud, ainsi que les forêts sclérophylles du sud et du sud-ouest de l'Australie (Aschmann, 1973; Olson *et al.*, 2001). Au total, 29 pays sont concernés par ce type de végétation, dont 25 sont situés autour du bassin méditerranéen (Quézel and Médail, 2003a). Pour la suite, nous nous focaliserons sur les forêts méditerranéennes du sud de l'Europe.

La région méditerranéenne compte environ 25 000 espèces végétales, soit quatre fois plus que les 6000 espèces recensées en Europe centrale et du Nord réunies (Myers *et al.*, 2000; Scarascia-Mugnozza *et al.*, 2000). Trois éléments majeurs conditionnent la particularité des forêts méditerranéennes : le climat, l'histoire biogéographique et une très ancienne influence des activités humaines (Quézel and Médail, 2003b).

Le climat méditerranéen est caractérisé par une forte amplitude thermique journalière et une saisonnalité très marquée : des étés chauds et secs alternent avec des hivers doux, avec des épisodes de pluies intenses (Scarascia-Mugnozza *et al.*, 2000). Du fait de la sécheresse, les incendies de forêt sont courants. Les espèces végétales sont adaptées à ce climat, en optimisant la photosynthèse tout en limitant l'évapotranspiration : feuilles de petite taille, sclérophylles, à développement précoce ; développement printanier de la photosynthèse ; tolérance à la déshydratation ; système racinaire profond (Scarascia-Mugnozza *et al.*, 2000). Certaines espèces, dites pyrophiles, sont même favorisées par le feu, notamment pour la dispersion des graines, comme le pin d'Alep (*Pinus halepensis*) ou la germination, pour le genre *Cistus* (Le Houerou, 1973).

La région méditerranéenne comporte de nombreux refuges glaciaires où des espèces végétales, notamment des ligneux décidus, se sont maintenus pendant le dernier âge glaciaire, d'où elles ont recolonisé les espaces lors des améliorations climatiques à la fin du Würm (Quézel and Médail, 2003b ; Médail and Diadema, 2009). En plus d'une grande diversité spécifique, l'existence de refuges glaciaires a favorisé une diversité génétique importante, avec des taxons intermédiaires et des espèces parfois difficiles à distinguer (Scarascia-Mugnozza *et al.*, 2000 ; Quézel and Médail, 2003b). Avec un fort taux d'endémisme, cette région est considérée comme un *hotspot* de

I. Introduction générale

biodiversité à l'échelle mondiale (Myers *et al.*, 2000; Grove and Rackham, 2001 ; Gauquelin *et al.*, 2018) et représente à ce titre un enjeu fort en terme de conservation des espèces.

Plus anciennes et plus intensives que dans le reste de l'Europe, les activités humaines ont également façonné les forêts méditerranéennes : feux, défrichements, pâturage, coupes de bois (Quézel and Médail, 2003b ; Gauquelin *et al.*, 2018). Le pâturage, souvent transhumant, a pour effet de limiter la capacité de régénération des forêts (abrouissement des rejets et des jeunes plants) et de tasser les sols par le piétinement (Quézel and Médail, 2003b). Les feux, par la pratique de l'écobuage, ont également favorisé des espèces sclérophylles, au détriment d'espèces caducifoliées (Triat-Laval, 1979; Quézel and Médail, 2003b).

Les essences forestières de la région méditerranéenne s'organisent en cinq étages de végétation caractérisés par leur température moyenne et disposés selon un gradient altitudinal et leur exposition (Tableau I-1 & Figure I-1). Chaque étage est caractérisé par des essences forestières qui y trouvent leur optimum écologique (Tableau I-1). Alors que l'étage méso-méditerranéen est typique de la région méditerranéenne, les étages supra-méditerranéen et montagnard-méditerranéen constituent des zones de transition avec les types de végétation des régions tempérées et montagnardes (Quézel and Médail, 2003a). Les étages méso-méditerranéen et supra-méditerranéen sont les plus fréquents en France méditerranéenne (Quézel and Médail, 2003a).

Tableau I-1. Étages de végétation de la région méditerranéenne (Quézel and Médail, 2003a).
(m = moyenne des minima du mois le plus froid ; T = température moyenne annuelle)

Étages de végétation	Variante thermiques	m (°C)	T (°C)	Principaux ligneux dominants
Thermo-méditerranéen	Chaude et tempérée	> 3	> +17	<i>Olea</i> , <i>Ceratonia</i> , <i>Pinus halepensis</i> et <i>P. brutia</i> , <i>Tetraclinis</i> , (<i>Quercus</i>)
Méso-méditerranéen	Douce	0 à 3	13 à 17	<i>Quercus</i> surtout sclérophylles, <i>Pinus halepensis</i> et <i>P. brutia</i>
Supra-méditerranéen	Fraîche	-3 à 0	8 à 13	<i>Quercus</i> surtout caducs, <i>Ostrya</i> , <i>Carpinus orientalis</i> (<i>Pinus brutia</i>)
Montagnard-méditerranéen	Froide	-7 à -3	4 à 8	<i>Pinus nigra</i> , <i>Cedrus</i> , <i>Abies</i> , <i>Fagus</i> , <i>Juniperus</i>
Oro-méditerranéen	Très froide	< -7	< +4	<i>Juniperus</i> , xérophytes épineux

I. Introduction générale

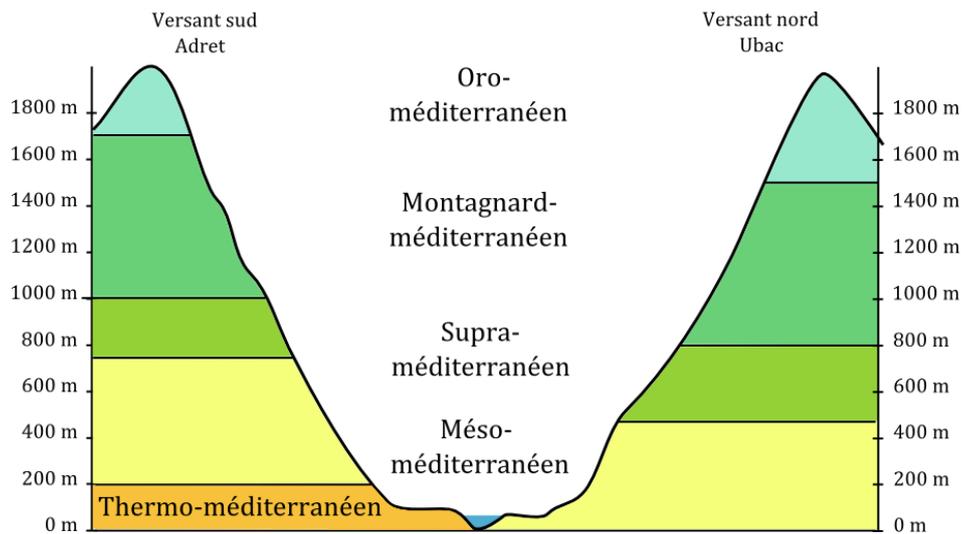


Figure I-1. Schéma simplifié de l'organisation des étages de végétation en fonction de l'altitude et de l'exposition. Adapté de Aubert (2007).

Par rapport aux autres forêts européennes, les forêts méditerranéennes se distinguent par une richesse bien supérieure en espèces ligneuses (290 espèces contre 135 espèces) (Gauquelin *et al.*, 2018), à l'exception des rosacées (Quézel and Médail, 2003b). Les genres *Juniperus*, *Pinus*, *Abies* et *Quercus* y sont particulièrement mieux représentés, avec par exemple quinze pins méditerranéens contre seulement trois pins européens et une espèce en commun (Quézel and Médail, 2003b) et presque toutes les espèces de cupressacées se trouvent seulement en région méditerranéenne (Schnitzler-Lenoble, 2002). Ce sont les forêts de l'étage supra-méditerranéen qui possèdent la plus forte richesse floristique totale (Quézel and Médail, 2003b).

I.2. Contexte historique de la surface forestière

En France comme partout en Europe, la surface forestière a suivi une évolution opposée à celle de la démographie jusqu'à la fin du XVIII^e siècle (Figure I-2, (Mather *et al.*, 1999) puis n'a cessé d'augmenter depuis le début du XIX^e siècle (Figure I-3, (Cinotti, 1996 ; Mather *et al.*, 1999). Ce point d'inflexion est appelé transition forestière. La couverture forestière n'aurait jamais été aussi réduite qu'à cette époque (Dupouey *et al.*, 2007). On parle alors également de minimum forestier. À l'échelle nationale, la forêt a atteint au début du XXI^e siècle près du double de sa surface du début du XIX^e siècle (Cinotti, 1996 ; Derrière *et al.*, 2013). En Provence et en zones de montagnes, les déboisements ont été poursuivis jusqu'en 1860 (Koerner *et al.*, 2000) alors qu'en plaine tempérée, la transition forestière aurait eu lieu au début du XIX^e siècle (Mather *et al.*, 1999). Depuis le début du XX^e siècle, l'augmentation du couvert forestier en France concerne principalement la moitié est du pays (Derrière *et al.*, 2013).

I. Introduction générale

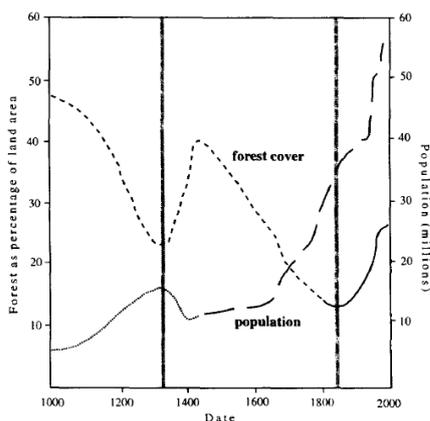


Figure I-2. Évolution des surfaces boisées et démographie en France (Mather *et al.*, 1999)

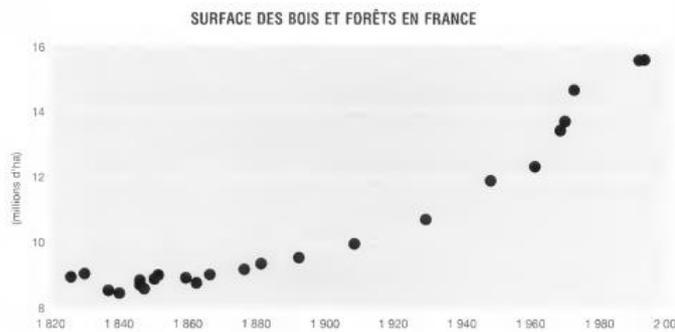


Figure I-3. Evolution des surfaces boisées en France depuis 1820 (Cinotti, 1996)

La transition forestière est à la fois le fruit d'une modification profonde du système économique, lié à la mondialisation et à la spécialisation des systèmes, qui a bouleversé les usages du sol, mais également d'une situation critique causée par la perte du couvert forestier et la surexploitation des forêts, ainsi qu'un changement dans les politiques de gestion de la forêt (Mather *et al.*, 1999 ; Simon *et al.*, 2007; Chalvet, 2011 ; Meyfroidt and Lambin, 2011). Localement, l'abandon des terres cultivées et l'augmentation du couvert forestier ne sont pas le fruit du hasard (Taillefumier and Piegay, 2003 ; Wulf *et al.*, 2010). On peut alors se demander quel est le rôle respectif des différents déterminants de la distribution des usages mais également de cette « reconquête forestière » au cours du temps.

Par ailleurs, l'augmentation du couvert boisé ne signifie pas forcément le retour du fonctionnement et d'une biodiversité « originels ». Le couvert forestier actuel est le fruit de déboisements et reboisements consécutifs. La qualité des sols forestiers a donc pu être profondément modifiée (Andrieu *et al.*, 2011 ; Skalos *et al.*, 2012; De Keersmaeker *et al.*, 2015). En particulier, les forêts apparues récemment se sont développées sur des milieux ouverts, notamment des milieux agricoles (Koerner *et al.*, 2000). La plupart de ces milieux agricoles ont fait l'objet d'aménagement (drainage, terrassement) et/ou d'enrichissement avant d'être abandonnés et reboisés. Les caractéristiques pédologiques des forêts peuvent donc fortement différer selon leur continuité temporelle et leurs usages passés (Koerner *et al.*, 1997 ; Compton and Boone, 2000 ; Dyer, 2010 ; Brudvig *et al.*, 2013).

I.3. Déterminants du changement du couvert forestier

Les déterminants des occupations du sol et de leur changement peuvent être distingués en deux catégories principales : les facteurs biophysiques et les facteurs socio-économiques (Bürgi *et al.*,

I. Introduction générale

2004), auxquels peuvent être ajoutés des facteurs paysagers ou spatiaux (Crk *et al.*, 2009). Parmi les déterminants significatifs de changement d'occupation du sol, les facteurs biophysiques sont liés à la productivité, la topographie ou aux perturbations naturelles alors que les déterminants socio-économiques relèvent de l'accessibilité ou de critères sociodémographiques (Figure I-4). Les facteurs de changement d'occupation du sol les plus récurrents dans la littérature identifiée sont le type de sol, la pente, l'altitude, la population, la main d'œuvre et la distance aux forêts anciennes (Flinn *et al.*, 2005 ; Falcucci *et al.*, 2007; Serra *et al.*, 2008 ; Wulf *et al.*, 2010 ; Mitsuda and Ito, 2011 ; Puddu *et al.*, 2012 ; Schweizer and Matlack, 2014 ; Eitzel *et al.*, 2016).

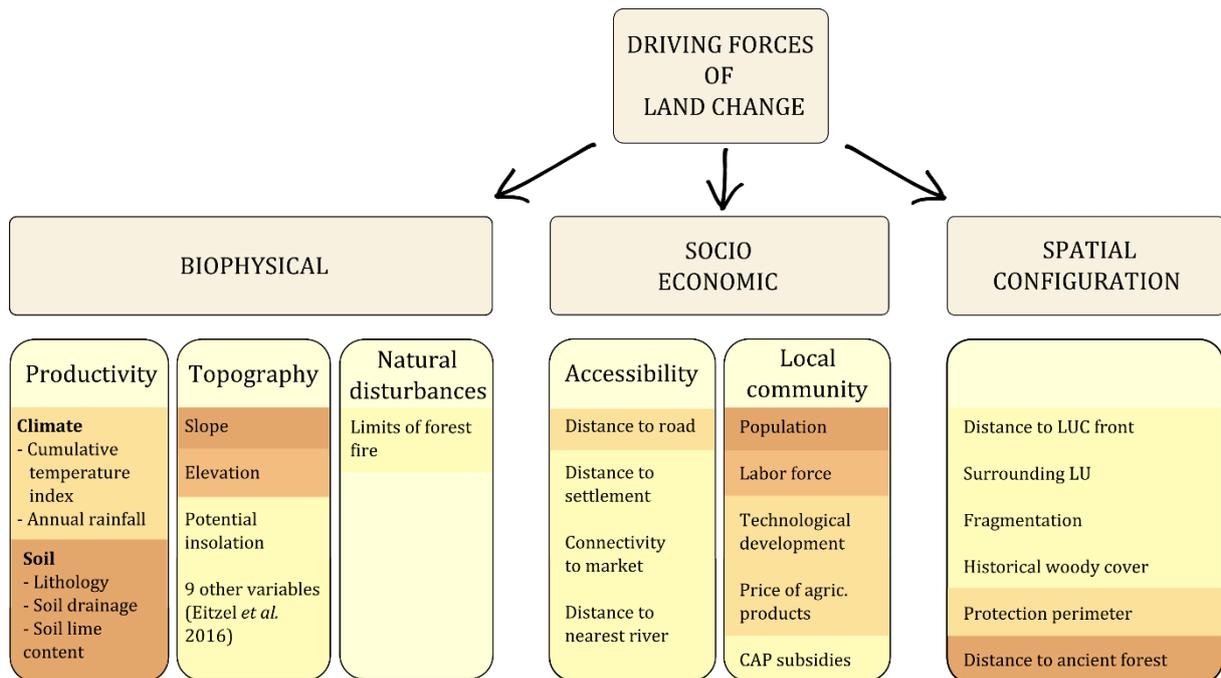


Figure I-4. Revue et classement des déterminants des changements d'occupation du sol identifiés sur un lot de huit publications (Flinn *et al.*, 2005 ; Falcucci *et al.*, 2007; Serra *et al.*, 2008 ; Wulf *et al.*, 2010 ; Mitsuda and Ito, 2011 ; Puddu *et al.*, 2012 ; Schweizer and Matlack, 2014 ; Eitzel *et al.*, 2016). Le gradient de quatre couleurs représente le nombre de publications où le driver a un rôle significatif dans le changement d'occupation du sol : 1, 2, 3, ≥4 du plus clair au plus foncé.

Le changement du couvert forestier peut suivre deux orientations : une perte, donc une déforestation, ou un gain. L'augmentation du couvert forestier est ici associée à l'abandon des terres agricoles, puisque ce dernier entraîne le développement de la forêt (Flinn *et al.*, 2005). Les facteurs de l'abandon des terres agricoles sont souvent les mêmes que ceux de l'augmentation du couvert forestier (Flinn *et al.*, 2005 ; Van Doorn and Bakker, 2007; Serra *et al.*, 2008 ; Wulf *et al.*, 2010 ; Schweizer and Matlack, 2014).

Parmi les principaux déterminants significatifs du changement du couvert forestier, la pente, la distance à la route et aux forêts préexistantes sont des facteurs d'abandon des terres et donc

d'augmentation des surfaces forestières. Ces mêmes facteurs ont un effet contraire sur la déforestation (Tableau I-2).

Tableau I-2. Relation entre les principaux déterminants biophysiques, socio-économiques et paysagers et le changement du couvert forestier (augmentation ou déforestation)

Déterminants	Abandon des terres et augmentation du couvert forestier	Déforestation	Source
Pente	↗	↘	(Bender <i>et al.</i> , 2005b; Flinn <i>et al.</i> , 2005 ; Serra <i>et al.</i> , 2008; Mitsuda and Ito, 2011 ; Schweizer and Matlack, 2014)
Productivité	↘	↗	(Iverson, 1988; Bender <i>et al.</i> , 2005b; Flinn <i>et al.</i> , 2005 ; Wulf <i>et al.</i> , 2010 ; Mitsuda and Ito, 2011 ; Schweizer and Matlack, 2014)
Distance à la route	↗	↘	(Flinn <i>et al.</i> , 2005 ; Wulf <i>et al.</i> , 2010; Mitsuda and Ito, 2011)
Distance aux forêts préexistantes* / à la lisière forestière**	↗ *	↘ **	(Serra <i>et al.</i> , 2008 ; Crk <i>et al.</i> , 2009 ; Wulf <i>et al.</i> , 2010 ; Puddu <i>et al.</i> , 2012 ; Schweizer and Matlack, 2014)

Les conséquences de ces principaux déterminants sur la répartition des forêts actuelles, qu'elles se soient maintenues ou qu'elles résultent d'une augmentation récente du couvert forestier ont été peu décrites. Dans les études qui s'y sont intéressées, on peut noter que les forêts se sont maintenues sur les pentes les plus fortes et les moins productives (Flinn *et al.*, 2005). En région de plaine, les forêts se sont principalement maintenues sur des sols engorgés et podzoliques alors que les forêts apparues récemment sont relativement plus fréquentes sur sols calcaires (Bergès *et al.*, 2016). En contexte de *turn-over* du couvert forestier (déforestation et reforestation conjointes), le couvert forestier a diminué de 45 à 70 % sur des sols riches (loess), alors qu'il a été multiplié par deux à quatre sur des sols engorgés et sableux (De Keersmaecker *et al.*, 2015).

I.4. Effets des changements d'usages sur la forêt actuelle

I.4.1. L'ancienneté : une notion centrale en écologie historique des forêts

Selon leur histoire, deux grands types de forêts peuvent être identifiés : les forêts primaires qui se sont développées naturellement sur des espaces vierges, et les forêts secondaires, qui se sont développées sur des terres anciennement défrichées et mises en culture (Figure I-5). En Europe, il n'existe presque plus de forêts primaires. La notion de forêt ancienne a donc été proposée pour des questions pragmatiques :

“As a matter of practical convenience, it is valuable to have a category of 'ancient' woodland [...] whose status can be proved. It is contrasted with recent secondary woodland, and distinguished simply by a threshold date, origin before which qualifies a wood to be 'ancient'.” (Peterken, 1977)

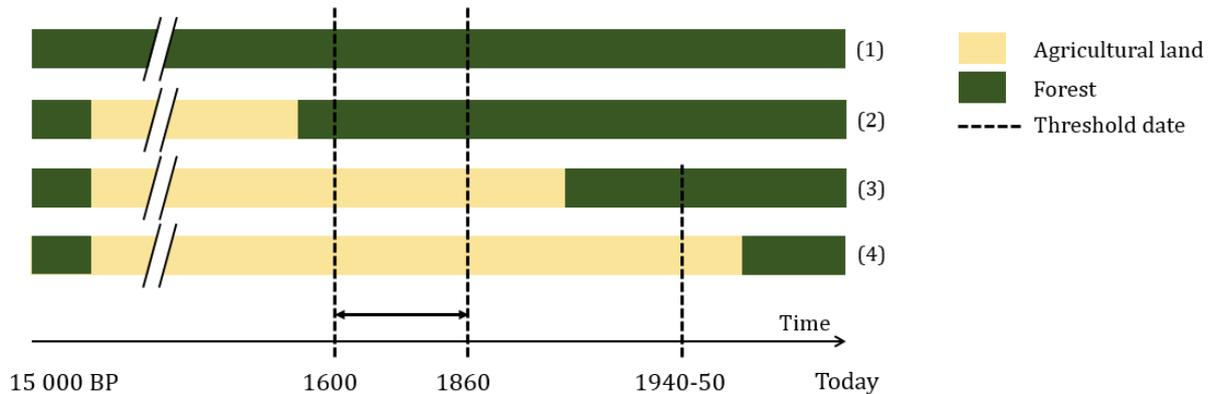


Figure I-5. Différentes continuités forestières des forêts actuelles : (1) : Forêt primaire ; (2) : Forêt ancienne ; (3) : Forêt récente ; (4) : Forêt très récente. La date seuil varie entre 1600 et 1860 selon les études et permet d'établir le statut d'ancienneté. En revanche, une forêt ancienne peut être issue d'une succession primaire (1) ou secondaire (2).

Les forêts anciennes sont définies par rapport à une date seuil attestant d'une durée minimale de couvert et d'usage forestier, qui varie entre 1600 et 1860 selon les données disponibles. On parle de continuité temporelle de la forêt. Les forêts anciennes peuvent également être des forêts issues de succession primaire (Peterken and Game, 1984). Cette notion est donc indépendante de la gestion forestière, du moment que le sol est resté forestier, c'est-à-dire non travaillé dans le but d'y installer des cultures (nivellement, labour, amendement) (Hermy and Verheyen, 2007; Andrieu *et al.*, 2011). Ainsi, bien que la forêt puisse avoir fait l'objet d'une gestion intensive, elle conserve son statut de forêt ancienne dans la mesure où elle est présente depuis plusieurs siècles : une forêt coupée à blanc est considérée comme ayant un sol forestier continu (Westphal *et al.*, 2004). Les forêts anciennes d'Europe tempérée sont d'ailleurs caractérisées par une histoire de gestion très régulière, voire intensive, en taillis ou taillis sous futaie (Hermy and Verheyen, 2007 ; Rackham, 2008 ; Hardy, 2017). Aucune mention n'est faite, à notre connaissance, sur l'effet du passage d'un feu sur la continuité forestière : une forêt ancienne qui brûle reste une forêt ancienne (Bergès, comm. pers.).

Cette définition fait consensus au sein de la communauté scientifique, malgré quelques confusions (Lathuillière and Gironde, 2014 ; Cateau *et al.*, 2015). La notion d'ancienneté se distingue des notions de maturité et de naturalité, influencées par la gestion forestière (Tableau I-3). La maturité se réfère à l'âge des arbres et donc du peuplement forestier (Cateau *et al.*, 2015; Janssen, 2016) : plus la révolution de coupes forestières sera grande, plus les arbres auront eu le temps de pousser et plus le peuplement sera mature ("old growth" en anglais). La naturalité dépend

I. Introduction générale

notamment de l'indigénat des essences forestières, de la présence d'éléments naturels (gros arbres, cavités, bois mort) que permet l'absence de gestion, mais également de la maturité et de l'ancienneté de la forêt (Rossi and Vallauri, 2013).

Tableau I-3. Les notions d'ancienneté, maturité et naturalité : précision terminologique

Terme	Termes associés	S'oppose à	Concept	Dépend de
Forêt ancienne	Ancient forest, ancient woodland, ancient wood	Forêt récente	Ancienneté, continuité temporelle	Continuité temporelle de l'usage
Forêt mature	Old-growth forest, vieille forêt	Forêt jeune	Maturité, âge du peuplement	Gestion forestière
Forêt naturelle	Natural forest, forêt subnaturelle	Forêt gérée	Absence de gestion forestière	Gestion forestière et continuité

Le concept de forêt ancienne apparaît pour la première fois au XIX^e siècle (Watkins, 1988 in Goldberg *et al.*, 2007), mais n'a réellement été étudié en Europe qu'à partir des années 1970 avec les travaux de Rackham et Peterken (Girel, 2006 ; Goldberg *et al.*, 2007; Szabó, 2015). Les termes "ancient forest" et "ancient woodland" sont majoritairement employés pour désigner les forêts anciennes (respectivement (Bossuyt *et al.*, 2002 ; Sciana *et al.*, 2009 ; Fescenko *et al.*, 2014), et (Peterken, 1977 ; Spencer and Kirby, 1992; Wulf, 2004 ; Goldberg *et al.*, 2007 ; Rackham, 2008). Les forêts anciennes se distinguent des forêts récentes, qui se sont développées après cette date seuil (Spencer and Kirby, 1992). Selon les données historiques disponibles, les forêts récentes sont à leur tour définies selon leur continuité temporelle, qu'elles aient été établies au cours du XIX^e siècle ("nineteenth century secondary forests") ou du XX^e siècle ("twentieth century secondary forests") (Bellemare *et al.*, 2002 ; Wulf, 2004). Dans ce travail, trois modalités de continuité forestière seront distinguées : les forêts anciennes, présentes de manière continue depuis au moins la moitié du XIX^e siècle, les forêts récentes, apparues après la moitié du XIX^e siècle, et les forêts très récentes, apparues au cours des 50 dernières années (Figure I-5).

Ce concept de forêts anciennes est de plus en plus intégré par les gestionnaires d'espaces naturels qui œuvrent à la prise en compte de l'ancienneté des forêts dans les recommandations de gestion des espaces forestiers (Salvaudon, 2015 ; Bec *et al.*, 2017; Renaux and Villemey, 2017). Les forêts font l'objet de sites internet (foretsanciennes.fr ; cartoforma.fr ; cbtnmc.fr/forets-anciennes/) et d'une [page](#) sur l'encyclopédie libre Wikipédia, où les confusions avec la maturité et la naturalité sont nombreuses et qui nécessiterait une révision profonde.

I.4.2. Les cartes historiques : outil privilégié de l'écologie historique des forêts

L'étude temporelle de l'écosystème forestier, peut s'appuyer sur des approches très diversifiées, et autant de disciplines, comme la palynologie, la dendrochronologie, la pédoanthracologie,

l'archéologie ou encore l'utilisation de documents historiques (Bürgi and Gimmi, 2007 ; Szabó and Hedl, 2011; Vellend *et al.*, 2013).

Les cartes historiques sont un outil privilégié pour l'étude de l'histoire des forêts (*e.g.* Peterken and Game, 1984; Honnay *et al.*, 1998; Dupouey *et al.*, 2002b; Bergès *et al.*, 2016). Leur intérêt est de pouvoir exploiter l'information historique sur une grande surface et d'offrir la possibilité d'apprécier l'évolution des paysages (Vuorela *et al.*, 2002 in Bieling *et al.*, 2013 ; Bender *et al.*, 2005a). Ce n'est pas le cas des autres outils, notamment les écrits, qui sont des informations ponctuelles. De plus, les forêts sont aisément identifiables sur les cartes historiques, ainsi que sur les photographies aériennes.

I.4.2.1. Les trois cartes historiques nationales en France

Les cartes réalisées à l'échelle nationale sont d'autant plus intéressantes qu'elles ont souvent été réalisées selon des méthodes standardisées à l'échelle du territoire, et permettent donc d'établir des études à petite échelle et de comparer les régions entre elles. En France, trois cartes anciennes ont été réalisées à l'échelle nationale : la carte des Cassini, le cadastre napoléonien, et la carte d'État-Major (Dupouey *et al.*, 2007).

La carte des Cassini, levée entre 1749 et 1790, est la plus ancienne carte réalisée à l'échelle nationale (Figure I-6 ; Dupouey *et al.*, 2007 ; Andrieu *et al.*, 2011; Vallauri *et al.*, 2012). Cette carte, dont le contour des forêts a été digitalisé sur l'ensemble du territoire français (Vallauri *et al.*, 2012), permet d'estimer la continuité forestière sur plus de 200 ans. Cependant, elle ne permet pas une analyse spatiale fine des occupations du sol du fait de l'imprécision des contours et de la nature de l'usage du sol. De plus, sa petite échelle (1:86 400^e) ne permet pas de détecter les taches forestières de petite taille et sous-estime la surface forestière totale, entraînant un biais dans la qualification de la continuité temporelle des forêts (Dupouey *et al.*, 2007).

Le cadastre napoléonien a été réalisé entre 1807 et 1860 dans le but de connaître l'usage de chaque parcelle (Figure I-6). Un plan cadastral est dessiné pour délimiter les contours des parcelles, chaque plan étant associé à un état de section, qui détaille l'usage de chaque parcelle. La résolution du plan cadastral est donc très haute et varie entre 1:1250 et 1:5000^e (Rochel *et al.*, in press). Sa qualité est très importante en terme spatial, mais également en termes de justesse de l'occupation du sol décrite. Il s'agit donc d'une information cartographique très précieuse. Cependant, en raison de la très haute résolution spatiale de ce document, sa vectorisation exige un travail coûteux et long pour l'étude d'une grande surface, justifié seulement dans le cadre de travaux ponctuels.

I. Introduction générale

La carte d'État-Major a été réalisée entre 1818 et 1866 à une échelle de 1:40 000^e sur toute la France (Figure I-6) (Dupouey *et al.*, 2007). Les gravures représentées en couleur sont distribuées avec une échelle de 1:80 000^e. Cette carte a été dessinée à partir des plans cadastraux du cadastre napoléonien (Rochel *et al.*, in press), et mise à jour lors des vérifications des ingénieurs militaires sur le terrain : les contours des usages du sol sont représentés de manière très précise. Il s'agit de la référence cartographique la plus précise et la plus ancienne permettant une analyse spatiale à l'échelle nationale (Dupouey *et al.*, 2007).

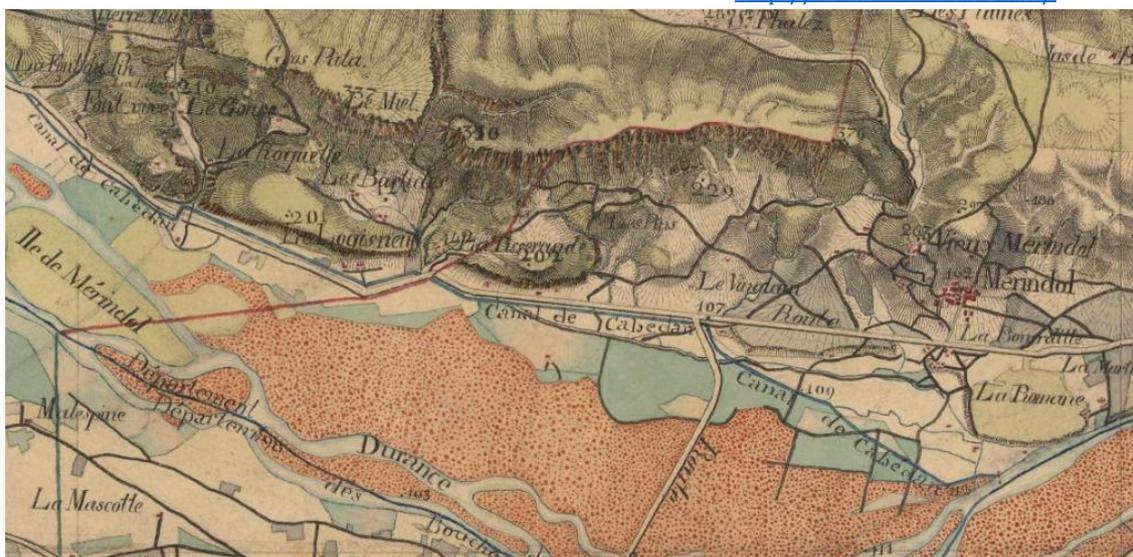


a. Extrait de la carte des Cassini. Méridol (84). (1778-1779). 1:68 000^e. © IGN Géoportail



b. Extrait du plan du cadastre napoléonien. Méridol (84), section E, 1833. 1:2 500^e.

<http://archives.vaucluse.fr/>



c. Extrait de la carte d'État-Major. Méridol (84). 1858. 1:35 000^e. © IGN Géoportail

Figure I-6. Extraits des trois cartes historiques nationales. Sur la carte des Cassini (a), les forêts sont représentées avec un fond vert foncé et un figuré d'arbres, sur le cadastre napoléonien (b), les différents usages ne sont pas distingués, et sur la carte d'État-Major (c), les forêts sont représentées par un figuré vert.

I.4.2.2. Une date seuil : le milieu du XIX^e siècle

La définition de l'ancienneté d'une forêt dépend de la disponibilité du matériel historique, variable selon les pays (Hermy and Verheyen, 2007) : 1775 en Flandres (De Ferraris ; Honnay *et al.*, 1998),

I. Introduction générale

1767 à 1787 en Allemagne (Schmettausche Karte ; Wulf, 2003), 1818 à 1866 en France (carte d'État-Major ; Dupouey *et al.*, 2007). De plus, on peut distinguer différents niveaux d'ancienneté, selon la continuité temporelle des forêts (Cateau *et al.*, 2015). Cependant, un consensus existe sur le seuil minimal de définition des forêts anciennes : la moitié du XIXe siècle (Bender *et al.*, 2005a). Bien que les effets de l'agriculture passée soient visibles à très long terme (Verheyen *et al.*, 1999 ; Dupouey *et al.*, 2002a ; Dambrine *et al.*, 2007 ; Plue *et al.*, 2008), des études ont montré les effets de l'ancienneté en tenant compte d'une date seuil située au milieu du XIXe siècle (Peterken, 1974 ; Dupouey *et al.*, 2002b). De plus, les forêts européennes ont connu leur minimum historique de couverture au milieu du XIXe siècle (Cinotti, 1996 ; Mather *et al.*, 1999 ; Koerner *et al.*, 2000 ; Bender *et al.*, 2005a ; Dupouey *et al.*, 2007). On peut ainsi supposer que la forêt présente à cette époque était déjà établie depuis longtemps puisque la dynamique était à la déforestation. En outre, la couverture forestière ayant augmenté ensuite, la déforestation est jugée marginale et on peut supposer une stabilité des forêts anciennes à partir de cette date. En France, la carte d'État-Major représente donc un outil cartographique idéal pour cartographier les forêts anciennes du territoire (Dupouey *et al.*, 2007).

Les cartes historiques présentent l'inconvénient de ne porter l'information que pour une seule date, et ne permettent pas de connaître le paysage antérieur ou postérieur à la réalisation de la carte. Ainsi le paysage peut apparaître stable entre deux cartes, mais avoir changé entre ces deux dates, et les cartes historiques ne permettent pas de le détecter. L'utilisation de plusieurs sources cartographiques, réalisées à différentes dates, permet de préciser l'évolution passée des paysages. Enfin, les cartes historiques permettent de connaître les types d'usage (ex. culture, forêt, etc.) mais pas les modes de gestion (assolement des cultures, structure du peuplement ou essence forestière) (Bieling *et al.*, 2013). Dans le cadre d'une gestion stable du territoire sur de longues périodes, ces cartes sont un outil idéal. En revanche, si les usages du sol sont multiples et variables sur le court terme, ces cartes ne permettent pas de détecter ces changements.

I.4.3. Effets de l'ancienneté sur l'écosystème forestier

Contrairement aux forêts matures et aux forêts naturelles, la distinction sur le terrain des forêts anciennes et récentes ne peut se faire sur la base de la structure du peuplement, car l'ancienneté n'est pas dépendante du mode de gestion. En région tempérée, de nombreuses études ont mis en évidence l'effet des usages passés du sol sur les forêts, notamment sur les caractéristiques physico-chimiques des sols forestiers et la flore vasculaire.

I.4.3.1. Effet sur les sols

De manière générale, les sols des forêts développées sur d'anciens sols agricoles sont moins acides, plus pauvres en matière organique et donc en carbone, mais plus riches en phosphore (Tableau I-4 ; Koerner *et al.*, 1997 ; Bossuyt *et al.*, 1999 ; Verheyen *et al.*, 1999 ; Compton and Boone, 2000 ; Dupouey *et al.*, 2002a ; Flinn *et al.*, 2005 ; Vellend *et al.*, 2007). Cela peut notamment s'expliquer soit par des amendements effectués sur sols peu productifs pour augmenter leurs rendements lors de leur exploitation agricole, soit par des caractéristiques intrinsèques des sols préalablement utilisés préférentiellement pour une mise en culture (Flinn *et al.*, 2005 ; Sciama *et al.*, 2009 ; Wulf *et al.*, 2010). Cependant, ces effets sont également prouvés pour des forêts ayant les mêmes conditions préalables de sol (Falkengren-Grerup *et al.*, 2006 ; Brudvig *et al.*, 2013). En revanche, la quantité d'azote (N) peut être supérieure en forêt ancienne ou en forêt récente selon les études. Ces différences physico-chimiques entre les forêts de différente continuité représentent un enjeu écologique car le développement des espèces végétales dépend de ces différentes caractéristiques du sol.

Tableau I-4. Différences de caractéristiques physico-chimiques des sols entre forêts de différentes continuités (FA = forêt ancienne ; FR = forêt récente ; ns = non significatif). Lorsque les différences sont significatives, le type de forêt qui a la plus forte valeur est affiché et surligné par une couleur (FA : vert ; FR : orange). L'usage passé (P = pâture ; C = culture ; G = jardin ; M = prairie ; en gris lorsque l'information est donnée mais n'a pas été exploitée dans les analyses). CEC = capacité d'échange cationique, P = phosphore, N = azote, C = carbone.

	Usage passé	pH	CEC	P	N	C	C/N	Capacité en eau	Profondeur de sol
(Brudvig <i>et al.</i> , 2013)	C	ns	-	FR	FA	FA	-	FA	-
(Compton and Boone, 2000)	P & C	-	-	FR	FR	FA	FA	-	-
(Duguay <i>et al.</i> , 2007)	C	-	-	FR	FA	FA	FA	-	-
(Bellemare <i>et al.</i> , 2002)	Surtout P	ns	ns	ns	ns	ns	ns	-	ns
(Dupouey <i>et al.</i> , 2002a)	C & G	FR	-	FR	FR	FR	FA	-	ns
(Falkengren-Grerup <i>et al.</i> , 2006)	C	FR	-	FR	FA	FA	ns	-	-
(Flinn <i>et al.</i> , 2005)	P & C	FR	-	ns	ns	ns	-	-	-
(Flinn and Marks, 2007)	Labouré		-	FA	ns	FA	ns	-	-
(Graae <i>et al.</i> , 2003)	C		-	ns	-	ns	-	-	-
(Koerner <i>et al.</i> , 1997)	P, C & G	FR	-	FR	FR	P > FA > C	FA	-	-
(Petersen, 1994)	-	FR	-	FR	-	-	-	-	-
(Valtinat <i>et al.</i> , 2008)	C	FR	-	FR	FA	FA	ns	-	-
(Verheyen <i>et al.</i> , 1999)	C	FR	-	ns	FA	FA	ns	-	-
(Sciama <i>et al.</i> , 2009)	P, C & M	ns	ns	ns	ns	ns	ns	-	-
(Dyer, 2010)	P & C	ns	-	FA	ns	ns	ns	-	-

I.4.3.2. Effet sur la flore

La flore vasculaire herbacée est l'un des groupes les plus étudiés en écologie historique des forêts. Un des premiers résultats a été la mise en évidence d'espèces associées à l'ancienneté des forêts (Hermy *et al.*, 1999 ; Rose, 1999 ; Dupouey *et al.*, 2002b ; Annexe 1). L'étude de leurs traits de vie permet de mettre en évidence les différences fonctionnelles. De plus, les traits permettent de généraliser les phénomènes étudiés, notamment les dynamiques des populations, ce qui n'est pas possible à l'échelle des espèces. Ainsi, bien que les espèces varient entre les continents européen et américain, les traits impliqués dans la relation des espèces à la continuité forestière sont similaires (Hermy and Verheyen, 2007).

De nombreux travaux ont étudié les traits de vie liés à la préférence des espèces à la continuité forestière. Ainsi en zone tempérée, par rapport aux autres espèces forestières, les espèces préférentiellement trouvées en forêt ancienne (EFA) sont plus fréquemment de « vraies » espèces forestières, herbacées, de petite taille, sciaphiles ou tolérantes à l'ombre, tolérantes au stress et moins compétitives, mésophiles, neutrophiles à acidiclinales, géophytes ou hémicryptophytes, myrmécochores, barochores ou autochores, ayant une durée de vie longue, se reproduisant par voie plutôt végétative et étant absentes de la banque de graine du sol (Honnay *et al.*, 1998 ; Hermy *et al.*, 1999 ; Bossuyt *et al.*, 2002 ; Dupouey *et al.*, 2002a ; Verheyen *et al.*, 2003b ; Lindborg, 2007 ; Sciamia *et al.*, 2009 ; Brunet *et al.*, 2012 ; Kimberley *et al.*, 2013 ; Bergès *et al.*, 2016). Les EFA se distinguent donc par leur faible capacité de dispersion dans le temps (absence dans la banque de graines, migration lente) et dans l'espace (reproduction végétative et dispersion à courte distance) (Hermy and Verheyen, 2007). À l'inverse, les espèces retrouvées en forêts récentes ont de bonnes capacités de dispersion (anémochores, endozoochores) et une banque de graine persistante dans le sol (Bossuyt *et al.*, 2002 ; Sciamia *et al.*, 2009 ; Kimberley *et al.*, 2013).

Les différences de composition floristique entre les forêts anciennes et récentes reposent sur les dynamiques de colonisation et les préférences écologiques des espèces végétales. En effet, l'installation d'espèces forestières dans les forêts récentes dépend de deux paramètres : la dispersion et le recrutement, ou filtre environnemental (Flinn and Vellend, 2005 ; Hermy and Verheyen, 2007 ; Baeten *et al.*, 2009 ; Figure I-7). La dispersion conditionne la capacité des espèces à atteindre un nouvel habitat. Elle est déterminée par des capacités de dispersion liées aux traits de vie des espèces et à la structure paysagère (Honnay *et al.*, 2002b ; Verheyen *et al.*, 2003b ; Verheyen and Hermy, 2004 ; De Frenne *et al.*, 2011 ; Brunet *et al.*, 2012 ; Jamoneau *et al.*, 2012 ; Naaf and Kolk, 2015 ; Bergès *et al.*, 2016). Le recrutement conditionne la capacité des espèces à s'installer puis se reproduire dans le nouvel environnement. Il est déterminé par les caractéristiques physico-chimiques des sols et les exigences écologiques des espèces (filtre

I. Introduction générale

environnemental), ainsi que les interactions entre espèces (Flinn and Vellend, 2005; Hermy and Verheyen, 2007 ; Baeten *et al.*, 2009 ; Sciama *et al.*, 2009).

Du fait de leur faible capacité de dispersion, les EFA auront d'autant plus de mal à s'installer en forêt récente que celle-ci sera isolée de toute tache de forêt ancienne (Graae *et al.*, 2003 ; Archaux *et al.*, 2014). Par ailleurs, une mise en culture de la forêt, même temporaire, est susceptible de supprimer le pool d'EFA puisqu'elles sont absentes de la banque de graines du sol (Bossuyt *et al.*, 2002). Il leur sera donc impossible de germer après une perturbation du sol forestier. Les sols plus riches des forêts récentes, notamment en phosphates, peuvent constituer un filtre environnemental direct pour les EFA, sensibles aux caractéristiques physico-chimiques des sols (Honnay *et al.*, 1999; Baeten *et al.*, 2009). Cependant, des études de transplantation d'EFA en forêts récentes ont montré que celles-ci n'étaient pas limitées par les propriétés physico-chimiques des sols induites par les usages agricoles passés (Hermy and Verheyen, 2007). La limitation par le recrutement est surtout liée aux interactions biotiques car les sols plus riches des forêts récentes permettent l'installation d'espèces rudérales, comme l'ortie (*Urtica dioica*), les ronces (*Rubus spp.*) ou l'herbe à robert (*Geranium robertianum*) (Dupouey *et al.*, 2007; Baeten *et al.*, 2009). Les EFA tolérantes au stress devront surmonter la difficulté de s'installer avec ces espèces pionnières, plus compétitrices en milieux riches (Honnay *et al.*, 2002a ; Verheyen *et al.*, 2003a ; De Keersmaeker *et al.*, 2004 ; Graae *et al.*, 2004 ; Dupouey *et al.*, 2007). La limitation par le recrutement peut également résulter de la nature des essences forestières (Wulf and Heinken, 2008; Thomaes *et al.*, 2014 ; Bergès *et al.*, 2017), de l'absence de mycorhizes nécessaires à l'installation de certaines espèces forestières, ou encore de la prédation des graines (d'arbres et arbustes) dans les forêts récentes (Bruun *et al.*, 2010). De ce fait, les EFA présentent un enjeu fort de conservation car elles constituent un groupe d'espèces vulnérables aux modifications d'usage des terres, même temporaires, et à la fragmentation des habitats (Hermy *et al.*, 1999 ; Flinn and Vellend, 2005 ; Hermy and Verheyen, 2007 ; Rackham, 2008 ; Ozinga *et al.*, 2009).

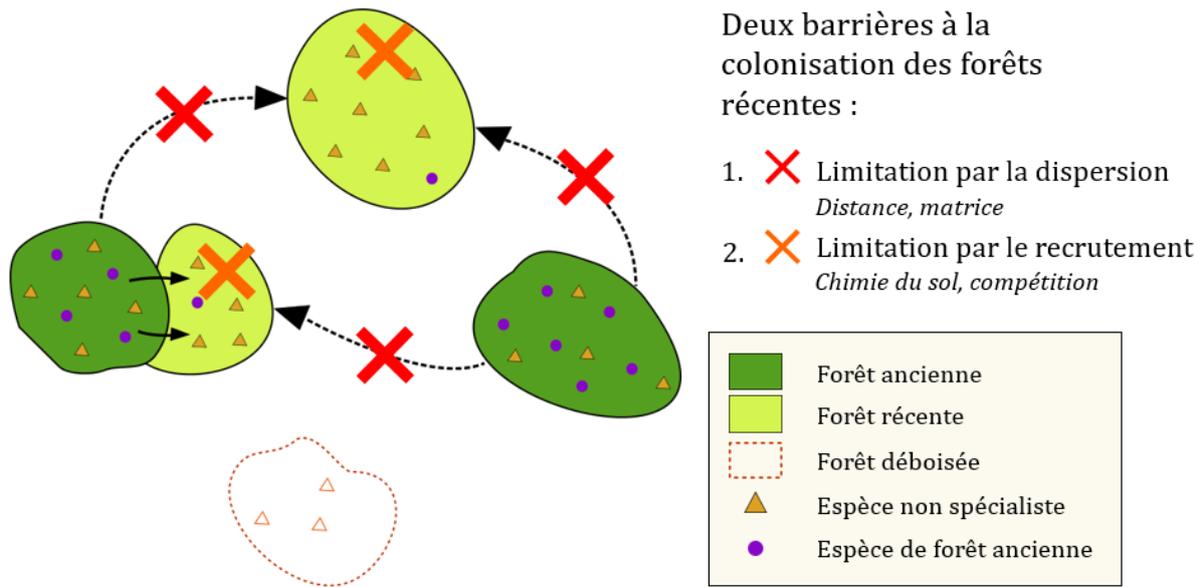


Figure I-7. Schéma illustrant les barrières écologiques et paysagères à la colonisation des forêts récentes par les espèces forestières

Certaines études ont montré que les EFA sont plus limitées par la dispersion que par le recrutement (Graae *et al.*, 2003 ; Verheyen *et al.*, 2003b; Sciama *et al.*, 2009). Cependant, l'importance relative de la part de limitation par la dispersion ou par le recrutement dans la colonisation des forêts récentes par les EFA n'est pas parfaitement tranchée. Des travaux tentent de répondre à cette question par le biais de modèles métapopulationnels (Lalechère *et al.*, 2017).

I.4.3.3. Effets des différents usages passés

De nombreuses études ont montré le rôle de l'ancienneté sur les sols et la flore des forêts actuelles, mais peu d'entre elles ont distingué l'effet des différents usages passés sur les sols et la flore. Pourtant, les usages passés des forêts récentes ne sont pas uniformes (Koerner *et al.*, 1997 ; Dyer, 2010). Par ailleurs, les forêts récentes se sont principalement développées sur des sols pastoraux ou culturaux (Koerner *et al.*, 2000 ; Tableau I-4). Ces deux usages ont des effets différents sur les propriétés des sols et sur la flore herbacée. Ainsi, les forêts installées sur d'anciennes cultures accueillent un cortège d'espèces végétales différent des forêts anciennes, hébergeant des communautés plus nitrophiles et ayant une richesse spécifique plus élevée. En revanche, la flore des forêts développées sur d'anciennes pâtures montre peu de différences avec celle des forêts anciennes (Figure I-8 ; Koerner *et al.*, 1997 ; Dyer, 2010 ; Brudvig and Damschen, 2011).

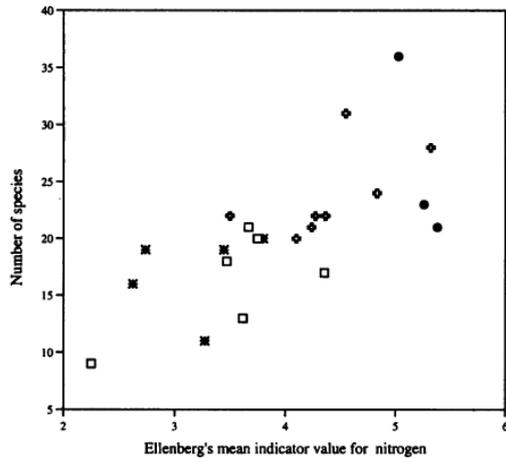


Fig. 2. Species richness in afforested stands after different categories of previous land use, according to Ellenberg's mean indicator value for nitrogen. Land uses: (●) garden; (⊕) cropland; (✱) pasture; (□) forest.

a.

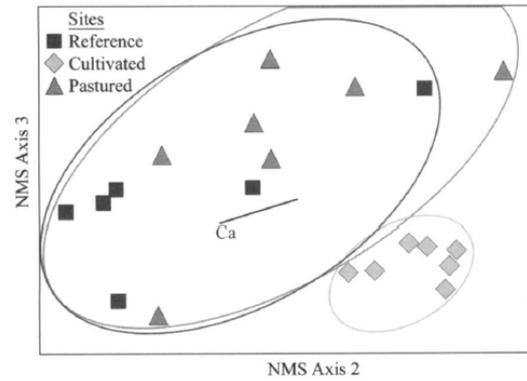


Fig. 2. Non-metric multidimensional scaling (NMS) ordination of sites based upon herb data. Ellipses circumscribe sites of common land-use history, indicated by symbols. Cultivated sites are compositionally distinct from reference and pasture sites. The radiating line indicates the relative strength and direction of the correlation between soil Ca and the community ordination axes.

b.

Figure I-8. Effets des différents usages passés sur la flore et les sols, d'après (a) Koerner *et al.* (1997) et (b) Dyer *et al.* (2010)

Les impacts sur le sol des usages agricoles et pastoraux ne sont pas équivalents. Les sols des terres mises en culture sont labourés, ce qui entraîne un nivellement des sols, une redistribution des horizons de surface et accélère la minéralisation de la matière organique. Sur les terres insuffisamment productives, l'apport de chaux, de fumier et de fertilisants entraîne une augmentation de la teneur en nutriments et du pH du sol (Flinn *et al.*, 2005). Dans le cas des cultures de terrasse, le sol est profondément remanié : la charge en cailloux est réduite, le sol est profond et l'eau est donc plus disponible, les horizons sont mélangés et la teneur en nutriments est augmentée, la structure générale permet une meilleure infiltration de l'eau et une réduction du ruissellement en surface (Stanchi *et al.*, 2012 ; Tarolli *et al.*, 2014; Arnaez *et al.*, 2015). Le pâturage quant à lui induit un piétinement du sol en fonction de la charge en animaux des troupeaux (Flinn *et al.*, 2005). L'abroustissement par les animaux induit par ailleurs une exportation de la matière organique (McLauchlan, 2006).

I.4.3.4. Effet de l'ancienneté en région méditerranéenne

En Europe, l'effet de l'ancienneté sur les sols et la flore a été principalement étudié en région de plaine tempérée (Dupouey *et al.*, 2002b ; Dupouey *et al.*, 2013). Une dynamique récente se développe en France en région de montagne : thèses de Philippe Janssen (2016) et de Floriane Kondratow dans les Pyrénées et les Cévennes, travaux de Parcs Nationaux de France (Bec, 2015; Thomas *et al.*, in press). Alors que les influences très anciennes des activités humaines sont bien connues en région méditerranéenne, peu de travaux d'écologie historique se sont focalisés sur cette région sur des pas de temps supérieurs à cinquante ans. Parmi ces travaux, les études portent

I. Introduction générale

sur les usages forestiers, à savoir la gestion forestière et l'intensité du pâturage en forêt (Fortuny *et al.*, 2014), l'effet des changements d'usage des dernières décennies sur les feux (Puerta-Pinero *et al.*, 2012), l'effet combiné des usages passés et des feux sur la fertilité des sols ou les communautés végétales (Duguy *et al.*, 2007 ; Duguy and Vallejo, 2008), ou encore l'âge des forêts (Amici *et al.*, 2013 ; Kouba *et al.*, 2015; Basnou *et al.*, 2016). Cependant, des travaux présagent d'un effet de l'ancienneté de l'état boisé sur la flore des forêts méditerranéennes sur le long terme (Dumont, 2013). Les études réalisées sur des temps plus longs en région tempérée sont-elles transposables aux spécificités biophysiques et humaines de la région méditerranéenne ?

I.5. Objectifs de la thèse

L'objectif général de la thèse est d'analyser les déterminants et les implications écologiques de la reconquête forestière du XIXe siècle en région méditerranéenne. La thèse s'articule autour de quatre chapitres. Le **chapitre III** explore la dynamique de changement du couvert forestier et identifie les déterminants biophysiques, socio-économiques et paysagers de la distribution des usages et de la reconquête forestière depuis 1860. À partir de ce travail, le **chapitre IV** vise à caractériser les relations entre les conditions stationnelles des forêts actuelles et leur continuité temporelle (forêt ancienne, récente ou très récente) et usages passés (forêt, pâture ou culture). Le **chapitre V** explore les effets de la continuité temporelle et des usages passés des forêts sur leur flore. Enfin, le **chapitre VI** discute de l'utilisation des cartes historiques comme outils de l'écologie historique des forêts méditerranéennes, à partir d'une comparaison des effets des usages passés issus de cartes historiques ou issus de traces relevées sur le terrain (Figure I-9).

Les questions abordées dans le **chapitre III** sont les suivantes :

- À partir de quels usages du sol la reconquête forestière a-t-elle eu lieu ?
- Quels facteurs biophysiques et socio-économiques expliquent la distribution spatiale des usages (forêt, culture, pâture) et comment leur effet a changé entre 1860 et 2010 ?
- Quels facteurs biophysiques, socio-économiques et paysagers expliquent la distribution spatiale de la reconquête forestière et comment leur effet a changé entre 1860 et 2010 ?

Ce travail repose sur trois sources cartographiques : la carte d'État-Major (1860), les photographies aériennes historiques réalisées par l'IGN (1958) et les cartes actuelles d'occupation du sol (2010). Nous avons tout d'abord caractérisé les transitions des usages du sol entre 1860 et 2010 en identifiant, à l'aide d'une matrice de transition, aux dépens de quels usages la reconquête forestière avait eu lieu. Nous avons ensuite identifié les déterminants des usages de 1860, 1958 et 2010 et de la reconquête forestière entre 1860 et 1958 et entre 1958 et 2010 à l'aide de régressions logistiques.

Le **chapitre IV** aborde la question de la relation entre conditions stationnelles des forêts et leur continuité temporelle et usages passés. À partir du même matériel cartographique que celui utilisé pour le chapitre III, nous avons caractérisé les différences biophysiques entre forêts selon leur ancienneté : forêts présentes depuis 1860, dites anciennes (FA) ; forêts apparues après 1860, dites récentes (FR) et forêts apparues après 1958, dites très récentes (FRR), et selon leurs usages passés : forêt, culture et pâture.

I. Introduction générale

Les questions abordées dans le **chapitre V** sont les suivantes :

- Existe-t-il un effet de l'ancienneté sur la flore en région méditerranéenne ?
- Quels sont les effets de la continuité temporelle (forêt ancienne, récente ou très récente) et des usages de 1860 et de 1958 (forêt, pâture ou culture) sur les communautés végétales et les traits des espèces ?
- Les différents usages passés (culture ou pâture) ont-ils un effet contrasté sur la flore ?

L'effet de la continuité temporelle (FA, FR, FRR) et des usages passés (forêt, culture, pâture) de 1860 et de 1958 a été testé sur la flore par le biais de leurs traits biologiques et préférences écologiques, à partir de bases de données existantes.

Enfin, les questions abordées dans le **chapitre VI** sont les suivantes :

- En tenant compte de variables locales, les différents usages passés (culture ou pâture) ont-ils un effet contrasté sur les sols et la flore actuels ?
- Quels sont les effets des usages passés renseignés à partir des traces *in situ* sur le sol et la flore et sont-ils les mêmes que les effets des usages passés issus des cartes historiques ?

Des relevés de terrain ont été effectués de mars à décembre 2015, pendant lesquels ont été relevés la flore, les sols et les traces visibles d'usage passé.

Les effets des usages passés sur les caractéristiques physico-chimiques des sols et sur la flore (richesse spécifique et composition) ont été analysés à partir de deux sources d'usages passés : les cartes historiques (forêt, culture, pâture) et les traces relevées sur le terrain (terrasse, épierrement, absence).

Cette étude a notamment pour but de vérifier si les mécanismes observés dans d'autres contextes socio-biogéographiques, notamment en région tempérée, existent également en contexte méditerranéen, et si les effets des usages passés sont équivalents selon les régions biogéographiques.

Une meilleure connaissance de l'histoire des paysages permettra de mieux orienter les recommandations de conservation et de gestion, notamment dans un contexte méditerranéen très riche en biodiversité, en histoire environnementale et menacé par les changements globaux.

La digitalisation des cartes d'État-Major est un travail chronophage si l'on veut maximiser la précision du géoréférencement et traiter l'ensemble des usages du sol. Elle n'aurait pas été possible dans le temps imparti pour réaliser cette thèse. L'ensemble des usages du sol historiques ont été digitalisés à partir des cartes d'État-Major sur l'ensemble du Parc Naturel Régional du

I. Introduction générale

Luberon (Salvaudon *et al.*, 2012), situé en région méditerranéenne française. La thèse a donc porté sur ce territoire.

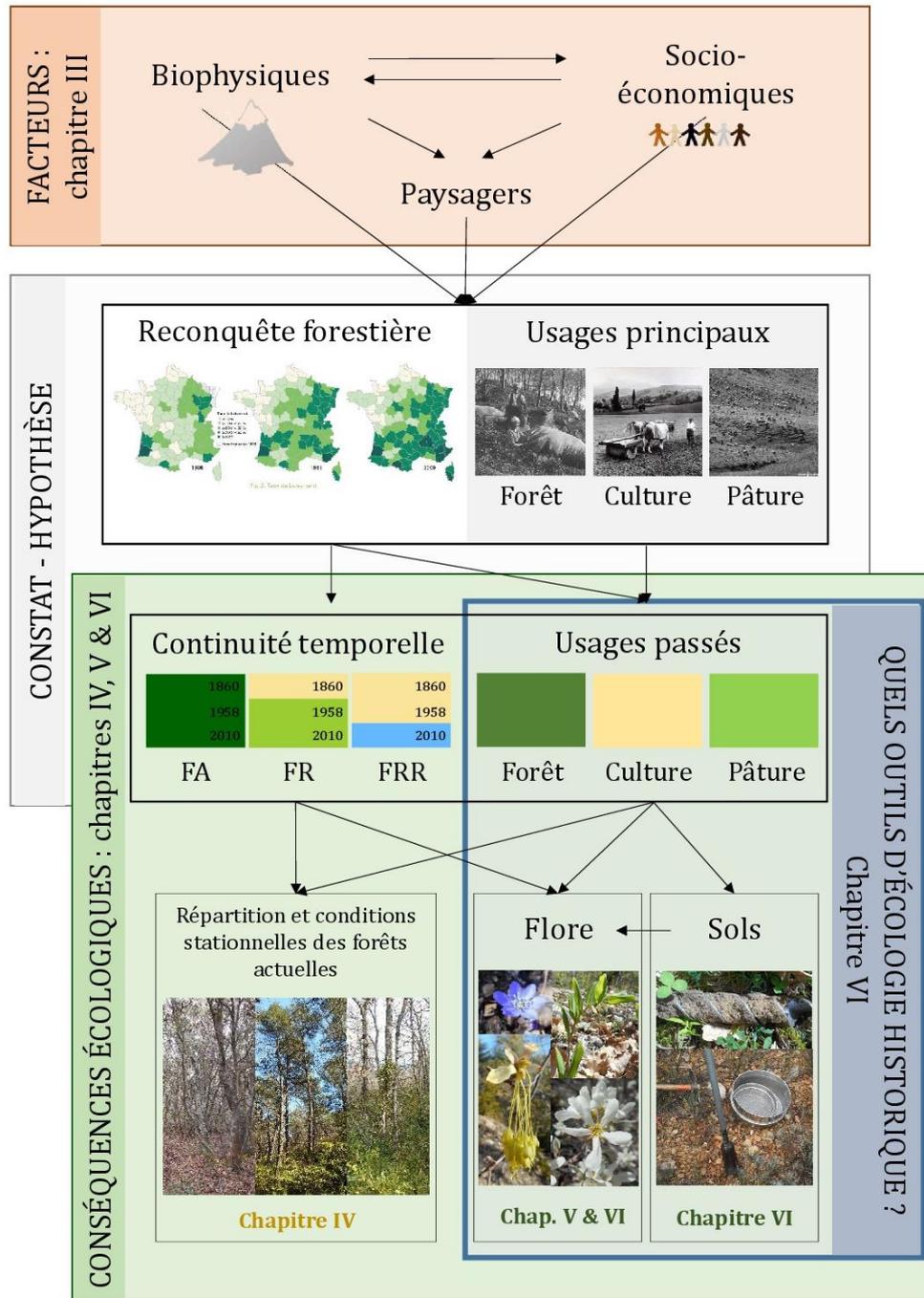


Figure I-9. Articulation des quatre chapitres de la thèse autour de la reconquête forestière et des usages passés des forêts actuelles. FA = forêt ancienne ; FR = forêt récente ; FRR = forêt très récente.



II. Site d'étude et méthode

Photo de couverture : Borie, Commune de Mane, août 2016

II.1. Le Parc Naturel Régional du Luberon

Le Parc Naturel Régional du Luberon est situé dans la région biogéographique méditerranéenne et son périmètre d'étude couvre une surface de 195 413 ha (43°39'N 44°02'N, 4°58'E 5°55'E ; Figure II-1). Il est structuré autour du massif du Luberon (Petit Luberon, Grand Luberon et Luberon oriental d'Ouest en Est). Bordé à l'est et au sud par la Durance, il s'étend au nord jusqu'au sommet des Monts de Vaucluse et au pied de la Montagne de Lure. La vallée du Calavon, ou vallée d'Apt, s'étend entre le massif du Luberon et les Monts de Vaucluse (Figure II-1).

Bien que l'idée d'un « Parc de Haute Provence » soit née en 1953 avec Pierre Martel (Bec and Bruni, 1984), le Parc naturel régional du Luberon n'a vu le jour qu'en 1977. Il est l'un des plus anciens espaces naturels protégés de la région Provence-Alpes-Côte d'Azur (PACA). Au 1^{er} janvier 2018, la région PACA compte huit parcs naturels régionaux (PNR) auxquels il faut ajouter la préfiguration du PNR du Ventoux, ainsi que quatre parcs nationaux (PN) (Annexe 2).

Les objectifs d'un PNR sont de concilier le développement économique et social avec la préservation du patrimoine naturel et paysager et les activités rurales traditionnelles. Selon l'article R333-4 du Code de l'Environnement, ils ont pour mission de protéger et gérer les patrimoines naturel, culturel et paysager, d'aménager le territoire, d'en assurer le développement économique et social, d'accueillir, éduquer et informer le public, et enfin d'expérimenter et d'innover (<http://www.parcs-naturels-regionaux.fr/article/missions>). Ce travail de thèse s'intègre dans cette dernière mission, et en particulier dans le projet de définition et mise en place d'une trame de vieux bois (Salvaudon, 2015).

À l'image de tous les parcs naturels régionaux, le Parc naturel régional du Luberon est rural, avec pour villes principales Apt, Cavaillon, Pertuis, Manosque et Forcalquier. Ce territoire pittoresque, à cheval sur la Basse et la Haute Provence, est célèbre pour ses villages perchés sur les flancs du Luberon ou des Monts de Vaucluse, et caractéristique par l'abondance des cabanes de pierre sèche, ou « bories », devenues l'emblème du Parc. Lors de la révision de 2009, soixante-dix-sept communes avaient adhéré à la charte du Parc. Cette thèse porte sur le territoire d'étude du Parc, qui compte 85 communes. Dans la suite du document, « PNRL » se réfère au territoire d'étude et « Parc » ou « Parc du Luberon » à la structure qui en assure la gestion.

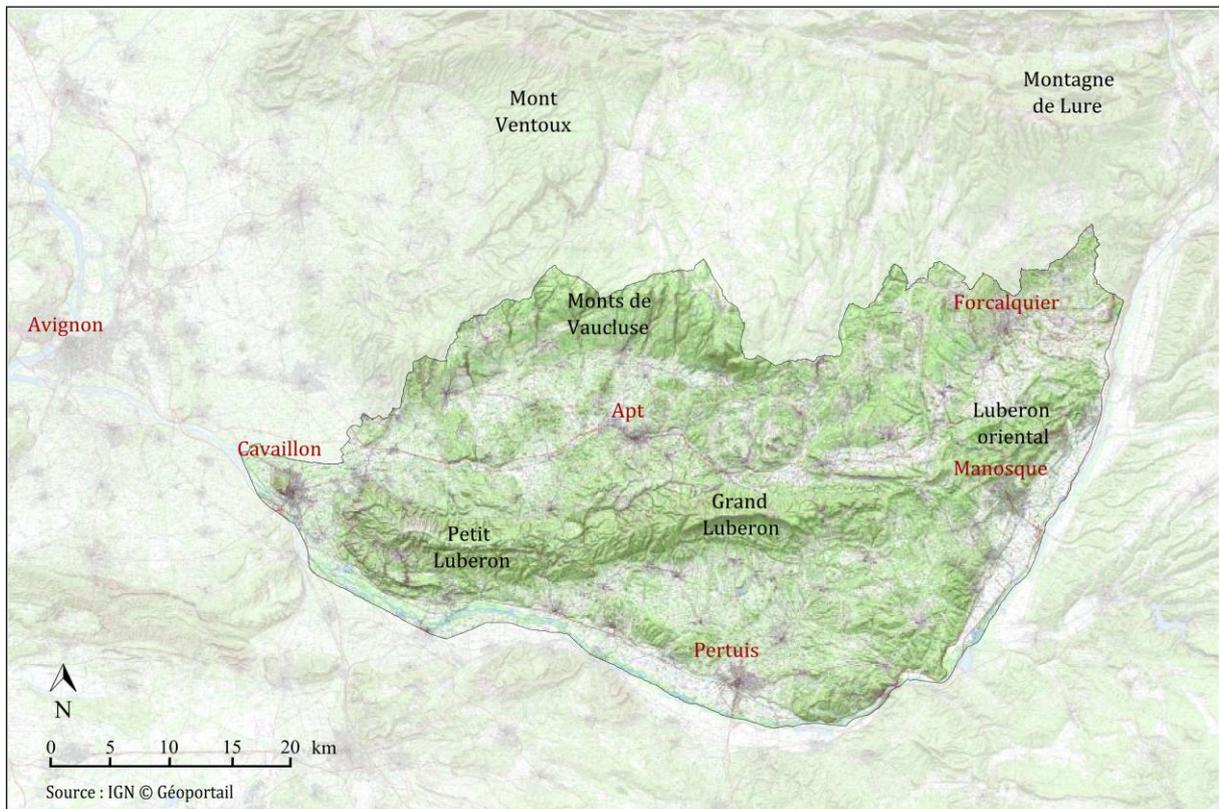
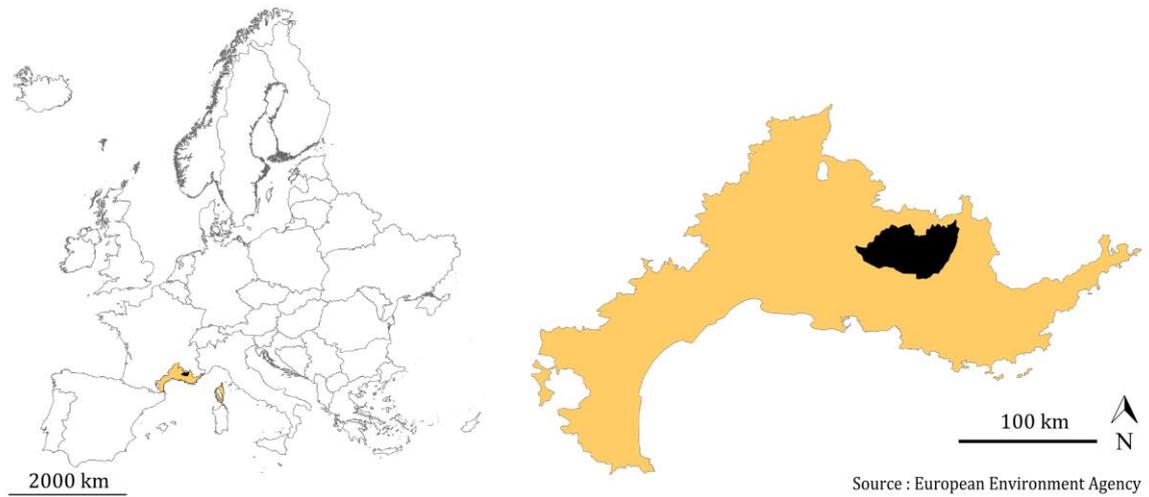


Figure II-1. Localisation du PNRL au sein de la région biogéographique méditerranéenne française et contexte géographique : éléments paysagers structurants et principales communes du PNRL et des alentours

II.1.1. Contexte biophysique

II.1.1.1. Géologie

Le PNRL est quasiment exclusivement constitué de roches sédimentaires (à l'exception d'un affleurement anecdotique de roches magmatiques, inférieur à 1% de la surface du PNRL). Les roches les plus âgées datent du Jurassique supérieur (Malm) mais la plupart sont datées du Crétacé (principalement Petit et Grand Luberon, Monts de Vaucluse et Plateau d'Albion) et du Tertiaire (oligo-éocènes autour du Luberon oriental et le bassin de Forcalquier, mio-plio-quaternaires dans les vallées) (Varese, 1990).

Les roches tertiaires sont abondamment fossilifères, et renferment notamment des fossiles de vertébrés, d'insectes et de plantes très bien conservés. Ce trésor paléontologique a fait de cette région l'objet de convoitises et de pillages ayant entraîné, entre autres, la création de la réserve géologique du Luberon en 1987, et d'une zone de protection de 70 000 hectares, dont le PNRL est le gestionnaire (<http://www.reserves-naturelles.org/geologie-du-luberon>).

Les substrats géologiques sont surtout calcaires (95 %) à l'exception d'une langue de substrat acide au nord d'Apt, constituée de sables ocreux et de grès, autrefois exploités pour l'extraction d'ocres, destinés à la confection de peintures, de pneus et de crépis pour les maisons. Les calcaires durs sont concentrés au niveau des massifs montagneux, parcourus par un important réseau karstique, essentiellement situé sur les Monts de Vaucluse et le Petit Luberon (Nguyen, 2006 ; Gonzalez and Didez, 2008). Ces calcaires durs sont dissous par l'eau chargée en acide carbonique, formant en surface des lapiaz (lapiés en provençal) et un système karstique en souterrain (Gonzalez and Didez, 2008). Les calcaires sableux, molasses et les colluvions se situent principalement au piémont des massifs et jusque dans les vallées. Ces substrats meubles sont propices au développement de la viticulture ou de l'arboriculture. Les substrats alluviaux, caractérisent les talwegs et le lit majeur des cours d'eau principaux (Calavon et Durance) et de leurs affluents. Les marnes et les substrats complexes sont quant à eux principalement concentrés au niveau du Luberon oriental et sur les piémonts du Grand Luberon (Annexe 3).

II.1.1.2. Climat et végétation

Le PNRL est caractérisé par un climat méditerranéen. Les précipitations moyennes annuelles sont de 710 mm (417 mm en hiver et 293 mm en été) et la température moyenne annuelle est de 13°C (de 4°C en janvier à 23°C en juillet) (Varese, 1990).

Aux gradients latitudinal et altitudinal s'ajoute une topographie particulière du relief, orientée est-ouest, qui accentue la diversité du climat de ce territoire. Le Luberon, qui culmine entre 660 m (Petit Luberon) et 1125 m (Grand Luberon) sur toute sa longueur, crée une rupture de conditions climatiques entre la partie septentrionale, plus fraîche et humide, et la partie méridionale, plus chaude et sèche. Ainsi, le PNRL regroupe trois étages de végétation : le méso-méditerranéen (66,5%) caractérisé par le chêne vert et le pin d'Alep, le supra-méditerranéen (32%) caractérisé par le chêne pubescent et le pin sylvestre en caractère pionnier, et le montagnard-méditerranéen (1,5%) caractérisé par le hêtre (Varese, 1990). À l'étage méso-méditerranéen, des peuplements de chêne pubescent se développent également sur des sols plus profonds et des secteurs plus frais (piémonts, versants nord). Sur substrats acides, on observe des peuplements de pin maritime (*Pinus pinaster*), accompagné d'espèces acidiphiles telles que *Erica scoparia* et *Cistus salviifolius*. Enfin, le long des cours d'eau, les peuplements principaux laissent place aux peuplements des ripisylves, dont les principales essences sont les peupliers blanc et noir (*Populus alba*, *P. nigra*), le frêne à feuilles étroites (*Fraxinus angustifolia*), les saules (*Salix alba*, *S. purpurea* et *S. eleagnos*), ainsi que l'aulne glutineux (*Alnus glutinosa*) (Laurent Michel, comm. pers.) (Figure II-2).

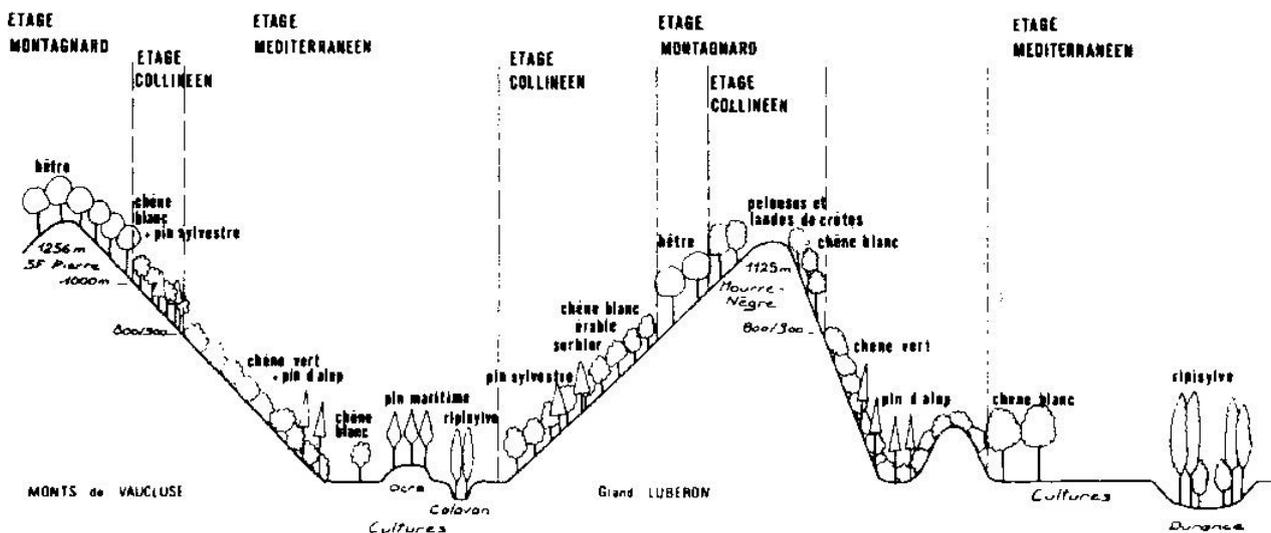


Figure II-2. Coupe schématique (Nord-Sud) de la répartition des principaux groupements végétaux et étages de végétation du PNRL. © G. Guende (1996). L'étage montagnard correspond au montagnard-méditerranéen ; l'étage collinéen au supra-méditerranéen et l'étage méditerranéen au méso-méditerranéen.

La partie occidentale du PNRL est connectée à la vallée du Rhône. Dans cette vallée naît et s'amplifie le mistral, un vent du nord qui apporte froid et sécheresse et attise les feux éventuels en période chaude et sèche. Lorsqu'il souffle, il s'engouffre dans les vallées du Calavon et de la Durance puis s'atténue vers l'est. Les parties méridionales du Luberon et des Monts de Vaucluse exposées au vent sont donc plus vulnérables aux feux de forêt, bien que ceux-ci soient moins fréquents dans le Luberon que dans les autres zones de la région PACA, notamment les départements méridionaux (OFME, 2011). Historiquement, le Petit Luberon et le massif de Mirabeau sont les plus touchés par le feu (Varese, 1990). Entre 1923 et 1925, des incendies récurrents ont touché le Petit Luberon, certains suivis d'orages violents, provoquant des phénomènes d'érosion importants (Varese, 1990). En 1953, 1400 ha de forêt ont brûlé, touchant sévèrement la forêt des cèdres du Petit Luberon (Varese, 1990 ; Dominique, 2008). Plus récemment, en 2017, 1142 ha de forêts sont partis en fumée sur le massif de Mirabeau, dans la partie sud-est du PNRL (Laurent Michel, comm. pers.).

Les particularités climatiques de ce territoire, aux confins des influences méditerranéennes, euro-sibériennes et atlantiques, induisent une remarquable diversité floristique du PNRL. Caractérisé par une flore sub-méditerranéenne à méditerranéo-montagnarde, on y trouve également des espèces méditerranéennes xérophiles, atlantiques (substrats acides), montagnardes et médio-européennes (Varese, 1990). Le Luberon compte 1800 espèces végétales, ce qui représente près de 30 % de la flore française (Guende, 1996).

II.1.2. Contexte socio-économique

II.1.2.1. Démographie

À cheval entre les départements de Vaucluse et des Alpes-de-Haute-Provence, le PNRL regroupe actuellement 85 communes dont 81 sont des villages de moins de 5000 habitants. Les quatre autres communes sont de petites villes : Apt, Cavaillon, Pertuis, Manosque, qui accueillent en 2015 respectivement 11 846, 26 707, 19 645 et 21 754 personnes (www.insee.fr).

II.1.2.2. Occupation du sol

Plus de la moitié de la surface est couverte de forêts (55 %). Parmi les espaces non forestiers, les usages agricoles sont majoritaires (34 %), principalement constitués de cultures de plein champ (59 %), puis de vignes (26 %), de cultures arboricoles (13 %) et de prairies (2 %). Le reste du territoire est composé de pelouses et garrigues (5 %), de surfaces bâties (4 %), de cours et plans d'eau (1 %) et de roches nues (1 %) (Figure II-3). Les forêts, surtout localisées au niveau des massifs montagnaux, sont principalement constituées de peuplements de chênes verts (22 %), de

chênes pubescents (23 %) et de pin d'Alep (18 %). Les autres peuplements non négligeables sont des peuplements mixtes de ces trois essences et de pin sylvestre à l'étage supra-méditerranéen, ou des mélanges d'autres feuillus, notamment en ripisylve (Annexe 4). Les forêts sont principalement des forêts fermées (fermeture de la canopée > 40%) occupant 85 % de la surface forestière actuelle contre 15 % de forêts ouvertes. Les chênaies et les hêtraies sont majoritairement structurées en taillis, marque de leur exploitation passée, tandis que les pineraies de pin d'Alep sont des futaies.

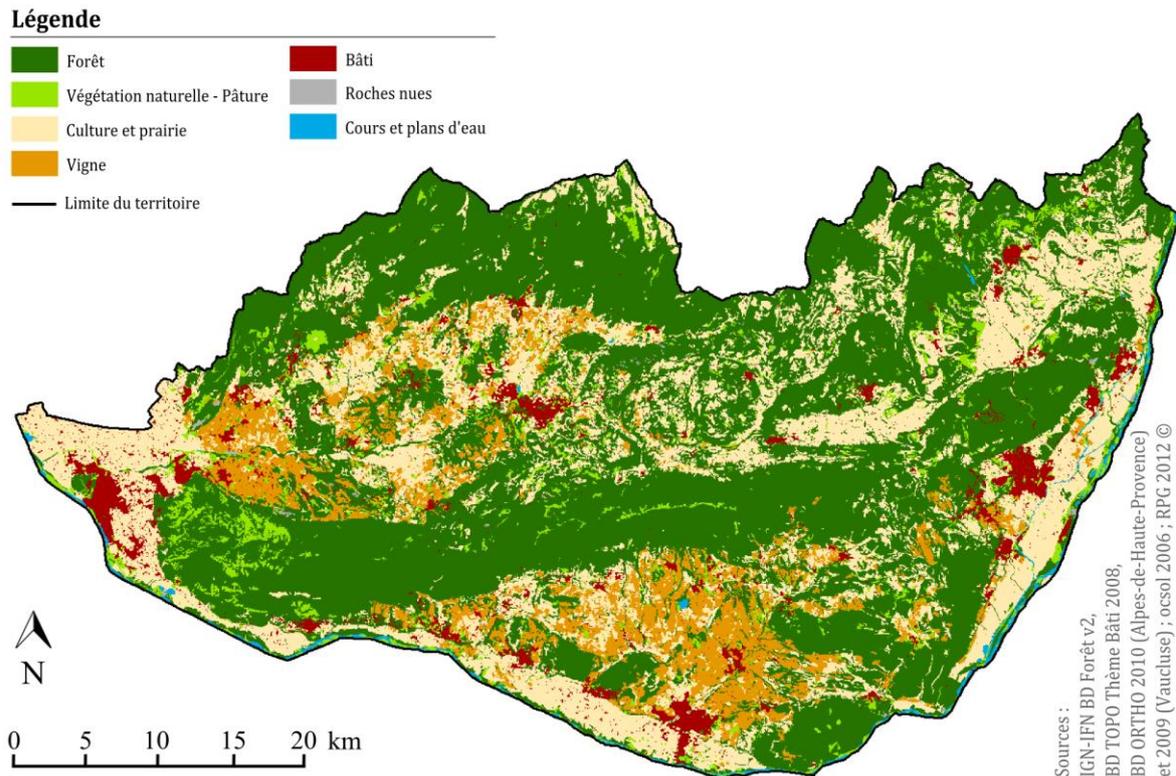


Figure II-3. Occupation du sol actuelle du PNRL.

II.1.2.3. Économie

Les activités économiques du territoire sont principalement liées à l'agriculture, dont l'élevage et l'industrie agro-alimentaire, au tourisme, et à l'aménagement immobilier (architectes, pépiniéristes, agents immobiliers, etc.).

II.1.2.3.1. Agriculture

Les principales ressources agricoles sont la culture de la vigne, de la truffe, des arbres fruitiers, des fruits et légumes et de la lavande. La viticulture produit à la fois du raisin de table et des vins d'appellation (Côtes-du-Ventoux et Côtes-du-Luberon). Les plantations de chênes truffiers (*Quercus pubescens* et *Quercus ilex*) sont également répandues. La culture de la cerise et notamment le bigarreau Napoléon, alimente l'industrie du fruit confit, dont Apt est la ville

emblématique. La culture des pommiers, poiriers et abricotiers est cantonnée dans la vallée de la Durance, près de Cavaillon et autour de Manosque pour les pommiers. De manière dispersée sur le territoire, des cultures d'oliviers occupent certaines terrasses résiduelles. Les cultures maraîchères sont situées dans le val de Durance, avec notamment le célèbre melon de Cavaillon, mais également la courgette, la courge, le poivron et l'aubergine. Enfin, la lavande fine (appellation d'origine contrôlée) est cultivée dans les communes de Lagarde d'Apt, Rustrel, Saint-Saturnin-les-Apt et Villars, alors que le lavandin est cultivé dans les cantons d'Apt et de Gordes. Là encore, le Vaucluse et les Alpes-de-Haute Provence sont les principaux producteurs nationaux de lavande et de lavandin. Parmi les cultures marginales, il faut signaler le blé meunier d'Apt, cultivé au début du XIXe siècle et retrouvé en 1985 par des agents du Parc, utilisé pour la fabrication d'une pâtisserie luberonnaise, le *galapian*.

Historiquement, le mûrier blanc (*Morus alba*) était cultivé pour l'élevage du ver à soie ou magnan (*Bombyx mori*), ainsi que la garance (*Rubia tinctorum*) dont le rhizome était exploité pour la teinturerie (Clébert, 1984). Ces deux sources traditionnelles et familiales de revenus ont périclité à la fin du XIXe siècle (voir II.1.3.2).

L'agriculture est très dépendante de la disponibilité en eau, et a justifié de nombreux aménagements hydrauliques pour l'irrigation en région méditerranéenne. Ainsi, alors que la production de la vallée du Calavon souffrait du manque d'eau dans les années 1960, un tunnel a été creusé dans le Luberon et a ouvert en octobre 1987 pour acheminer l'eau de la Durance, permettant de maintenir la culture des cerisiers et des vignes du pays d'Apt.

Parmi les autres activités agricoles du PNRL, il faut signaler l'élevage ovin, implanté principalement dans le canton de Forcalquier.

II.1.2.3.2. Tourisme

Le PNRL attire des visiteurs de la France entière mais plus régulièrement les citadins aixois et marseillais, qui recherchent le calme de cette région paisible et reculée, à l'écart du tumulte des grandes villes. Ce tourisme de détente se traduit par une offre importante de logements saisonniers et de marchés et foires provençales. Les villages perchés ainsi que le patrimoine lithique (bories, bergeries, aiguiers) sont des attraits incontestables de ce territoire. Le tourisme vert est également développé, avec de nombreux sentiers de randonnée (7 GR et 2 GR de Pays, plus d'innombrables sentiers de petite randonnée) et de voies vertes, dont la véloroute du Calavon.

II.1.2.3.3. Exploitations diverses

Les ressources minières participent également à l'économie du territoire : carrières de calcaire dans les Petit et Grand Luberon, stockage de gaz naturel et de produits pétroliers à Manosque. Par le passé, du Moyen-Age au XIX^e siècle, l'exploitation des carrières d'ocre de Rustrel et de Roussillon a permis l'exportation des ocres, l'extraction du fer dans les hauts fourneaux de Rustrel et l'alimentation en sable des verreries du Luberon (Varese, 1990).

II.1.2.3.4. Place de la forêt

La forêt n'est plus une ressource économique aussi importante que par le passé. La forêt privée domine (73 % - Annexe 5) et ne suit pas de régime particulier, du fait du manque d'intérêt des propriétaires fonciers (Bourlon, 2005). La gestion forestière alimente principalement les usages personnels (Salvaudon, 2015). Les forêts publiques (80 % de forêts communales et 20 % de forêts domaniales) sont gérées par l'ONF. Un peu plus de la moitié de ces forêts n'est pas exploitée. Ces forêts, principalement réparties sur les Monts de Vaucluse et sur le Luberon, sont laissées sans gestion dans le but de préserver des forêts d'intérêt écologique, ou parce que le bois n'a pas de valeur marchande suffisante, de surcroît souvent situé dans des endroits difficiles d'accès pour justifier son exploitation. La filière bois-énergie se développe actuellement et certaines parcelles pourraient être exploitées dans le but d'alimenter la centrale à bois de Gardanne.

II.1.3. Histoire environnementale

L'écologie historique des forêts d'un territoire passe par la connaissance de son Histoire. Cependant, retracer l'Histoire du PNRL nécessiterait un travail d'archiviste, qui n'est pas justifié pour la présente étude. Les sources cartographiques et les écrits des Archives Départementales d'Avignon et de Digne ne concernent que très peu le Luberon. Peu d'études ont été consacrées à l'histoire de l'usage des terres dans le PNRL (Dufour-Lioré, 1997), contrairement aux départements des Hautes-Alpes et des Alpes-de-Haute-Provence, ou encore au seul Mont Ventoux dans le Vaucluse, qui ont subi d'importants aménagements forestiers au XIXe et XXe siècles. Hormis quelques sources ciblées sur le Luberon (Bec and Bruni, 1984 ; Clébert, 1984 ; Trivelly, 2004; Méhu, 2004-2008), ce paragraphe dresse donc un reflet du contexte socio-économique et politique du territoire aux périodes cruciales intéressant la période d'étude, à partir d'informations recueillies à l'échelle nationale (Chalvet, 2011 ; Decocq *et al.*, 2016b), provençale (Triat-Laval, 1979; Rinaudo, 1988 ; Gilbert, 1989 ; Chalvet, 2006 ; Simon *et al.*, 2007), et des zones proches, comme la Montagne de Lure (Simon *et al.*, 2007) ou les Alpes de Haute-Provence (de Réparaz, 2000 ; Fabre and Vernet, 2006).

II.1.3.1. Des premiers hommes au début du XIXe siècle : évolution conjointe des populations et des paysages forestiers

II.1.3.1.1. Du Paléolithique au Néolithique : développement de la forêt provençale

Les premières traces de présence humaine dans le Luberon remontent à 130 000 ou 125 000 ans BP. Des Hommes de Neandertal, chasseurs-cueilleurs, s'abritaient ou se reposaient occasionnellement dans la Baume des Peyrards, dans les gorges de l'Aiguebrun (Méhu, 2004-2008). La présence de l'Homme Paléolithique n'a cependant pas eu d'impact majeur sur les milieux naturels, bien qu'il maîtrisât déjà le feu et était susceptible de provoquer des incendies pour se protéger ou chasser (Méhu, 2004-2008).

Les paysages que l'on connaît actuellement se sont développés à partir de la fin du dernier âge glaciaire, le Würm, vers 15 000 BP. À cette époque, la Provence était une steppe à armoises, ponctuée de genévriers et de pins. Le développement forestier démarre vers 10 000 BP avec l'extension généralisée du pin (*Pinus sylvestris* accompagné de *Pinus halepensis*). Grâce à une nette amélioration climatique, celui-ci est vite remplacé par une chênaie que domine le chêne pubescent, issu des refuges méridionaux. En parallèle, le chêne vert se développe au détriment du genévrier (Triat-Laval, 1979). L'analyse pollinique a permis de dater l'influence humaine sur les milieux naturels dès 7500 BP, ce qui est nettement antérieur aux régions voisines (4000 ans dans les Alpes du Sud par exemple). L'Homme Néolithique, sédentarisé, défriche avec le feu et met en

culture : le chêne pubescent décline et des herbacées apparaissent (céréales, composées, plantain, etc.). Le chêne vert, plus rustique et plus résistant au feu que le chêne pubescent, profite du déclin de ce dernier. Le hêtre et le sapin s'établissent vers 5000 BP et colonisent les zones situées entre 800 et 1000 m, mais déclinent conjointement au chêne pubescent à partir de 3500 BP alors que l'action humaine s'intensifie. Le chêne vert devient alors l'essence dominante des paysages forestiers provençaux et s'accompagne de populations éparses de pin (Triat-Laval, 1979).

II.1.3.1.2. De l'époque Romaine au XIXe siècle : usages traditionnels de la forêt et du paysage

La surface et les usages forestiers continuent ensuite d'être tributaires des populations humaines, notamment de leur démographie (Mather *et al.*, 1999). L'augmentation de la population est associée au défrichement et au mauvais état de la forêt, tandis que les guerres et les épidémies profitent à l'extension forestière (Darracq, 1992; Mather *et al.*, 1999). Ainsi, à l'échelle nationale, la surface forestière diminue au profit des terres agricoles à l'époque de l'Empire Romain, puis augmente à nouveau entre les Ve et Xe siècles (Scarascia-Mugnozza *et al.*, 2000; Chalvet, 2011).

C'est au bas Moyen Age (Ve – Xe siècles) que se met en place le système agro-sylvo-pastoral, qui implique un usage multiple de la forêt. Principalement exploitées en taillis pour le charbonnage, le feu de bois et l'écorçage (chênes), les forêts étaient aussi temporairement mises en culture (essartage), et étaient régulièrement pâturées par les troupeaux pour compléter leur alimentation (Gilbert, 1989 ; Chalvet, 2006). Le buis et les feuilles mortes étaient exportés pour enrichir les cultures (Trivelly *et al.*, 2000).

A partir du XIe siècle, les forêts ne cessent de diminuer et un paysage de cultures et d'habitations tel qu'on le connaît aujourd'hui se constitue. Les défrichements se font à partir des lisières ou des clairières afin de pouvoir exploiter les terres même les moins favorables. Se développent alors les cultures en terrasse, où sont plantés les oliviers et la vigne (Chalvet, 2011). Au XVe siècle, l'installation des Vaudois, travailleurs volontaires d'origine piémontaise, apporte prospérité aux seigneurs du Luberon aux Monts de Vaucluse (vins, miel, céréales), avant qu'ils ne soient massacrés en 1545 (Bec and Bruni, 1984; Clébert, 1984). À cette époque faste, les garrigues à chêne kermès se développent en Provence à la faveur d'incendies d'origine humaine (Triat-Laval, 1979). Les forêts, cantonnées aux espaces les moins productifs, sont activement exploitées (charbonnage, pâturage, extraction de produits forestiers).

À cette époque déjà, en France, certains espaces forestiers sont protégés (les *forestae*) : bois situés autour des ermitages, forêts seigneuriales, mises en réserve (Chalvet, 2011) et l'Ordonnance de Colbert, l'ancêtre du Code Forestier, voit le jour en 1669 pour limiter l'exploitation des massifs forestiers (quarts de réserve, âge minimum d'exploitation ; Chalvet, 2011). Mais suite à la

Révolution Française, les propriétés forestières des nobles, alors confisquées, sont aliénées, c'est-à-dire vendues aux particuliers, et de vastes défrichements s'ensuivent (Mather *et al.*, 1999; Chalvet, 2011). À l'aube du XIX^e siècle, la forêt provençale est dans un état de délabrement important (Pazzis, 1808).

Usages traditionnels dans le Luberon

Usages de la forêt

Un des principaux usages de la forêt en Luberon était le charbonnage, en particulier de chêne. Effectué sur place, le charbonnage consistait en une combustion à l'étouffée des branches de chêne, disposées en tas organisé pour optimiser cette combustion. Employé depuis le Moyen Âge, le charbonnage était le plus répandu au XIX^e siècle, puis les charbonnières traditionnelles ont laissé la place aux charbonnières métalliques à la moitié du XX^e siècle (Dominique, 2008). Les traces visibles aujourd'hui sont une place où la terre est noire et aucun arbre ne pousse.

La forêt fournissait d'autres produits que le bois : les feuilles mortes et le buis étaient utilisés comme litière pour le bétail (Trivelly *et al.*, 2000). Les plantes aromatiques et médicinales avaient un usage familial.

La forêt était régulièrement brûlée puis cultivée : c'est l'essartage. La zone était cultivée pendant quelques années avant d'être laissée à l'abandon.

Pâturage

Les témoins les plus représentatifs du pâturage passé sont les bergeries dont des exemples très bien conservés existent sur la Montagne de Lure (bergeries du Contadour). Les bergers récupéraient le fumier des brebis et des chèvres afin d'enrichir les cultures, puis menaient les troupeaux à la pâture : garrigue, pelouse de crêtes, forêt, culture de regain (Gilbert, 1989) : autant de milieux pour diversifier l'alimentation des animaux.

La transhumance est une tradition pastorale typiquement méditerranéenne. Dans le Luberon, les brebis de Crau montent au printemps sur les crêtes du Luberon pour passer l'été (Gilbert, 1989). La transhumance inverse emmène les troupeaux alpins dans les collines toujours vertes du Luberon l'hiver.

Usages traditionnels dans le Luberon

Cultures

Épierrement

Dans cette région aux sols très caillouteux quand ils ne sont pas karstiques, il a fallu s'adapter à ces conditions pour tirer profit des terres. Là où le sol le permet, les pierres ont donc été enlevées du sol pour en augmenter la réserve en eau. Depuis le début de l'exploitation à aujourd'hui, la méthode la plus simple a été de rassembler les pierres en tas, appelés clapiers ou *clapas* en provençal (d'où tire son nom le plateau des Claparèdes sur le Luberon).

Cabanes en pierre sèche

Cet épierrement a parfois été sublimé en art rural avec la fabrication de cabanes en pierre sèche, ou cabanons, appelées *bories* depuis le début du XXe siècle. Ces constructions auraient connu leur essor au XIXe siècle, et auraient servi à entreposer le foin et les outils, d'abri ou encore d'écurie temporaire (Dominique, 1994).

Terrasses de culture

Lorsque le besoin en terres agricoles nécessitait une exploitation des terrains en pente, l'épierrement du sol s'additionnait de travaux de terrassement pour obtenir des terrasses de culture, appelées *bancau* en provençal, ou restanques (plutôt en fond de vallon) (Dominique, 2008). Leur utilisation date du néolithique en Europe, mais elles ont connu un essor au XIXe siècle (Ambroise *et al.*, 1989; Arnaez *et al.*, 2015). Les principales cultures de terrasses comprenaient l'olivier, l'amandier, le mûrier, le figuier et le cerisier (Bec and Bruni, 1984).

Irrigation

Sous un climat méditerranéen et avec des sols caillouteux ou peu profonds, le facteur limitant est l'eau. L'irrigation a donc toujours été utilisée pour palier à ce manque. Dans le passé, les sommets des massifs karstiques ont été creusés à même la dalle pour former des retenues et des rigoles d'eau, appelés aiguiers. En outre, la porosité des roches karstiques a été exploitée et des galeries drainantes ont été utilisées pour acheminer l'eau souterraine en surface (Dominique, 2008). Ces modes d'irrigation qui ont probablement connu un essor entre les XVIIIe et XIXe siècles, inscrits dans le patrimoine culturel de la région, ne sont plus utilisés.

II.1.3.2. Du XIXe siècle à la moitié du XXe siècle : transformations des systèmes

Au cours du XIXe siècle, d'importants bouleversements vont radicalement changer le paysage et la vie des habitants du Luberon. D'une part, la population rurale atteint un pic entre 1830 et 1860 (Annexe 6). La couverture forestière atteint elle, son minimum, à l'image de la Provence (Rinaudo, 1988 ; Figure III-2), et ce qui reste est surexploité. Les forêts des Monts de Vaucluse et du Luberon sont exploitées pour alimenter les verreries (ex. Castellet, Saumane, Bec and Bruni, 1984 ; Clébert, 1984) et les hauts fourneaux de Rustrel (production de fer depuis 1832 ; Bec and Bruni, 1984). La démographie importante entraîne également une intensification des usages traditionnels (Gilbert, 1989). Plusieurs phénomènes vont inverser cette tendance, et donc une transition forestière.

L'usage de la forêt devient source de conflits entre l'administration forestière, fraîchement créée, et les usagers de la forêt à cette époque. Ces derniers sont jugés responsables de la dégradation de la forêt provençale et montagnarde (Gilbert, 1989 ; Chalvet, 2006 ; Simon *et al.*, 2007 ; Decocq *et al.*, 2016b). Bien que la surexploitation des forêts les ait effectivement appauvries et ait réduit leur surface, le discours des forestiers de l'époque, empreint d'un catastrophisme emphatique voire lyrique, est éloquent : « *Il y a, dans le Midi, des pays que désole la sécheresse, et dont la stérilité s'aggrave pour ainsi dire à vue d'œil, depuis qu'on a livré aux moutons et aux chèvres les bois qui en couronnaient les hauteurs.* » (Tassy, 1887). Cet exemple, parmi d'autres, suit la doctrine établie en 1841 par Alexandre Surell (Decocq *et al.*, 2016b) : la forêt est nécessaire pour protéger l'environnement, or elle ne peut être décemment gérée que par les agents forestiers de l'état. Ce clivage se fait même ressentir au sein des géographes décrivant la situation dans les Basses-Alpes. Les issus d'autres régions sont catastrophistes, les locaux, bien que reconnaissant l'ampleur des dégâts, sont plus mesurés dans leurs propos (de Réparaz, 2000). Cette vision dégradante des paysans et notamment des bergers subsiste jusqu'au XXe siècle (Mougin, 1917). Ce discours entraîne des mesures de protection des forêts contre « la dent du bétail ». En 1860 et 1864, les lois de Restauration des Terrains de Montagne (RTM) interdisent ou dissuadent les habitants d'utiliser la forêt (Simon *et al.*, 2007), et réglementent notamment le pâturage. L'objectif de ces lois était de restaurer la forêt et stopper l'érosion des sols (Fourchy, 1963 ; Gilbert, 1989). Les populations ainsi que les communes du Luberon tentent de lutter contre cette répression (Trivelly, 2004). En effet, la plupart des agents de l'administration forestière souhaitent imposer des modes de gestion employés en régions de plaine, ignorant les spécificités locales.

D'autre part, les forêts surexploitées ne sont plus aussi productives et perdent de leur intérêt en termes d'exploitation. De surcroît, le secteur agricole de la région est durement touché : la crise du *Phylloxera* fait chuter les revenus liés à l'exploitation de la vigne ; des gelées mémorables entament sévèrement les récoltes des oliveraies en 1820, 1887 et 1888 (Rinaudo, 1988 ; Dumas, 2016) ; le mûrier blanc est touché par la pébrine et la concurrence du fil synthétique rend l'élevage

du ver à soie infructueux (Bec and Bruni, 1984). La garance subit la concurrence des colorants synthétiques (Clébert, 1984).

Enfin, avec le développement des transports ferroviaires, les échanges commerciaux s'ouvrent au monde extérieur. Les besoins d'autosuffisance locale diminuent et les régions de culture optimale se spécialisent (Mather *et al.*, 1999). Notamment, le pâturage extensif devient moins intéressant que le fourrage importé des plaines fertiles pour nourrir les troupeaux (Gilbert, 1989). L'exploitation forestière subit également cette spécialisation avec un désintérêt des forêts provençales au profit des forêts plus productives du Nord-Est de la France notamment (Rinaudo, 1988). En outre, le travail de la terre s'améliore avec le développement d'outils agricoles performants mais incompatibles avec le relief (Bec and Bruni, 1984 ; de Réparaz, 2000). Ces engins permettent d'augmenter le rendement agricole mais pas le besoin de terres. Les paysans des montagnes ne peuvent alors plus faire face à la concurrence des productions des vallées, mais également de provenance étrangère.

D'un côté dépossédés de leurs droits d'usages par la nouvelle gérance forestière, de l'autre découragés par les pertes agricoles et l'incapacité à faire face à la concurrence, les habitants du Luberon, comme dans les régions montagneuses voisines (Ventoux, Lure, Alpes) quittent les montagnes pour trouver du travail en ville (de Réparaz, 2000 ; Chalvet, 2006). De plus, la concurrence étrangère réduit la pression de l'exploitation forestière, notamment pour la fabrication du fer (Bec and Bruni, 1984).

Dans les Alpes et en Vaucluse, les politiques RTM favorisent la plantation d'essences exotiques, notamment le pin noir d'Autriche (*Pinus nigra nigra*) et le cèdre de l'Atlas (*Cedrus atlantica*), jugées plus productives et de croissance rapide. Bien que le PNRL ne fasse l'objet que de rares projets de plantation (pin noir d'Autriche sur le Grand Luberon, cèdre de l'Atlas sur le Petit Luberon), le semis d'essence y a été encouragé (Dugied, 1819). Il n'est pas aisé de quantifier l'impact du semis artificiel par rapport à l'ensemencement naturel sur la reconquête forestière : quels secteurs sont concernés, en quelles quantités ? Mais on peut raisonnablement penser que le reboisement s'est en majeure partie fait naturellement suite à l'abandon des terres du PNRL.

L'exode rural s'est poursuivi pendant la première moitié du XXe siècle, accentué par les deux guerres mondiales. Alors que la forêt continue de se développer et que les aménagements et plantations se poursuivent dans les Alpes et sur le Ventoux, les usages traditionnels de la forêt se maintiennent pendant cette période : coupe tous les 20 ans, récolte d'aromatiques, pastoralisme marginal (Mougin, 1917). Dans les secteurs les plus reculés, des usages agricoles traditionnels subsistent encore (Martel, 1984).

II.1.3.3. De la moitié du XXe siècle à aujourd'hui : urbanisation et développement des systèmes actuels

Dans les années 1950, la fin de la seconde guerre mondiale redonne un essor économique national. Le machinisme agricole est en plein développement avec des outils maintenant motorisés : les rendements sont augmentés pour une main-d'œuvre réduite. Les secteurs défavorisés des reliefs ne peuvent plus faire face à cette concurrence des plaines et les usages traditionnels disparaissent quasiment dans le Luberon (Martel, 1984). Les arbres plantés au sein et en bordure des cultures, souvent des fruitiers, sont arrachés pour augmenter le rendement (Martel, 1983), les terrasses sont peu à peu abandonnées et le pastoralisme disparaît presque totalement. En parallèle à partir de 1960, la population rurale augmente à nouveau avec la rurbanisation, le secteur tertiaire se développant rapidement au profit du secteur agricole (Annexes 6 & 7).

L'abandon des pratiques agricoles traditionnelles et des usages traditionnels en forêt induit une augmentation non seulement de la surface du couvert forestier, mais également de la biomasse forestière (Debussche *et al.*, 1999) et notamment du sous-bois. Les forêts sont donc plus vulnérables au risque incendie (Quézel and Médail, 2003b). Depuis les années 1960, la gestion forestière est donc principalement orientée vers la protection contre le risque incendie (Rinaudo, 1988). En revanche, le développement du couvert boisé permet de limiter l'érosion des sols et de maintenir une certaine humidité. De même, l'absence de gestion des forêts leur permet d'atteindre une maturité élevée, à laquelle de nombreuses espèces sont associées, notamment les coléoptères saproxyliques (Janssen, 2016).

Les milieux ouverts n'étant plus entretenus par l'exploitation agricole ou pastorale traditionnelle, ils disparaissent peu à peu avec la biodiversité associée (Quézel and Médail, 2003b). Afin de protéger ce patrimoine naturel et culturel, le Parc du Luberon encourage le maintien et la restauration des terrasses, des bories, avec l'aide des associations APARE et Alpes de Lumière (Dominique, 2008). De la même manière, le pâturage est actuellement encouragé afin de maintenir les milieux ouverts, riches en biodiversité, mais également pour aider à lutter contre le risque incendie, notamment par l'entretien des pistes DFCI (Défense de la Forêt Contre l'Incendie).

II.2. Présentation des données

II.2.1. Données d'usage du sol

II.2.1.1. 1860 : la carte d'État-Major

À la suite d'un projet mené entre l'INRA de Champenoux et le PNRL, la carte d'État-Major a été géoréférencée et vectorisée sur la plupart des feuilles couvrant le PNRL (Salvaudon *et al.*, 2012), selon la méthode proposée par Favre *et al.* (2011). Les minutes d'État-Major correspondantes ont été levées entre 1858 et 1861.

La digitalisation s'est déroulée en deux étapes. Dans un premier temps, les contours des usages du sol ont été vectorisés. La couche vecteur obtenue a ensuite été géoréférencée à l'aide de points supposés stables entre la carte ancienne et actuelle (églises, bâtiments, ponts, intersections de route ou confluence de rivières, etc.). La carte de référence pour les emplacements actuels est le SCAN 25® de l'IGN-IFN, dont la précision varie entre 2 et 9 m. En moyenne, 0,8 point de contrôle de géoréférencement ont été utilisés par km². La projection de la couche d'usage passée a été réalisée à l'aide d'une transformation élastique affine : après une triangulation Delaunay de tous les points de contrôle de géoréférencement, une transformation affine (6 paramètres) a été appliquée à chaque triangle. La vectorisation et le géoréférencement ont été réalisés indépendamment pour chaque feuille de la carte d'État-Major (32 x 20 km). Les feuilles vectorisées ont ensuite été jointes, nécessitant une dernière phase de géoréférencement. Les détails méthodologiques ont été développés dans les travaux de Favre *et al.* (2013). L'échelle de la carte est le 1:40 000^e et l'erreur résiduelle après géoréférencement est estimée à 26 m.

Les dix catégories digitalisées par Salvaudon *et al.* (2012) ont été regroupées en cinq classes d'usage du sol : forêt, culture, pâture, bâti, autre, après un nettoyage de la couche (Annexe 8). La classe « culture » regroupe les prairies et les vignes car les conditions biophysiques et le travail de la terre y ont été jugés équivalents. La classe « pâture » correspond au terme « pâquis », propre à la carte d'État-Major. Il ne s'agit pas de prairie pâturée, mais du *saltus* au sens de la trilogie rurale inspirée des agronomes romains : *ager-saltus-silva* (Fabre and Vernet, 2006; Poux *et al.*, 2009 ; Verdier, 2013). En termes d'occupation du sol sur le Luberon, cela correspond probablement à la garrigue et au maquis, dont l'usage principal était pastoral, et de pelouses naturelles pâturées, soit en mosaïque avec des garrigues et des forêts, soit disposées au sommet des massifs montagneux (crêtes du Luberon par exemple). La classe « autre » regroupe les roches nues et les milieux en eau, qui représentaient une surface trop faible pour être différenciés.

II.2.1.2. 1958 : l'ortho-photographie historique

Les dalles de la BD ORTHO® Historique (<http://professionnels.ign.fr/bdorthohisto>) couvrant le PNRL sont datées de 1953 à 1958 (Annexe 9). La digitalisation de l'ensemble des occupations du sol du PNRL a fait l'objet d'un stage de M1 de juillet à septembre 2016 (Horde, 2016), combinant la segmentation manuelle, puis la classification et la segmentation automatiques des occupations du sol (Annexes 10 et 11). Suite à ce travail, certaines erreurs ont été identifiées et corrigées, notamment au niveau des limites entre espaces forestiers et agricoles (Annexe 12). Les occupations du sol de 1958 ont été photo-interprétées sur l'ensemble des points échantillonnés au cours du travail de thèse. Elles ont été catégorisées de manière à correspondre aux usages du sol de 1860 : forêt, culture, pâture, bâti, autre.

II.2.1.3. 2010 : une combinaison des cartes actuelles existantes

L'occupation du sol actuelle a été créée à partir de la combinaison de cartes existantes : la BD Forêt® et la BD TOPO® Bâti de l'Institut Géographique et Forestier National (IGN-IFN), ainsi que la carte d'occupation du sol régionale du CRIGE PACA (ocsol 2006), avec une correction basée sur l'utilisation du RPG 2012, et visuelle à l'aide des ortho-photographies.

La deuxième version de la BD Forêt®, réalisée par l'IGN-IFN à partir de 2014 (<https://inventaire-forestier.ign.fr/spip/spip.php?rubrique53> ; 1:25 000^e), a été utilisée pour définir les usages « forêt » et « pâture ». Elle a été digitalisée à partir des ortho-photographies de 2005 (Vaucluse) et 2009 (Alpes-de-Haute-Provence) (<http://professionnels.ign.fr/bdortho-editions-anciennes>). La taille minimale des taches de forêt est de 0.5 ha et aucun seuil de surface minimum n'existe pour les trouées forestières (taille minimale observée : 0.003 m²). Ainsi, toutes les trouées forestières de surface inférieure à 0.5 ha (clairières) ou de compacité $[(4\pi \times \text{surface}) / (\text{périmètre au carré})]$ inférieure à 0.1 (trouées liées à des routes ou chemins) ont été intégrées à la matrice forestière adjacente, à l'exception des trouées incluant du bâti.

La BD TOPO® Bâti de 2008 (<http://professionnels.ign.fr/bdtopo> ; 1:5 000) a été utilisée pour définir l'usage bâti. Pour maximiser la correspondance avec l'usage de 1860, la très grande résolution de cette carte a été dégradée. En effet, chaque bâtiment est individualisé sur cette carte, alors que les zones urbaines ont été digitalisées en un seul polygone pour les usages de 1860. Dans les zones de bâti dense, un tissu urbain a donc été créé à partir d'un procédé de dilatation-érosion dans ArcGIS 10.3.

La carte d'occupation du sol régionale, « ocsol 2006 » (<opendata.regionpaca.fr> ; 1:50 000^e) a ensuite servi de base pour définir les autres usages : culture, autres. Afin de corriger son manque de précision par rapport aux deux autres sources cartographiques, chaque usage a été examiné à

l'aide du Registre Parcellaire Graphique (RPG 2012) et des ortho-photographies de 2009 (Vaucluse) et de 2010 (Alpes-de-Haute-Provence).

La combinaison de ces différentes sources cartographiques a nécessité de respecter les règles de priorité suivantes :

1. La BD TOPO® Bâti avait la priorité sur la BD Forêt® dans les trouées forestières : les trouées de moins d'un hectare incluant au moins une maison ont été considérées comme du bâti ;
2. La BD Forêt® avait la priorité sur toutes les autres couches dans les cas suivants :
 - a. Les trouées de surface inférieure à un hectare se trouvant à l'interface entre la BD Forêt® et la BD TOPO® Bâti ont été intégrées à la couche de bâti ;
 - b. Chaque polygone " forêt " ou " pâture " de la carte régionale d'occupation du sol a été fusionné au polygone adjacent partageant la plus grande longueur, à l'exception des forêts et des pâtures définis par la BD Forêt®.
3. La BD TOPO® Bâti avait la priorité sur la carte régionale d'occupation du sol : tous les polygones de bâti de la carte régionale d'occupation du sol ont été fusionnés au polygone adjacent partageant la plus grande longueur, à l'exception du bâti défini par la BD TOPO® Bâti.

Pour une question pratique, la couche d'occupation du sol actuelle est datée de 2010.

II.2.1.4. Correspondance entre sources cartographiques d'occupation du sol

La multiplication des sources cartographiques augmente le risque d'erreurs de correspondance entre elles (de Clercq *et al.*, 2009 ; Burnicki, 2012). Ces biais ont été évités dans la mesure du possible.

II.2.1.4.1. Correspondance sémantique

La couche d'occupation du sol de 1860 limite le nombre de catégories d'usages du sol. Les occupations du sol de 1958 et 2010 ont donc été catégorisées pour correspondre aux usages de 1860 : forêt, pâquis, culture, bâti, autre.

Les informations cartographiques de 1958 et 2010 correspondent à des occupations du sol (couverture biophysique du sol) plutôt qu'à des usages (finalité socio-économique), puisque issues de photo-interprétation (Comber *et al.*, 2008). Malgré cette distinction dont il faut tenir compte, les usages définis sur la carte de 1860 semblent correspondre à des occupations du sol assez précises, de la même manière que les occupations du sol de 1958 et 2010 paraissent correspondre à des usages précis. Pour les classes « forêt », « culture » et « bâti », la

correspondance entre l'usage et l'occupation pose peu de problème. Pour la classe « autre » qui regroupe les roches nues et les zones en eau, il s'agit plutôt d'une occupation du sol. C'est en revanche pour la classe « pâture » que la correspondance entre usage et occupation du sol est plus délicate. En 1860, la pâture semble se situer en garrigue et au niveau des pelouses de crête. Par conséquent, la garrigue et les pelouses pâturées de 1958 et 2010 ont été associées à l'usage « pâture ». À toutes les dates, la classe « culture » regroupe tous les types de culture ainsi que les prairies de fauche.

II.2.1.4.2. Résolution spatiale

Les résolutions spatiales des cartes ont été homogénéisées, notamment au niveau des surfaces forestières et de la représentation des routes. La représentation démesurée des routes sur la carte d'État-Major exagérait la taille des trouées voire divisait des massifs forestiers, souvent sans justification. Les routes ont donc été digitalisées et fusionnées à l'occupation du sol adjacente sur la carte d'occupation du sol de 1860. Pour assurer la correspondance, les trouées causées par les routes dans la couche de forêt de 2010 ont également été intégrées au massif forestier concerné. De plus, comme aucun seuil de surface minimale des bois n'existe sur la carte d'État-Major, celle-ci a été fixée à 0.5 ha pour correspondre aux critères de l'IGN-IFN.

II.2.2. Données biophysiques

II.2.2.1. Topographie

Nous avons étudié cinq variables topographiques : l'altitude, la pente, les gradients d'exposition Nord-Sud et Est-Ouest ainsi que l'indice de position topographique (TPI).

Les rasters d'altitude (m), pente (%) et exposition (degrés) ont été extraits à partir d'un modèle numérique de terrain précis à 25 m issu de la BD ALTI®. Etant donné que l'exposition est une variable circulaire (même signification écologique des valeurs proches de 0° et de 360° (exposition Nord)), cette variable a été transformée en deux variables : un gradient Nord-Sud et un gradient Est-Ouest (voir équations ci-dessous). Ces deux variables varient de -1 à +1, -1 signifiant respectivement Sud et Ouest, +1 signifiant respectivement Nord et Est.

$$\textit{Gradient Nord} - \textit{Sud} = \cos(\textit{EXPO} \times \pi \div 180)$$

$$\textit{Gradient Est} - \textit{Ouest} = \sin(\textit{EXPO} \times \pi \div 180)$$

L'indice de position topographique (TPI pour Topographic Position Index) a été calculé à partir du modèle numérique de terrain grâce à l'extension « Topographic Tools » de ArcGIS 10.3 (Jenness, 2006). Pour chaque pixel du raster, le TPI correspond à la différence d'altitude entre ce pixel et tous les pixels environnants : si le pixel est plus bas en altitude, il aura une valeur négative, et inversement (Weiss, 2001 ; Figure II-4). La méthode utilisée est une méthode de voisinage par cercle (Annexe 13). Le TPI a été calculé selon un rayon de 100 m, 500 m, 1000 m et 2000 m, car il est dépendant de l'échelle (Jenness, 2006 ; Figure II-5).

L'amplitude et la moyenne de ces variables sont données dans la table III-1.

II.2.2.2. Type de substrat

Les données de géologie sont issues d'une carte géologique au 1:50 000^e produite spécialement pour le PNRL par le BRGM (© 1998). Les 52 formations géologiques ont été regroupées en 3 catégories de substrats selon les propriétés communes (teneur en calcaire, granulosité potentielle du sol) susceptibles d'affecter la productivité agricole : substrats meubles (alluvions, colluvions et calcaire sableux et molasses ; 44 % du PNRL), substrats durs (calcaires durs et conglomérats ; 38 % du PNRL) et autres substrats non productifs (substrats acides, marnes et argiles ; 18 % du PNRL) (Annexes 14 et 15).

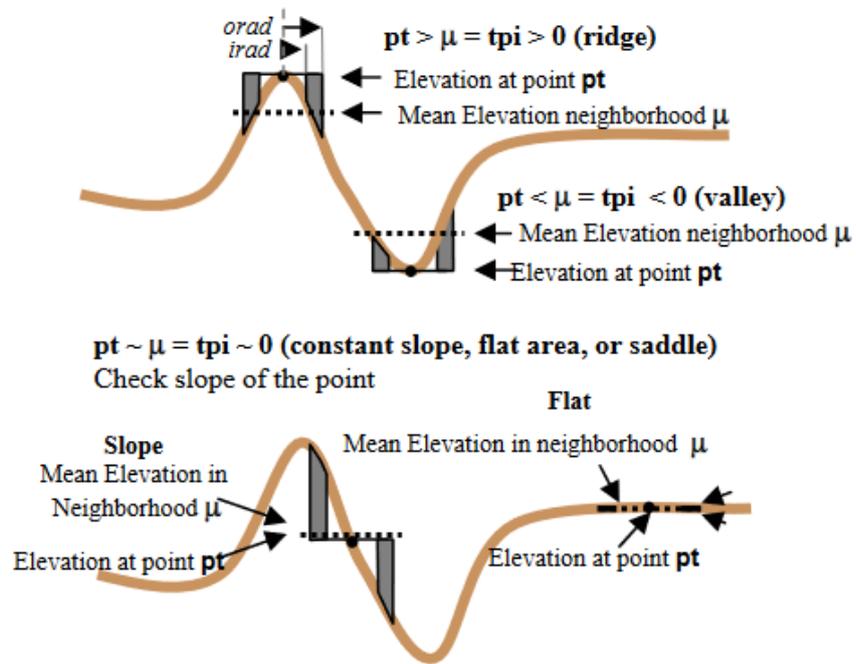


Figure II-4. Méthode de calcul du TPI (Weiss, 2001)

TPI Values at 3 Different Scales

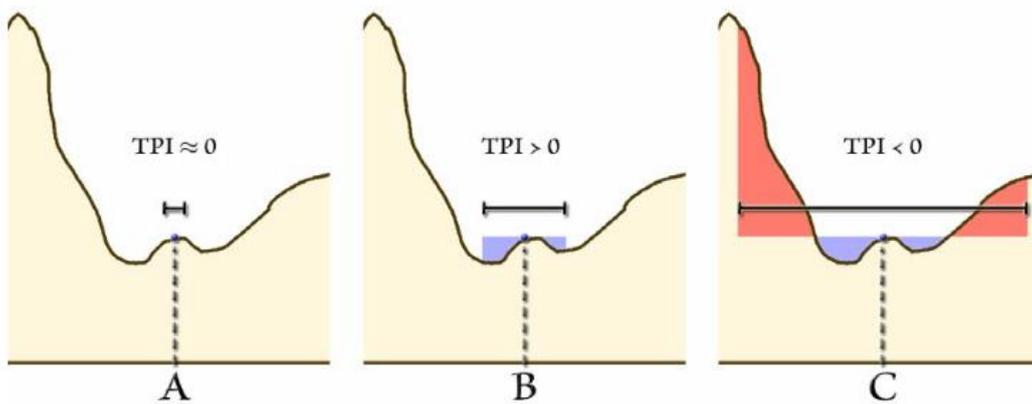


Figure II-5. Sensibilité du TPI à l'échelle utilisée (Jenness, 2006)

II.2.2.3. Pédologie

Les cartes des sols ont été réalisées par la Société du Canal de Provence (SCP) pour l'ensemble de la région PACA. Elles sont disponibles au 1:100 000^e pour le Vaucluse mais seulement au 1:250 000^e pour les Alpes-de-Haute-Provence. Dans cette carte au 1:250 000^e, les formations pédologiques précises appelées Unités Typologiques de Sol (UTS), identifiées dans les cartes au 1:100 000^e, sont regroupées spatialement en Unités Cartographiques de Sol (UCS) au sein desquelles elles ne sont pas différenciées. Seuls les pourcentages des différentes UTS sont renseignés. Les 45 UCS présentes sur le territoire ont été regroupées en 8 catégories selon les UTS dont elles sont constituées, à l'aide d'une CAH sous le logiciel R (Annexe 16).

Les propriétés physiques des sols sont également fournies sous forme de raster à l'échelle européenne par l'ESDAC (European Soil Data Centre ; <http://esdac.jrc.ec.europa.eu/>; Panagos *et al.*, 2012). Ces informations sont présentées sous forme de pixels de 500 x 500 m. Les variables récoltées pour la thèse sont la réserve utile en eau (AWC), la densité apparente (BULK), ainsi que la teneur en sables (SAND), limons (SILT), argiles (CLAY) et éléments grossiers (COARSE.F) dans les 20 premiers centimètres du sol (Ballabio *et al.*, 2016 ; Annexe 17). L'amplitude et la moyenne de ces valeurs sont données dans la table III-1.

II.2.2.4. Réseau de cours d'eau

Les cours d'eau principaux (longueur minimum de 5 km) ont été extraits de la BD Carthage® de l'IGN (2013) (Annexe 18).

II.2.3. Données socio-économiques

II.2.3.1. Réseau routier principal de 1860, 1958 et 2010

La couche des routes principales de 1860 a été créée à partir de la BD TOPO® Route de l'IGN, mais seules les routes présentes sur la carte d'État-Major et cartographiées avec un double trait ont été conservées. Cette sélection a été réalisée à l'aide d'un contrôle visuel de la carte d'État-Major. La couche des routes principales de 1958 a été photo-interprétée à partir de la BD ORTHO® Historique et digitalisée manuellement. La couche des routes principales de 2010 est tirée de la BD TOPO® Route de l'IGN-IFN (2009). Seules les routes goudronnées ont été conservées (Annexe 19).

II.2.3.2. Population municipale totale et liée au secteur agricole

Pour chacune des 85 communes incluses dans le PNRL, la population municipale de 1861 et le nombre total d'agriculteurs de 1851 ont été récupérés à partir des sites des archives départementales du Vaucluse (archives.vaucluse.fr) et des Alpes-de-Haute-Provence (www.archives04.fr). Les populations municipales de 1954 et de 2012 ainsi que les populations d'agriculteurs de 1968 et de 1999 ont été récupérées depuis le site de l'INSEE (www.insee.fr) (Annexes 6 et 7).

II.2.3.3. Réseau de canaux

Les canaux (canaux et chenaux sans contrainte de longueur) ont été extraits de la BD Carthage ® de l'IGN (2013) (Annexe 20).

II.2.4. Autres données cartographiques

D'autres données cartographiques ont été utilisées pour les chapitres IV, V, et VI pour caractériser les forêts actuelles.

L'essence dominante et l'ouverture de la canopée ont été récupérées à partir de la BD Forêt® v2. L'essence dominante comporte 16 catégories, créées à partir des types forestiers renseignés dans la BD Forêt ® v2 (Annexe 21).

Le type de propriété forestière (domaniale, communale ou privée) a été fourni par le Parc du Luberon (Annexe 5).

La surface d'habitat correspond à la surface d'un massif dont l'essence dominante est la même, indépendamment des autres variables (notamment l'usage passé). Elle a été calculée à partir de la BD Forêt® v2 grâce au logiciel ArcGIS 10.3.

La distance à la lisière et la distance aux routes et chemins correspondent respectivement à la distance euclidienne de chaque point échantillonné à la plus proche interface de forêt avec un milieu ouvert (couche BD Forêt® v2) et à la plus proche route ou chemin (couche BD TOPO® Route). Pour la dernière, une variable a été créée pour chaque type de route : route goudronnée, piste, chemin, sentier. Chacune de ces variables a été calculée à l'aide du logiciel ArcGIS 10.3.

La carte des étages de végétation a été fournie par le Parc du Luberon et comporte trois étages : méso-méditerranéen, supra-méditerranéen et montagnard-méditerranéen (Annexe 22).

II.2.5. Données écologiques

II.2.5.1. Relevés floristiques SILENE

La base de données naturaliste SILENE (Système d'Information et de Localisation des Espèces Natives et Envahissantes), pour la partie flore, est gérée et mise à disposition par les Conservatoires Botaniques Nationaux de Porquerolles et Alpin (<http://flore.silene.eu>). Elle couvre l'ensemble de la région méditerranéenne (région PACA et ancienne région Languedoc-Roussillon) et est alimentée par les relevés de terrain des botanistes professionnels ou amateurs, dans le cadre de programmes ou de pérégrinations naturalistes. L'objectif de cette base de données est de fournir une couverture de la distribution des espèces présentes dans le territoire considéré, dans le but notamment de réaliser des atlas, des évaluations sur la patrimonialité des espèces, etc.

Sur le PNRL, 29 679 relevés contenant 181 069 occurrences d'espèces ont été récupérés sur cette base. Les relevés sont hétérogènes :

1. On y retrouve des relevés de terrain, des notes issues de la bibliographie, de carnets de terrain ou d'herbiers, datés de 1966 à 2015.
2. Le niveau des contributeurs peut varier. Dans tous les cas, chaque relevé est soumis à vérification par les administrateurs de la base (cohérence par rapport à l'aire de répartition, rareté, etc.).
3. La précision varie du point GPS à la commune.
4. Les relevés ne sont pas soumis à un protocole spécifique. Ainsi, la distribution des relevés sur le territoire n'est pas aléatoire ou systématique mais est fortement corrélée à la présence de chemins de randonnées ou de pistes. Cela peut notamment s'expliquer par le caractère dissuasif de certains milieux, notamment les sous-bois couverts de buis ou les garrigues à chêne kermès. Les espèces rares ou patrimoniales sont recherchées et donc surreprésentées, si on les compare à un jeu de données théorique qui aurait une distribution aléatoire. À l'inverse, certaines espèces communes peuvent alors être sous-échantillonnées, victimes de censure. En outre, la plupart sont de simples pointages d'espèces, c'est-à-dire que les relevés en question correspondent à une seule occurrence d'espèce, alors que dans d'autres cas l'exhaustivité est recherchée. Selon les contributeurs de la base, certains groupes d'espèces peuvent être surreprésentés. C'est le cas par exemple des orchidées, principaux taxons auxquels la Société Française d'Orchidophilie contribue.

L'utilisation de cette base de données a donc nécessité un nettoyage et une sélection au préalable, afin d'en extraire un échantillon relativement homogène et statistiquement exploitable. Ont été sélectionnés les relevés dont la position géographique était précise (points GPS), réalisés après 2000 sur des substrats calcaires. De plus, seuls les relevés situés à plus de 5 m de tout type de route ou chemin et contenant plus de 10 espèces ont été retenus. Les relevés de plus de 10 espèces ont en effet été considérés comme recherchant l'exhaustivité (Annexe 23).

Ainsi, sur les 29 679 relevés et 181 069 occurrences d'espèces de la zone d'étude, 1479 relevés et 33 901 occurrences d'espèces ont été analysés. Pour chaque relevé, les informations sur la localisation et la date fournies par la base SILENE ont été utilisées : le mois et l'année, la latitude et la longitude.

II.2.5.2. Données terrain

Le chapitre VI se base sur des données de terrain acquises pendant la thèse. Nous avons relevé des données de végétation, stationnelles, et pédologiques. Le détail de la récolte de ces données est fourni au chapitre VI et en annexe 24.

II.2.5.3. Traits fonctionnels et préférences écologiques

Aucun trait n'a été mesuré dans le cadre de la thèse, ceux-ci ont été récupérés à partir de bases de données existantes. L'utilisation de données générales ou collectées sur d'autres études permet toutefois une analyse cohérente dans la mesure où un nettoyage adéquat des données est effectué et où le lieu de récolte des données n'est pas trop éloigné du site d'étude (Cordlandwehr *et al.*, 2013). Les « traits » étudiés dans cette analyse sont des traits fonctionnels mais également des préférences écologiques, que certains ne considèrent pas comme des traits (Violle *et al.*, 2007), mais qui permettent tout de même de mettre en évidence des différences entre communautés floristiques selon l'ancienneté de l'état boisé (voir I.4.3.2).

Parmi les sources identifiées (Annexe 25), les traits fonctionnels et préférences écologiques ont été récupérés à partir des bases de données BASECO (Gachet *et al.*, 2005) et Baseflor (Julve, 1998). Les valeurs indicatrices d'Ellenberg adaptées aux espèces italiennes (Pignatti *et al.*, 2005 ; Guarino *et al.*, 2012) ont également été utilisées. Les traits non disponibles dans ces bases ont été récupérés à partir de la flore de France méditerranéenne (Tison *et al.*, 2014). Le détail des traits est donné dans le tableau V-2.

II.3. Démarche méthodologique générale

Le présent paragraphe est destiné à présenter la démarche méthodologique dans son ensemble (Figure II-6). La méthode employée dans chaque partie de la thèse est détaillée dans les chapitres correspondants, de même que les variables explicatives issues des données décrites ci-avant. En revanche, la nature des données et la méthode de création ou de récupération de ces données sont développées dans la partie II-2.

Les objectifs du chapitre III sont de décrire les trajectoires temporelles des changements d'usages et d'expliquer les déterminants biophysiques, socio-économiques et paysagers de la distribution des usages et de leurs changements au cours du temps. Pour ce faire, à l'aide d'un Système d'Informations Géographiques développé avec le logiciel ArcGIS, un maillage systématique a été généré sur l'espace géographique du PNRL, créant 1916 points disposés selon une maille de 1×1 km, auxquels ont été affectées les données cartographiques. Une matrice des transitions a été créée pour analyser les trajectoires (Pontius *et al.*, 2004). L'effet des déterminants biophysiques, socio-économiques et paysagers sur la distribution et les changements des usages a été analysé grâce à des régressions logistiques des fonctions GAM sur R. Cette méthode permet de mettre en évidence les effets propres de chaque prédicteur.

Le chapitre IV a pour objectif la comparaison des caractéristiques stationnelles des forêts actuelles selon leur ancienneté et leurs usages passés. Pour cela, les mêmes points que précédemment ont été utilisés, auxquels ont été ajoutées, en plus des données cartographiques, des données stationnelles (Figure II-6). Les analyses ont été menées à l'aide de modèles linéaires et de tests du χ^2 .

L'objectif du chapitre V est d'analyser l'effet des usages passés et de la continuité forestière temporelle sur la flore de sous-bois actuelle. Ce chapitre se base sur des données écologiques (flore et traits) récupérées depuis des bases de données existantes. À chaque relevé de végétation ont été attribuées des variables cartographiques et stationnelles à l'aide d'ArcGIS. L'effet des usages passés sur la structuration des communautés a été analysée à l'aide d'ACC, la réponse des espèces aux gradients historiques a été analysée à l'aide de régressions logistiques, et l'analyse des réponses des traits de vie a été conduite à l'aide de modèles linéaires et d'analyses de χ^2 portant uniquement sur les espèces influencées par les usages passés.

Enfin, l'objectif du chapitre VI est de tester l'effet des usages passés sur la flore et les sols tout en comparant les méthodes d'écologie historique utilisées (cartes anciennes et traces *in situ*). Des relevés de végétation et de sol ont été conduits dans 100 placettes appariées (pour réduire l'effet des variables stationnelles) et les effets des usages passés ont été analysés à l'aide de modèles linéaires mixtes (sols) et d'analyse multivariée de type RDA (flore).

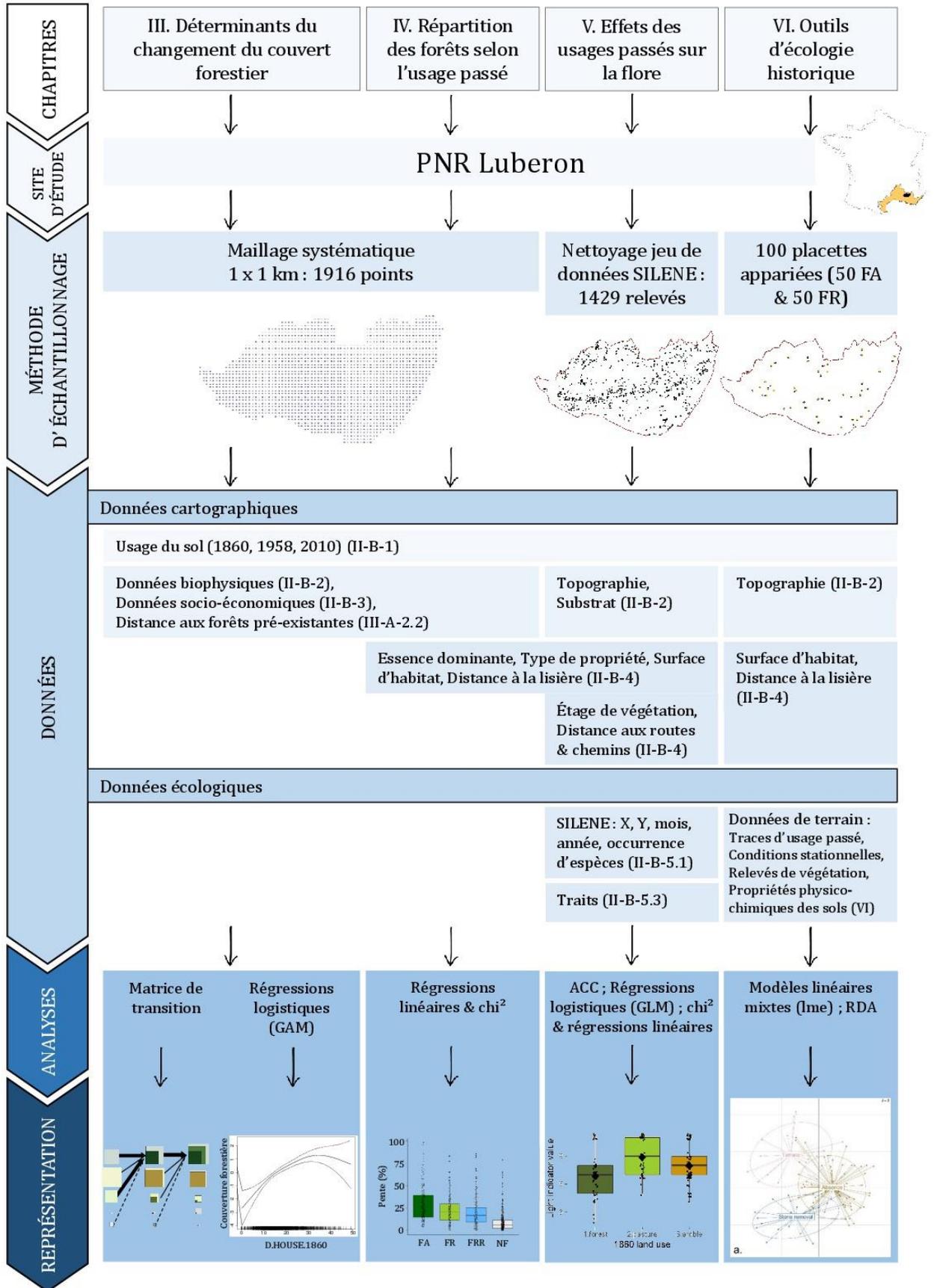


Figure II-6. Démarche méthodologique générale



III. Déterminants de la distribution spatiale des usages et de la reconquête forestière

Cette partie se réfère à un article publié dans *Landscape Ecology* en janvier 2018.

Abstract

Land use and land cover (LULC) change is a major part of environmental change. Understanding its long-term causes is a major issue in landscape ecology. Our aim was to characterise LULC transitions since 1860 and assess the respective and changing effects of biophysical and socioeconomic drivers on forest, arable land and pasture in 1860, 1958 and 2010, and of biophysical, socioeconomic and distance from pre-existing forest on forest recovery for the two time intervals. We assessed LULC transitions by superimposing 1860, 1958 and 2010 LULCs using a regular grid of 1x1 km points, in a French Mediterranean landscape (195,413 ha). We tested the effects of drivers using logistic regressions, and quantified pure and joint effects by deviance partitioning. Over the whole period, the three main LULCs were spatially structured according to land accessibility and soil productivity. LULC was driven more by socioeconomic than biophysical drivers in 1860, but the pattern was reversed in 2010. A widespread forest recovery mainly occurred on steeper slopes, far from houses and close to pre-existing forest, due to traditional practice abandonment. Forest recovery was better explained by biophysical than by socioeconomic drivers and was more dependent on distance from pre-existing forest between 1958 and 2010. Our results showed a shift in drivers of LULC and forest recovery over the last 150 years. Contrary to temperate regions, the set-aside of agricultural practices on difficult land has strengthened the link between biophysical drivers and LULC distribution over the last 150 years.

III.1. Introduction

Human activities are estimated to have transformed or degraded some 50% of the land surface up to now, mostly through agriculture (Kareiva *et al.*, 2007). One major issue of land use and land cover (LULC) change worldwide is biodiversity loss, through habitat loss and fragmentation and landscape homogenisation (Foley *et al.*, 2005; Lambin and Geist, 2006). The study of LULC change is of crucial importance for understanding how the past shapes current landscapes and ecosystem functioning, and to better anticipate the consequences of current landscape modifications (Antrop, 2005; Kaim *et al.*, 2016). LULC change is predominantly induced by human activities, which are conditioned by external constraints or facilitations (Lambin *et al.*, 2001; Bürgi *et al.*, 2004; Mitsuda and Ito, 2011). Bürgi *et al.* (2004) defined five types of LULC change: natural, socioeconomic, political, technological and cultural but two groups are mostly considered: natural (or biophysical) and socioeconomic drivers (Wulf *et al.*, 2010; Mitsuda and Ito, 2011). Biophysical drivers (climate, topography, soil) contribute to the development of adapted vegetation and inhibit or ease land use, while socioeconomic drivers (population size and composition, land prices, infrastructure network, etc.) reflect direct or indirect human pressure on land (Mitsuda and Ito, 2011). These two groups of drivers can be variably correlated or intrinsically intertwined (Mitsuda and Ito, 2011), and so causal relationships between drivers and LULC change may be difficult to elucidate. Depending on the geographical context (lowlands or mountains), biophysical attributes can strongly guide human activities (density of settlement, transport infrastructures, proportion of agriculture) and thus be a major driver of land use compared with socioeconomic drivers (Odgaard *et al.*, 2014).

After the last glaciation, forest cover became gradually predominant in European landscapes (Kaplan *et al.*, 2016). Since the Neolithic, forest cover has lost ground to agriculture, with short periods of limited recovery (Kaplan *et al.*, 2009; Barbier *et al.*, 2010). A sudden upturn in forest cover, known as the forest transition (Mather, 1992), occurred during the 19th century in Europe, due to land abandonment and land protection. In France, like in several other European countries, the drivers of forest transition were rural depopulation, improved crop yields, which reduced the need for agricultural expansion, the development of new sources of energy in addition to fuelwood and the development of transport infrastructures, which reduced the need for local subsistence (Mather *et al.*, 1999; Koerner *et al.*, 2000).

Factors frequently related to forest recovery, or land abandonment leading to forest recovery, are slope, soil productivity or fertility, distance from roads, and distance from pre-existing forest. Steeper slopes and unproductive soils appear to maintain forest cover or enhance forest recovery (Flinn *et al.*, 2005; Mitsuda and Ito, 2011; Lieskovsky *et al.*, 2015), and forest recovery or land abandonment is more likely to occur far from roads (Flinn *et al.*, 2005; Mitsuda and Ito, 2011;

Schweizer and Matlack, 2014). Forest recovery has also mostly occurred closer to pre-existing forest (Crk *et al.*, 2009; Wulf *et al.*, 2010; Puddu *et al.*, 2012). Among studies that quantified the amount of variability of LULC or LULC change explained by different drivers, along with the pure and joint effects of each group of drivers (Van Doorn and Bakker, 2007; Wulf *et al.*, 2016), none have included the effect of distance from pre-existing forest. In this paper, we quantified the additive effects of three types of drivers (biophysical, socioeconomic and distance from pre-existing forest) to disentangle their pure and joint effects.

The Mediterranean region is characterised by strong biophysical constraints compared to temperate regions: water limitations due to hot and dry summers and a hard calcareous substrate with a high stone content result in a specific agriculture (vineyards, olive trees, lavender). A rugged topography led farmers to cultivate slopes, resulting in the traditional Mediterranean landscape characterised by terraced crops and extensive grazing. Studying Mediterranean landscapes is thus of particular interest when seeking to quantify and disentangle the respective effects of drivers of LULC and LULC change. Also, drivers of LULC and forest recovery may differ in the Mediterranean region compared to temperate or lowland regions, where biophysical and socio-historical contexts are different.

Since current landscapes result from very long-term changes (Foley *et al.*, 2005), access to LULC data dating back more than only a few decades is of crucial importance (Bender *et al.*, 2005a; Bieling *et al.*, 2013; Wulf *et al.*, 2016). Besides, the effect of former land use on ecosystems can modify forest plant communities and soil properties for centuries (Dupouey *et al.*, 2002a). Throughout Europe, the recent availability of precise historical maps dating back to the beginning of the 19th century now allows the reconstruction of remote-past landscapes and helps gain a better understanding of long-term change (Kaim *et al.*, 2016). However, drivers of forest cover change have rarely been assessed on both large spatial and temporal scales (more than 1000 km² and more than 100 years) (but see Flinn *et al.*, 2005; Wulf *et al.*, 2016). Assessing LULC change with more than two dates allows proper quantification of LULC turn-over and identification of temporal discontinuities in LULC change (Zhou *et al.*, 2011). Yet studies of LULC change over a long time span, with a high temporal resolution and over a large spatial extent are very scant (Wulf *et al.*, 2010; De Keersmaeker *et al.*, 2015).

Forest cover dynamics can only be fully understood by combining LULC transitions (where did forest cover come from?) and drivers of forest cover change (why did this transition occur here?). We set out to assess the effect of drivers on forest recovery, and to combine it with the changing effect of drivers on LULC over time. We assessed LULC spatial distribution and forest recovery since 1860 in the Regional Natural Park of Luberon, a typical Mediterranean landscape. Firstly, we characterised LULC change and persistence since 1860 by focusing on the four main LULC

available at each date: forest, arable land, pasture and built areas. Secondly, we quantified the effects of biophysical and socioeconomic drivers on forest, arable land and pasture in 1860, 1958 and 2010, and the effects of biophysical and socioeconomic drivers and distance from pre-existing forest on forest recovery for the two time intervals. We specifically addressed the following questions:

- At the expense of what LULC did forest recovery take place?
- What biophysical and socioeconomic drivers explain the spatial distribution of LULC and how did their effects change between 1860 and 2010?
- What biophysical, socioeconomic and landscape drivers explain the spatial distribution of forest recovery and how did their effects change between 1860 and 2010?

III.2. Methods

III.2.1. Study area

The Regional Natural Park of Luberon (PNRL) is located in the eastern French Mediterranean region (43°39'N 44°02'E, 4°58'E 5°55'E) and covers 195 413 ha (Figure III-1). The climate is Mediterranean with mild humid winters and hot dry summers (annual mean precipitation 710 mm, mean temperature 13 °C) (Varese, 1990). Elevation ranges from 51 m to 1252 m. The land is mostly calcareous (95%) except for an acidic substrate strip in its northern part. This rural area is currently composed of 81 small towns (35–4775 inhabitants) and four medium-size towns (12 000–25 000 inhabitants). More than half of the PNRL is now covered by forest (55%). Agricultural land supports annual crops (59%), vineyards (26%), tree crops (13%) and meadows (2%).

Forest transition occurred in Provence during the 19th century. Until the mid-19th century the economy of the region was based on an agro-sylvo-pastoral system: sheep and goats, bred for wool and milk, roamed in forest and *garrigue* which served as pasture; their manure and some forest products (boxwood and dead leaves) were used to fertilise crops. Forests were mostly coppiced for firewood, tanning (oak bark) and grazing. The rural population peaked in the period 1830–60, and forest cover shrank correspondingly (Appendix S1). The economic system was no longer compatible with population growth and economic pressure from the national and regional markets (Chalvet, 2006). Administrative laws were enacted in 1860 and 1864 to restore forest cover and curb soil erosion (Fourchy, 1963; Gilbert, 1989). Forest grazing regulation and the setting-up of a new economic market made pastoralism a less profitable activity, so local farmers and shepherds gradually changed their practices (Chalvet, 2006). In this context, also

characterised by the industrial revolution, the region experienced great rural exodus. Land abandonment allowed forest to recover naturally (monospecific plantations were of minor importance) and since the early 19th century, forest cover gradually increased (Figure III-2, Appendix S2). The rural population continued to decline during the first half of the 20th century, partly due to the Great War of 1914–18 (Appendix S1). After 1960, rural population rose again following 'rurbanisation'. Since then, the tertiary sector has been growing rapidly at the expense of agriculture. In 1977, the Regional Natural Park of Luberon (PNRL) was created with the main objective of reconciling economic development and the preservation of traditional rural activities.

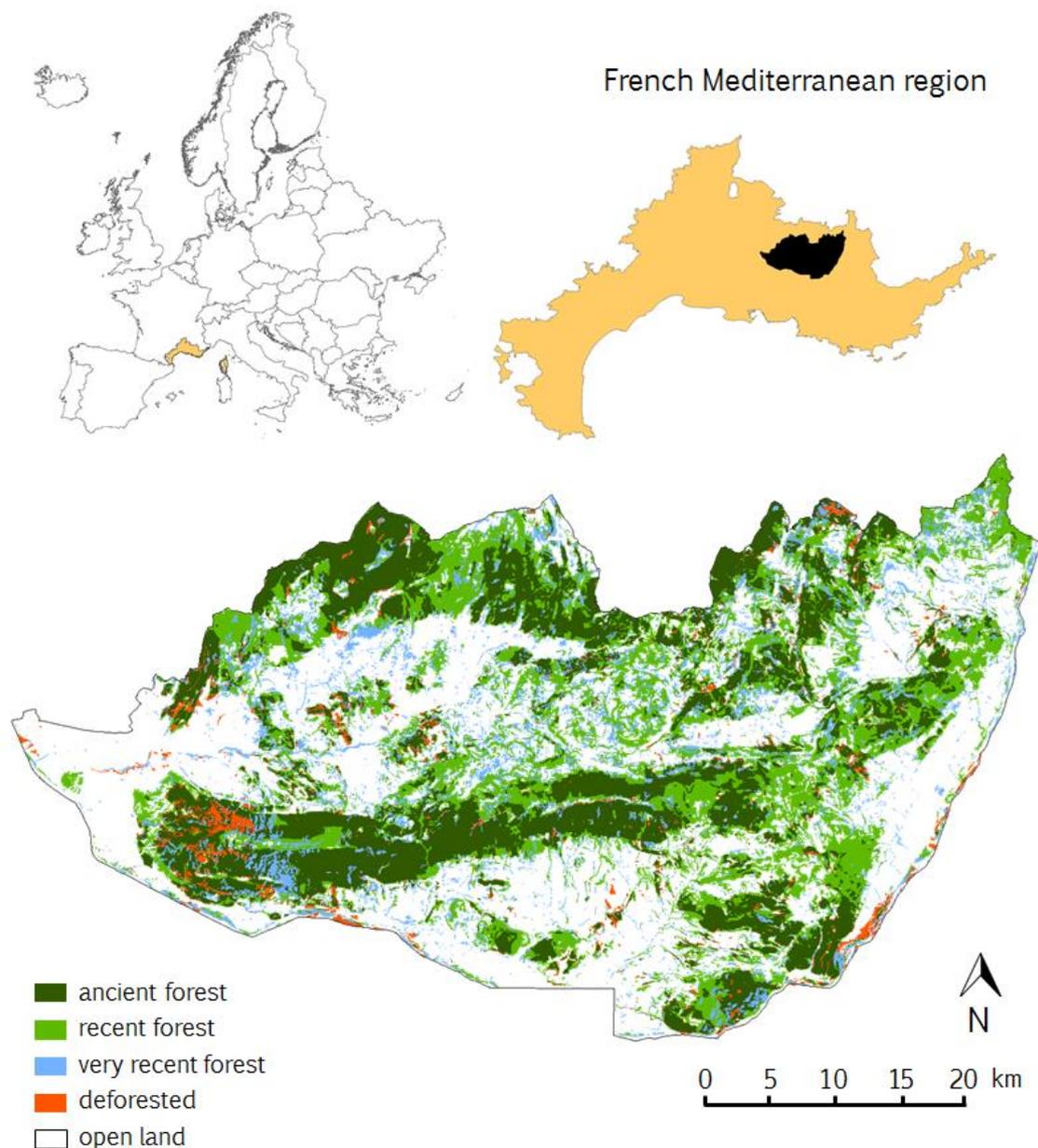


Figure III-1. Study area and forest cover change since 1860. Forest cover change is represented according to 1860, 1958 and 2010 forest cover. Ancient forest: persistent since 1860; recent forest: developed between 1860 and 1958; very recent forest: developed between 1958 and 2010; deforested: deforested between 1860 and 2010.

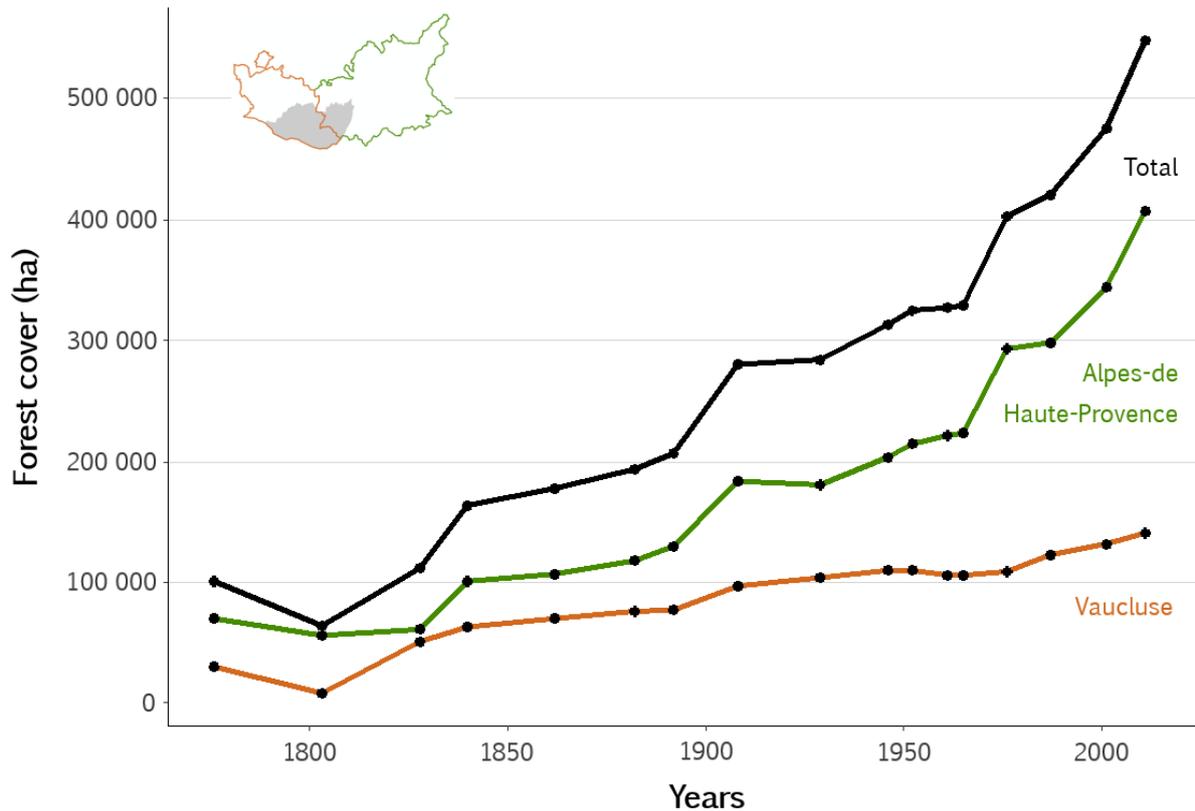


Figure III-2. Forest cover change (in ha) in Vaucluse and Alpes-de-Haute-Provence since 1776. See S2 for further details on the historical sources used.

III.2.2. Data

We created a systematic 1000×1000 m grid of points covering the whole study area (1916 points), and extracted LULC at each date and data for each spatially explicit factor (see Kaim *et al.*, 2016).

III.2.3. LULC maps

The 1860 LULC map was digitised from the État-Major map (1858–61 in the study area) (Salvaudon *et al.*, 2012). The map scale was 1:40 000 and the median position error about 26 m after georeferencing. LULC in 1958 was photo-interpreted at point scale using 1953 and 1958 aerial orthophotographs. The 2010 LULC map resulted from a combination of contemporary maps (forest cover map (BD Forêt® v2), built area map (BD TOPO® Bâti) and regional land cover). For all three dates, five land use categories were defined in accordance with the LULCs defined on the État-Major map: forest, arable land, pasture, built area, other. Arable land included all types of crops and hay meadows, while pasture corresponded to *garrigue* (Mediterranean sclerophyllous scrubland) and pastured grasslands. For further details, see Appendix S3.

III.2.2.2. Biophysical factors

Elevation, slope and aspect were extracted from a digital elevation model (DEM) with a resolution of 25 m, retrieved from the French database BD ALTI® (Table III-1). Aspect was transformed into northness (the cosine of aspect). Topographic position index (TPI) indicates the relative elevation of a point according to its surrounding environment: above (positive value) or below (negative value). It was derived from the DEM using the Topography Toolbox for ArcGIS 10.3 (Jenness *et al.*, 2013), using a circular neighbourhood method. After testing differing radii (4, 20, 40 and 80 cells), the TPI calculated within a 4-cell radius was retained, as this scale explained the higher deviance for all LULCs. We used a 1:50 000 geological vector map (©BRGM (French geological Survey), 1998) to assess soil potential productivity for agriculture. The 52 geological formations were simplified into three groups according to their potential agricultural productivity: loose substrates (alluvial and colluvial deposits, molasse), hard substrates (hard limestone and conglomerates) and other substrates (acidic, marl and clay soils). We also used physical characteristics of topsoil (top 20 cm) from the European Soil Data Centre (ESDAC, <http://esdac.jrc.ec.europa.eu/>; Panagos *et al.*, 2012) with a resolution of 500 m: available water capacity (AWC), sand, silt, clay and coarse fragment content (COARSE.F) (Ballabio *et al.*, 2016). Finally, we retrieved the natural waterway network from the BD Carthage® 2013 (<http://professionnels.ign.fr/bdcarthage>), keeping only the main rivers, and then calculated the distance from the nearest river (D.RIVER). Biophysical factors were assumed to be stable throughout the study period.

III.2.2.3. Socioeconomic factors

We retrieved the 1861 communal population and 1851 farmer population figures from the departmental archives (<http://archives.vaucluse.fr>; <http://www.archives04.fr>) and 1954 and 2012 communal population and 1968 and 1999 farmer population figures from the National Institute of Statistics and Economic Studies (INSEE, <https://www.insee.fr>). Communal population density and farmer density (POP.DENS and FARMER.DENS, respectively) were obtained from the census data for each municipality divided by the municipal area (stable throughout the study period). To assess the effect of distance from transport infrastructure (D.ROAD) or houses (D.HOUSE), we used the main road network and the built area cover at each date (see sources in Table III-1). We also examined distance from town centre (D.CENTRE), elevation difference with town centre (ELE.DIFF) and distance from the nearest canal (D.CANAL). For each point, the town centre corresponded to the old village part of its municipality and was extracted from the 1860 LULC map. The canal network was retrieved from the BD Carthage® 2013. Distance variables were the Euclidian distance between each point and the nearest edge of the focal object on the

corresponding map. Socioeconomic factors corresponded to the data available closest to each date, except for town centre and canal network, assumed to be stable throughout the study period (Table III-1).

Finally, we calculated the distance from the nearest pre-existing forest edge from LULC maps, and only tested its effect on forest recovery.

Table III-1. Biophysical, socioeconomic factors and distance from pre-existing forest: range, unit, source and date available in 1860, 1958 and 2010

Factor	Range and unit	Source	Date available
Biophysical factor			
Elevation	55 to 1210 m	DEM 25m (BD ALTI®)	
Slope	0 to 98%	Idem	
TPI	-26.2 to 25.9 m	Idem	
Northness	Exposure index: -1 (South) to 1 (North)	Idem	
Substrate type	3 categories: 44% loose, 38% hard and 18% other	©BRGM lithology map	
AWC	0.08 to 0.13	ESDAC	
SAND	14.2 to 57.3%	Idem	
SILT	28.4 to 58.4%	Idem	
CLAY	12.3 to 37.2%	Idem	
COARSE.F	6.7 to 36.9%	Idem	
D.RIVER	0.8 to 7294 m	2013 BD Carthage® map	
Socioeconomic factor			
POP.DENS	1861: 5 to 163.1; 1954: 1.7 to 323.4; 2012: 1.6 to 551.4 inhab.km ⁻²	Archives and INSEE	1861, 1954, 2012
FARMER.DENS	1851: 4.2 to 58; 1968: 0 to 23.7; 1999: 0 to 11.6 inhab.km ⁻²	Idem	1851, 1968, 1999
D.HOUSE	1860: 0 to 2414; 1958: 0 to 2598; 2010: 0 to 2697 m	1860, 1958 and 2010 land use map (built area)	1860, 1958, 2010
D.ROAD	1860: 1 to 7225; 1958: 0 to 2860; 2010: 0 to 2642 m	1860 and 1958 road maps, 2009 BD Route®	1860, 1958, 2009
D.CENTRE	41.2 to 10 300 m	Town centre	
ELE.DIFF	-294 to 789 m	DEM 25 m	
D.CANAL	0.1 to 19 060 m	2013 BD Carthage® map	
D.PREEX.FOREST	1958: 0 to 3174; 2010: 0 to 3209 m	1860 and 1958 land use maps	1860, 1958

III.2.3. Analysis

LULC transitions were obtained by crossing 1860, 1958 and 2010 LULC at point scale and synthesised in a transition matrix that quantified total gain and loss, net change and persistence, and the past and next transitions of each LULC (Pontius *et al.*, 2004). We converted the transition matrix into a transition diagram, following Cousins (2001).

The effect of all the drivers on LULC and forest recovery was assessed by logistic regressions (Van Doorn and Bakker, 2007; Schweizer and Matlack, 2014): we fitted models of LULC or forest recovery as a smooth function of the different drivers in a generalised additive model (GAM) with the R package *mgcv* (Wood, 2006) using a *logit* link function. To take into account spatial autocorrelation in our models (Beale *et al.*, 2010; Saas and Gosselin, 2014), we incorporated spatial effects as covariates using a smooth function of geographical coordinates (UTM Northing and Easting), as proposed by Eitzel *et al.* (2016). A Moran test was applied to assess the global autocorrelation in the model residuals using the R package *spdep* (Bivand, 2013); we defined point neighbourhood by Euclidian distance using a binary neighbours list and a maximal threshold distance of 2000 m (Appendix S4).

First, we ran nine models to analyse the effect of biophysical and socioeconomic factors on forest, arable land and pasture in 1860, 1958 and 2010, as they were the most important land uses in terms of area covered and economic interest. Demographic data were log-transformed, and distance data were square root-transformed before analysis to respect normality. Second, we analysed the effect of biophysical and socioeconomic factors and distance from pre-existing forest on forest recovery between 1860 and 1958 using the 1400 points not located in forest in 1860, and between 1958 and 2010 using the 1115 points not located in forest in 1958.

For each LULC at each date, each predictor was tested independently with a univariate model, then a multiple regression was performed using all the significant predictors (full model); if two predictors were correlated ($R > 0.6$), only the one explaining a higher deviance was included in the full model and the other was dropped (Appendix S5). Then, a parsimonious final model was obtained by sequentially dropping the single term with the highest non-significant p -value from the full model and re-fitting the model until only significant predictors remained. Model fit was followed by deviance partitioning to determine pure and joint effects of each group of predictors (Van Doorn and Bakker, 2007): biophysical, socioeconomic and spatial factors for the nine land use models, and biophysical, socioeconomic, spatial factors and distance from pre-existing forest for the two forest recovery models (Appendix S6). As elevation difference with town centre could

be considered as a biophysical as well as a socioeconomic factor, we averaged the two decomposition models with the variable considered first as a biophysical and then as a socioeconomic factor.

All the mapping data were processed using ArcGIS 10.3; statistical analysis was carried out using R software v. 3.2.5 (R development core team 2016).

III.3. Results

III.3.1. LULC transitions

In 1860, forest, arable land and pasture were the three main LULCs and arable land was predominant, while in 2010, forest became predominant and pasture was no longer a main LULC (Figure III-3). Forest and built-up area increased continuously from 1860 to 2010 (+103% and +664%, respectively), while arable land and pasture showed a continuous decrease (-31% and -72%, respectively). Over the whole period, 16.3% of 1860 forest was lost and 46% of the total area experienced at least one LULC change involving one of the five categories, with 30% and 23% of global LULC change between 1860 and 1958, and between 1958 and 2010, respectively (Appendix S7-4). Forest, arable land and pasture persistence since 1860 constituted 84%, 59% and 3% of their original cover, respectively (Figure III-3 and Appendix S7-3). In 1958, 56% of the forest cover originated from forest present in 1860, 27% from pasture and 16% from arable land. In 2010, 74% of the forest cover came from forest present in 1958, 12% from arable land and 13% from pasture. About 79% of 1860 pasture was reforested in 2010, and 28% of 1860 arable land was reforested in 2010. To a lesser extent, arable land was turned into pasture (5%, mostly between 1958 and 2010) or built area (7%, mostly between 1958 and 2010) (Appendix S7-4). Annual forest recovery rate was 0.45% in the first period (1860–1958) and 0.51% in the second one (1958–2010).

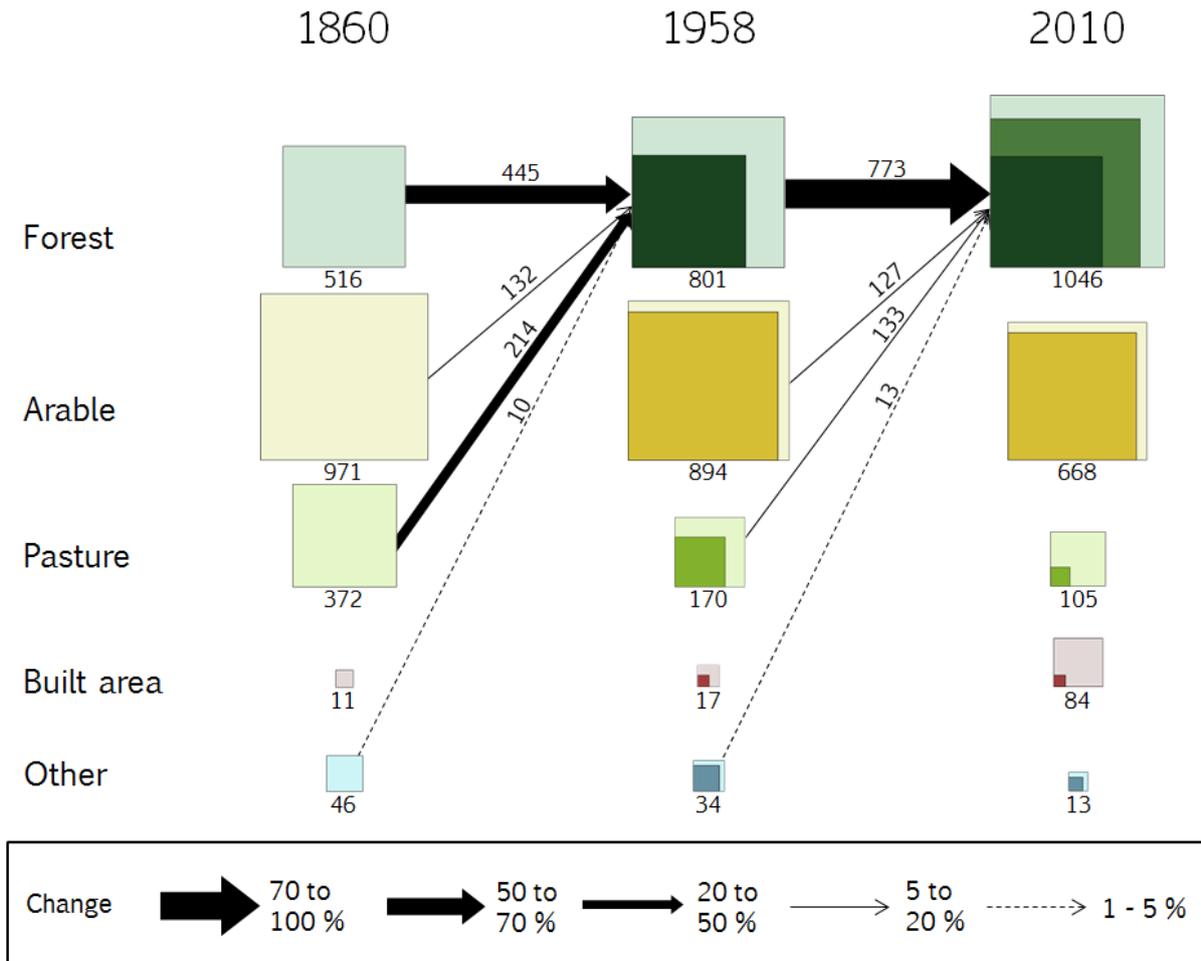


Figure III-3. LULC transition from 1860 to 2010. Each LULC area at a given date is represented by a proportional square. Persistence is represented by a darker square included in the total area square. Arrows represent percentage of LULC change regarding forest between 1860 and 1958 (or between 1958 and 2010), relative to the total amount of forest in 1958 (or 2010). For clarity, other LULC trajectories were not represented. The number of points of each LULC at each date is reported under each square and the number of points of transitions is reported above the corresponding arrow.

III.3.2. Drivers of LULC and forest recovery

Spatial autocorrelation in the model residuals was never significant for the threshold distance retained (Appendix S4) and the 11 models tested. The spatial term was always significant (Table III-2 and Table III-3).

III.3.2.1. Forest, arable land and pasture in 1860, 1958 and 2010

Slope, TPI, substrate type and D.HOUSE were the main drivers of LULC at each date (Table III-2). Elevation had no effect on the presence of arable land, but influenced pasture in 1860 and 1958, and forest in 2010: both pasture and forest frequencies increased on higher land (Appendix S8-1). Forest frequency was higher on steeper slopes in 1860, and reached an optimum for slopes

between 30% and 45% from 1958 onwards; pasture frequency was higher on intermediate and steep slopes (from 20%) and arable land frequency decreased with increasing slope (Appendix S8-2). According to chi-squared values, the effect of slope on forest and arable land frequency increased gradually from 1860 to 2010, but decreased for pasture. Arable land was always more frequent on flat topography (TPI = 0), pasture on convex topography (TPI > 0), and forest on concave topography (TPI < 0) (Table III-2, Appendix S8-3). Globally, forest was more frequent on hard substrates and less frequent on loose substrates at each date, whereas arable land showed the opposite pattern, and pasture was more often present on other substrates in 1860 (Figure III-4). The effect of substrate type on forest and arable land decreased gradually from 1860 to 2010, and was non-significant for pasture in 1958 and 2010. COARSE.F had an effect at each date on forest location only: forest mostly occurred on soils with higher coarse fragment content (Table III-2, Appendix S8-4). Forest occurrence increased farther from houses up to 600 to 1000 m; arable land occurrence was maximal at 50 m from houses and then decreased with distance from houses (Appendix S8-5), and this pattern became more pronounced in 1958 and 2010. In 1860, pasture occurrence peaked at 100–600 m from houses, but was not influenced by distance from houses after this date. Globally, forest had higher elevation than town centre, whereas arable land decreased with ELE.DIFF (Appendix S8-6).

The forest and arable land models in 1860, 1958 and 2010 globally explained between 44 and 55% of the total deviance. The pasture models explained 28% of the total deviance in 1860 but only 11% in 2010 (Table III-2). From 1860 to 2010, the ratio of the pure effects of biophysical drivers to the pure effect of socioeconomic drivers strongly increased for forest (from 0.9 to 4.1), slightly rose for arable land (from 1 to 1.5), and soared for pasture (from 1.7 to no significant effect of socioeconomic factors). The joint effect of biophysical, socioeconomic and spatial factors (for the three land uses and for each date) was always higher than the pure effect of any group of factors, except for pasture. The pure effect of the spatial factor on each LULC decreased from 1860 to 2010.

Table III-2. Final GAM models for major LULCs (forest, arable and pasture) at each date, and deviance partitioning (in %).

	1860			1958			2010		
	FOREST	ARABLE	PASTURE	FOREST	ARABLE	PASTURE	FOREST	ARABLE	PASTURE
LULC frequency	0.27	0.51	0.19	0.42	0.47	0.09	0.55	0.35	0.05
Significance and direction of effects									
Biophysical factors									
Elevation	-	-	6* (+)	-	-	16* (+)	20*** (+)	-	-
Slope	29*** (+)	61*** (-)	36*** (+)	81*** (opt)	102*** (-)	16** (+)	138*** (opt)	136*** (-)	-
TPI	-	25*** (opt)	7** (+)	35*** (-)	48*** (opt)	12** (+)	18** (-)	27*** (opt)	-
Substrate type	26***	38***	27***	20***	28***	-	17***	14***	-
COARSE.F	17*** (+)	-	-	19*** (+)	9** (-)	-	18*** (+)	-	-
SAND	13* (opt)	-	-	-	-	-	-	-	-
D.RIVER	-	7** (+)	-	-	31*** (+)	-	32*** (-)	35*** (+)	29*** (-)
Socioeconomic factors									
D.ROAD	9** (+)	15*** (-)	-	-	-	-	-	-	-
D.HOUSE	60*** (+)	137*** (-)	37*** (opt)	101*** (+)	191*** (-)	-	99*** (+)	176*** (-)	-
D.CENTRE	23*** (+)	20*** (-)	-	7** (+)	-	-	-	-	-
ELE.DIFF	9* (+)	10* (-)	-	9* (+)	8** (-)	-	7* (+)	17*** (-)	-
Spatial term	180***	99***	193***	136***	67***	146***	17*	49***	40***
Deviance partitioning									
PE(BIO)	4.65	5.45	4.10	8.95	14.20	5.20	10.15	13.95	2.55
PE(SOC)	5.05	5.25	2.40	4.20	6.20	0.00	2.50	9.60	0.00
PE(SPA)	11.90	4.90	14.00	7.90	3.10	17.70	1.20	2.90	7.00
JE(BIO, SOC)	2.90	3.20	-0.10	3.75	3.90	0.00	3.85	-0.25	0.00
JE(BIO, SPA)	5.40	6.75	6.36	4.15	3.20	6.50	9.00	5.25	1.55
JE(SOC, SPA)	3.85	5.60	0.70	2.80	4.35	0.00	1.95	1.95	0.00
JE(BIO, SOC, SPA)	15.85	13.15	0.74	16.35	20.05	0.00	18.05	15.10	0.00
Total explained deviance	49.60	44.30	28.20	48.10	55.00	29.40	46.70	48.50	11.10

The table gives χ^2 values of each predictor in the final model and total deviance explained (%) for each model used for the deviance partitioning. All models were applied on 1916 points. Northness, AWC, POP.DENS, FARMER.DENS and D.CANAL were tested, but were not significant. The direction of the relation between each LULC and each predictor is given by + (positive relation), - (negative relation) and 'opt' (optimum at intermediate values). See S8 for detailed relations. PE(BIO) = pure effect of biophysical factors; PE(SOC) = pure effect of socioeconomic factors; PE(SPA) = pure effect of spatial factor. All other lines correspond to the joint effect (JE) of the different combinations of these groups of factors.

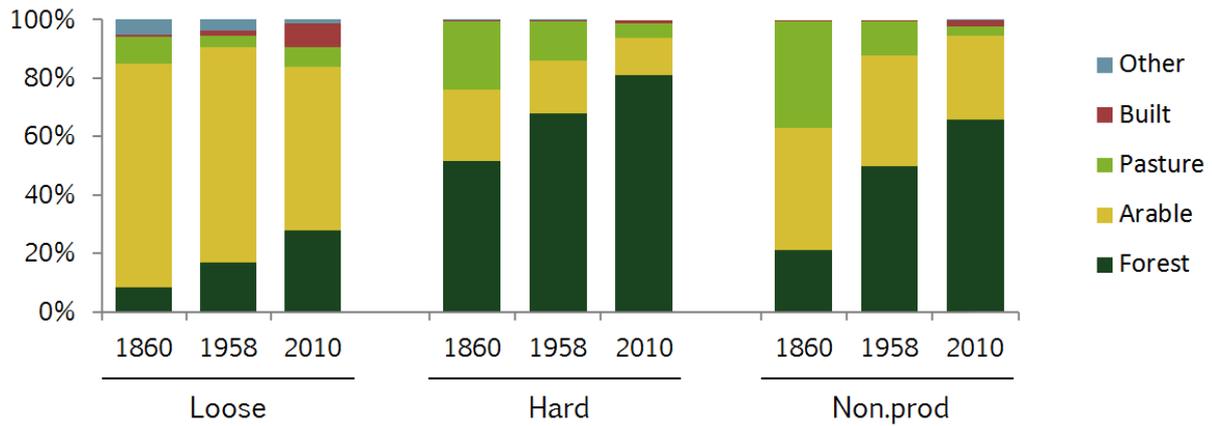


Figure III-4. Proportion of the five LULCs on different substrates (loose, hard and other substrates) in 1860, 1958 and 2010.

III.3.2.2. Forest recovery

Forest recovery from 1860 to 1958 depended on slope, substrate type, soil coarse fragment content, and distance from houses and from pre-existing forest (Table III-3): it occurred more frequently on slopes between 35% and 40%, on soils with higher coarse fragment content, mostly marls and clays, farther from houses, and closer to the 1860 forest edge (Figure III-5). Forest recovery from 1958 to 2010 depended on slope, distance from houses and from pre-existing forest, but was not influenced anymore by coarse fragment content and substrate type: it increased with increasing slope, with a local peak around 40%, peaked around 500 m from houses and increased with proximity to 1958 forest edge (Figure III-5). Slope and distance from houses had a stronger effect on forest recovery during the first period (1860–1958) than during the second one (1958–2010), while proximity to pre-existing forest displayed the reverse trend.

The models of forest recovery explained a similar proportion of deviance for the two periods (38% and 33%). During the first period, the pure effect of biophysical factors was predominant (at least twice as much as the other pure or joint effects). During the second period, the joint effect of biophysical, distance from pre-existing forest and spatial factors became predominant; and the pure effect of distance from pre-existing forest was higher than biophysical and socioeconomic pure effects. We note that all the terms including biophysical and socioeconomic factors (pure and joint effects) decreased and all the terms including distance from pre-existing forest (pure and joint effects) increased between the first and the second period.

Table III-3. Final GAM models for forest recovery from 1860 to 1958 (1400 points) and from 1958 to 2010 (1115 points), and deviance partitioning (in %).

	FOREST RECOVERY	
	1860-1958	1958-2010
Forest recovery frequency	0.25	0.24
Significance and direction of effects		
Biophysical factors		
Slope	97***	56***
Substrate type	25***	-
COARSE.F	6*	-
Socioeconomic factors		
D.HOUSE	61***	24***
D.PREEX.FORESTS	32***	60***
Spatial term	74***	14***
Deviance partitioning		
PE(BIO)	10.50	3.40
PE(SOC)	3.80	1.80
PE(D.FOR)	2.30	4.70
PE(SPA)	7.00	1.50
JE(BIO, SOC)	-0.10	-0.30
JE(BIO, D.FOR)	1.30	3.90
JE(SOC, D.FOR)	0.50	1.20
JE(BIO, SPA)	4.80	2.70
JE(SOC, SPA)	0.70	0.70
JE(D.FOR, SPA)	0.20	0.50
JE(BIO, SOC, D.FOR)	0.20	-0.10
JE(BIO, SOC, SPA)	2.25	0.00
JE(BIO, D.FOR, SPA)	5.05	11.00
JE(SOC, D.FOR, SPA)	-0.10	1.50
JE(BIO, SOC D.FOR, SPA)	-0.60	0.60
Total explained deviance	37.80	33.10

The table gives χ^2 values of each predictor in the final model and total deviance explained (%) for each model used for the deviance partitioning. Elevation, northness, TPI, AWC, SAND, D.RIVER, D.ROAD, D.CENTRE, POP.DENS, FARMER.DENS, ELE.DIFF and D.CANAL were tested, but were not significant. PE(BIO) = pure effect of biophysical factors; PE(SOC) = pure effect of socioeconomic factors; PE(D.FOR) = pure effect of distance from pre-existing forest; PE(SPA) = pure effect of spatial factor. All other lines correspond to the joint effect (JE) of the different combinations of these groups of factors.

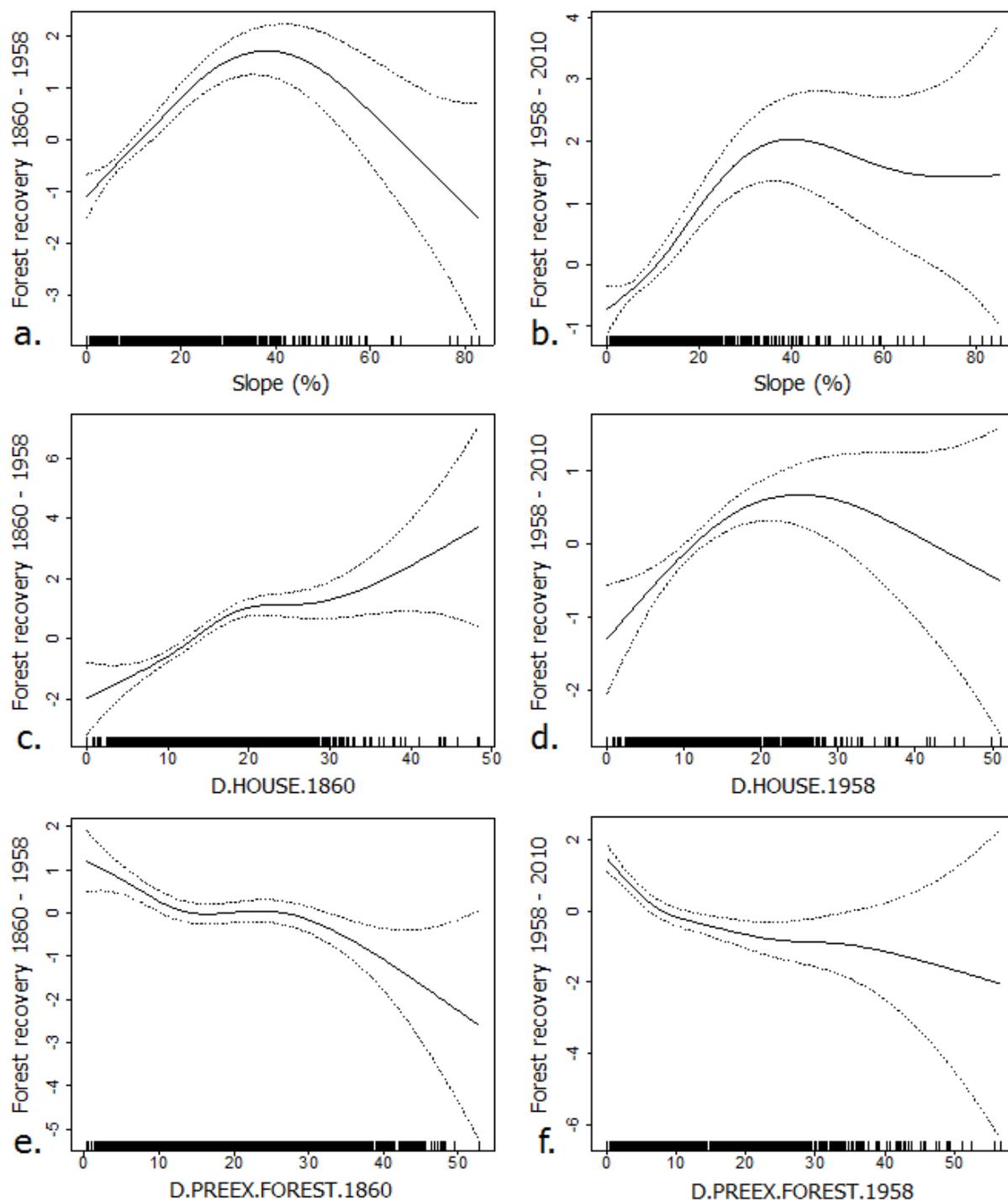


Figure III-5. Univariate smoothed terms of slope, distance from houses and distance from pre-existing forest in relation to forest recovery from 1860 to 1958 (a, c and e) and from 1958 to 2010 (b, d and f). Estimates are shown by solid lines; confidence intervals are shown by dashed lines. Points are plotted at their location along the base of the graph. Distance to house (D.HOUSE) and distance from pre-existing forest (D.PREEX.FOREST) were square-root transformed (original distances are in meters).

III.4. Discussion

The doubling of forest cover and the very low rate of deforestation over the whole period confirmed the forest recovery context in the northern Mediterranean region (Nogues-Bravo, 2006; Falcucci *et al.*, 2007; Puddu *et al.*, 2012). The overall LULC transformation (46% over 150 years) echoes the huge proportion of land degradation or transformation reported at the world scale (Antrop, 2005; Kareiva *et al.*, 2007). An even lower rate of LULC persistence could be found with a higher time resolution, as demonstrated by De Keersmaecker *et al.* (2015) for ancient forest rate. Yet, the reconstruction of the forest area since 1776 in our study area (Figure III-2) indicated that no period of net forest loss occurred since 1860, which means that a reversal of trend was very unlikely to happen between 1860 and 2010. Also, the accuracy of the historical and current map may differ due to position errors (Vuorela *et al.*, 2002; Leyk *et al.*, 2006) but these problems were reduced as far as possible by applying a precise geo-referencing correction protocol (Appendix S3). However, we must keep in mind that the État-Major map was based on land uses, while 1958 and 2010 maps were based on land covers, thus pastures or forests in 1860 might not look the same as in 1958 and 2010. This difference in data transcription between ancient and recent sources, the potential limited precision in historical georeferencing and the unknown minimum mapping unit in these historical maps strongly suggest that ancient land use maps must be analysed with caution.

III.4.1. LULC distribution structured by land accessibility and productivity

Between 1860 and 2010, forest, arable land and pasture were mostly structured by slope, topography position, substrate type and distance from the nearest house, reflecting a spatial distribution that depended on land accessibility and soil productivity. Forests were confined to less productive land (steeper slopes, hard substrates, and soils with large amounts of coarse fragments), and less accessible land (far from houses), while arable land subsisted on the sites that were the most productive (flat terrain and loose substrates) and accessible (near houses). Pastures were preferentially located on unproductive land and with either intermediate or limited accessibility. Our study confirms the major role of slope and soil productivity on LULC and especially on forest cover (Mitsuda and Ito, 2011; Sandel and Svenning, 2013; Lieskovsky *et al.*, 2015). Steep slopes require more effort to work on the land (human force, agricultural equipment). Also, the productivity of soils with high nutrient availability (most PNRL soils) depends mainly on their physical properties: loose substrates such as alluvial or colluvial deposits are much easier to till and are associated with deep soils, unlike hard substrates such as conglomerates and hard limestone ("karst" systems provide very shallow soils). Land accessibility

was reflected by distance from houses, but not by distance from roads like elsewhere (Flinn *et al.*, 2005; Mitsuda and Ito, 2011). In our study, distance from roads and distance from houses were correlated, and only the effect of the second was retained in the final model. Hence, forests were confined to remote and unproductive areas, where agricultural pressure is likely to have remained nil and which may never have been deforested in the past.

Our results emphasise that socioeconomic and biophysical drivers had an additive effect on LULC spatial distribution. However, their joint effect represented a substantial share of the deviance explained by the statistical models at all three dates, confirming the intertwining of these two groups of drivers (Mitsuda and Ito, 2011). A large part of the variability was not explained by the LULC drivers selected. Technological, other economic and political drivers (development of industry, global trading, etc.) together with the human cultural environment and prerequisites (beliefs, knowledge, attitudes, age, health (Bürge *et al.*, 2004)) may be responsible for the unexplained part of LULC, but they were not included in our study because difficult to obtain or spatialize. Moreover, some drivers act at a national or international scale, and assessing them would require a study with a much broader scope, as demonstrated at the world scale by Sandel and Svenning (2013).

III.4.2. Abandonment of traditional agriculture and pastoralism led to forest recovery

Forest recovered mostly at the expense of arable land and pasture, as a consequence of their abandonment, exemplifying the regional (Taillefumier and Piegay, 2003; Fabre and Vernet, 2006) and Mediterranean trend (Nogues-Bravo, 2006; Falcucci *et al.*, 2007; Sereda and Lukan, 2009). Our study area suffered from a dramatic abandonment of pasture after 1860, mostly occurring in the first period (1860-1958), while arable land gradually decreased during the two periods. Forest recovery from arable land and pasture resulted from (i) socioecological feedback, and (ii) socioeconomic exogenous drivers (Lambin and Meyfroidt, 2010):

- (i) The drastic reduction in forest cover in the 18th century led to land erosion, and resulted in the implementation of forest protection policy and forest grazing regulation (1860, 1864 and 1882 reforestation laws) and financial incentives to restore forests (Fourchy, 1963; Chalvet, 2006). At the same time, the agricultural crisis caused the end of sericulture and madder growing, together with a temporary agricultural shrinkage due to the *Phylloxera* crisis. All this led to outward migration, as indicated by the decline in rural population registered during the first period (Appendix S1).

(ii) The political and economic context reinforced forest management and agricultural practices focused on productivity. The improvement of agricultural yields reduced the need for arable land, and enabled farmers to feed their herds with fodder from meadows and crops, and thus abandon pastoral use of forest, *garrigue* and grassland (Gilbert, 1989), as also observed in Germany (Bieling *et al.*, 2013).

Such LULC change drivers are common in the northern Mediterranean area (Nogues-Bravo, 2006; Falcucci *et al.*, 2007; Sereda and Lukan, 2009), but in the southern Mediterranean where droughts can be very frequent, climate may be a major driver of LULC change (Nash *et al.*, 2008).

Forest cover increased at the expense of the pasture and arable land located on the steeper slopes, consistent with the global trend (Van Doorn and Bakker, 2007; Sereda and Lukan, 2009; Schweizer and Matlack, 2014; Lieskovsky *et al.*, 2015). Globally, forest is reported to recover preferentially on less productive, formerly cultivated soils (Flinn *et al.*, 2005; Wulf *et al.*, 2010; Schweizer and Matlack, 2014). Here, forest significantly recovered on unproductive soils in the first period, but as it recovered on arable land and close to rivers in the second period, it also became frequent on productive soils, and substrate type no longer had any effect on forest recovery between 1958 and 2010. Arable land farther from houses was reforested, while individual housing and cities sprawled mostly at the expense of the surrounding arable land. Less productive and accessible arable land was abandoned and reforested because poorly suited to the new agricultural system directed towards yield increase (large fields, motorised equipment). Traditional terraces were mostly set aside, a major trend throughout Mediterranean Europe (Sanz *et al.*, 2013; Lasanta *et al.*, 2017). Meanwhile, urban sprawl replaced former arable land around urban areas (built area was multiplied by 7 between 1860 and 2010) and included the most productive soils (Figure III-4). Traditional agriculture abandonment combined with rapid urban expansion represents a major issue for arable land conservation throughout Europe, both temperate and Mediterranean (Vos and Meekes, 1999; Price *et al.*, 2015) and around the Mediterranean basin, north and south (Marraccini *et al.*, 2015).

III.4.3. From an agro-sylvo-pastoral to a simplified landscape

In 1860, the LULC spatial distribution corresponded to the agro-sylvo-pastoral system, specific of the Mediterranean area, based on the complementary use of forest, pasture and arable land (Chalvet, 2006; Nogues-Bravo, 2006; Puddu *et al.*, 2012): arable land, which required frequent maintenance, was located close to built areas, while forest was confined to remote areas. Pasture was either in intermediate locations between arable land and forest, or even farther out than forest (Figure III-6). Sheep or goat herds were kept near crops to enrich the soil with their manure, and grazed on cropland during the late season. As they also needed the proximity of forests to

supplement their diet, pasture was in intermediate locations. Located farther from houses were upland pastures grazed during summer, where shepherds could more easily watch over their flocks, and the topography was smoother. This may explain why pasture location was less explained by biophysical and socioeconomic drivers compared to forest and arable land.

The socioeconomic system developed in the late 19th century transformed the landscape through the specialisation of production systems. The 19th century landscape gradually turned into a dichotomy of arable land and forest during the 20th century, as described by Barbier *et al.* (2010), and showed the early stages of a landscape dominated by forest, arable land and artificialized areas for the 21st century. As slope and distance from houses were drivers of forest recovery, their effects were reinforced between 1860 and 2010, leading to a sharper spatial partitioning of forest and arable land. This spatial discontinuity has been emphasised over the last 150 years throughout the northern Mediterranean area (Taillefumier and Piegay, 2003; Nogues-Bravo, 2006). The traditional Mediterranean landscape has thus progressively turned into a landscape comparable to temperate lowland regions, losing its specificity due to the abandonment of traditional practices.

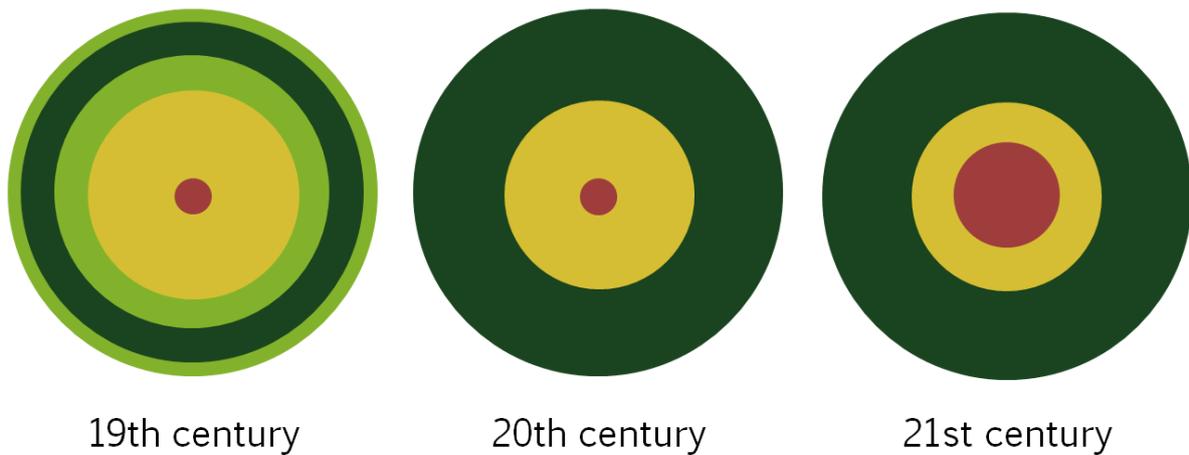


Figure III-6. Spatial distribution of LULC in 1860 and 2010, adapted from Verdier (2013). This diagram includes a productivity and accessibility gradient from centre to periphery. Red: built area; yellow: arable land; light green: pasture; dark green: forest.

Our results underlined the importance of geographical context regarding the relative effects of biophysical and socioeconomic drivers. We showed that biophysical drivers explain forest recovery better than socioeconomic drivers, as in Wulf *et al.* (2016), but above all that socioeconomic drivers had a stronger influence on LULC spatial distribution in 1860 than subsequently. This trend might be specific to Mediterranean or mountainous landscapes, as it is in accordance with Van Doorn and Bakker (2007), while Wulf *et al.* (2016) and Schweizer and

Matlack (2014) found that the effect of socioeconomic drivers on LULC increased with time. In our study area, the LULC distribution observed in 1860 resulted from a very long agriculture and pastoralism development in the previous centuries: during this ancient period, the importance of agriculture and pastoralism had partly overridden the biophysical constraints, and thus had weakened the statistical relationship between biophysical drivers and LULC. With the relaxation of agriculture and pastoralism pressure after 1860, the sites that were previously cultivated or grazed despite biophysical constraints (particularly steep slope) were preferentially set aside owing to their lower economic profitability (Taillefumier and Piegay, 2003); this resulted in strengthening the statistical link between biophysical drivers and LULCs, as detected in 1958 and 2010.

III.4.4. Forest recovery has become independent of human decisions

As expected, proximity to pre-existing forest was a significant driver of forest recovery (Serra *et al.*, 2008; Crk *et al.*, 2009; Wulf *et al.*, 2010; Puddu *et al.*, 2012). Interestingly, we showed that the importance of this driver increased between the first and second period. From 1860 to 1958, forest recovery was mainly shaped by biophysical and socioeconomic drivers (slope and distance from the nearest house): farmers abandoned first the least productive and least accessible land. From 1958 to 2010 however, forest recovery was much more strongly determined by proximity to tree seed sources. Our results also indicated a slight acceleration of forest recovery during the last decades. All these findings suggest that forest recovery has become an increasingly self-sustained process, implying a generalisation of land abandonment in the study area: human activities claim space closer to built areas, encroaching agricultural land, but no longer in remote areas, letting forest expand from already existing forest patches. A finer time resolution would enable us to detect whether this trend accelerated or decelerated during the last decades.

The literature records that forest recovery and deforestation are influenced by the same main drivers, such as slope, soil productivity and distance from roads (Flinn *et al.*, 2005; Wulf *et al.*, 2010; Mitsuda and Ito, 2011), and occur close to pre-existing forest (Wulf *et al.*, 2010; Mitsuda and Ito, 2011; Schweizer and Matlack, 2014). We can therefore assume that the areas reforested since 1860 may have been those that were preferentially deforested before 1860, and that forest expansion and regression phases in previous centuries may have mainly occurred in the same areas (Paulet, 1982). Thus we can expect future LULC changes to operate preferentially in these fluctuating zones.

III.5. Conclusion

Our study confirmed a major trend throughout European and particularly Mediterranean landscapes in the last 150 years: widespread forest recovery as a result of the abandonment of traditional agriculture and pastoralism, located on the most remote and unproductive land. We confirmed that the three main drivers of forest recovery were slope, distance from house and distance from pre-existing forest. We specifically showed that the main drivers of LULC were similar at the three dates, which suggests that LULC spatial distribution obeyed the same rules over a much longer time frame. We also found that extreme biophysical conditions (arable land on loose substrate and flat topography *versus* forest on hard, shallow soils and steep slopes) have undergone very little change over the past 150 years. Interestingly, we showed that the part of LULC distribution explained by biophysical and socioeconomic drivers changed in time differently between temperate and Mediterranean regions, due to different long-term use of the landscape.

Depending on past land use, the drivers of forest cover persistence and forest recovery influence the current spatial distribution of forests, according to their temporal continuity and past land use.



IV. Relations entre conditions stationnelles des forêts et leur continuité temporelle et usages passés

Photo de couverture : Forêt ancienne de chêne pubescent. Commune de Dauphin, octobre 2015

IV.1. Introduction

Les résultats présentés dans le chapitre III ont montré que les variables biophysiques, socio-économiques et paysagères ont joué un rôle important dans la localisation de la reconquête forestière et indiquent clairement que la répartition et les conditions stationnelles des forêts actuelles varient selon leur continuité temporelle et leurs usages passés. Parmi ces variables, la pente, la charge en éléments grossiers, le type de substrat géologique, la distance au bâti et la distance aux forêts préexistantes étaient les plus structurantes. En particulier, les forêts se sont maintenues sur les substrats durs, à charge élevée en éléments grossiers, sur les pentes les plus fortes et sont plus éloignées du bâti, alors que les cultures se sont maintenues sur substrats meubles, à faible charge en éléments grossiers, sur les pentes les plus faibles et proche du bâti. Par rapport aux milieux restés ouverts, la reconquête forestière s'est faite sur les pentes les plus fortes, loin du bâti, et proches des forêts préexistantes. L'objectif de ce chapitre est donc de caractériser les différences stationnelles entre forêts selon leur ancienneté et leurs usages passés.

D'après la littérature identifiée, les différences de distribution entre forêts de différentes continuités ou usages passés dépendent principalement de la pente et des propriétés du sol. Les forêts de différente continuité se distinguent également par la distance aux routes et les essences forestières. Ainsi, sur le continent américain, la pente augmente avec l'ancienneté des forêts (Bellemare *et al.*, 2002 ; Flinn *et al.*, 2005) et les forêts récentes développées sur pâture sont situées sur des pentes plus fortes que les forêts récentes développées sur cultures (Dyer, 2010). La charge en éléments grossiers (CEG) dans le sol est également plus importante dans les forêts anciennes par rapport à celle des forêts récentes, qui est quasiment nulle, quel que soit l'usage passé (Dyer, 2010). Glitzenstein (1990) observe par ailleurs que les forêts qui n'ont jamais été défrichées pour l'agriculture sont situées sur les pentes les plus fortes et sur des sols à plus forte CEG. Les sols des forêts très récentes sont plus riches en calcaire que les sols des forêts anciennes et récentes (Flinn *et al.*, 2005). Dans la moitié nord de la France, les sols engorgés (luvisols engorgés, pseudogleys) et acides (luvisols acides, sols bruns ocreux, podzols et podzols engorgés) sont significativement plus fréquents en forêt ancienne qu'en forêt récente alors que les sols calcaires, calciques et les rendzines sont significativement plus fréquents en forêt récente qu'en forêt ancienne (Bergès *et al.*, 2016). Cependant, les sols des forêts anciennes ont un meilleur drainage que les sols des forêts récentes aux États-Unis, d'après les résultats de Flinn (2005).

L'épaisseur de la litière varie selon l'usage passé : Brudvig et Damschen (2011) observent les litières les plus fines en forêt ancienne et les litières les plus épaisses en forêt récente développée sur d'anciennes cultures. Cela peut notamment traduire une meilleure minéralisation dans les sols des forêts anciennes (Otto, 1998). Bergès *et al.* (2017) observent à l'inverse une litière plus fine

en forêt récente. Dans les pineraies du sud-est des États-Unis, le couvert de la canopée et la surface terrière des peuplements sont plus importants dans les forêts récentes que dans les forêts anciennes, et varient peu entre forêts récentes de différents usages passés (Brudvig and Damschen, 2011). En revanche, le même auteur (2013) observe, à surface terrière équivalente, un couvert de la canopée plus dense en forêt ancienne qu'en forêt récente. De même en France, le couvert de la canopée ainsi que l'âge des arbres sont en moyenne plus élevés en forêt ancienne qu'en forêt récente (Bergès *et al.*, 2016). Glitzenstein (1990) observe une canopée très ouverte dans les forêts récentes développées sur d'anciennes pâture, avec une faible diversité structurale verticale et des espèces herbacées de milieux ouverts, révélant un développement très progressif de la forêt.

La surface des massifs forestiers actuels varie également en fonction de l'usage passé : les forêts récentes sur culture ont une surface moyenne presque deux fois plus élevée que les forêts récentes développées sur pâture, et les forêts anciennes ont une surface moyenne intermédiaire (Brudvig and Damschen, 2011).

Les forêts se répartissent selon la distance aux routes, les forêts anciennes étant les plus éloignées des routes (Flinn *et al.*, 2005).

Il existe également une relation entre les usages passés et l'essence forestière dominante d'un peuplement. Ainsi, en France, les peuplements de chêne sessile (*Quercus petraea*) et de chêne pédonculé (*Quercus robur*) sont significativement plus fréquents en forêt ancienne qu'en forêt récente (Bergès *et al.*, 2016). Parmi les autres feuillus, les espèces de stades de succession avancés sont significativement plus fréquentes en forêt ancienne qu'en forêt récente, et inversement pour les espèces des stades précoces de succession (Bergès *et al.*, 2016). Enfin, les peuplements de conifères (essences post-pionnières et dryades) sont significativement plus fréquents en forêt récente qu'en forêt ancienne (Bergès *et al.*, 2016). Pour ces derniers, cela s'explique notamment par la reforestation des milieux ouverts avec des essences de conifères de production, avec notamment le Fonds Forestier National. Glitzenstein (1990) distingue trois types de peuplements forestiers selon l'usage passé : des chênaies dominées par *Quercus prinus* et *Quercus rubra* en forêt ancienne, des peuplements dominés par *Quercus alba*, *Quercus velutina* et *Carya glabra* en forêt développée sur d'anciennes pâtures, et enfin des peuplements dominés par *Acer rubrum* et *Pinus strobus* sur des terres anciennement cultivées.

IV.2. Matériel et méthodes

La démarche se base sur l'utilisation de données cartographiques portant sur les usages passés et actuels ainsi que des informations sur les caractéristiques stationnelles, socio-économiques et paysagères des forêts récentes. Les données ont toutes été spatialisées et extraites au niveau de 1916 points répartis selon un maillage systématique de 1000 x 1000m couvrant l'ensemble de la zone d'étude.

L'information sur la continuité temporelle et les usages passés a été récupérée à partir de l'usage du sol de 1860 et des occupations du sol de 1958 et 2010 (voir chapitre III). La continuité temporelle est présentée en trois catégories : les forêts anciennes (FA), présentes depuis 1860 ; les forêts récentes (FR), apparues après 1860 ; les forêts très récentes (FRR), apparues après 1958. Les usages passés (1860) sont regroupés en trois catégories : forêt, culture et pâture.

L'analyse a porté sur les facteurs ayant joué un rôle prépondérant dans la reconquête forestière : la pente, le type de substrat, le pourcentage d'éléments grossiers, la distance au bâti et la distance aux forêts préexistantes (voir chapitre III). Comme il s'agit de comparer les conditions actuelles des forêts, ce sont la distance au bâti de 2010 et la distance aux forêts anciennes qui ont été analysées, et non pas la distance au bâti des dates antérieures ou la distance aux forêts préexistantes (voir chapitre III).

Les caractéristiques stationnelles et spatiales utilisées sont le type de peuplement forestier, le degré d'ouverture de la canopée, la surface de la tâche d'habitat, *i.e.* la surface de forêt de même type de peuplement, et la distance à la plus proche lisière forestière actuelle (voir II.2.4). À titre informatif, la répartition des forêts de différentes continuités et usages passés a également été explorée en fonction de l'étage de végétation et du type de propriété (Annexe 32), mais n'ont pas été présentées ici car il ne s'agit pas de variables stationnelles.

Les relations entre les variables de continuité forestière et d'usages passés et les variables continues (pente, pourcentage d'éléments grossiers, distance au bâti, distance à la forêt ancienne, surface de la tâche d'habitat et distance à la lisière) ont été testées à l'aide d'une régression linéaire et le R^2 a été calculé pour chacune d'entre elles. Les relations entre les variables de continuité forestière et d'usages passés et les variables qualitatives (type de substrat, ouverture de la canopée, type de peuplement, étage, type de propriété) ont été testées à l'aide d'un test de χ^2 .

Il existe une relation significative entre la continuité temporelle et les usages passés. Outre que les forêts anciennes correspondent presque* parfaitement aux forêts déjà présentes en 1860, les deux tiers des forêts récentes sont développées sur d'anciennes pâtures et près des deux tiers des forêts très récentes sont développées sur d'anciennes cultures (Tableau IV-1 ; $\chi^2 = 31$; $p < 0,0001$).

Tableau IV-1. Répartition des points selon la continuité temporelle et les usages passés (1860)

		Usage 1860				
		Forêt	Culture	Pâture	Autre	Non forêt
Continuité temporelle	FA	432	0	0	0	0
	FR	0	128	206	7	0
	FRR	31	146	88	8	0
	Non forêt	0	0	0	0	870

* Un petit nombre de forêts déjà présentes en 1860 ont été déboisées entre 1860 et 2010 et sont identifiées comme forêts très récentes.

IV.3. Résultats

L'ensemble des variables stationnelles sont significativement différentes entre les forêts de différente continuité temporelle et d'usages passés différents (Tableau IV-2). Les tests ont concerné les forêts, mais les valeurs des espaces non forestiers sont représentées sur les graphiques à titre informatif (Figures IV-1 à IV-6).

IV.3.1. Continuité forestière

Les forêts anciennes sont plus fréquentes sur substrat dur, tandis que les forêts récentes sont plus fréquentes que les autres forêts sur les substrats "autre" (de type marnes et argiles ou acides). Les forêts très récentes sont présentes sur tous les substrats mais sont plus fréquentes que les autres forêts sur substrat meuble (Tableau IV-2, Figure IV-1). En moyenne, les forêts anciennes sont situées sur les pentes les plus fortes et les sols ayant une plus forte charge en éléments grossiers, comparativement aux forêts récentes. Il existe un gradient décroissant de pente et de charge en éléments grossiers selon la continuité décroissante des forêts (Tableau IV-2, Figure IV-2). Plus la continuité forestière est élevée, plus la distance moyenne au bâti augmente et plus les forêts sont récentes, plus elles sont éloignées des forêts anciennes (Tableau IV-2, Figure IV-3). De manière globale, les milieux non forestiers et les forêts anciennes ont des valeurs situées aux antipodes d'un gradient de continuité temporelle (Figures IV-2 et IV-3). Plus les forêts sont récentes, plus la distance à la lisière est faible. La surface d'habitat est plus faible pour les forêts récentes que pour les forêts anciennes et les forêts très récentes. La part de forêt ouverte augmente avec la diminution de la continuité des forêts (Tableau IV-2). Les forêts anciennes sont principalement constituées de peuplements de chêne vert et de chêne pubescent. Relativement aux forêts récentes, les forêts anciennes sont beaucoup plus concernées par le chêne vert, alors que le chêne pubescent est assez équitablement représenté sur les trois catégories de continuité forestière. Les forêts anciennes sont majoritairement constituées de peuplements feuillus (près de 70%). Les forêts récentes sont principalement constituées de peuplements mixtes de feuillus et conifères

(30%) et sont comparativement plus constituées de pin d'Alep que les forêts anciennes et très récentes. Les forêts très récentes sont quant à elles plus constituées de feuillus en mélange ou différents des principaux chênes (*Q. ilex* et *Q. pubescens*) (Tableau IV-2).

IV.3.2. Usages passés

Les forêts déjà présentes en 1860 sont beaucoup plus fréquentes sur substrat dur. Les forêts récentes développées sur d'anciennes pâtures sont également plus fréquentes sur substrat dur tandis que les forêts récentes développées sur d'anciennes cultures sont plus fréquentes sur substrat meuble (Tableau IV-2, Figure IV-4). En comparaison, les forêts de 1860 sont de loin les plus représentées sur substrat dur, alors que les forêts développées sur culture sont les mieux représentées sur substrat meuble et les forêts développées sur pâture le sont sur les autres types de substrat.

En moyenne, les forêts déjà présentes en 1860 sont situées sur les pentes les plus fortes, le plus loin du bâti et ont des sols à plus forte charge en éléments grossiers. À l'opposé, les forêts récentes développées sur d'anciennes cultures sont en moyenne situées sur les pentes les moins fortes, le plus proche du bâti et sur des sols à plus faible charge en éléments grossiers. Les forêts récentes développées sur d'anciennes pâtures sont dans des situations intermédiaires (Tableau IV-2, Figure IV-5). En moyenne, les forêts déjà présentes en 1860 sont les plus éloignées du bâti alors que les forêts récentes développées sur d'anciennes cultures sont les plus proches du bâti (Tableau IV-2, Figure IV-6). Il n'y a pas de différence de distance aux forêts anciennes selon que la forêt récente s'est développée sur d'anciennes cultures ou d'anciennes pâtures (Tableau IV-2, Figure IV-6). Les forêts déjà présentes en 1860 sont situées dans des taches d'habitat plus grandes en moyenne et ce sont les forêts récentes développées sur d'anciennes pâtures qui ont les surfaces d'habitat les plus petites (Tableau IV-2). En moyenne, les forêts récentes sur culture sont bien plus proches des lisières actuelles que les forêts récentes sur pâture, les forêts déjà présentes en 1860 étant les plus éloignées des lisières actuelles (Tableau IV-2). La proportion de forêts ouvertes est la plus faible pour les forêts déjà présentes en 1860 et la plus forte pour les forêts récentes développées sur pâture (Tableau IV-2). Les forêts déjà présentes en 1860 sont principalement des chênaies vertes et des chênaies pubescentes, tandis que les forêts récentes développées sur d'anciennes cultures sont principalement des chênaies pubescentes et des peuplements de feuillus en mélange ou d'autres espèces de feuillus. Les forêts récentes développées sur pâture sont principalement des forêts mixtes de feuillus et de conifères (Tableau IV-2). Les chênaies vertes sont principalement représentées dans les forêts déjà présentes en 1860 (presque 30% contre moins de 10% pour les autres forêts) tandis que les peuplements de conifères et les mélanges feuillus-conifères sont le mieux représentés sur d'anciennes pâtures.

Tableau IV-2. Relation entre les variables locales des forêts et leurs continuité temporelle et usage passé (de 1860). Les valeurs des R² et des X² sont respectivement fournies pour les relations entre une variable continue et une variable quantitative et pour les relations entre deux variables quantitatives. Les valeurs en gras soulignent les valeurs remarquablement élevées pour une des catégories de continuité temporelle ou d'usage passé.

Variable	Continuité temporelle					Usage passé (1860)				
	R ² ou χ ²	p-value	FA	FR	FRR	R ² ou χ ²	p-value	Forêt	Pâture	Culture
Pente	R ² =0,06	p<0,0001	28,6%	21,8%	19,2%	R ² =0,08	p<0,0001	28,8%	23,0%	17,8%
% éléments grossiers	R ² =0,05	p<0,0001	21,7%	20,2%	18,8%	R ² =0,05	p<0,0001	21,6%	20,3%	19,0%
Distance au bâti	R ² =0,13	p<0,0001	676,2m	419,7m	300,0m	R ² =0,17	p<0,0001	676,2m	459,5m	233,9m
Distance aux forêts anciennes	R ² =0,2	p<0,0001	0m	317,8m	404,9m	R ² =0,23	p<0,0001	0m	361,4m	361,3m
Type de substrat	χ ² =146,8	p<0,0001				χ ² =210,0	p<0,0001			
- Meuble	χ ² =87,3	p<0,0001	10%	25,5%	39,5%	χ ² =142,6	p<0,0001	10%	16,3%	46,7%
- Dur	χ ² =126,0	p<0,0001	76%	44,3%	38,5%	χ ² =154,2	p<0,0001	76%	50,7%	30,3%
- Autre	χ ² =30,3	p<0,0001	14%	30,2%	22%	χ ² =40,3	p<0,0001	14%	33%	23%
Surface d'habitat	R ² =0,01	p=0,0002	1414 ha	833 ha	1065 ha	R ² =0,02	p<0,0001	1445 ha	883 ha	912 ha
Distance à la lisière	R ² =0,14	p<0,0001	252m	135m	81m	R ² =0,18	p<0,0001	254m	145,5m	59m
Ouverture de la canopée	χ ² =72,6	p<0,0001				χ ² =39,3	p<0,0001			
- Fermée (> 40%)	"	"	93,5%	83,6%	69%	"	"	91,5%	75%	81,6%
- Ouverte (10 à 40%)	"	"	6,5%	16,4%	31%	"	"	8,5%	25%	18,4%
Essence dominante	χ ² =157,8	p<0,0001				χ ² =126,0	p<0,0001			
- <i>Pinus halepensis</i>	χ ² =26,6	p<0,0001	6,8%	16,8%	6,2%	χ ² =12,4	p=0,002	6,6%	11,4%	14,4%
- <i>Quercus ilex</i>	χ ² =82,3	p<0,0001	29,6%	11,7%	4,8%	χ ² =68,9	p<0,0001	28,4%	9%	8%
- <i>Quercus pubescens</i>	χ ² =8,6	p=0,01	24,9%	16,2%	20,1%	χ ² =9,2	p=0,01	23,4%	15%	23,6%
- Autres feuillus purs ou en mélange	χ ² =48,8	p<0,0001	15%	16,2%	35,5%	χ ² =13,2	p=0,001	17,1%	17%	27%
- Autres conifères purs ou en mélange	χ ² =13,1	p=0,001	3,5%	8,7%	10%	χ ² =25,7	p<0,0001	3,5%	13%	6%
- Mixte feuillus-conifères	χ ² =10,6	p=0,005	20,2%	30,4%	23,4%	χ ² =21,4	p<0,0001	21%	34,6%	20%

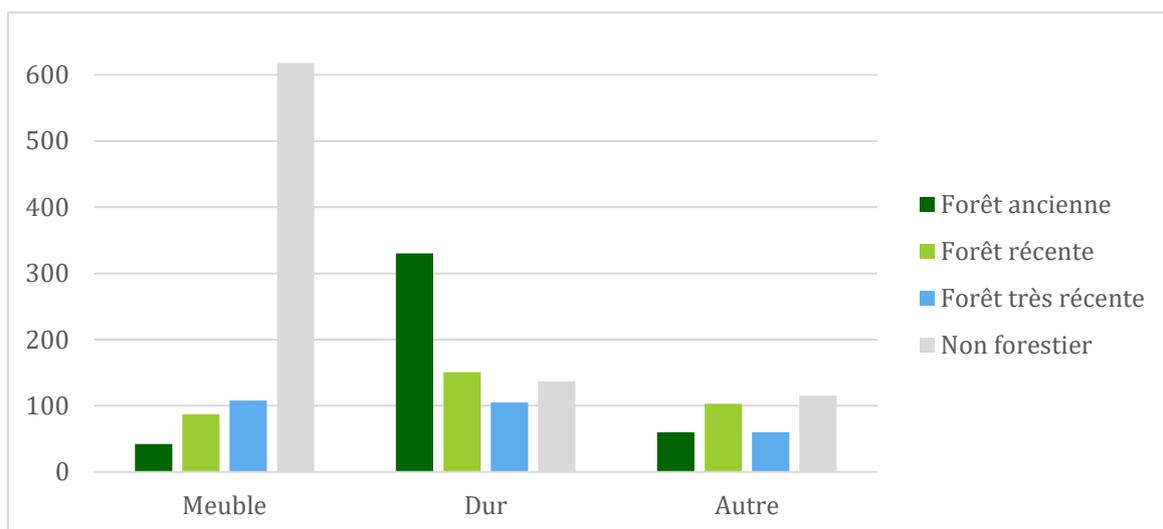


Figure IV-1. Nombre de points en forêts de différente continuité temporelle et d'espaces non forestiers sur les différents types de substrat (meuble, dur et autre).

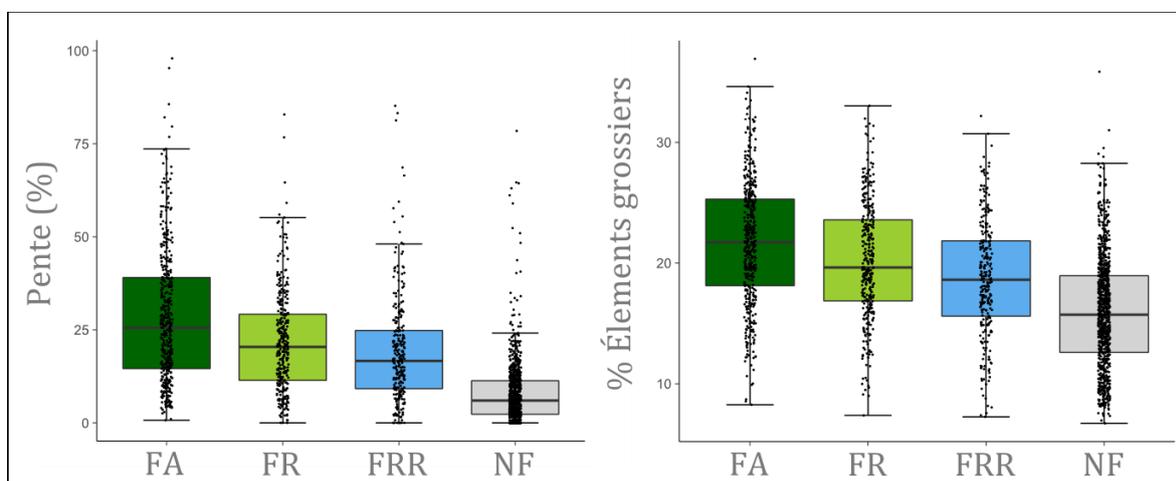


Figure IV-2. Répartition des forêts de différentes continuités (FA = forêt ancienne ; FR = forêt récente ; FRR = forêt très récente) et des espaces non forestiers (NF) selon la pente et le pourcentage en éléments grossiers du sol superficiel (0-20 cm).

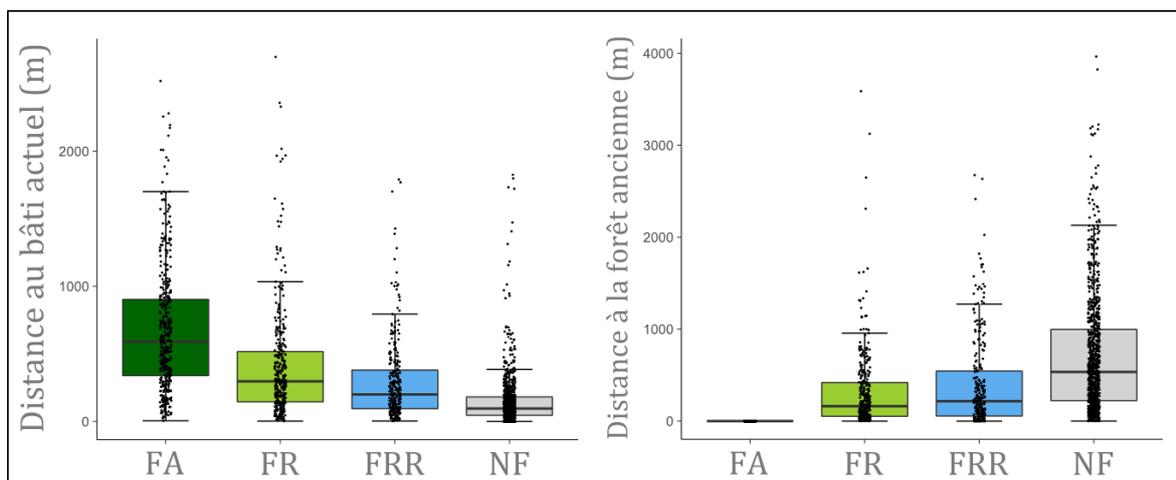


Figure IV-3. Répartition des forêts de différentes continuités (FA = forêt ancienne ; FR = forêt récente ; FRR = forêt très récente) et des espaces non forestiers (NF) selon la distance au bâti actuel et la distance à la plus proche lisière de forêt ancienne.

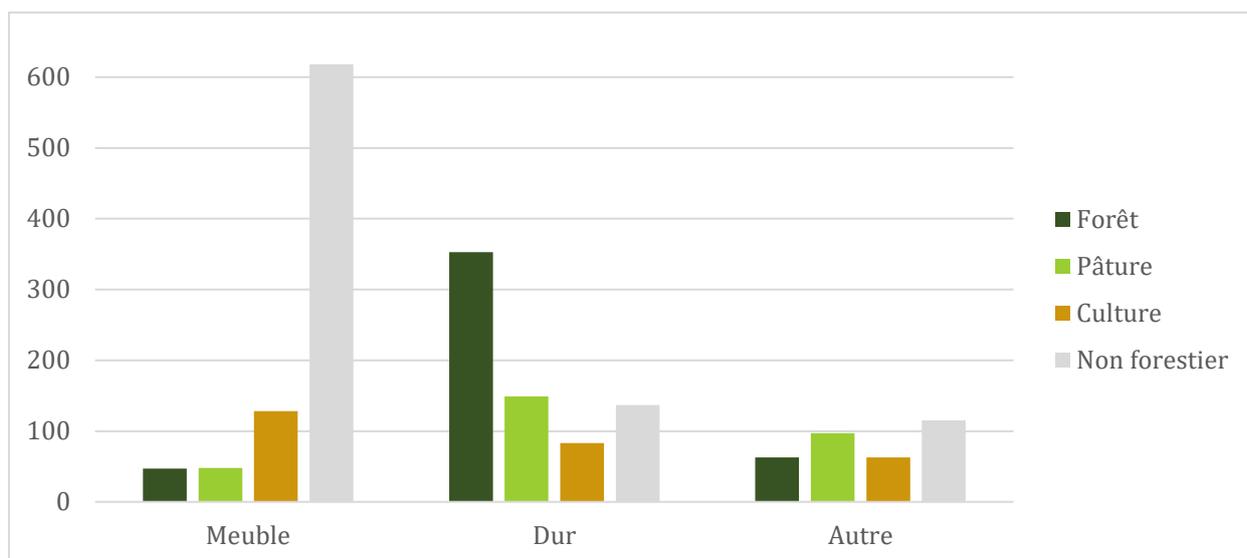


Figure IV-4. Nombre de points en forêts actuelles et d'espaces non forestiers sur les différents types de substrat (meuble, dur et autre) selon l'usage de 1860 (forêt, culture, pâture, autre).

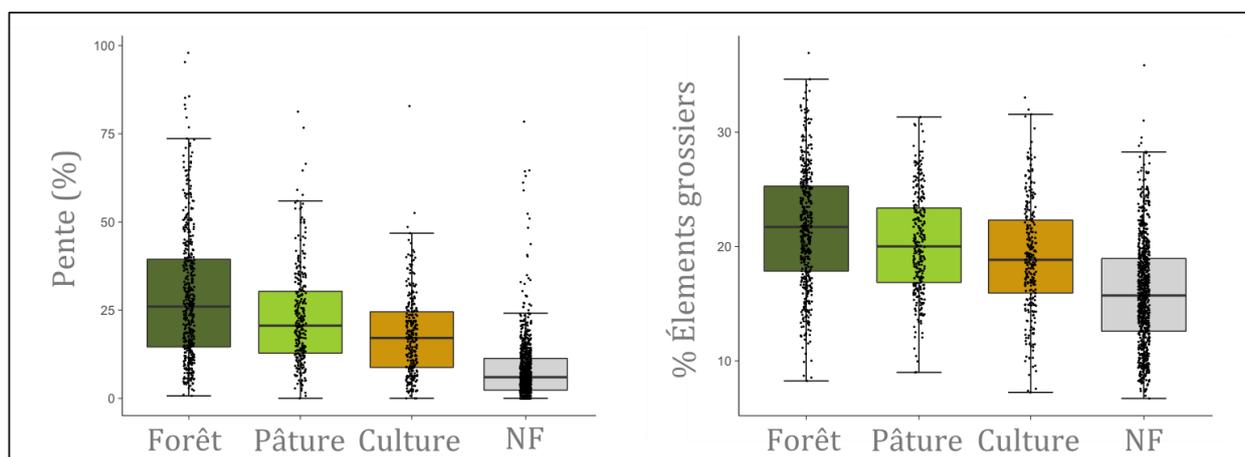


Figure IV-5. Répartition des forêts de différents usages passés et des espaces non forestiers (NF) selon la pente et le pourcentage en éléments grossiers du sol superficiel (0-20 cm).

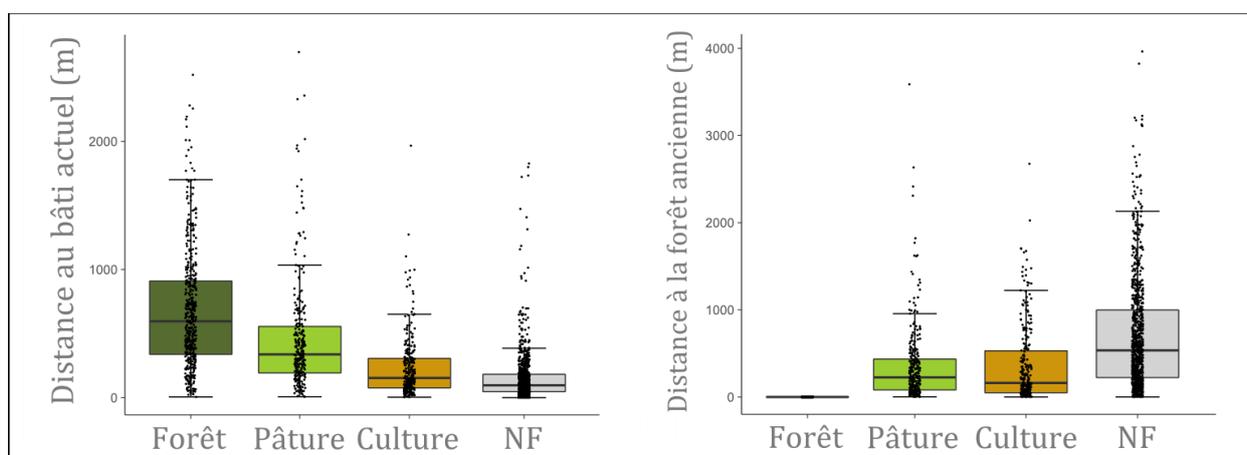


Figure IV-6. Répartition des forêts de différents usages passés et des espaces non forestiers (NF) selon la distance au bâti actuel et la distance à la plus proche lisière de forêt ancienne.

IV.4. Discussion

Les facteurs expliquant la distribution des forêts en 1860, 1958 et 2010 ainsi que la reconquête forestière entre 1860 et 1958 et entre 1958 et 2010 se retrouvent dans la répartition des forêts actuelles selon leur continuité temporelle.

Les forêts de différentes continuités temporelles se différencient par la productivité potentielle de leur sol, les forêts anciennes étant les moins productives et les forêts récentes les plus productives. Les forêts anciennes sont principalement situées sur substrat dur, alors que les forêts récentes occupent de manière plus équilibrée les trois types de substrat, en étant mieux représentées sur les substrats meubles (forêts très récentes) et les autres substrats non productifs (forêts récentes). Les forêts de différentes continuités se répartissent aussi selon un gradient de pente et de teneur en éléments grossiers. Les forêts très récentes se développent donc sur des sols à disponibilité en eau potentiellement plus élevée.

Les forêts apparues après 1860 se sont développées à proximité des forêts préexistantes, dans la première ou la seconde période, et semblent reconnecter les massifs de forêts déjà existantes en 1860 puis en 1958, comme on peut le voir sur la Figure III-1. L'habitat forestier, déjà assez important en 1860 (27% - voir chapitre III), est donc très bien connecté. En outre, la surface d'habitat est en moyenne très élevée, quelle que soit la continuité temporelle. Dans ce contexte, la limitation par la dispersion a donc sans doute un faible rôle à jouer dans la recolonisation de nouveaux habitats forestiers par les espèces forestières, comme cela a été montré dans les Alpes (Janssen, 2016). En revanche, les forêts récentes sont plus proches des lisières et du bâti. L'effet de lisière résulte des modifications brutales de luminosité, température et hygrométrie liées au contact avec un milieu ouvert (Gehlhausen *et al.*, 2000). Il a pour conséquence d'augmenter fortement la richesse spécifique totale (Otto, 1998) et de modifier les structures des communautés (Ries *et al.*, 2004; Harper *et al.*, 2005). Cet effet s'opère principalement dans les vingt premiers mètres (Bossuyt and Hermy, 2000), mais peut s'étaler sur cent mètres voire sur de plus longues distances (Laurance *et al.*, 2007 ; Wuyts *et al.*, 2008 ; Pellissier *et al.*, 2013). L'effet de lisière peut donc s'ajouter à la continuité temporelle pour expliquer les différences floristiques éventuellement observées entre forêts anciennes et récentes (Alignier and Deconchat, 2011 ; Bergès *et al.*, 2016). Par ailleurs, les forêts récentes et très récentes sont les plus proches du bâti. Outre les différences potentielles de végétation liées à la continuité temporelle et à l'effet de lisière, ces forêts sont plus exposées à la colonisation par des espèces plantées aux abords des habitations, souvent des cultivars ornementaux ou des espèces introduites, certaines pouvant présenter un caractère envahissant.

Les relations entre la continuité temporelle et la pente, la teneur en éléments grossiers du sol, la distance au bâti, aux forêts anciennes, aux lisières et la surface d'habitat sont toutes structurées selon un gradient forêt ancienne – forêt récente – forêt très récente – non forestier. Il n'existe cependant pas de distinction nette de répartition et de conditions stationnelles des forêts selon leur continuité temporelle, ce que nous rappelle la faible valeur des R^2 et une forte variabilité intra-classe (Figures IV-2 et IV-3). Ceci suggère une différenciation progressive des conditions stationnelles des forêts selon leur continuité temporelle.

Étant donné la corrélation entre la continuité temporelle et les usages passés des forêts (Tableau IV-1), l'on s'attendrait à ce que le gradient forêt ancienne – forêt récente – forêt très récente – non forestier corresponde à un gradient d'usages passés forêt déjà présente en 1860 – forêt récente sur pâture – forêt récente sur culture – non forestier. De la même manière, l'on s'attend à ce que la répartition des forêts dans les catégories de type de substrat, d'ouverture de la canopée et de type d'essences forestières soit équivalente entre les forêts anciennes et les forêts déjà présentes en 1860, entre les forêts récentes et les forêts développées sur d'anciennes pâtures et entre les forêts très récentes et les forêts développées sur d'anciennes cultures. C'est effectivement ce qui est observé pour la pente, la teneur en éléments grossiers, la distance au bâti, la surface d'habitat et la lisière (Tableau IV-2). On observe cependant des R^2 et des χ^2 plus élevés pour les usages passés, ce qui suggère un poids plus fort de l'usage passé de 1860 que de la continuité forestière sur la variabilité des caractéristiques stationnelles des forêts actuelles.

En revanche, les relations entre la distance aux forêts anciennes, le type de substrat, l'ouverture de la canopée, l'essence dominante et les usages passés d'une part et la continuité temporelle d'autre part ne sont pas cohérentes avec la corrélation existant entre continuité temporelle et usages passés des forêts. Alors que les forêts très récentes sont en moyenne plus éloignées des forêts anciennes que les forêts récentes, les forêts récentes sur pâture et sur culture sont en moyenne situées à égale distance des forêts anciennes (Tableau IV-2). Une limitation par la dispersion éventuelle affecterait donc les forêts récentes sur pâture et culture de la même manière. Les forêts très récentes sont également réparties entre substrats meuble et dur, alors que les forêts récentes développées sur d'anciennes cultures sont surtout situées sur substrat meuble.

L'ouverture de la canopée est un paramètre à interpréter avec précaution lorsqu'il s'agit d'ancienneté de l'état boisé. En effet, l'ouverture de la canopée peut être causée par la gestion forestière, *i.e.* une coupe plus ou moins récente, et donc être indépendante de l'ancienneté de l'état boisé. On peut cependant associer cette relation à une dynamique de fermeture de la forêt liée à son ancienneté. La forêt fermée domine quel que soit l'ancienneté de la forêt, ce qui révèle une augmentation du volume de bois en forêt. La part de forêt ouverte augmente avec la diminution

de la continuité temporelle, ce qui traduit une fermeture progressive des milieux ouverts au fur et à mesure de la succession secondaire, ce qui a également été observé dans les différents parcs nationaux (PN) de France (Thomas *et al.*, in press). Alors que près d'un tiers des forêts très récentes sont des forêts ouvertes contre seulement 16% en forêt récente, la part de forêts ouvertes est plus importante en forêt développée sur pâture qu'en forêt développée sur culture. On s'attendait cependant à observer l'inverse (Tableau IV-1). Cette relation peut signifier une dynamique forestière plus ou moins rapide selon l'usage passé. La dynamique de succession secondaire est plus rapide et plus forte sur d'anciennes cultures, qui jouissent d'un substrat plus meuble, permettant une croissance rapide des arbres et donc de leur houppier. Au contraire, la dynamique de succession secondaire est ralentie sur d'anciennes pâtures, dont les sols sont plutôt superficiels et peu productifs, entraînant une colonisation plus lente par les arbres, dont la densité est plus faible.

L'élément le plus marquant de la relation entre les variables historiques et l'essence dominante est la nette prépondérance de la chênaie verte en forêt ancienne. Le chêne vert se développe principalement sur des sols superficiels, ce qui peut expliquer qu'on le retrouve principalement en forêt ancienne (Tatoni and Roche, 1994). Le passage de feux peut également expliquer la prépondérance du chêne vert en forêt ancienne. Cette espèce a en effet été favorisée par l'usage répété des feux en Provence (Triat-Laval, 1979). Les forêts anciennes étant en place depuis plus longtemps que les forêts récentes, la probabilité de passage d'un feu y est donc plus grande. De manière générale, les peuplements de conifères sont plus représentés en forêt récente (16 à 25%) qu'en forêt ancienne (10%). La plantation a été marginale sur le PNRL. La fréquence plus importante de conifères en forêt récente souligne leur caractère pionnier.

Ce travail de comparaison a permis de mettre en lumière un gradient de conditions biophysiques lié à la continuité temporelle d'une part et aux usages passés d'autre part. Les forêts récentes, en particulier celles développées sur culture, sont situées dans les secteurs les plus productifs par rapport aux forêts anciennes (pente plus faible, substrat meuble, plus faible CEG). Plus les forêts sont récentes, plus elles sont éloignées des forêts anciennes et plus la proportion de forêts ouvertes est importante. Enfin, le chêne vert domine en forêt ancienne.

IV.5. Conclusion

Les différences de conditions stationnelles et paysagères entre forêts anciennes, récentes et très récentes indiquent des différences d'habitat au sein des forêts actuelles selon leur continuité. Ces différences induisent potentiellement une différence de flore entre les forêts de différentes continuités qui n'est pas seulement liée à l'ancienneté elle-même, mais à leur distribution dans le

paysage et selon la topographie et le type de substrat. Par exemple, les espèces forestières sont susceptibles de se répartir entre forêts anciennes et récentes selon un gradient de réserve en eau du sol, avec des espèces potentiellement plus xérophiles en forêt ancienne et plus mésophiles en forêt très récente. Néanmoins, du fait de l'accumulation de matière organique sur un pas de temps plus long, les forêts anciennes pourraient accueillir des espèces mésophiles. Les chapitres suivants vont permettre de tester cette hypothèse en analysant de la réponse de la flore forestière et notamment de leurs traits biologiques et de leurs préférences écologiques à la continuité temporelle et aux usages passés.



V. Effets de la continuité temporelle et des usages passés sur la flore

Photo de couverture : Fleur de *Lonicera etrusca*. Commune de Mirabeau (84), mai 2015

Cette partie se réfère à un article rédigé dont la soumission à la revue *Biological Conservation* est prévue pour juin 2018.

Abstract

Ancient forest, a well-known concept in historical ecology of temperate regions, was investigated for the first time in a Mediterranean context. We tested the effect of three historical variables on current forest species distribution and traits: forest temporal continuity (ancient, recent and very recent forest) and land use in 1860 and 1958 (forest, pasture, arable land), using a comprehensive vegetation plot database (SILENE - 473 species in 1429 plots) in the Regional Natural Park of Luberon (southern France). Species response to historical variables was tested with logistic regressions, and the relationship between species traits and historical variables was determined with chi-squared and ANOVA tests. Among all studied species, 250 responded to forest temporal continuity, 208 to 1860 land use, and 246 to 1958 land use. Species associated to ancient forests were more frequently forest specialists or pre-forest species, shade-tolerant, perennials (phanerophytes and endozoochores, mostly sclerophyllous) and competitive, while species associated to recent and very recent forests were more frequently annuals, ruderals, anemochorous and heliophilous (open-habitat species). The traits related to past land use were globally consistent between 1860 and 1958 land uses. Species exhibited different traits and ecological preferences according to the type of land use prior to forest: ruderals and therophytes were more frequent on former arable land while chamaephytes and stress-tolerant species were more frequent on former pasture. The effect of forest temporal continuity and past land use on forest vegetation was consistent with other studies carried out in northern Europe or northern America, which suggests that the same mechanisms apply in temperate lowland and Mediterranean regions. Former pastures more frequently hosted species with the smallest geographical extent, and open-habitat species are probably under extinction debt in recent forests. We therefore recommend maintaining a traditional pastoral activity in the Mediterranean area.

V.1. Introduction

“Ancient forests” or “ancient woodlands” refer to forests that were continuously forested for centuries. As a matter of convenience, they are defined thanks to a threshold date depending on the historical material available (Peterken and Game, 1984; Wulf, 2004; Goldberg *et al.*, 2007; Hermy and Verheyen, 2007). They are characterised by a very long temporal continuity of their forest soil, independently of the management of the forest, contrary to old-growth or mature forests, which are characterised by *e.g.* old trees and dead wood (Marks and Gardescu, 2001; Cateau *et al.*, 2015; Janssen *et al.*, 2018). Therefore, ancient forests might have been logged but not cleared for agricultural use. They are opposed to forests developed more recently on non-forested land, that are called “recent forests” (Bossuyt and Hermy, 2000; Verheyen and Hermy, 2004; Basnou *et al.*, 2016), or “post-agricultural forests” (Flinn and Vellend, 2005; Baeten *et al.*, 2010; Thomaes *et al.*, 2014; Naaf and Kolk, 2015).

Apart from obvious past land use remnants (Marks and Gardescu, 2001), we cannot differentiate ancient forests and recent forests from stand structure. Ancient and recent forests differ notably concerning soil chemical-physical properties and understory vegetation (Flinn and Vellend, 2005; Hermy and Verheyen, 2007). Two ecological mechanisms explain the difference in understory vegetation between these two forest types: dispersal limitation and recruitment limitation of forest dwelling species (Graae *et al.*, 2004; Flinn and Vellend, 2005; Hermy and Verheyen, 2007; Baeten *et al.*, 2009). Species more frequent in ancient forests have short distance dispersal mechanisms (barochorous, autochorous and myrmecochorous species, vegetative reproduction) and no soil seed bank; they are frequently small, herbaceous (geophytes or hemicryptophytes), stress-tolerant and have ecological preferences of true forest specialists (shade-tolerant, mesophilous, neutrophilous to acidophilous) (Honnay *et al.*, 1998 ; Hermy *et al.*, 1999 ; Graae and Sunde, 2000 ; Bossuyt *et al.*, 2002; Dupouey *et al.*, 2002a ; Verheyen *et al.*, 2003a ; Verheyen *et al.*, 2003b ; Lindborg, 2007 ; Sciama *et al.*, 2009 ; Brunet *et al.*, 2012 ; Kimberley *et al.*, 2013 ; Bergès *et al.*, 2016). Therefore, ancient forests have a high conservation value, as they support species with poor colonisation capacities and no soil seed bank, and thus are more vulnerable to forest habitat loss (Flinn and Vellend, 2005; Hermy and Verheyen, 2007 ; De Frenne *et al.*, 2011).

Forest cover has increased extensively in France since the 19th century (Cinotti, 1996; Mather *et al.*, 1999), especially in the remote mountain and Mediterranean region (Koerner *et al.*, 2000; Abadie *et al.*, 2018). Forest mainly developed on former pasture or arable land (Koerner *et al.*, 2000). These two past land uses have different impact on soil and vegetation and therefore leave different legacies. Soils on former crop were ploughed, levelled and enriched by nutrient inputs while soils of former pasture were trampled and depleted from mineral matter export (Flinn *et al.*, 2005), but may also have been fertilised from dung input. Forest on former crops are thus

currently more nutrient rich (N, P) and support a higher plant species richness with more nitrophilous species, while forest on former pasture have poorer soils and support more stress-tolerant plant communities (Koerner *et al.*, 1997; Dyer, 2010).

Most studies focused on the conservative value of ancient forests and forest-dwelling species (Hermy *et al.*, 1999; Rose, 1999; Rackham, 2008). Few studies have considered the species pool that is more frequent in recent forests, or the effect of the types of past land use on recent forest ecosystems (Koerner *et al.*, 1997; Dyer, 2010; Holmes *et al.*, 2018). Moreover, forest historical ecology has been thoroughly studied in temperate lowland regions, but is a more recent study object in the Mediterranean region.

The Mediterranean region is one of the few world biodiversity hotspots (Grove and Rackham, 2001; Médail and Diadema, 2009; Gauquelin *et al.*, 2018). Climate is the main driver of the Mediterranean specificity: hot and dry summers with mild and humid winters led to the development of specific soils subject to erosion and leaching (Gauquelin *et al.*, 2018), but also species adapted to a very high daily temperature amplitude, water limitations, and a higher risk of natural fires. The topography is often rugged and constrains the space available to cultivate land. Farmers adapted to this constraint and used this land with terraced crops and extensive grazing, developing an agro-sylvo-pastoral system which characterised the traditional landscape of the Mediterranean area (Taillefumier and Piegay, 2003).

A few recent studies explored the effects of forest temporal continuity on the current vegetation of Mediterranean forests (Amici *et al.*, 2013; Kouba *et al.*, 2015; Basnou *et al.*, 2016). In Spain, woody species were poorly influenced by forest continuity (Basnou *et al.*, 2016). The richness of light-demanding species dropped with increasing successional age of the forest (Amici *et al.*, 2013), while the intensive and widespread agricultural use of the Mediterranean region may have led to a loss in late-successional species (Kouba *et al.*, 2015). However, those studies only focused on the medium term, *i.e.* the last fifty years.

Our main objective in this study was to assess the effect of forest history on understory vegetation in a Mediterranean context over 150 years. Specifically, we tested the effects of land use in 1860 and 1958 (forest, pasture and arable land) and temporal continuity (ancient, recent and very recent forest) on understory vegetation through a plant trait-based approach. We expected that forest understory vegetation would respond less strongly to temporal continuity compared to temperate regions since the remote Mediterranean region of France is densely forested. We hypothesized that the difference in understory plant communities between post-agricultural forest and ancient forest would be higher than the difference between post-pastoral forest and ancient forest. Finally, we assumed that the legacies of 1958 land use on current understory plant

communities would be more detectable than the effects of 1860 land use, since these past land use are more recent.

V.2. Methods

V.2.1. Study area

The Regional Natural Park of Luberon (PNRL) is a rural area located in the eastern French Mediterranean region (43°39'N – 44°02'N, 4°58'E – 5°55'E) and covers 195 413 hectares. Climate is typically Mediterranean with mild and humid winters and hot and dry summers (annual mean precipitation around 710 mm and mean temperature of 13°C) (Varese, 1990). Lithology is mostly calcareous (95%) and elevation ranges from 55 to 1210 m. More than half of the area is covered by forests (55%), mostly composed of holm oak (*Quercus ilex* - 22%), downy oak (*Quercus pubescens* - 23%) and Aleppo pine (*Pinus halepensis* - 18%) stands. Most of the forest is privately owned (71 %) and follows no specific regime. Historically, forests were mostly coppiced for charcoal, firewood and tanning (oak bark). In the mid-19th century, the socioeconomic and political context led to land abandonment and a gradual forest recovery on former pasture and arable land (Fourchy, 1963; Gilbert, 1989; Chalvet, 2006; Abadie *et al.*, 2018).

V.2.2. Vegetation plots

Vegetation plots were derived from an existing floristic database (SILENE) including 1933 species distributed across 29 969 plots in the PNRL. We dropped all plots with no geographical precision, retrieved before 2000 and on marginal acidic substrates, containing less than ten species, and located at a distance of less than five meters from the nearest road or walk pathway (Appendix 23). Pasture and arable land were the main past land uses (Abadie *et al.*, 2018 ; Figure V-1). We selected plots situated in forest that was previously either forest, arable or pasture in 1860 or in 1958 (Table V-1), and we only retained species present in at least > 1% of the plots, resulting in a final dataset of 473 species and 1429 plots.

V.2.3. Forest continuity

The present forest cover was extracted from the National Forest Inventory (<http://inventaire-forestier.ign.fr/spip/spip.php?rubrique53>; 1:25 000), digitised from the orthophotographs of 2005 (western part) and 2009 (eastern part). We extracted the temporal continuity and land use history of current forests from two historical sources:

- 1860: The "État-Major" map (EM map; 1858-1861 in the PNRL; 1:40,000) was digitised by Salvaudon *et al.* (2012) following Favre *et al.* (2013), with a median position error of 26 m after correction;
- 1958: Historical aerial photographs taken between 1953 and 1958 were photo-interpreted for each vegetation plot.

The digitisation of all the land uses from the EM map together with the photointerpretation of the 1958 aerial photographs enabled us to reconstruct the land use transitions over the whole period (Abadie *et al.*, 2018). We defined five land use categories for 1860 and 1958: forest, arable land, pasture, built area, other (Figure V-1). From these data, we estimated the temporal continuity of all forests, assuming that no deforestation occurred between the three dates (Table V-1). Ancient forests were those already present in 1860 and 1958; recent forests developed between 1860 and 1958, very recent forests developed after 1958 and temporally deforested forests were forests in 1860 and today but not in 1958.

The use of historical maps has its drawbacks: we had to consider that no turnover in land cover occurred between the dates of the different land use maps. However, the south of France is in a net forest recovery context since the mid-19th century. It is therefore unlikely that significant forest conversion occurred since then. Moreover, the EM map was realised after a long period of deforestation, meaning that forest patches were probably already long established.

Table V-1. Past land use trajectories and forest continuity according to the three land use maps. All plots are forest in 2010. AF = Ancient forest; RF = Recent forest; VRF = Very recent forest; DEF = Deforested

1860 land use	1958 land use	Forest temporal continuity	Percentage within current forest area	Number of plots
Forest	Forest	AF	41 %	436 (31%)
Pasture	Forest	RF	20 %	336 (24%)
Arable	Forest	RF	12 %	234 (16%)
Pasture	Pasture	VRF	7 %	152 (11%)
Arable	Pasture	VRF	4 %	94 (7%)
Pasture	Arable	VRF	2 %	16 (1%)
Arable	Arable	VRF	10 %	64 (4%)
Forest	Pasture	DEF in 1958	3 %	91 (6%)
Forest	Arable	DEF in 1958	1 %	6 (0%)

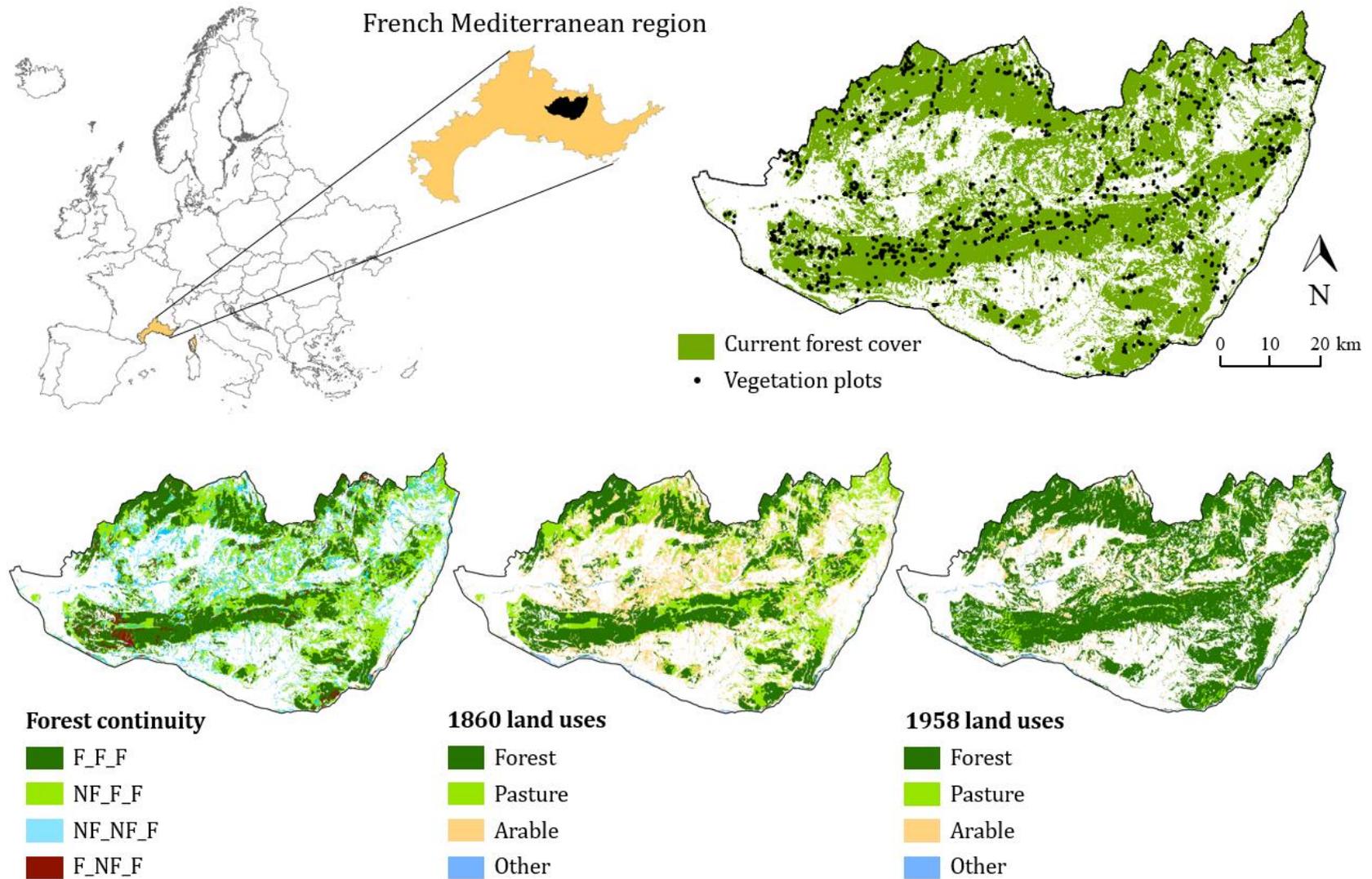


Figure V-1. Location of (a) study area within the French Mediterranean region, (b) vegetation plot distribution within the study area and (c) the three historical variables tested, among current forest cover. F_F_F stands for forest present in 1860, 1958 and 2010, NF_F_F for forest that developed between 1860 and 1958, NF_NF_F for forest developed after 1958 and F_NF_F for forest that were open land in 1958.

V.2.4. Plant traits, ecological preferences and patrimionality

We collected plant functional traits and ecological preferences from existing databases: BASECO, in which all data were retrieved in the French Mediterranean area (Gachet *et al.*, 2005); Baseflor, a national database of functional traits and ecological preferences (Julve, 1998); Pignatti for ecological preferences (Pignatti *et al.*, 2005; Guarino *et al.*, 2012); and the French Mediterranean flora (Tison *et al.*, 2014) when traits were not available or incomplete in existing databases (Table V-2).

We selected plant functional traits that were already used to analyse the effect of past land use on understory vegetation, *i.e.* Raunkiær's life form, vegetative reproduction capacity, flowering phenology (beginning, end and duration of the flowering season), longevity, dispersal mode and potential maximum height. The specific leaf area (SLA) recorded in European trait databases (Bioflor, LEDA) was not considered suitable in a Mediterranean context. Instead, we created a categorical trait for leaf size. We also used leaf type as a proxy for plant life strategy (Table V-2). We also used life strategy of Grime (Hodgson *et al.*, 1999), as an additional information, since it is a life strategy created from functional traits (Gachet *et al.*, 2005).

Ecological preferences, although not considered as functional traits (Violle *et al.*, 2007), were also analysed as a proxy for ecological conditions provided by forest of different continuity or past land use. We used the indicator values of Ellenberg adapted to the Mediterranean species (Pignatti *et al.*, 2005; Guarino *et al.*, 2012). We also used the optimum habitat of each species adapted from Baseflor (Julve, 1998) (Table V-2).

The Raunkiær's life form trait was found in all the databases, but was not perfectly consistent across them. When databases were not congruent, we chose the majority category. In the case where there was no majority, we selected the category from the Mediterranean Flora database.

Finally, species patrimionality index was adapted from the National Botanical Conservatory (Le Berre *et al.*, 2017). This index is based on the biogeographical (distributional range) and local (number of plots where the species is registered in the whole Provence region) rarity scores.

Table V-2. Life-history traits and ecological preferences retrieved from databases and flora

Traits	Description	Source
Functional traits		
Raunkiaer life form	5 classes: Chamaephytes • Geophytes • Hemicryptophytes • Phanerophytes • Therophytes	BASECO, Baseflor, Pignatti, Med Flora
Grime life strategy	Fuzzy coded C (competitive), S (stress-tolerant), R (ruderal), CS, SC, CR, RC, SR, RS, CSR	BASECO
Leaf type	Malacophyllous • Microphyllous • Graminean • Sclerophyllous & laurel-like • Needles, Scales, Spines & Succulent	BASECO
Leaf size	5 classes: 1:very small; 2: small; 3:medium; 4: large; 5: very large	Author
Vegetative reproduction	Yes (rhizome, bulb or tuber) • No (no vegetative reproduction structure)	BASECO
Flowering phenology	3 variables: month of beginning; month of end; duration of flowering season (number of months)	Med Flora
Longevity	2 classes: Annuals & Bisannuals • Perennials	BASECO & Med Flora
Dispersal mode	5 classes: Anemochorous • Autochorous, Barochorous & Hydrochorous • Dyszoochores & Endozoochores • Epizoochores • Myrmecochorous	Baseflor
Height (log)	From 1.5 to 8.1	Med Flora
Ecological preferences		
Habitat preference	F: forest species; PF: forest edge or pre-forest habitat species (thicket, heath and garrigue, clearings and forest edges, matorral, megaphorbia, forest herbaceous border); NF: open habitat species	Baseflor
Light indicator value	From 2 (sciaphilous) to 11 (heliophilous)	Pignatti
Temperature IV	From 3 (psychrophilous) to 12 (thermophilous)	"
Soil moisture IV	From 1 (hygrophilous) to 10 (xerophilous)	"
Nitrogen IV	From 1 (oligotrophic) to 9 (nitrophilous)	"
Patrimoniaity		
Distribution score	From 1 (common) to 3 (rare)	National Botanical Conservatory

V.2.5. Analysis

We processed maps using ArcGIS 10.3 and carried out statistical analysis using R software v. 3.2.5 (R Core Team, 2017). To test whether past land use (1860 or 1958) or forest temporal continuity had an effect on current plant composition, we applied a canonical correspondence analysis (CCA) (Legendre and Legendre, 1998) with the *vegan* R package (Oksanen *et al.*, 2017) for each of the three variables. We then used a combination of 1860 and 1958 land uses, so that we could jointly assess the three historical variables. We assessed the significance of the effect with an ANOVA with 999 permutations, and represented the CCA factorial map using the *ade4* R package (Dray and Dufour, 2007). We determined the preference of individual forest plant species to past land use (forest, pasture or arable in 1860 or 1958) or forest temporal continuity (AF, RF, VRF or DEF) with logistic regressions (Bergès *et al.*, 2016), separately for each historical variables. The significance of the three historical variables was determined using the difference in AIC criteria from a null model ($\Delta AIC > 2$). Then the relationship between traits and historical variables was tested with a chi-square test for qualitative traits and ANOVA for quantitative traits using the list of species that significantly responded to past land use or forest continuity.

V.3. Results

V.3.1. Vegetation communities

All historical variables significantly explained the composition of understory plant communities ($p < 0.001$). The effect of 1958 land use and forest continuity were stronger than the effect of 1860 land use (0.13 %, 0.18 % and 0.11 % of constrained inertia, respectively). The plant communities gradually differentiated according to forest continuity, on both the first and the second axis of the CCA (Figure V-2.a.). However, the plant communities of forests that were deforested in 1958 were very different from the three other communities: similar to those of very recent forests according to the first axis but similar to those of ancient forests on the second axis. On the CCA factorial maps, the vegetation plots were not strongly distinguished according to the three 1860 land use: the first axis of the CCA factorial map separated forest from arable land while pasture was isolated from forest and arable land on the second axis (Figure V-2.b.). The effect of 1958 land use was slightly different: the first axis of the CCA separated forest from pasture and arable land while the second axis clearly differentiated arable land from the two other past land uses (Figure V-2.c.). Plant composition overall differed along the two forest continuity gradients (RF-VRF-DEF on formerly pasture or arable land) (Figure V-2.d.).

V.3.2. Species preference

Among the 473 species in the whole dataset, 442 species were analysed in the logistic regressions (Appendix 34): 208 were significantly influenced by 1860 land use with 58 species preferentially found in already existing forest (1860-FS), 51 species in former pasture (1860-PS) and 99 species in former arable land (1860-AS). 246 were significantly influenced by 1958 land use with 78 species preferentially found in already existing forest (1958-FS), 99 species in former pasture (1958-PS) and 69 species in former arable land (1958-AS). Finally, 258 were significantly influenced by forest temporal continuity with 57 species preferentially found in ancient forest (AFS), 37 species in recent forest (RFS), 77 species in very recent forest (VRFS) and 87 species in forest of 1860 that was not mapped as forest in 1958 (DEFS).

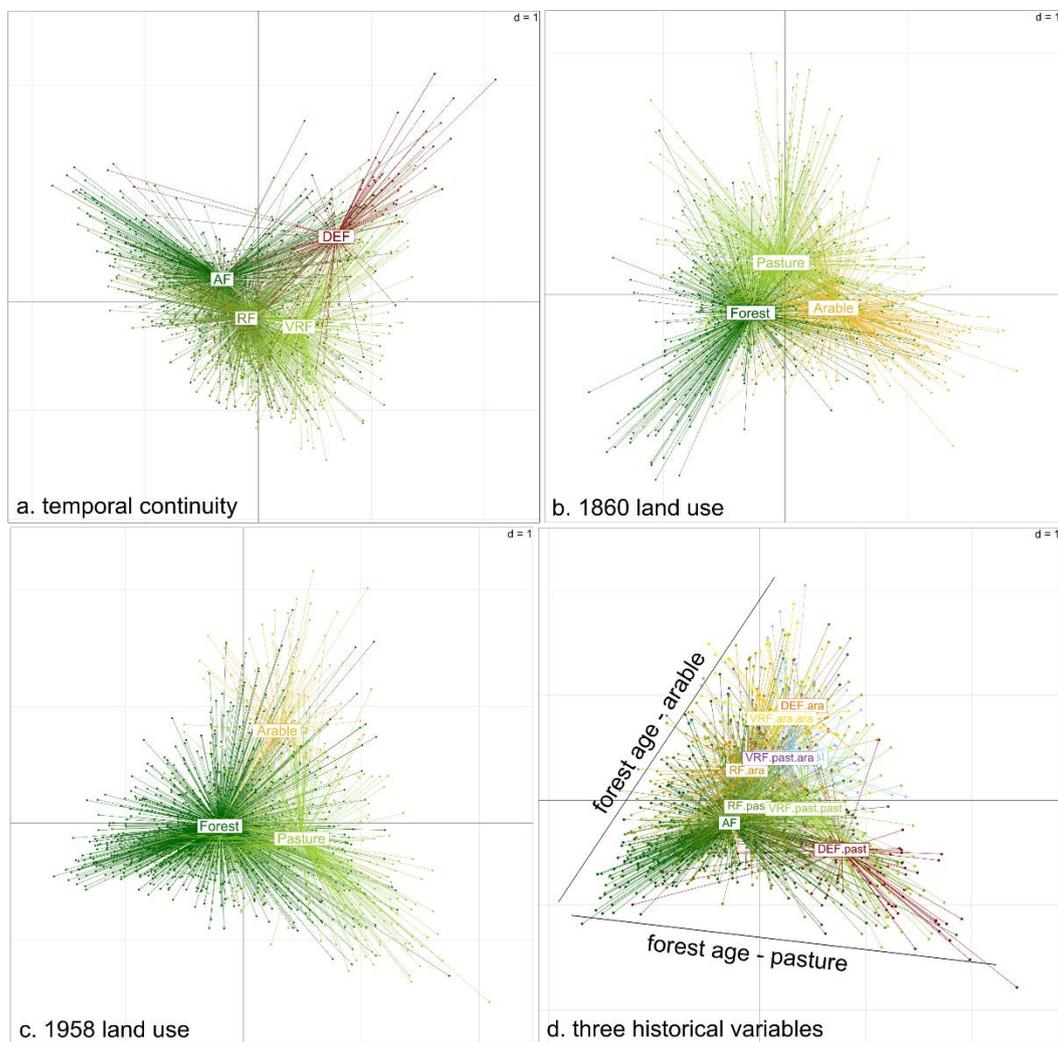


Figure V-2. First CCA factorial map of plant communities according to (a) forest temporal continuity, (b) 1860 land use (c) 1958 land use and (d) the combination of the three historical variables. The four CCA were applied to the abundance of species present in more than 1% of the survey plots and were constrained by the corresponding historical variables. AF = ancient forest; RF = recent forest; VRF = very recent forest; DEF = deforested in 1958; RF.past = recent forest developed on 1860 pasture; RF.ara = recent forest developed on 1860 arable land; VRF.past.past = very recent forest developed on pasture (1860 and 1958), etc.

V.3.3. Plant traits, ecological preferences and patrimoniality

Species traits and ecological preferences were consistent between the species influenced by the three historical variables (*e.g.* AFS traits were mostly similar to 1860-FS and 1958-FS, and 1958-AS traits were similar to 1860-AS). Vegetative reproduction capacity, continentality and indicator values for soil reaction, and the beginning and duration of flowering season were influenced by no historical variables.

V.3.3.1. Forest temporal continuity

All plant functional traits and ecological preferences responded to forest temporal continuity, except those mentioned above. Indicator value for temperature and patrimoniality were not influenced by forest temporal continuity.

The proportion of phanerophytes and endozoochores-dyszoochores increased from DEF to AF, while the proportion of therophytes and epizoochores showed the reverse trend (Figure V-3). Potential maturity height and leaf size increased with increasing forest temporal continuity (Figure V-4). AFS were more often sclerophyllous or malacophyllous, while RFS were more often malacophyllous, most VRFS had spiny or needle-like leaves and most DEFS leaves were microphyllous. Apart from the gradient in endozoochores and epizoochores, AFS were rarely anemochores while RFS and VRFS were more often anemochores and barochores. DEFS showed no particular dispersal syndrome (Figure V-3). The proportion of competitive life strategy decreased from AF to DEF while ruderals were frequent in RF, VRF and DEF and rare in AF. The proportion of stress-tolerant life strategy was the highest in DEF (Figure V-4).

The proportion of forest specialists and forest edge or pre-forest habitat species increased while the proportion of open habitat species decreased from DEF to AF (Figure V-3). Light indicator values decreased with increasing forest temporal continuity, while nitrogen and soil moisture indicator values increased from DEFS to AFS (Figure V-5). DEFS had always more extreme values compared to VRFS.

V.3.3.2. 1860 land use

Traits and ecological preferences influenced by 1860 land use were Raunkiaer's life form, longevity, maximum potential height, Grime life strategy, dispersal mode, habitat preference and light indicator value. Patrimoniality was also influenced by 1860 land use.

Apart from hemicryptophytes, which were common among all species groups, most 1860-FS were phanerophytes while most 1860-PS were chamaephytes and most 1860-AS were therophytes

(Figure V-3). 1860-PS had the smallest leaves and had the lowest potential maturity height (Figure V-4). 1860-FS were mostly endozoochores and dyszoochores while 1860-PS and 1860-AS were mostly epizoochores. Apart from malacophyllous leaves, 1860-FS were mostly sclerophyllous while 1860-PS and 1860-AS were mostly microphyllous (Figure V-3). 1860-FS were mostly competitive species, 1860-PS stress-tolerant species and 1860-AS ruderals (Figure V-4).

Most 1860-FS were forest specialists and forest edge or pre-forest habitat species while most 1860-PS and 1860-AS were open habitat species (Figure V-3). 1860-FS had the lowest light indicator values, and 1860-PS had the highest light indicator values, on average. 1860-PS had the lowest nitrogen indicator values, and 1860-AS had the highest indicator values for nitrogen and soil moisture, on average (Figure V-5).

Compared to 1860-AS, the proportion of species with medium rarity score were higher in 1860 forest and 1860 pasture.

V.3.3.3. 1958 land use

All plant functional traits and ecological preferences responded to 1958 land use, except vegetative reproduction capacity, continentality and soil reaction indicator values and the beginning and duration of flowering season. Patrimoniaity also responded to 1958 land use.

Apart from hemicryptophytes, most 1958-FS were phanerophytes while most 1958-PS and 1958-AS were therophytes; 1958 forests were characterised by endozoochores (Figure V-3). Species had a higher potential maturity height in 1958 forests and had the smallest leaves in 1958 pastures, on average (Figure V-4). 1958 forests were characterised by malacophyllous and sclerophyllous species, while 1958 pastures were characterised by microphyllous and graminean species and 1958 arable land was characterised by malacophyllous species (Figure V-3). The highest proportion of competitive and stress-tolerant life strategies occurred in 1958-FS and 1958-PS, respectively, and the proportion of ruderals increased from 1958-FS to 1958-AS (Figure V-4).

Most 1958-FS were forest specialists and forest edge or pre-forest habitat species while most 1958-PS and 1958-AS were open habitat species (Figure V-3). 1958-FS had the lowest light indicator values and 1958-PS had the highest light indicator values. 1958-PS had the lowest nitrogen and soil moisture indicator values (Figure V-5).

1958 pastures were characterised by a higher proportion of species with medium rarity scores while 1958 arable land had the highest proportion of species with low rarity scores.

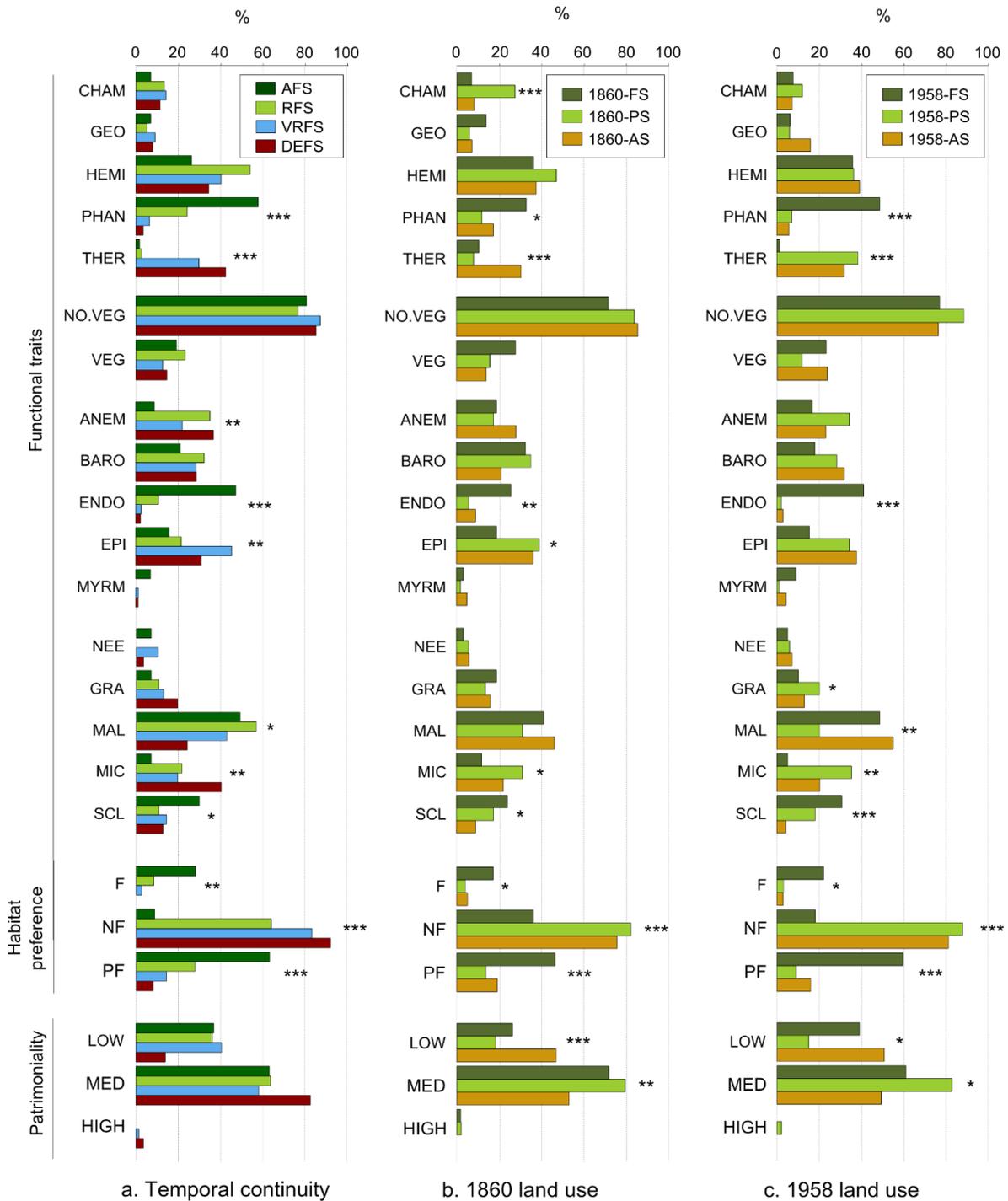


Figure V-3. Categorical plant functional traits, ecological preference and patrimoniality according to (a) forest temporal continuity (AFS, RFS, VRFS and DEFS), (b) 1860 land use (1860-FS, 1860-PS, 1860-AS) and (c) 1958 land use (1958-FS, 1958-PS, 1958-AS). For each trait category, the value corresponds to the percentage of species having this trait to the total amount of species in the species group. CHAM: chamaephytes; GEO: geophytes; HEMI: hemicryptophytes; PHAN: phanerophytes; THER: therophytes; NEE: needles, spines and succulent; GRA: graminean; MAL: malacophyllous; MIC: microphyllous; SCL: sclerophyllous and laurel-like; ANEM: anemochores; BARO: barochores, autochores, hydrochores; ENDO: endozoochores & dyszoochores; EPI: epizoochores; MYRM: myrmecochores; F: forest specialists; PF: forest edge and pre-forest habitat species; NF: open habitat species; LOW: low rarity score; MED: medium rarity score; HIGH: high rarity score. Stars represent significant relationships: * $p < 0.05$; ** $p < 0.01$; *** $p < 0.001$.

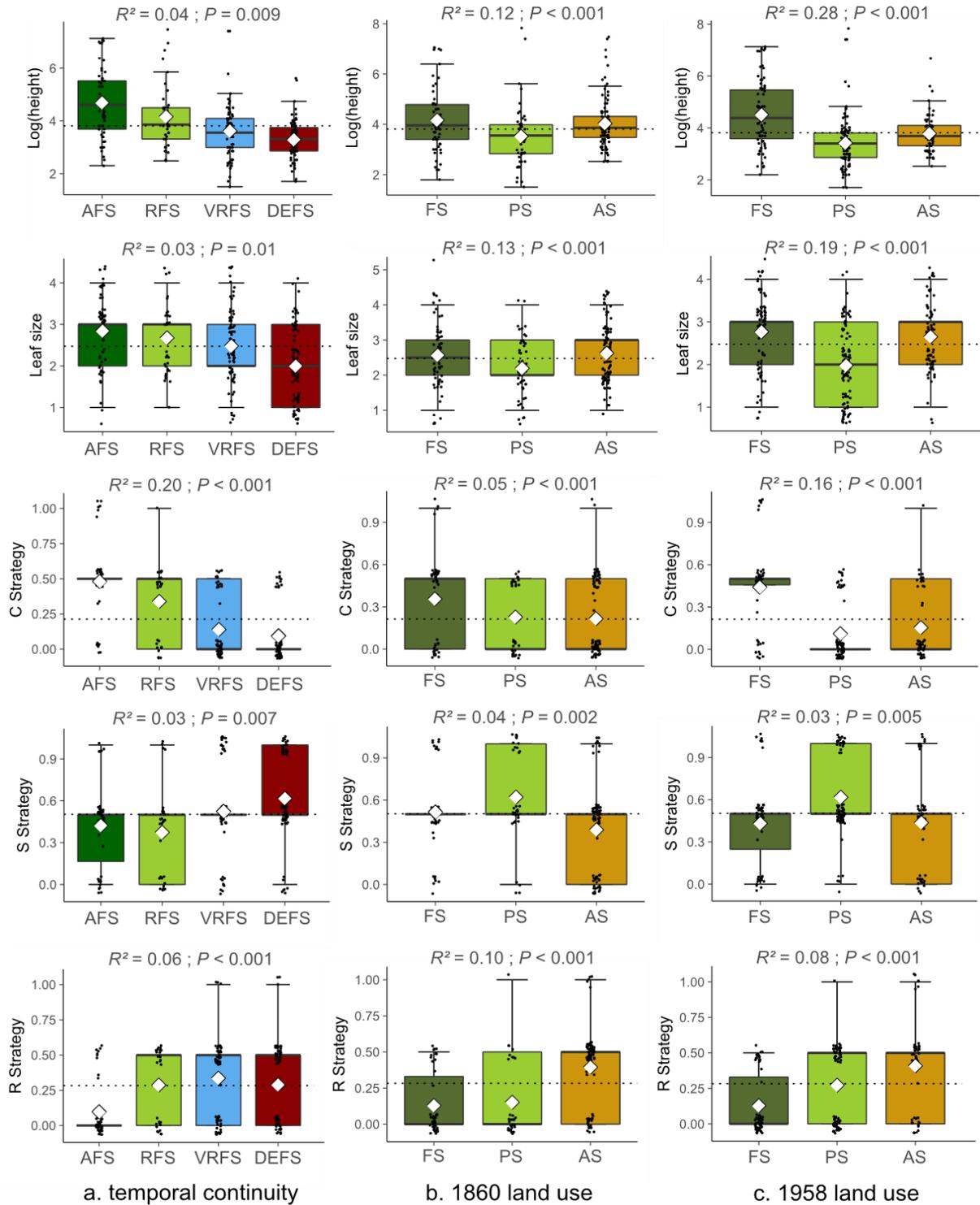


Figure V-4. Continuous plant functional traits and Grime life strategy (C, S, R) according to (a) forest temporal continuity (AFS, RFS, VRFS, DEFS), (b) 1860 land use (FS, PS, AS) and (c) 1958 land use (FS, PS, AS). Points are represented over the boxplot-and-whisker with a jitter function to highlight variance. White diamonds are mean values for each species group and the dotted horizontal line is the mean value of the trait among all species. R^2 and p value are given for each relationship above the corresponding graph.

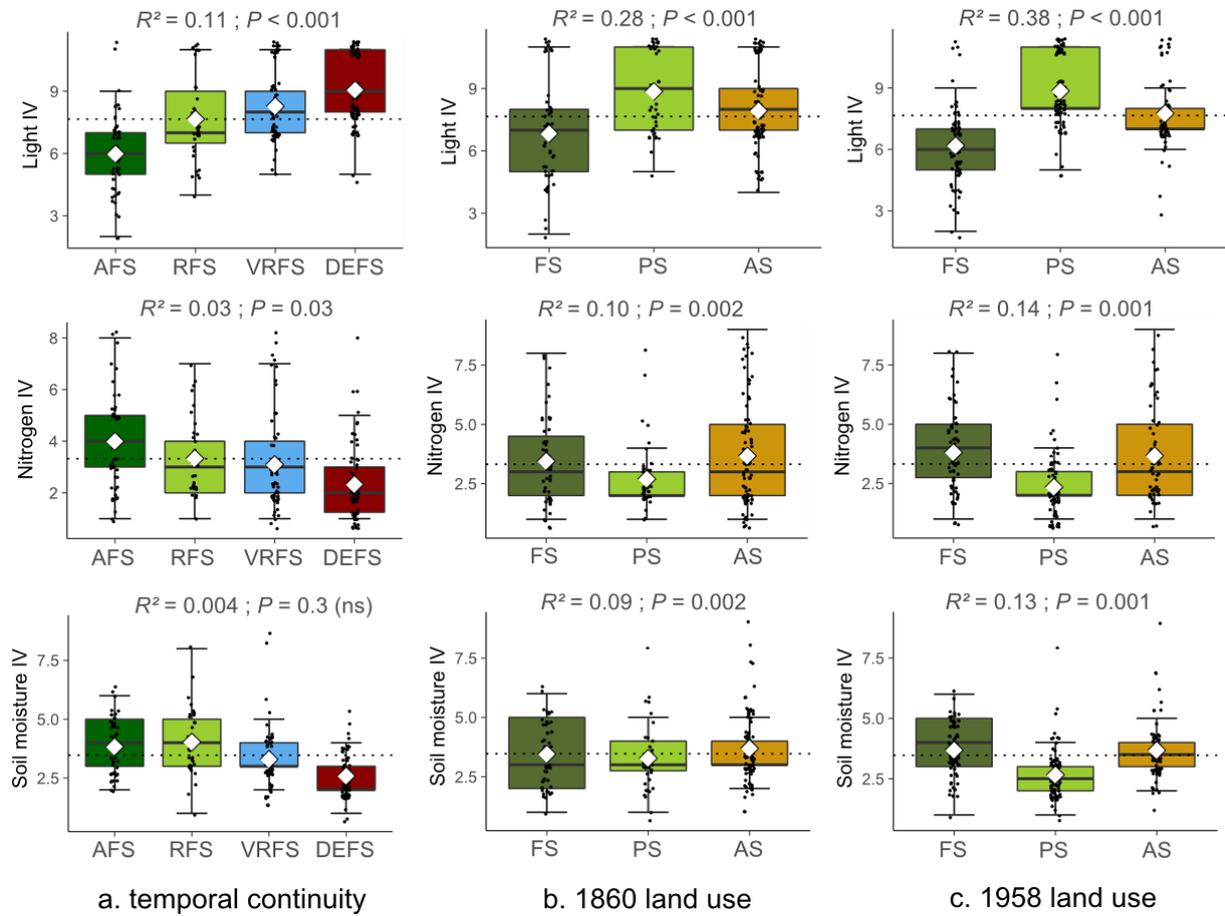


Figure V-5. Continuous plant ecological preferences according to (a) forest temporal continuity (AFS, RFS, VRFS, DEFS), (b) 1860 land use (FS, PS, AS) and (c) 1958 land use (FS, PS, AS). Points are represented over the boxplot-and-whisker with a jitter function to highlight variance. White diamonds are mean values for each species group and the dotted horizontal line is the mean value of the trait among all species. R^2 and p value are given for each relationship above the corresponding graph.

V.4. Discussion

Globally, forest temporal continuity and past land use type both influenced the current distribution of understory plant communities, and the expression of plant traits and ecological preferences. We thus confirmed that the distribution of forest understory plant species depends on forest land use history over centuries in the Mediterranean region.

V.4.1. Ancient forest species in the Mediterranean

Fifty-seven species were associated to ancient forests. They were dominantly true forest species of forest edge or pre-forest habitat species, with low light indicator value, high nitrogen and soil moisture indicator values. Among them, phanerophytes-endozoochores and sclerophyllous species were dominant. Most of those species displayed a competitive life strategy. Phanerophytes and endozoochores are associated to recent forests in temperate lowlands (Sciama *et al.*, 2009; Bergès *et al.*, 2016). Phanerophytes are much more diversified in Mediterranean forests than in temperate forests (Quézel and Médail, 2003b; Gauquelin *et al.*, 2018). This could explain why they characterise ancient Mediterranean forests, but not temperate forests. Ancient forest species are mostly endozoochores, considered good colonisers in temperate regions (Bellemare *et al.*, 2002). However, endozoochores are predominantly dispersed by small birds in the Mediterranean region (Debussche and Isenmann, 1989). Small birds have limited territories and can only disperse seeds a few meters from their original tree or shrub. However, mammals such as the wild boar (*Sus scrofa*), the red fox (*Vulpes vulpes*) and the stone marten (*Martes foina*) can effectively disperse endozoochorous species (Matías *et al.*, 2010). In temperate regions, ancient forests are characterised by myrmecochorous species (Bergès *et al.*, 2016), which display an even shorter dispersal distance (Vittoz and Engler, 2007). In this study, myrmecochorous species were more frequent in ancient forests but were too few to present a significant relationship with forest ancientness, as they are overall under-represented in Mediterranean forest flora (Wolff and Debussche, 1999). Nevertheless, ancient forests of the Mediterranean region host true forest species with relatively short distance dispersal mechanisms, consistently with temperate forests.

V.4.2. Contrasted legacies of former crop and pasture on understory vegetation

We showed that former arable use and pastoral use left partially opposite legacies. First, vegetation communities of current forests clearly differed between former crops and former pastures. Second, species of former pastures and species of former crops shared different traits

and ecological preferences (*e.g.* stress-tolerant *versus* ruderals; chamaephytes *versus* therophytes; low vs. high nitrogen indicator values).

In 1860 and 1958 in the PNRL, pasture was principally located on unproductive land (Abadie *et al.*, 2018). Depending on grazing intensity, soils may have been impoverished even more by pastoral use (McLauchlan, 2006). Forest developed on those soils may thus need a long time to grow and be characterised by smaller trees and many gaps in canopy cover, thus providing a brighter, more xeric and stressful environment for understory plant species. Stress-tolerant species may therefore be adapted to harsh biophysical constraints and to grazing pressure.

On the contrary, forests on former crops were more often located on the most productive land in 1860 and 1958, *i.e.* the deepest soils and on loose substrates (Abadie *et al.*, 2018). Nevertheless, arable land was abandoned on the least suitable land for agriculture: steeper slopes and closer to pre-existing forest compared to land that was not abandoned (Abadie *et al.*, 2018). Most of those abandoned arable land might have been cultivated as terrace crops, and thus provide deep and productive soils (Stanchi *et al.*, 2012; Tarolli *et al.*, 2014; Arnaez *et al.*, 2015). Nitrophilous and mesophilous species could then find favourable conditions to spread on former arable land. Besides, the development of trees was probably faster and the canopy cover tighter, allowing more shade-tolerant species to develop.

The legacies of 1860 land use and 1958 land use were consistent. Most species and their traits or ecological preferences associated to one type of 1958 land use were also associated to the corresponding type 1860 land use (Appendix 34) (*e.g.* phanerophytes in 1860 or 1958 forests, therophytes in 1860 or 1958 crops). Although less significant than the effect of 1958 land use, the legacies of 1860 land use were still visible today, which means that the effect of past land use can last at least a 150 years in Mediterranean forests.

V.4.3. Forest temporal continuity: a long-term succession process

Vegetation communities of recent forests seemed to become more and more similar to ancient forest vegetation communities with time, which testifies to a secondary succession on the long term (150 years) in Mediterranean forests. The effects of 1958 land use were stronger than the effects of 1860 land use: more species responded to 1958 land use than to 1860 land use, and there was a higher number of traits related to 1958 land use rather than to 1860 land use (*e.g.* leaf type and leaf size, soil moisture and nitrogen indicator values). Plant traits and ecological preferences confirmed this gradient: an increasing proportion of forest species (sciaphilous, phanerophytes and endozoochores) and a decreasing proportion of open habitat species (heliophilous, therophytes and epizoochores) with increasing temporal continuity (Tatoni and

Roche, 1994; Aubin *et al.*, 2008). The gradient of light indicator value according to forest temporal continuity reflected lighter environment in more recent forests, as observed as in temperate regions (Glitzenstein *et al.*, 1990; Brudvig *et al.*, 2013; Bergès *et al.*, 2016). These gradients reflect the development of the canopy cover along with forest succession and a disappearance of open habitat species with the successional age of the forest, as demonstrated by Amici (2013).

Our results showed that plant communities in ancient forest and forest developed after 1860 were more similar than those in ancient forests and forests developed after 1958. During the 19th century and the 20th century, newly-established forests developed adjacent to already existing forests (Abadie *et al.*, 2018), thus reducing the dispersal limitation of species to colonise the newly-established forests (Graae *et al.*, 2003; Flinn and Vellend, 2005; Hermy and Verheyen, 2007). The colonisation credit of our recent forests might thus have already been paid, contrary to our very recent forests. For this reason, these very recent forests were also closer to open habitat edge (Bergès *et al.*, 2016 ; chapter IV). The edge effect thus adds to the effect of forest temporal continuity on plant species (Bergès *et al.*, 2016).

Open habitat species persisted after land abandonment and forest development. Two ecological processes can explain this maintenance: either suitable habitats remained within the forest landscape (open habitats within the closed forest matrix), or those species exhibited an extinction debt, meaning that they remain while their optimum habitat has already disappeared (Tilman *et al.*, 1994; Kuussaari *et al.*, 2009; Jackson and Sax, 2010). This extinction debt can last over more than a century (Vellend *et al.*, 2006). A long-term survey on those species would be necessary to disentangle the extent of the two processes.

V.4.4. Legacies of a temporal deforestation

Forests that were deforested between 1860 and 2010 accounted only for 4% of our plots, but no less than 87 species were associated to this habitat. Vegetation communities associated to temporarily deforested land were the more distinct from those of ancient forests and the traits and ecological preferences of DEFS often displayed more extreme values than VRFS when compared to AFS. This shows that the temporal deforestation has erased species present in formerly ancient forests and suggests stronger legacies of a temporal deforestation of ancient forests compared to the continuous agricultural use until the second half of the 20th century.

Of the 97 plots in this temporal trajectory, 91 were photo-interpreted as *garrigue* (associated to pasture, Table V-1). The repetition of forest wildfires leads to the development of *garrigue* (Tatoni, 1992). The PNRL has been spared by forest fires during the last decades, but some intensive and repeated fires occurred during the 1940s and 1950s on the “Petit Luberon”, where most of the

temporary deforested plots were situated. Associated to violent rain episodes (Varese, 1990), the repeated fires contributed to the erosion and impoverishment of soils, where the *garrigue* developed (Tatoni, 1992) and turned into an open forest where therophytes and anemochores were dominant, facilitated by the lighter conditions of those post-fire conditions (Bonnet and Tatoni, 2003).

This finding questions the definition of ancient forests: “a forest that may not have been used for agricultural purposes” (Marks and Gardescu, 2001). This definition implies that a forest fire, which does not affect the soil as ploughing does, would not interrupt the temporal continuity of an ancient forest. Here we suggest that the definition of ancient forest should probably exclude forests that experienced repeated fires. However, supplementary investigations would be necessary to confirm this assumption.

V.4.5. Implications for conservation

Species of former pasture have a higher mean rarity score than other species groups. Some of them are typical species of pastures or grasslands, such as *Anthyllis montana* or the emblematic upper ridges species *Genista pulchella* subsp. *villarsii*. Other species associated to annual grasslands or upper ridges were more frequent in recent forest developed on former pasture, but they were not associated to them because they were too rare. Among them were *Crepis suffreniana*, and *Ephedra major*. Their presence in recent forests is associated to the general abandonment of pastoral use (Trivelly *et al.*, 2000; Taillefumier and Piegay, 2003; Garde *et al.*, 2011). Can those species remain in forests or do they face extinction debt?

In a landscape dominated by forests, the conservation issue is more related to the closing over of open habitats such as former pastures. It is therefore of crucial importance to sustain human activities that contribute to the conservation of open habitats, such as transhumant pastoralism.

The restoration of a forest continuum between ancient forest patches naturally took place with the natural forest recovery since the 19th century (Abadie *et al.*, 2018). This conservation issue concerns particularly temperate lowlands, where most ancient forests are isolated within a more or less intensive agricultural matrix (Rackham, 2008; De Keersmaecker *et al.*, 2015).

V.5. Conclusion and perspectives

With this study, we highlighted the long-term land use legacies on Mediterranean forest understory plant communities. We showed that the successional process can last over 150 years and that the distributional pattern of forest species according to forest temporal continuity is comparable to the one highlighted in temperate lowlands. We also showed that the type of past land use prior to forest imposed divergent trajectories of vegetation succession.

The effect of forest temporal continuity and past land use mostly concerned soil physico-chemical properties and vegetation (Flinn and Vellend, 2005; Hermy and Verheyen, 2007), but now focuses more and more on other species groups with low dispersal abilities, such as saproxylic beetles, snails, collembola, etc. (Janssen, 2016; Vriгнаud, 2016; Janssen *et al.*, 2018). Exploring those species groups could be very informative in the Mediterranean region too. Furthermore, assessing the interaction between fire regimes or wildfires and long-term past land use on current forest ecosystems would help understand the functioning of forest ecosystems, as it was done with mid-term past land use (Duguy *et al.*, 2007; Duguy and Vallejo, 2008; Puerta-Pinero *et al.*, 2012).



VI. Quel outil pour étudier
l'effet des usages passés sur
les sols et la flore en forêt
méditerranéenne ?

Photo de couverture : Forêt récente sur terrasse. Commune de Buoux (84), juin 2015

Cette partie se réfère à un article publié dans *Forest Ecology and Management* en juin 2018.

Résumé

Comment aller de l'avant si nous ne sommes pas capables d'apprendre de notre passé ? L'étude des écosystèmes répond au même principe. L'effet de la continuité temporelle sur les propriétés physico-chimiques des sols et sur la richesse et la composition de la végétation de sous-bois a été démontré en forêt tempérée, ce qui a permis de distinguer les forêts anciennes des forêts récentes. En revanche, aucun effet des usages passés datant de plus de 50 ans n'a été montré en forêt méditerranéenne. La définition des forêts anciennes et récentes dépend d'une date seuil, généralement obtenue grâce aux cartes historiques. En France, la carte d'État-Major est la plus précise, car elle a une résolution assez grande et a été dessinée sur l'ensemble du territoire avec une méthode standardisée. Cependant, l'utilisation unique des cartes historiques pour étudier l'effet des usages passés pose question en contexte Méditerranéen caractérisé par un système agro-sylvo-pastoral. Notre objectif est d'analyser les effets de plusieurs usages passés sur les sols et la flore herbacée de forêts méditerranéennes, et de comparer la pertinence de deux sources historiques : une carte des usages de 1860 et des traces d'usages passés relevées sur le terrain. Au sein du Parc Naturel Régional du Luberon, nous avons relevé les communautés végétales et analysé les propriétés physico-chimiques des sols de 100 placettes ayant différents usages passés selon la carte d'État-Major (culture, pâture ou forêt) et arborant différentes traces d'usage passé (terrasses, clapiers ou absence de traces). Par rapport aux forêts anciennes, les forêts récentes développées sur d'anciennes cultures accueillent plus d'espèces et ont des sols plus profonds et plus riches en nutriments alors que les forêts récentes développées sur d'anciennes pâtures ont des sols plus superficiels et plus pauvres en nutriments. La composition floristique est significativement influencée par les usages issus de la carte ancienne et par les traces d'usages passés. Cependant, les traces d'usage passé constituent un meilleur indicateur de l'effet des usages passés sur les sols et la flore en comparaison des usages issus de la carte ancienne. Cette étude permet de confirmer un effet des usages passés sur les sols et la flore des forêts méditerranéennes. Elle permet également d'appuyer le fait que l'écologie historique nécessite l'usage combiné de cartes historiques et d'enquête de terrain, particulièrement dans les paysages méditerranéens dont l'histoire des usages du sol est complexe.

Abstract

How to move forward if we cannot understand our present from our past? The same applies for the study of ecosystems. Evidence of ecological legacies in temperate post-agricultural forests has been provided on soil physico-chemical properties and understory vegetation richness and composition, which led to distinguish ancient and recent forests. However, no land use legacies dating back more than 50 years have been reported in Mediterranean forests. The definition of ancient and recent forests usually relies on a threshold date, most often provided by historical maps. In France, the Etat-Major map is the most precise, with a relatively high resolution and drawn over the whole country with a standardised method. However, the use of historical maps only for studying land use legacies in forest is questionable in a Mediterranean context characterised by a traditional agro-sylvo-pastoral system. Using a historical ecology approach, our purpose was to examine the legacies of various former land uses on soil and understory vegetation in Mediterranean forests and to compare the relevance of two historical sources: 1860 land use map (map-based PLU) and remnants recorded in the field (in situ PLU remnants). In the Regional Natural Park of Luberon (French Mediterranean area), we inventoried plant communities and analysed soil physico-chemical properties on 100 plots with various past land uses according the Etat-Major map (arable, pasture or forest) and in situ PLU remnants (terrace, stone removal or no remnants). Compared to ancient forest, former arable land hosted more species and had deeper and nutrient-richer soils while former pasture had shallower and nutrient-poorer soils. Similarly, and compared with no remnants, terraces hosted more species and had deeper and nutrient-richer soils whereas stone removal had shallower and nutrient-poorer soils. Understory species composition significantly varied according to map-based PLU and in situ PLU remnants. However, in situ PLU remnants were globally a much better indicator of land use legacies on soil and understory plant composition compared to map-based PLU. We thus confirmed the legacies of past land use on Mediterranean forest soil and understory vegetation. We also stressed that historical ecology should rely on both field evidence and historical maps, particularly in Mediterranean landscapes with a complex history of land uses.

VI.1. Introduction

Humans have transformed the land since immemorial times with fire, land clearing for agriculture and landscaping (Kaplan *et al.*, 2009). Even centuries after land use change, former land use can conserve a long lasting impact on ecosystems (Dupouey *et al.*, 2002a; Plue *et al.*, 2008). Historical ecology, “the study of human impacts on ecosystems and landscapes over time” (Bürgi and Gimmi, 2007; Szabó, 2015; Armstrong *et al.*, 2017), has been a subject of growing interest in the past decades, notably concerning forests (Szabó, 2015). Especially, historical ecology has highlighted strong legacies of former land use on current forest ecosystems and stressed that taking into account forest history is crucial for species conservation (Vellend *et al.*, 2013).

Two types of forests are usually distinguished according to their temporal continuity: “ancient forests” which already existed before a threshold date and “recent forests” which have developed on former non-forest soils, mostly cropland or pasture, after this threshold date (Peterken and Game, 1984; Goldberg *et al.*, 2007; Hermy and Verheyen, 2007). The concept of forest continuity relies on the temporal continuity of its use as a forest, i.e. forest stands may have been logged but forest soils must have not been cleared for agricultural use. Historical maps are often used to define the threshold date (*e.g.* Peterken and Game, 1984; Honnay *et al.*, 1998; Dupouey *et al.*, 2002b; Bergès *et al.*, 2016) and describe forest spatial distribution (Vuorela *et al.*, 2002; Kaim *et al.*, 2016). However, the comparison between ancient and current land use can be difficult not only because map accuracy can strongly vary between ancient and current maps (Vuorela *et al.*, 2002; Leyk *et al.*, 2006), but also because land use or land cover definitions can change over time (Vuorela *et al.*, 2002; Bieling *et al.*, 2013). Moreover, a turnover in land cover might occur between two maps: a forest can be considered ancient because recorded in both historical and current maps, but may have been deforested meanwhile. In France, several historical maps exist but the most reliable is the “État-Major” (EM) map (Dupouey *et al.*, 2007): it was drawn at the national scale following a standardised protocol and displays a relatively high resolution and precision compared to other ancient national maps (map scale: 1:40 000; median position error ca. 25 m after geometric correction). This map was drawn from 1818 to 1866, a period which corresponds to the “forest transition”, i.e. the turning point from an overall deforestation to a continuous and massive forest recovery (Mather *et al.*, 1999). Consequently, we can reasonably assume that the forest patches mapped on the EM map were probably already long established, and that little deforestation occurred after this date.

In temperate regions, soil and understory vegetation differences have been highlighted between ancient and recent forests (Flinn and Vellend, 2005; Hermy and Verheyen, 2007). Compared to ancient forests, post-agricultural forests have less acidic soils with lower organic matter (due to matter exportation during agricultural use) but higher nutrient content, such as phosphorous

(due to nutrient inputs during agricultural use) (*e.g.* Koerner *et al.*, 1997; Compton and Boone, 2000; Dupouey *et al.*, 2002a). Species more frequent in ancient forests (ancient forest species) have short distance dispersal mechanisms and no persistent soil seed bank (dispersal limitation, (Hermy and Verheyen, 2007). Some of them may also be sensitive to change in soil characteristics or competition with ubiquitous species (environmental filtering). Ancient forest species are thus less able to colonise new forests than other forest species, which makes them more vulnerable to forest habitat loss, even temporary, and represent a conservation issue.

Land use legacies on current forest soils, species richness and composition have been much less explored in Mediterranean forests compared to temperate forests (Amici *et al.*, 2013; Kouba *et al.*, 2015; Basnou *et al.*, 2016). Basnou *et al.* (2016) found that forest continuity had a weak effect on woody species, while Kouba *et al.* (2015) highlighted a loss in late-successional species in Mediterranean forests due to intensive and widespread previous agricultural use in this region. Amici (2013) showed that light-demanding species richness decreased with increasing successional age of forest, despite the open forest canopy measured in forests at all successional ages. However, those three studies only concerned the last fifty years and did not go further back in time. Here we focused on the history of Mediterranean forests over the last 150 years.

Research on the soil and understory vegetation differences between ancient and recent forest has little investigated the nature of the land use prior to forest recovery. However, past land uses (PLUs) do not equally influence current forest ecosystems. For instance, Koerner *et al.* (1997) and Dyer (2010) both highlighted that forests developed on former pasture show similar pattern with ancient forests, while former crop or garden have a much stronger legacy effect on soil characteristics and plant species richness. Arable soils are altered by ploughing, topography levelling and nutrient inputs, while pasture soils are altered by trampling (Flinn *et al.*, 2005), and may be impoverished by biomass exportation. Due to intense soil tillage and fertilisation, land use legacies of former culture on current soil and understory vegetation are thus hypothesised to be stronger compared to former pasture (Koerner *et al.*, 1997; Compton and Boone, 2000; Wulf, 2004).

The Mediterranean region is characterised by strong biophysical constraints: water limitations due to hot and dry summers and hard calcareous substrates result in a specific agriculture (vineyards, olive trees, lavender). A rugged topography led farmers to cultivate slopes, resulting in the traditional Mediterranean landscape characterised by terraced crops and extensive grazing. The Mediterranean region is also characterised by a former agro-sylvo-pastoral management of the landscape. Herds of sheep and goats were put out to pasture on crops after harvest to enrich soils but also in forest and *garrigue* to complete their diet. Forests were temporarily cleared and cultivated ("essartage"), while boxwood (*Buxus sempervirens*) and litter were used to fertilise

crops (Gilbert, 1989; Chalvet, 2006). Potential multiple uses of the land during short periods thus question the relevance of using historical maps in our context. Testimonies of past agricultural use directly detectable in Mediterranean forests are terraces and stone removal remnants, *i.e.* large piles of stones or stone walls. Terraces testify an ancient established agricultural use whereas stone removal might reveal ancient temporary agricultural use (de Réparaz, 2000) (Appendix A1). Terraces can date back to the Middle Ages, but their largest extension occurred during the eighteenth and nineteenth centuries (Ambroise *et al.*, 1989; Arnaez *et al.*, 2015), so most of cultivated terrace were probably contemporary of the EM map. Stone removal have been practiced for a long time but no information was found about a preferential period of use. In addition, different land uses probably successively occurred on a same plot. Land use legacies on current forest can overlap and three processes may occur: a persistent effect of the last land use before reforestation; a stronger effect of the more impacting land use irrespective of its date and duration (*e.g.* arable use over pasture); a cumulative effect of the successive former land uses preceding reforestation. In our case, we assumed that if a land use remnant was still visible now, its legacies were persistent and dominant, irrespective of the time since forest recovery and the succession of land use in the past. There was no evidence of former pastoral use in the field, but we hypothesized that pastoral pressure was more intense in pasture identified on the EM map, even though the whole land might have been temporarily grazed in the traditional agro-sylvo-pastoral management system. Thus, the two historical sources might be helpfully combined to better understand the effect of former land use on current soil and vegetation.

Our main objective was to examine the effect of different PLUs on soil physico-chemical properties and understory vegetation of Mediterranean forests and to compare the relevance of two different sources: ancient maps (hereafter map-based PLU) and remnants recorded in the field (hereafter *in situ* PLU remnants). Our general hypothesis was that *in situ* PLU remnants better indicate the effect of PLU on soil and vegetation than map-based PLU. Specifically, we asked the following questions: (1) Can we detect long-term PLU effect in Mediterranean forests using ancient maps (map-based PLU), and do different map-based PLU (arable land, pasture or forest) have a contrasting effect on soil and understory vegetation? (2) What is the effect of *in situ* PLU remnants and what are the legacies of the different *in situ* PLU remnants on current soil and vegetation? (3) Do map-based PLU and *in situ* PLU remnants legacies concern the same soil and vegetation components; do they have the same magnitude and direction; and are their effects additive?

VI.2. Methods

VI.2.1. Study area

The Regional Natural Park of Luberon (PNRL) is located in the eastern French Mediterranean region (43°39'N – 44°02'N, 4°58'E-5°55'E) and covers 195 413 hectares. Climate is typically Mediterranean, made up of mild and humid winters and hot and dry summers: annual mean precipitation is around 710 mm and mean temperature is 13°C (Varese, 1990). Lithology is mostly calcareous (95%). More than half of the area is now covered by forests (55%), mainly located in hilly zones and mostly composed of holm oak (*Quercus ilex* - 22%), downy oak (*Quercus pubescens* - 23%) and Aleppo pine (*Pinus halepensis* - 18%) stands. The western part, which is more exposed to the cold and dry “Mistral” wind, is drier and more subject to wild fires. Seventy-one percent of the total forest cover is private, and most forest management does not follow any specific silvicultural treatment.

Until mid-nineteenth century, the economy of the region was based on an agro-sylvo-pastoral system. Forests were mostly coppiced for charcoal, firewood and tanning (oak bark). Then, the socioeconomic and political context led to land abandonment and forest gradually recovered on former pasture and arable land from the mid-nineteenth century to the late twentieth century (Fourchy, 1963; Gilbert, 1989; Chalvet, 2006). The PNRL was created in 1977 to reconcile economic development and preserve traditional rural activities.

VI.2.2. Sampling design

Present forest cover was extracted from the National Forest map, digitised by the National Forest Inventory (<http://inventaire-forestier.ign.fr/spip/spip.php?rubrique53>; 1:25 000) using orthophotographs of 2005 (western part) and 2009 (eastern part). Map-based PLU was obtained from the État-Major map (1858-1861 in the study area) which was digitised following Favre *et al.* (2013) (Salvaudon *et al.*, 2012). Half of current forests were ancient (45%), while recent forests were equally developed on former pasture (49%) and arable land (48%). Arable land included annual crops, hay meadows, vineyards and tree crops, which were trees used for fruit or olive production, often planted with annual crops. Pasture corresponded to grazed grasslands and Mediterranean shrubland (“garrigue”). *In situ* PLU remnants were recorded during field survey (Appendix A1): stone removal remnants included large stone piles and stone walls; terraces were easily noticeable and were most probably former olive tree crops as we found dead olive trees in some plots. Moreover, olive trees were traditionally the main cultivated tree on terrace in the

French Mediterranean region (de Réparaz, 2000), but were probably very often planted with annual crops.

We selected fifty pairs of forest patches so that each pair included adjacent ancient and recent forest patches with the same dominant tree species, a relatively closed canopy cover and a homogeneous structure to properly control for site conditions variability. Former pasture and cropland were nearly equally represented in recent forest (Table 1). Sampling design covered the whole study area (Figure 1) to include the three different dominant tree species in the region: *P. halepensis*, *Q. ilex* and *Q. pubescens*. We surveyed one plot within each forest patch (100 plots). To avoid edge effect, each forest patch had a minimum surface of two hectares and plots were located at least 50 m away from an open habitat edge. Recent forest plots were situated on average at 92 m from the nearest ancient forest border, while ancient forest plots were situated on average at 77 m from the nearest recent forest border. The pairing of plots was impossible to set up for *in situ* PLU remnants due to sampling constraints (adjacent ancient and recent forest patches) and because we also found *in situ* PLU remnants in ancient forests, contrary to what one might expect (Table 1). However, among the 13 plots with stone removal in ancient forests, nine were adjacent to an ancient crop, which could indicate that stones might have come from the adjacent crop and not from the ancient forest itself. We avoided charcoal kiln sites and places where we found evidence of recent fires. Forest continuity was refined using 1958 aerial photographs and among the 15 plots on terrace, three were still visible in 1958.

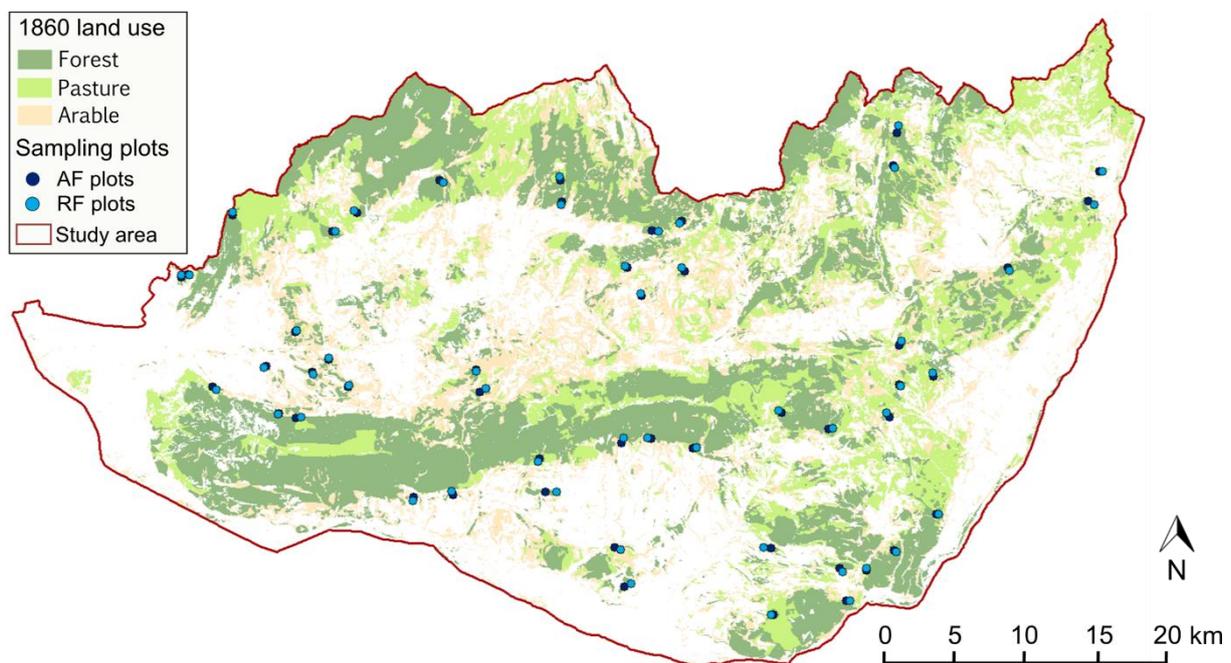


Figure VI-1. 1860 land use of current forests and survey plot distribution in the study area. AF = ancient forest; RF = recent forest

VI.2.3. Soil and vegetation survey

We carried out floristic survey from early May to early July 2015. Plots covered 200 m² to capture floristic richness and diversity. Within each plot, we recorded the abundance of any vascular plant species measuring less than 2m high following the Braun-Blanquet method (Braun-Blanquet, 1964). Plants were identified at species or genus level using the French Mediterranean Flora (Tison *et al.*, 2014) and a local Flora (Girerd and Roux, 2011). The nomenclature followed taxref v.8 (inpn.mnhn.fr/telechargement/).

We sampled soil within the floristic survey plot from September to December 2015. We measured soil depth with a pedological auger at three points. After litter removal, the 0-10 cm topsoil layer was collected at three locations randomly selected within the plot, mixed, air dried and sieved to 2 mm. Soil samples were then analysed for organic carbon and total nitrogen content (following standards ISO-10694 & ISO-13878), inorganic phosphorous content (Duchaufour and Bonneau, 1959), pH (in water – ISO-10390), active and total limestone (X 31-106 & ISO 10693), and texture (ISO 11277) by the certified soil laboratory of INRA Arras.

VI.2.4. Explanatory variables

Explanatory variables were the two past land use variables: map-based PLU (forest, pasture and arable) and *in situ* PLU remnants (absence of noticeable remnant, stone removal and terrace).

Environmental conditions and landscape variables were measured to control for variability within paired plots (ancient forest *versus* recent forest, Appendix A2) and between the fifty sites. We recorded canopy cover, dominant tree height, tree species richness, tree density and total basal area within a 20m radius during field survey. Additionally, we obtained elevation, slope and aspect from a digital elevation model with a resolution of 25 m. Aspect was transformed into northness (the cosine of aspect). Current habitat patch area (area of forest with the same dominant tree species), and distance to the closest open habitat edge were also measured on present forest map.

We tested correlations between explanatory variables before analysis (Appendix A3). Map-based PLU and *in situ* PLU remnants were significantly correlated ($p < 0.0001$): we found most terraces on former arable land, while stone removal mostly concerned ancient forests and in most cases, we detected no terrace or stone pile on former pasture (Table VI-1).

Table VI-1. Plot distribution according to map-based past land use and in situ past land use remnants

	Map-based past land use (1860)			
	Forest	Pasture	Arable	Total
<i>In situ</i> past land use remnants				
Absence	37	21	7	65
Stone removal	13	4	3	20
Terrace	0	2	13	15
Total	50	27	23	100

VI.2.5. Data analysis

For each plot, species cover coefficients were transformed into mean cover values following Gounod (1969). Then we calculated three plant community indices using the R package *vegan* (Oksanen *et al.*, 2017): species richness (S), Simpson's diversity index (simp) and equitability index (J). We applied a linear mixed-effect model to test the effect of map-based PLU and *in situ* PLU remnants on soil physico-chemical properties and plant diversity indices using pair identity as a random effect with the R package *nlme* (Pinheiro *et al.*, 2017). The effect of map-based PLU and *in situ* PLU remnants on plant composition was tested by a redundancy analysis (RDA) (Legendre and Legendre, 1998) after removing species present in less than five plots (ter Braak, 1986). We tested the significance of the effect with a permutation test using 999 permutations. For each analysis, we tested the effect of map-based PLU, the effect of *in situ* PLU remnants and then the additive effect of the two historical variables. We did not test their interaction because of the high correlation between the two variables.

We also tested if PLU was linked to environmental condition differences. First, we independently tested the effect of each environmental variable on each dependant variable (soil physico-chemical properties, plant diversity indices and composition) with a univariate model. Then we performed a multivariate model using all the significant site variables. If two significant variables were correlated ($R > 0.6$), only the most significant was selected and the other was dropped. Those multivariate models were used to test whether the effect of map-based PLU and *in situ* PLU remnants remained after controlling for environmental conditions (see Appendix A4 for further detail).

The preference of understory plant species for each PLU (map-based or *in situ* remnant) was determined using the Indicator Value approach (Dufrêne and Legendre, 1997) by a permutation test with the function *multipatt* of the R package *indicspecies* (De Cáceres *et al.*, 2010).

Maps were processed using ArcGIS 10.3; statistical analyses were carried out using R software v. 3.2.5 (R Development Core Team, 2017).

VI.3. Results

VI.3.1. Stand characteristics

Slope significantly varied according to map-based PLU and *in situ* PLU remnants: slope was slightly higher in ancient forest and former pasture than on former arable land; plots with no PLU remnants displayed the steepest slopes, while plots with stone removal were the flattest (Table 2). When the two historical variables were tested together, slope only responded significantly to *in situ* PLU remnants (Table 2). Canopy cover and dominant tree species significantly varied according to *in situ* PLU remnants: plots on stone removal were the most shaded while plots with no PLU remnants were the least shaded; terrace plots were mostly represented in *Quercus pubescens* stands. The relationships between PLU factors and the other stand characteristics are presented in Appendix A4.

VI.3.2. Soil physico-chemical properties

The soils sampled were mostly calcareous and neutral to alkaline (pH range 6.2-8.5, mean 7.9), and texture was dominantly clay-loam.

Map-based PLU had a significant effect on pH and soil depth: former arable land had higher pH and deeper soils while former pastures had lower pH and shallower soils than ancient forests (Table VI-2). *In situ* PLU remnants had a significant effect on organic C content, C:N ratio, pH, coarse fragment content and soil depth. Terraces had lower organic carbon content and C:N ratio, higher pH and deeper soils with a lower coarse fragment content. Except for C:N ratio, plots with no PLU remnants showed intermediate values between terrace and stone removal. Moreover, map-based PLU effect was no longer significant for any soil variable after controlling for *in situ* PLU remnant effect (Table VI-2). pH significantly varied with both historical variables in the unifactorial models.

Table VI-2. Variation in soil physico-chemical properties, plant diversity indices (mean and standard deviance) and plant species composition according to map-based PLU (MB-PLU), in situ PLU remnants (IS-PLUR) and the additive effect of MB-PLU and IS-PLUR. *P*-values were obtained from ANOVA tests following lme except for dominant tree species for which they were obtained from Chi-square test.

	MB-PLU				IS-PLUR				MB-PLU + IS-PLUR	
	Forest	Pasture	Arable land	<i>p</i> -value	Absence	Stone removal	Terrace	<i>p</i> -value	<i>MB-PLU</i> <i>p</i> -value	<i>IS-PLUR</i> <i>p</i> -value
Number of plots	50	27	23	-	65	20	15	-	-	-
Slope (%)	12.7 ± 6.9	12.5 ± 6.9	10.3 ± 5.1	0.02 *	14.0 ± 6.4	6.3 ± 4.3	11.6 ± 5.0	0.001 **	0.09 ns	0.006 **
Canopy cover (%)	41.9 ± 19.5	42.8 ± 17.4	43.5 ± 19.7	0.8 ns	38.6 ± 20.1	53.0 ± 11.7	45.3 ± 15.5	0.008 **	0.8 ns	0.009 **
Dominant tree species	-	-	-	1 ns	<i>P. hal</i> & <i>Q. ilex</i>	<i>Q. ilex</i> & <i>Q. pub</i>	<i>Q. pub</i>	0.003 **	-	-
C org (g kg ⁻¹)	44.5 ± 23.2	45.1 ± 25.8	38.8 ± 24.9	0.1 ns	44.6 ± 23.1	50.3 ± 31.3	28.7 ± 9.4	0.003 **	0.6 ns	0.02 *
C/N	17.6 ± 2.4	17.5 ± 2.2	17.5 ± 3.5	0.9 ns	18.2 ± 2.8	16.7 ± 1.7	15.9 ± 1.7	0.01 *	0.3 ns	0.003 **
pH	7.9 ± 0.4	7.8 ± 0.5	8.1 ± 0.2	0.01 *	7.9 ± 0.4	7.8 ± 0.3	8.2 ± 0.2	0.02 *	0.3 ns	0.3 ns
P acid (g kg ⁻¹)	0.008 ± 0.02	0.006 ± 0.02	0.005 ± 0.008	0.6 ns	0.004 ± 0.01	0.02 ± 0.03	0.005 ± 0.007	0.1 ns	0.7 ns	0.1 ns
P basic (g kg ⁻¹)	0.04 ± 0.04	0.04 ± 0.05	0.04 ± 0.06	0.7 ns	0.03 ± 0.03	0.07 ± 0.07	0.03 ± 0.06	0.8 ns	0.7 ns	0.8 ns
Active limestone (g 100g ⁻¹)	3.8 ± 5.4	3.6 ± 6.5	5.2 ± 4.3	0.2 ns	4.3 ± 6.1	1.9 ± 2.3	5.8 ± 4.9	0.2 ns	0.8 ns	0.7 ns
Sand (g 100g ⁻¹)	31.0 ± 18.5	22.8 ± 14.9	35.4 ± 18.4	0.2 ns	28.2 ± 17.2	29.9 ± 20.6	36.5 ± 17.3	0.8 ns	0.2 ns	0.8 ns
Coarse fragment (%)	42.0 ± 22.2	44.5 ± 26.6	36.7 ± 25.5	0.3 ns	43.5 ± 23.7	46.8 ± 25.8	25.6 ± 17.9	0.02 *	0.4 ns	0.03 *
Soil depth (cm)	30.5 ± 16.7	28.6 ± 15.6	41.6 ± 22.9	0.001 **	31.2 ± 17.4	22.2 ± 5.1	52.0 ± 21.1	<0.0001 ***	0.3 ns	<0.0001 ***
Humus depth (cm)	4.1 ± 2.0	4.1 ± 2.1	4.0 ± 1.4	1 ns	4.1 ± 2.1	3.9 ± 1.5	3.8 ± 1.6	0.8 ns	1 ns	0.8 ns
S	39.4 ± 12.9	42.7 ± 12.9	44.6 ± 15.4	0.03 *	38.3 ± 12.6	45.5 ± 11.3	49.8 ± 15.8	0.007 **	0.5 ns	0.1 ns
Simpson	0.78 ± 0.1	0.81 ± 0.1	0.82 ± 0.1	0.2 ns	0.79 ± 0.1	0.82 ± 0.1	0.83 ± 0.1	0.4 ns	0.4 ns	0.8 ns
J	0.65 ± 0.1	0.67 ± 0.1	0.68 ± 0.1	0.4 ns	0.65 ± 0.1	0.68 ± 0.1	0.68 ± 0.1	0.6 ns	0.6 ns	0.9 ns
RDA analysis	-	-	-	0.04 *	-	-	-	<0.001 ***	0.02 *	<0.001 ***

VI.3.3. Plant communities

In the 100 plots, we recorded 363 taxa, 323 being identified at the species level (Appendix A5). The most frequent species were *Rubia peregrina*, *Quercus pubescens*, *Quercus ilex*, *Carex halleriana*, *Hieracium glaucinum*, *Lonicera etrusca*, *Aphyllanthes monspeliensis*, *Festuca ovina* and *Thymus vulgaris*. There was no significant difference in species richness between former pastures and ancient forests ($p = 0.2$) while former arable land had on average 5.2 species more than ancient forests ($p = 0.02$). Former arable land was on average 1.9 species richer than former pastures, but the difference was not significant ($p = 0.3$). Species richness also varied according to *in situ* PLU remnants: terraces were on average 11.5 species richer than no remnants ($p = 0.003$), but there was no significant difference in species richness between no remnant and stone removal ($p = 0.2$) and between terrace and stone removal remnants ($p = 0.1$). Diversity and equitability indices (simp and J) did not vary with historical factors. While *in situ* PLU remnants had a stronger effect on species richness in the unifactorial models compared to map-based PLU, neither of the two historical variables was significant in the additive bifactorial model (Table 2).

Understory species composition significantly varied according to map-based PLU and *in situ* PLU remnants in both the unifactorial and additive bifactorial models, but the effect of *in situ* PLU remnants was much stronger (Table 2). The lower effect of map-based PLU on plant composition is revealed by the overlap of the three PLU classes on the first RDA factorial map (Figure 2a). Concerning *in situ* PLU remnants, the first axis distinguished absence from the presence of *in situ* PLU remnants, while the second axis separated stone removal from terrace (Figure 3a).

Indicator value analysis indicated that seven species were associated to one or two map-based PLU (Figure 2b, Appendix A6): *Anthyllis vulneraria* was significantly more frequent in former pastures, *Bituminaria bituminosa*, *Dactylis glomerata* and *Helichrysum stoechas* in former arable land, *Rhamnus saxatilis* and *Ligustrum vulgare* in former pasture or arable land and *Potentilla neumanniana* in former pasture and ancient forest. No species was associated with ancient forest only. Concerning *in situ* PLU remnants, *Lactuca perennis*, *Polypodium cambricum* and *Genista cinerea* were significantly more frequent on stone removal, while *Osyris alba*, *Epipactis helleborine*, *Euphorbia serrata*, *Ligustrum vulgare*, *Cistus albidus*, *Astragalus monspessulanus* and *Smilax aspera* were significantly more frequent on terrace. Moreover, 26 species indicated either terrace or stone removal. No species characterised the lack of *in situ* PLU remnants (Figure 3b, Appendix A6).

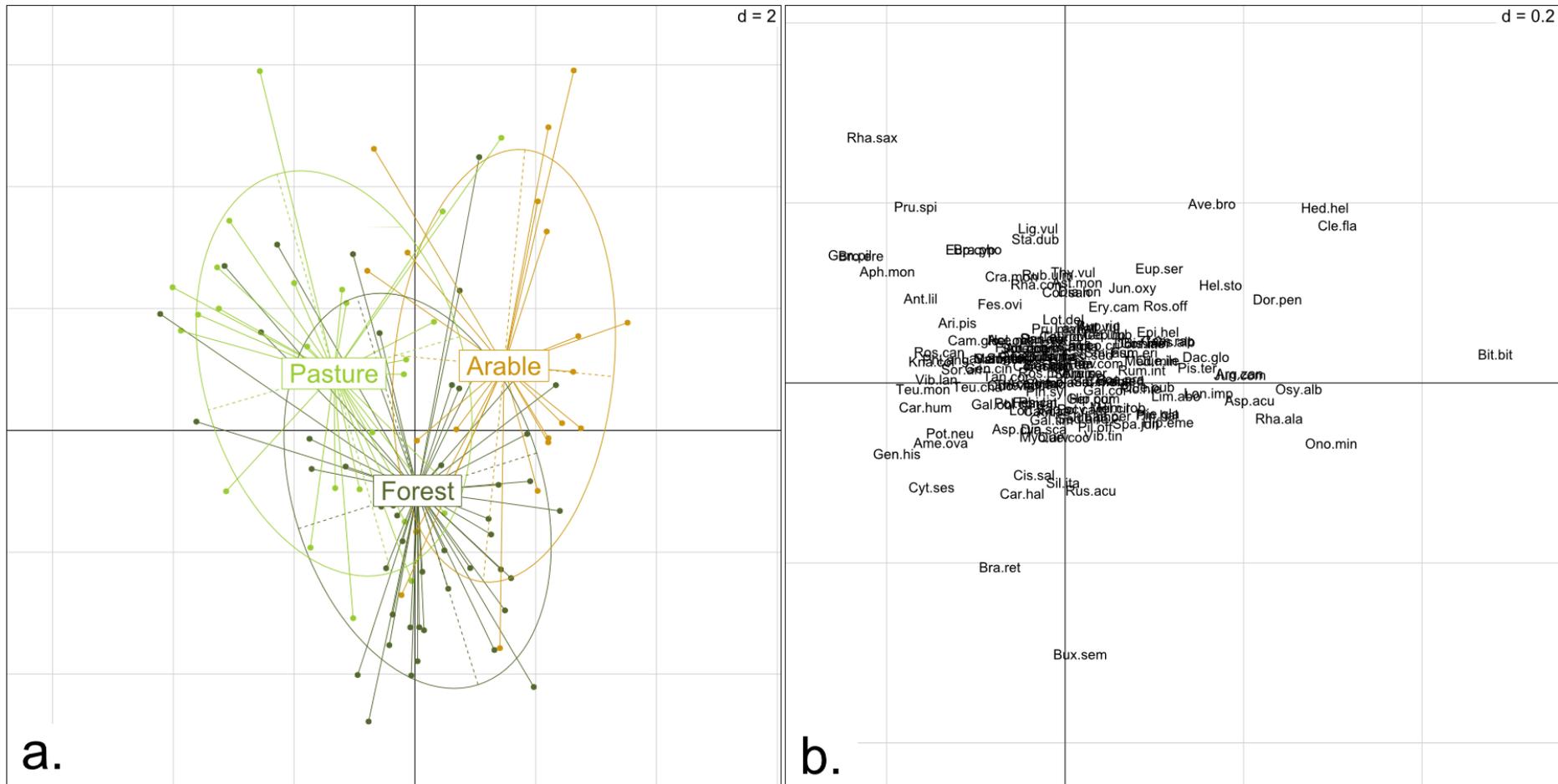


Figure VI-2. First RDA factorial map of vegetation communities according to map-based PLU. The RDA was conducted with the abundance of species present in more than five survey plots and is constrained by map-based PLU. a. Survey plots (vegetation communities) and map-based PLU categories. b. Species.

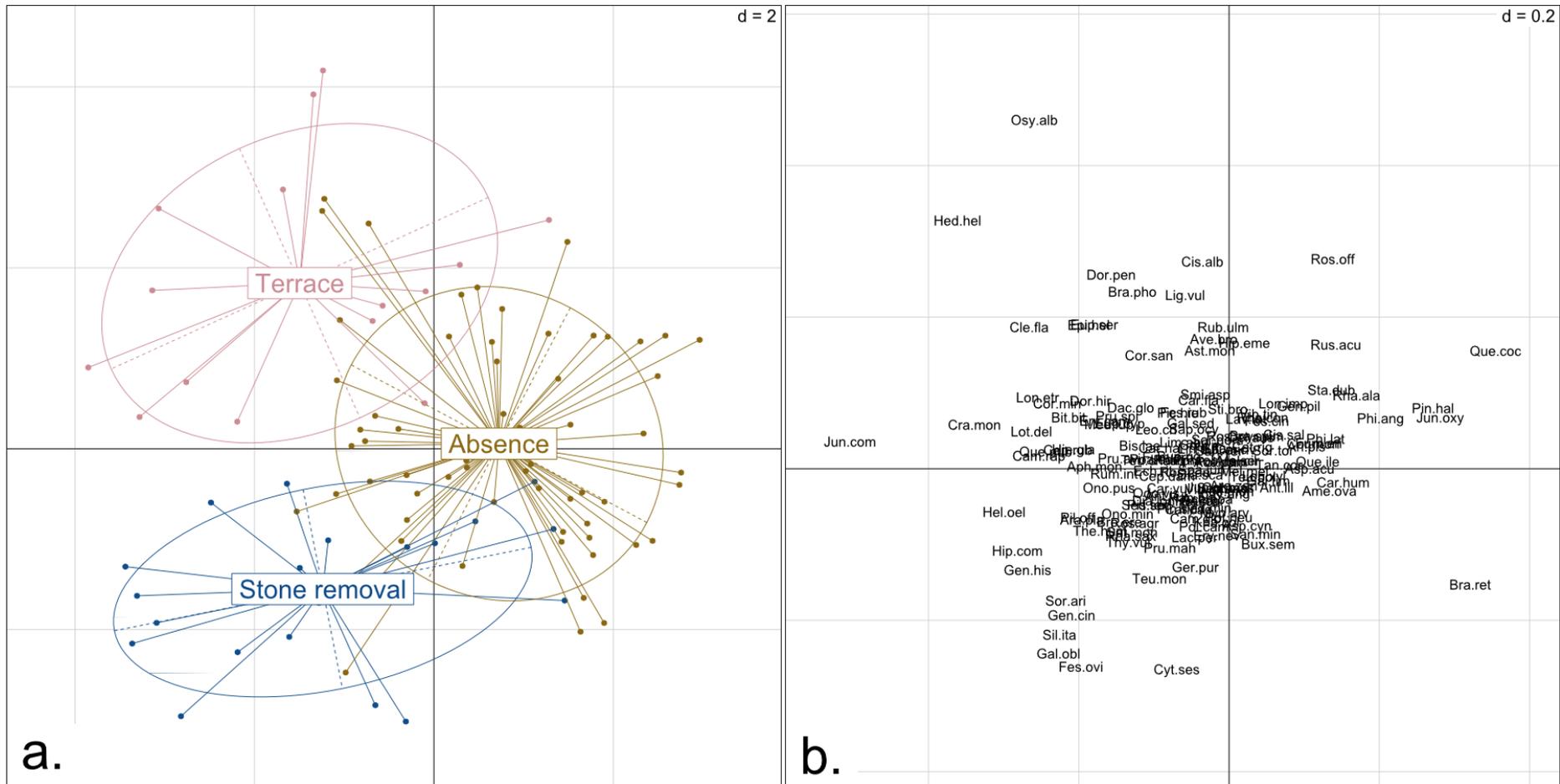


Figure VI-3. First RDA factorial map of vegetation communities according to in situ PLU remnants. The RDA was conducted with the abundance of species present in more than five survey plots and was constrained by in situ PLU remnants. a. Survey plots (vegetation communities) and in situ PLU remnants categories. b. Species.

VI.4. Discussion

VI.4.1. Stronger legacies of *in situ* PLU remnants than map-based PLU

VI.4.1.1. Soil physico-chemical properties

Land use legacies on current forest soils and understory plant communities as indicated by the EM map were not highly significant, but some legacies were clearly noticeable. First, we highlighted that former arable land had deeper soil (thus a probably higher water availability) and higher pH compared to former pasture and ancient forest. This trend can result from: (1) pre-existing differences in biophysical conditions between lands that were cropped, grazed or remained as forest in the period before the EM map; (2) legacies of former land use (arable land, pasture or forest) on soil properties (Flinn *et al.*, 2005; Wulf *et al.*, 2010). (1) We have shown in Abadie *et al.* (2018) that arable land was more frequently established on soils with higher potential productivity, notably with higher water content. On the contrary, sheep and goats herds were principally put out to pasture on land with low productivity (Taillefumier and Piegay, 2003). (2) Traditional land management systems can result in mineral transfers (N, P) from pasture and forest to cropland, through animal manure and forest litter removal, thus modifying soil nutrient content, biogeochemical fluxes and consequently pH. We can also assume that farmers deepened soils to enhance productivity, through stone removal or terrace development. To properly identify which of these two causes is responsible of the differences we presently observe between ancient and recent forests is not an easy task (Sciama *et al.*, 2009), but we can assume that soil properties were at least partly determined by forest history.

The differences in soil pH between former arable land, pasture and forest were globally consistent with the results obtained in temperate regions, although lower in magnitude (Koerner *et al.*, 1997; Dupouey *et al.*, 2002a; Flinn *et al.*, 2005; Falkengren-Grerup *et al.*, 2006; Brunet *et al.*, 2011). The calcareous nature of most of the PNRL soils can explain this lower magnitude. Soil base cations availability is not a strong limiting factor of vegetation growth in this region. In contrast, acidic soils were reported to be more frequent in ancient forests compared to recent forests in temperate lowland regions where nutrient-poor soils are frequent (Bergès *et al.*, 2016).

Compared to map-based PLU, *in situ* PLU remnants had a stronger effect and influenced a higher number of soil characteristics (5 against 2, see Table 2). Soils on ancient terraces were the most productive (the deepest, highest in pH and lowest in coarse fragments content), while soils on stone removal were the least productive. As terraces testify a former agricultural use, our study confirms previous results found in temperate regions: soils of forests developed on former arable

land contain less organic matter (Koerner *et al.*, 1997; Compton and Boone, 2000; Dupouey *et al.*, 2002a; Valtinat *et al.*, 2008; Brudvig *et al.*, 2013). In contradiction with previous studies (Hermy and Verheyen, 2007), phosphorous content was not higher in former arable land. The very low available phosphorous content of our soils may be due to the fact that they were subject to repeated fires (Duguy *et al.*, 2007), or that we sampled plots that were not intensively fertilised. In our context, the legacies of terrace crops may depend more on the enhancement of soil fertility by soil levelling and deepening than by fertiliser inputs. Surprisingly, stone removal remnants, supposedly remnants of a former agriculture, potentially lower in intensity, displayed opposite effects on soil physico-chemical properties.

VI.4.1.2. Plant communities

Recent forests developed on former arable land, especially terrace, hosted more species than ancient forests. These results are consistent with previous observations in temperate regions (Koerner *et al.*, 1997; Compton and Boone, 2000; Wulf, 2004), even if the difference in total plant species richness between recent and ancient forests is not the rule (Brudvig *et al.*, 2013; Matuszkiewicz *et al.*, 2013). The higher species richness we detected in recent forests could result from (1) the succession process, which involves an overlap of species assemblages of different forest successional stages in recent forests, as demonstrated in Mediterranean forests by Amici *et al.* (2013) (2) the positive relationship between soil fertility and species richness, soils on former terrace being the deepest, and thus the most fertile (Grime, 1973; Aarssen, 2001).

Understory plant species richness and composition slightly varied among map-based PLUs, in accordance with previous results conducted in temperate forests (Hermy and Verheyen, 2007; Dyer, 2010; Brudvig *et al.*, 2013; Bergès *et al.*, 2017). However, the magnitude of the effect was rather low. First, the weak plant composition difference we observed may be due to the relatively high forest cover in 1860 (27 %), the good maintenance of ancient forests in the present forest cover (41 %) and the suitable connectivity of recent forest patches to ancient forest patches (the distance between the recent forest plots and the closest ancient forest edge was only 92 m in our sample). In the mountainous context of the French Alps, Janssen *et al.* (2018) did not detect a significant difference in understory plant composition between recent and ancient forests and attributed this lack of PLU effect to a forest landscape history that is similar to ours (high amount of ancient forest, low level of forest fragmentation, and widespread forest recovery). This landscape context could imply that many forest species present in ancient forest patches may have already colonised newly established recent patches and colonisation credit has been partly paid off (Jackson and Sax, 2010). Second, the temporal use of forests for agriculture (temporal use as crop or stock grazing) which was common in former agro-sylvo-pastoral systems (Fourchy, 1963;

Gilbert, 1989; Chalvet, 2006) may have smoothed the legacies of PLUs. For example, ancient forests in our study area according to the EM map might have been temporarily cultivated or grazed, while ancient forests in temperate regions may have been submitted to fewer disturbances apart from intensive exploitation (Hardy, 2017).

In contrast, understory plant species richness and composition strongly varied according to *in situ* PLU remnants: the greatest compositional difference was between the class 'no remnant' and the two other classes; stone removal and terrace also showed significant but less pronounced differences. The difference in species composition was mainly due to species added to the community in plots with terrace and stone piles. The species preferentially found in plots with terrace or stone removal grew there when the land was cultivated, and remained after agricultural set-aside and reforestation: they are probably prone to disappear in the long-term according to the successional process (Jackson and Sax, 2010). Two hypotheses could explain the lack of indicator species for 'no remnants': (1) species found in ancient forest already colonised new forest patches; (2) ancient forest species had already disappeared because of the very long duration of the agro-sylvo-pastoral system (as long as we consider that no remnant meant true ancient forest) which would explain why other species easily colonised new forest patches due to their dispersal capacity (Hermy and Verheyen, 2007). Testing these hypotheses requires further investigation on a larger dataset and with a higher temporal resolution, allowing a better understanding of forest succession.

We thus detected legacies of PLU on soil and vegetation in adjacent ancient and recent forest patches. Therefore, we can assume that species distribution according to PLU is not only determined by dispersal limitations but also by recruitment limitations, as pointed out by Amici *et al.* (2013).

VI.4.1.3. Consistent but globally no additive effect of map-based PLU and *in situ* PLU remnants

The effect of terrace remnants on soil and vegetation was consistent with the effect of map-based former arable land: they displayed the same trend for most of the soil physico-chemical properties and for species richness, and showed the strongest difference with the two other PLU categories. This result was not surprising since half of the plots on former arable land were on terraces. However, the effect of *in situ* PLU remnants was much higher than that of map-based PLU, which indicates that former terraced crops had the strongest impacts on soil and vegetation. Our results show that the rearrangement of soils following terrace establishment produced very significant land use legacies.

Our results did not support our initial hypothesis of a temporary agricultural use in areas with stone removal: these ecological legacies were different from those detected on terrace but close to those observed on former pasture. Interestingly, former pasture and stone removal shared the same effect on soil and plant species richness: highest coarse fragment and organic carbon content, lowest pH, shallowest soils and intermediate species richness. Two hypotheses could be proposed to explain this unexpected result. First, we cannot formally exclude that stone removal might be related to former pastoral use at least in some circumstances. We could further assume that small stone piles could be related to pastoral use whereas large stone piles could be linked to agricultural use. Nevertheless, we did not find archives or documents to support this hypothesis in our study area. Second, we can hypothesise that these areas with stone piles were actually used to store stones removed from an adjacent arable field, as indicated by the fact that most of our plots with stone removal were adjacent to an ancient crop (nine over thirteen). These sites could have been selected to store the stones precisely because of less suitable biophysical conditions for agriculture. In that case, the soil fertility of the surveyed plot would certainly not have been modified by stone removal. As a result, our two hypotheses could explain the ecological similarity between plots with stone piles and former pasture: plots with stone piles testified to harsh biophysical conditions, while former pasture mostly occurred on the least productive land. Therefore, a more in-depth analysis of the size, shape and spatial configuration of the stone piles and of their surrounding landscape is required to elucidate where the stone piles came from and their agricultural or pastoral role, and would help to clarify their ecological legacies.

Given the long history of agriculture in the Mediterranean area, any part of the territory might have been used for cultivation during a more or less long period. Then areas with no PLU remnants might have been used for cultivation anyway, and the lack of PLU remnants would only reflect the pre-existing adequate intrinsic fertility of the area for cultivation purposes, so that no land management was required. If forests with stone removal remnants were previously used for cultivation, the fertility gradient "terrace-absence-stone removal" would simply reflect the fact that even after stone removal, they remained the least productive areas.

Finally, we detected no additive effect of map-based PLU and *in situ* PLU remnants, and most of the significant effects of map-based PLU became not significant after statistically controlling for *in situ* PLU remnant influence (except for species composition). Thus, the effect of map-based PLU could actually be a hidden effect of *in situ* PLU remnants, as the two historical factors were not independent.

VI.4.2. Is the État-Major map relevant in a Mediterranean context?

Our study stressed the importance of not relying only on historical maps. In some studies, *in situ* PLU remnants were also recorded to confirm the accuracy of the historical map used (*e.g.* (Peterken and Game, 1984), but thanks to the recent availability of large scale historical maps (Kaim *et al.*, 2016), more and more studies are carried out without field survey (Kouba *et al.*, 2015; Bergès *et al.*, 2016). Here we underline the limitations of using historical maps, especially in our Mediterranean context.

First, unlike an old photograph, a map is an interpretation of the landscape and we cannot check what the landscape looked like.

Second, semantic differences exist between the interpretation of past and current landscapes. The present forest cover map follows the current FAO definition of forest cover, *i.e.* a patch with at least 10% of tree cover and a minimal area of 0.5 ha is considered as a forest (MacDicken, 2012). On the EM map however, the main recognised criterion used to classify land into forest was its main economic use, and fuzzy limits probably exist between land uses, particularly between forest and pasture (Bieling *et al.*, 2013). Furthermore, Mediterranean forests display a very heterogeneous physiognomy with open and closed-canopy forests equally represented. Thus, an open forest might have been classified as pasture in 1860 due to its temporary pastoral use. Conversely, we cannot exclude that some forests in 1860 have been mapped as forest but used as pasture, thus blurring the effect of former pasture on soil and vegetation in recent forests. This was especially likely to occur in private forests. Even with a precise archival research, this information would remain hard to obtain. However, we can assume that pastoral pressure on land was stronger in areas mapped as pasture on the EM map than in pastured forest.

Third, as the study area (and the Mediterranean region in general) was characterised by an ancient agro-sylvo-pastoral system, forests might have been temporarily cultivated ("essartage") or grazed (Gilbert, 1989; Chalvet, 2006). This succession of diverse, temporary land uses on a same place cannot be detected on a global map and only land use remnants can testify the succession of different PLUs until today, or at least the last strongly impacting land use before forest recovery, such as terraces. However, we found no *in situ* PLU remnants reflecting a former pastoral use, and the EM map was the only tool we could rely on to assert past grazing pressure.

A limitation of our study is the lack of precise dating of *in situ* PLU remnants. Terraces and stone removal development were the highest during the eighteenth and the nineteenth century (Ambroise *et al.*, 1989), during the peak of demographic pressure (Abadie *et al.*, 2018), but in some areas these traditional practices might have been maintained until recently. Terraces still visible today may indicate an agricultural use after 1860. Conversely, terraces that are more ancient may

have been missed because remnants have been smoothed by time and soil erosion. However, the terraces we recorded showed very different morphologies and despite some were very well preserved, other displayed a smooth relief and were not easily detectable (Appendix A1). Therefore, we could assume that the time since agricultural abandonment varied among plots with terraces. As the effect of former terrace management was consistent between plots on terraces, we can conclude that former terraces have an effect on forest soil and vegetation, whatever the time since abandonment and the duration of this former use. Further investigation on the recent history of these forests would help to better disentangle the effect of time since abandonment from that of the magnitude of the disturbance on soils and vegetation.

VI.5. Conclusions and implications for restoration

Our study confirmed the long-term land use legacies on forest soil and understory vegetation in a Mediterranean context. Soils and vegetation significantly responded to map-based PLU, but the signal of *in situ* PLU remnants was much stronger. Former terrace and stone removal management displayed diverging effects on soil and vegetation composition, partly due to intrinsic soil fertility: deep, nutrient-rich soils on terrace and shallow, nutrient-poor soils on plots with stone removal remnants. Former pastoral use could not be identified by any *in situ* PLU remnants and this information was only available on the Etat-Major map. Overall, we stressed the importance of crossing complementary historical materials to fully analyse land use legacies on current forest ecosystems: historical ecology should rely on both field evidence and ancient maps, especially in a Mediterranean context characterised by a traditional agro-sylvo-pastoral system.

The effect of past land use can last for centuries and might be irreversible (Dupouey *et al.*, 2002a; Dambrine *et al.*, 2007; Plue *et al.*, 2008). It is therefore crucial to conserve remaining ancient forests before restoring them with afforestation. Vegetation communities of recent forest tend to resemble vegetation communities of ancient forest with time, but they cannot be the same. It depends on time since abandonment, landscape configuration, local conditions and effect magnitude of past land use.



VII. Discussion générale

Photo de couverture : Fleur d'*Amelanchier ovalis*. Commune de Villars (84), avril 2015

VII.1. Synthèse générale

Les écosystèmes forestiers ont été modélisés depuis plusieurs siècles par les activités humaines. L'approche historique intègre cette dimension dans la compréhension de l'état écologique actuel des forêts. Il ne s'agit pas uniquement de savoir si les forêts sont anciennes ou récentes, ou de connaître leurs usages passés, mais également de tenir compte des facteurs de distribution des occupations du sol et usages du sol pour mieux appréhender la dynamique spatio-temporelle de la forêt.

Ce travail retrace l'histoire des forêts du Parc Naturel Régional du Luberon au cours des 150 dernières années : des déterminants à l'origine des changements observés à leurs conséquences écologiques sur la flore du sous-bois. Il a permis d'identifier les déterminants et de quantifier leur contribution relative dans la distribution des usages et de la reconquête forestière depuis 1860. À partir de cela il a été possible de mettre en lumière les implications spatiales et écologiques de cette reconquête forestière pour les forêts actuelles et de mettre en évidence les effets de la continuité temporelle et des usages passés sur la flore forestière actuelle, dans une région où ces questions avaient jusqu'alors peu été abordées.

Dans le contexte européen de transition forestière du XIXe siècle, le PNRL constitue un bel exemple de la dynamique de reconquête forestière (**chapitre III**). Cette reconquête s'est principalement opérée suite à l'abandon des cultures et des pâtures, dont l'essentiel a été reboisé entre 1860 et 1958. La déforestation y est en revanche minoritaire. De manière générale, la productivité et l'accessibilité des terres structurent la distribution des usages du sol de 1860 à 2010. Les forêts se trouvent plus fréquemment sur les terres les moins productives caractérisées par les pentes les plus fortes, des substrats durs à forte teneur en éléments grossiers. Ces terres sont également les moins accessibles car loin du bâti. Les cultures sont quant à elles situées plus souvent sur des substrats meubles et proches du bâti. Les sols non productifs d'accessibilité moindre ou intermédiaire entre les forêts et les cultures sont utilisés pour le pâturage.

Les déterminants expliquent au maximum 55% de la distribution des usages du sol, ce qui révèle une large part inexplicée. En outre, la part commune aux différents groupes de facteurs est souvent importante du fait de la forte interdépendance des déterminants. Tandis que la part d'explication par les facteurs socio-économiques diminue de 1860 à 2010, celle des facteurs biophysiques augmente. La reconquête forestière s'est faite initialement sur les terres les moins productives et les moins accessibles. Elle dépend également de la distance aux forêts préexistantes. Ce facteur devient déterminant au cours de la deuxième période et témoigne d'un

VII. Discussion générale

abandon généralisé des terres dans la deuxième moitié du XXe siècle alors qu'au XIXe et début du XXe siècle, les terres les moins productives étaient délaissées.

En 1860, trois usages principaux structuraient le paysage : la culture, la pâture et la forêt (*ager – saltus – sylva*). Ces trois usages équilibrés étaient le fruit d'un système agro-sylvo-pastoral, traditionnel des sociétés méditerranéennes, formant une mosaïque d'usages. Avec l'abandon des terres agricoles les moins productives et du pastoralisme, le paysage s'est simplifié : les secteurs les plus productifs sont cultivés et les forêts occupent les espaces les moins productifs.

Enfin, ce travail souligne la grande stabilité des forêts anciennes à travers le temps. D'une part, la déforestation était généralisée avant que la couverture forestière n'atteigne son minimum au milieu du XIXe siècle, ce qui indique que les forêts de 1860 étaient probablement déjà anciennes. D'autre part, les facteurs influençant la reconquête forestière influencent également la déforestation (avec logiquement un effet contraire – Tableau I-2). Les forêts récentes se sont très probablement développées à partir de cultures ou d'espaces pâturés qui étaient eux-mêmes issues de forêts défrichées par le passé. Les forêts anciennes, cantonnées aux espaces improductifs n'ont probablement jamais été défrichées pour la culture. Tout cela suggère que les forêts de 1860 se sont maintenues depuis longtemps, voire qu'elles n'ont jamais été déboisées par le passé.

Les déterminants biophysiques, socio-économiques et paysagers de la distribution des usages passés et de la reconquête forestière se répercutent sur les caractéristiques stationnelles et paysagères des forêts actuelles selon leur continuité forestière et leurs usages passés (**chapitre IV**). Ainsi, les forêts de différente continuité se répartissent selon un gradient de productivité des sols, de distance au bâti, aux forêts anciennes et à la lisière actuelle. Les forêts anciennes occupent les sols les moins productifs (substrats durs, pente plus forte, teneur du sol en éléments grossiers plus importante), et sont les plus éloignées du bâti et de la lisière. Les forêts très récentes sont en revanche plus sujettes à l'effet de lisière. La répartition et les conditions stationnelles des forêts actuelles se différencient plus selon leurs usages passés que selon leur continuité temporelle. Les forêts développées sur d'anciennes cultures sont les plus productives (substrats meubles, moindre teneur du sol en éléments grossiers et pente plus faible), les plus proches du bâti et de la lisière. Si les forêts sont majoritairement fermées, la part de forêts ouvertes diminue avec la continuité temporelle. Une plus grande part de forêts ouvertes dans les anciens pâquis par rapport aux anciennes cultures témoigne d'une dynamique de succession secondaire ralentie dans ces milieux moins productifs. Le chêne vert domine en forêt ancienne, en cohérence avec les conditions stationnelles (sols superficiels) ou en raison de feux probablement plus fréquents par le passé.

La continuité temporelle et les usages passés de 1860 et de 1958 influencent la composition en espèces végétales des forêts méditerranéennes (**chapitre V**). À l'échelle spécifique, 208 espèces

VII. Discussion générale

répondent à l'usage de 1860, 246 à l'usage de 1958 et 250 à la continuité temporelle. La composition des communautés végétales varie selon le gradient d'ancienneté des forêts, ce qui suggère une dynamique de succession à très long terme. Les espèces plus fréquentes en forêt ancienne sont majoritairement des spécialistes forestières, phanérophytes endozoochores, tolérantes à l'ombre et ayant une stratégie compétitrice, alors que les espèces à forte occurrence en forêts récente et très récente sont plus fréquemment des espèces de milieux ouverts (quel que soit l'usage passé), soit des annuelles, rudérales, anémochores et héliophiles.

Le type d'usage passé influence la composition des communautés et les traits et préférences écologiques des espèces associées. Les espèces plus fréquentes sur d'anciennes cultures sont plus communément des rudérales et des thérophytes, alors que les espèces plus fréquentes sur d'anciennes pâtures sont plus souvent des chaméphytes et des espèces tolérantes au stress. Ces différences sont cohérentes entre les usages de 1860 et 1958, mais s'atténuent avec le temps (les effets des usages de 1860 sont moins marqués que ceux de 1958). Une succession des communautés végétales liée à la succession secondaire semble s'opérer sur le long terme. De même, les espèces forestières peuvent avoir en partie colonisé les forêts récentes situées à proximité.

Au vu de leur répartition géographique et régionale, les espèces patrimoniales sont plus fréquentes dans les forêts récentes sur pâture. Ces espèces de milieu ouvert font peut-être face ici à une dette d'extinction.

La réponse de la végétation aux forêts déboisées en 1958 est plus extrême que la réponse aux forêts très récentes (communautés et traits). Ces forêts déboisées en 1958 semblent avoir subi des feux répétés pendant la première moitié du XXe siècle. Les communautés végétales des forêts ayant subi des feux récurrents sont donc très différentes des communautés végétales de forêt ancienne n'ayant a priori pas subi de feux récents.

Les informations récoltées sur le terrain montrent que les usages passés ont un effet sur les caractéristiques physico-chimiques des sols (**chapitre VI**). Les forêts récentes développées sur d'anciennes cultures ont un sol plus profond et à pH plus élevé, résultant à la fois de différences préexistantes des sols et de l'effet des usages passés. Les forêts récentes développées sur d'anciennes pâtures ont les sols les plus superficiels. La différence de composition floristique est assez faible entre forêts de différents usages passés.

Les traces d'usages passés sont de meilleurs indicateurs de l'effet des usages passés que les cartes historiques. Les anciennes terrasses ont des sols plus profonds, avec une plus faible charge en éléments grossiers, un pH plus élevé et sont les plus riches en espèces. Les secteurs avec traces d'épierrement présentent les sols les moins productifs, bien que témoins d'anciens usages

agricoles. Ces espaces n'ont probablement jamais été cultivés mais utilisés comme zone de stockage des pierres retirées des cultures adjacentes.

Les cartes historiques ne peuvent donc pas être utilisées comme le seul outil d'écologie historique ; elles doivent être accompagnées d'autres méthodes de caractérisation des usages passés, en particulier dans un système agro-sylvo-pastoral, où les usages complémentaires ne peuvent pas tous être cartographiés à une date donnée.

Nous discuterons de la nature des différences écologiques entre forêts de différente continuité, qui se structurent plutôt en gradients. Puis nous élargirons le propos en confrontant les résultats à ceux obtenus dans d'autres contextes socio-biogéographiques, en nous limitant à la France afin de bénéficier de l'homogénéité du matériel cartographique (carte d'État-Major). Enfin, nous discuterons des implications de cette reconquête forestière pour la conservation des espèces forestières et des milieux non forestiers.

VII.1.1. L'écologie historique : une histoire de gradients

Les contrastes entre les forêts de différente continuité et d'usages passés différents ne sont pas nets. D'une part, les conditions stationnelles (topographie, peuplement forestier, sols) des forêts anciennes ne sont pas tranchées entre forêts de différente continuité, mais se superposent plutôt entre elles. Il est ainsi possible de trouver des forêts anciennes avec des pentes très faibles et à l'inverse des forêts très récentes avec des pentes plus fortes. D'autre part, les espèces dites de forêt ancienne sont effectivement plus fréquentes en forêt ancienne mais ne sont pas exclusives, et inversement pour les espèces dites de forêt récente. De manière générale, plutôt que des différences nettes, on observe plutôt un gradient selon la continuité temporelle : gradient de pente, de teneur en éléments grossiers, de distance à la lisière ou à la forêt ancienne (chapitre IV), de composition des communautés végétales (chapitre V). On observe également un gradient de caractéristiques physico-chimiques des sols et de richesse spécifique de la végétation selon l'usage passé et les traces d'usage passé (chapitre VI).

VII.1.1.1. Conditions biophysiques, dispersion ou succession secondaire ?

Les communautés végétales se distinguent selon un gradient de continuité temporelle : forêt ancienne – forêt récente – forêt très récente. Plusieurs hypothèses peuvent expliquer ce gradient.

Premièrement, ce gradient se confond en partie avec un gradient de **conditions stationnelles**. La réponse des espèces à l'usage passé pourrait alors être une réponse indirecte aux conditions stationnelles auxquelles la continuité temporelle n'est pas indépendante : pente, type de substrat, distance à la lisière, ouverture de la canopée, essence forestière. Par exemple, les espèces

VII. Discussion générale

sclérophylles sont plus fréquentes en forêt ancienne, or les forêts anciennes sont très majoritairement des chênaies vertes développées sur des sols superficiels. Les espèces sclérophylles dépendent-elles réellement de l'ancienneté de l'état boisé ou sont-elles simplement adaptées à des conditions de sécheresse qui existent principalement en forêt ancienne ? D'autres traits de réponse peuvent être directement liés aux conditions stationnelles. Les espèces héliophiles sont observées en forêt récente et très récente or le pourcentage de forêt ouverte y est plus important qu'en forêt ancienne. De la même manière, les espèces de milieu ouvert sont relativement plus fréquentes en forêt développée sur d'anciens pâquis qu'en forêt développée sur d'anciennes cultures, or les forêts ouvertes sont plus fréquentes sur d'anciens pâquis, ce qui permet le maintien d'espèces de milieu ouvert. L'effet de lisière peut également influencer la composition floristique des forêts très récentes, celles-ci étant en moyenne plus proches des lisières que les forêts récentes et anciennes (Bergès *et al.*, 2016).

Deuxièmement, ce gradient peut révéler une **succession secondaire sur le long terme**. Les effets des usages passés s'atténuent en remontant le temps (entre 1958 et 1860), et on observe une disparition des espèces de milieux ouverts et une augmentation des espèces forestières avec l'augmentation de la continuité temporelle. La succession secondaire semblerait se faire sur plus de 150 ans pour les forêts méditerranéennes.

Troisièmement, ces différences graduelles selon la continuité temporelle peuvent être causées par le **crédit de colonisation** des forêts récentes par les espèces forestières (Jackson and Sax, 2010 ; Naaf and Kolk, 2015). Les forêts se sont développées à proximité des forêts déjà existantes. Ainsi, les forêts récentes ceinturent en quelque sorte les forêts anciennes, et les forêts très récentes ceinturent à leur tour les forêts récentes et les forêts anciennes. Les forêts très récentes sont donc les plus éloignées des forêts anciennes (chapitre IV). Leur colonisation par les espèces forestières nécessite donc un délai supplémentaire. En plus de la succession secondaire, la diminution de la fréquence des espèces de forêt ancienne au fur et à mesure que la continuité temporelle diminue peut s'expliquer par ce crédit de colonisation.

Les différences de composition végétale entre forêts de différentes continuités s'expliquent probablement par une combinaison de l'ensemble de ces mécanismes (Bergès *et al.*, 2016).

VII.1.1.2. Continuité temporelle ou usages passés ?

La continuité temporelle et les types d'usages passés sont fortement corrélés, car la majorité des pâtures a été reboisée entre 1860 et 1958 (forêts récentes) et par conséquent, les forêts très récentes sont principalement des forêts développées sur d'anciennes cultures. Les gradients peuvent donc être équivalents, ce qui est le cas pour la pente, la teneur en éléments grossiers, la distance au bâti, la surface d'habitat et la lisière (chapitre IV). Malgré leur corrélation, les réponses

VII. Discussion générale

à ces deux variables ne sont pas identiques. C'est le cas de la distance aux forêts anciennes, l'ouverture de la canopée et l'essence forestière (chapitre IV). Cela concerne également la composition des communautés ainsi que les traits de vie et préférences écologiques des espèces végétales (chapitre V). Par exemple, plus les forêts sont récentes, plus les espèces de milieux ouverts sont fréquentes, mais il s'agira plutôt de chaméphytes tolérantes au stress en forêt développée sur d'anciennes pâtures, et de thérophytes rudérales en forêt développée sur d'anciennes cultures (Figure VII-1). Les sols des forêts développées sur pâture sont plus superficiels, avec un pH plus faible et un ratio C/N plus élevé que les forêts anciennes, alors que les sols des forêts développées sur culture sont plus profonds, avec un pH plus fort et un ratio C/N plus faible que les forêts anciennes (Figure VII-1).

Les différences observées dans les forêts sont plus prononcées selon leurs usages passés que selon leur continuité temporelle, d'où l'importance de tenir compte de l'usage passé pour étudier les trajectoires des communautés végétales forestières. Une forêt développée sur pâture ne suivra pas la même dynamique de succession végétale qu'une forêt développée sur culture. Par exemple, les anciennes pâtures cantonnées aux sols les plus superficiels ne permettront pas l'établissement rapide d'une forêt fermée, et les espèces qui s'y développeront seront plus héliophiles et xérophytes que dans les forêts anciennes ou les forêts développées sur d'anciennes cultures.

Gradient de continuité temporelle

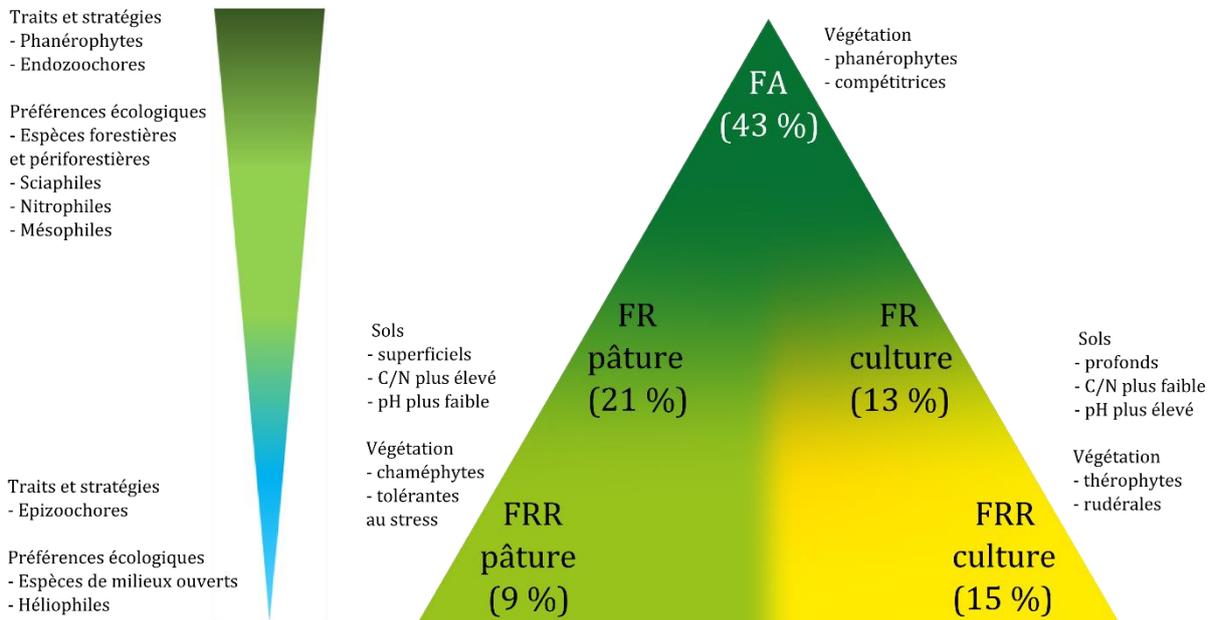


Figure VII-1. Gradients de fréquences de traits de vie et de préférences écologiques des espèces végétales selon la continuité temporelle et les usages passés des forêts actuelles. Le pourcentage des forêts de différente continuité et usages passés correspond au pourcentage de chaque modalité dans la couverture forestière totale actuelle du PNRL.

VII.1.1.3. Gradient des traces d'usage passé

Les sols et la flore actuels répondent aux traces d'usage passé selon un gradient épierrement – absence – terrasse (chapitre VI). Les clapiers et les terrasses sont pourtant les témoins d'un ancien usage agricole. Si l'on adopte un raisonnement centré sur l'usage lui-même (mise en culture), ce gradient ne paraît pas évident à saisir. Cependant, ce patron peut s'expliquer de deux façons. D'une part, les secteurs présentant une forte densité de clapiers étaient surtout situés au niveau des plateaux ou en haut des pentes (plateau des claparèdes, etc.), alors que les terrasses sont plutôt situées en pente. Avec l'érosion, les minéraux situés en haut de pente sont lessivés et migrent le long de la pente, où les terrasses retiennent les sédiments et donc les minéraux. D'autre part, l'épierrement a pour conséquence d'appauvrir les sols en minéraux, alors que les restanques améliorent les sols par le mélange des horizons et une très bonne minéralisation (Tarolli *et al.*, 2014).

VII.1.2. Existe-t-il des espèces de forêt ancienne en région méditerranéenne ?

Certaines espèces sont préférentiellement présentes en forêt ancienne (Chapitre V, Tableau VII-1). En contexte méditerranéen, on peut se poser la question du statut des forêts anciennes et donc de l'existence d'espèces associées à l'ancienneté de l'état boisé. La forêt a de tout temps fait l'objet d'usages multiples, dont l'essartage et le pacage : chaque secteur a potentiellement été travaillé ou piétiné. Bien que la forêt tempérée ait été exploitée de manière intensive par le passé (Hardy, 2017), les usages n'y étaient pas aussi multiples et anciens qu'en région méditerranéenne. Par ailleurs, les forêts de méditerranée sont plus sujettes à l'incendie. Les feux de forêts ont pour conséquence de détruire la partie supérieure du sol, et donc la banque de graines, à l'exception des espèces dont la germination est favorisée par le feu (espèces pyrophiles, cf. chapitre I). Pour les espèces pérennes forestières absentes de la banque de graine, le passage d'un feu peut avoir l'effet d'un labour. Enfin, dans un contexte de surface forestière importante et de reconquête forestière aboutissant à l'amélioration de la connectivité générale de l'habitat forestier, on peut supposer que les espèces sont moins limitées par la dispersion et qu'elles ont déjà pu coloniser les forêts récentes, comme nous l'avons observé sur des forêts anciennes et récentes proches dont les communautés végétales variaient peu (chapitre VI). De surcroît, des analyses récentes font état d'un faible effet de l'usage passé sur la répartition des espèces de forêt méditerranéenne, dans l'étage supra-méditerranéen du Massif Central (Renaux and Villemey, 2017).

Les forêts anciennes étant majoritairement des chênaies vertes, on peut alors se demander si ces espèces sont adaptées à ce milieu plutôt que dépendantes de l'ancienneté de l'état boisé. Les espèces plus fréquentes en forêt ancienne partagent des traits et des préférences écologiques avec les espèces de forêt ancienne identifiées dans la littérature des régions tempérées : espèces à faible capacité de dispersion en forêt ancienne, espèces forestières en forêt ancienne et espèces de milieux ouverts en forêt récente. Par ailleurs, on a vu que les réponses des espèces étaient similaires dans les étages supra-méditerranéen et méso-méditerranéen (Annexe 35). Or l'étage supra-méditerranéen, avec ses peuplements de chêne pubescent, représente une transition entre l'étage méso-méditerranéen à chêne vert et la forêt caducifoliée à chêne sessile de la région tempérée. Cela confirme donc que les mécanismes liés à l'ancienneté de l'état boisé qui s'opèrent en forêt méditerranéenne sont comparables à ceux qui s'opèrent en région tempérée. Enfin, la plupart de ces espèces répondent à l'ancienneté de l'état boisé en tenant compte des variables locales, notamment l'essence principale.

VII. Discussion générale

Tableau VII-1. Sélection d'espèces plus fréquentes en forêt ancienne comparé aux listes existantes. La réponse des espèces a été analysée à l'aide d'une régression logistique, en ne retenant que les espèces dont le modèle ancienneté expliquait mieux leur répartition que le modèle nul (delta AIC < 5). Les espèces dotées d'un astérisque sont celles qui montrent une préférence pour les forêts anciennes en tenant compte des variables locales (essence dominante, type de substrat, altitude, exposition nord-sud, pente, distance à la lisière). Les espèces dotées de deux astérisques sont associées aux forêts anciennes selon un modèle FA.FR.

Espèce	Occurrence FA	Occurrence FR	Occurrence FRR	(Amandier, 2013)	(Dumont, 2013)	(Honnay <i>et al.</i> , 1998)	(Rose, 1999)	(Hermey <i>et al.</i> , 1999)	(Dupouey <i>et al.</i> , 2002b)
** <i>Acer opalus</i> Mill., 1768	38	16	7		X				
<i>Amelanchier ovalis</i> Medik., 1793	137	141	71		X				
<i>Anemone hepatica</i> L., 1753	37	30	6					X	X
* <i>Aphyllanthes monspeliensis</i> L., 1753	142	186	103		X				
<i>Arrhenatherum elatius</i> (L.) P.Beauv, 1819	39	22	10		X				
** <i>Brachypodium rupestre</i> (Host) Roem. & Schult., 1817	36	15	5		X				
** <i>Campanula trachelium</i> L., 1753	32	16	2		X	X	X	X	X
* <i>Carex halleriana</i> Asso, 1779	125	138	50		X				
** <i>Cistus albidus</i> L., 1753	75	43	60	X	X				
* <i>Cornus mas</i> L., 1753	31	13	1	X	X			X	
* <i>Corylus avellana</i> L., 1753	28	33	5					X	X
<i>Cotinus coggygria</i> Scop., 1771	23	20	5		X				
** <i>Cytisophyllum sessilifolium</i> (L.) O.Lang, 1843	83	55	23		X				
* <i>Daphne laureola</i> L., 1753	21	30	3	X			X		
* <i>Galium obliquum</i> Vill., 1785	30	37	13						
* <i>Genista hispanica</i> L., 1753	94	94	50		X				
* <i>Hedera helix</i> L., 1753	94	127	33	X					
** <i>Hippocrepis emerus</i> (L.) Lassen, 1989	86	68	11		X				
** <i>Lonicera etrusca</i> Santi, 1795	118	91	44	X	X				
* <i>Lonicera implexa</i> Aiton, 1789	42	42	7		X				
<i>Melittis melissophyllum</i> L., 1753	43	19	1		X		X	X	X
** <i>Phillyrea latifolia</i> L., 1753	67	35	18	X	X				
* <i>Pinus halepensis</i> Mill., 1768	96	136	63						
<i>Pistacia terebinthus</i> L., 1753	56	62	28						
** <i>Polygonatum odoratum</i> (Mill.) Druce, 1906	46	8	2		X				
* <i>Polypodium cambricum</i> L., 1753	28	40	3						
* <i>Quercus ilex</i> L., 1753	215	262	138	X	X				
* <i>Quercus pubescens</i> Willd., 1805	214	265	127	X	X				
** <i>Rhamnus alaternus</i> L., 1753	87	78	36		X				
* <i>Rubia peregrina</i> L., 1753	150	187	62	X	X				
* <i>Ruscus aculeatus</i> L., 1753	64	64	14	X	X		X	X	
** <i>Sorbus aria</i> (L.) Crantz, 1763	80	49	20		X				
** <i>Teucrium chamaedrys</i> L., 1753	127	118	59	X	X				
* <i>Viburnum lantana</i> L., 1753	66	63	23				X		
* <i>Viola alba</i> Besser, 1809	23	20	4	X	X				

VII. Discussion générale

Certaines espèces à large répartition géographique sont également identifiées comme espèces de forêt ancienne dans d'autres études. C'est le cas en particulier de *Anemone hepatica*, *Campanula trachelium*, *Corylus avellana*, *Melittis melissophyllum* et *Ruscus aculeatus*. Bien qu'ayant une large répartition, la fréquence de ces espèces dans ces listes montre bien leur association à l'ancienneté de l'état boisé. En revanche, aucune espèce de cette sélection n'est commune aux listes d'espèces plus fréquentes en forêt ancienne proposées par Bergès *et al.* (2016). Bien que les mécanismes ne soient pas les mêmes, la sélection des espèces répondant à l'ancienneté de l'état boisé a été comparée à la liste des espèces de forêts matures proposées par Louis Amandier (2013). Parmi les espèces présentées dans ce tableau, douze sont également indicatrices de forêts matures. En revanche, vingt-six espèces indicatrices de forêts matures selon Amandier (2013) ne se retrouvent pas en forêt ancienne, parmi lesquelles *Acer campestre*, *Melica uniflora*, *Primula vulgaris*, pourtant identifiées en région tempérée comme indicatrices de forêt ancienne (Hermy *et al.*, 1999; Dupouey *et al.*, 2002b). Une analyse plus fine centrée sur ces espèces permettrait d'expliquer pourquoi leur réponse à l'ancienneté de l'état boisé varie entre la région méditerranéenne et la région tempérée.

VII.1.3. Quels patrons selon la région socio-biogéographique ?

Faire une comparaison de l'ensemble des régions biogéographiques du monde permettrait une généralisation et une synthèse idéales des patrons de dynamique de la couverture forestière et des populations végétales forestières. Une première étape est ici de comparer les régions de plaine tempérée, méditerranéenne et de montagne. Ces trois régions se distinguent par leur topographie (plate en région tempérée, accidentée en régions méditerranéenne et de montagne), leur climat (respectivement tempéré, méditerranéen et froid et humide) et par conséquent leur histoire socio-économique. Les régions de plaine tempérée ont une agriculture très développée. En dehors des grandes régions forestières, les cultures occupent de grands espaces, l'élevage, principalement bovin, se concentre sur les prairies, et les forêts forment souvent des taches de petite taille isolées dans la matrice agricole. Les sociétés des régions méditerranéennes se sont accommodées des contraintes topographiques notamment pour cultiver l'espace disponible et fonctionnent selon un système agro-sylvo-pastoral. Les régions de montagne ont une histoire principalement pastorale, du fait de leurs conditions climatiques peu propices à la culture. Les espaces pâturés des régions méditerranéennes et de montagne correspondent plutôt à des pelouses maigres ou des fourrés plus ou moins arborés.

Partant de cela, on peut supposer que la répartition des forêts actuelles ne sera pas identique selon les facteurs biophysiques, de même que la réponse des espèces aux usages passés.

VII.1.3.1. Répartition des forêts de différente continuité

De manière générale, la productivité des sols est un facteur principal de distribution des occupations du sol : les forêts dans les espaces les moins productifs, les cultures dans les espaces les plus productifs, et l'abandon des terres en priorité dans les espaces les moins productifs (Taillefumier and Piegay, 2003 ; Van Doorn and Bakker, 2007 ; Sereda and Lukan, 2009; Wulf *et al.*, 2010 ; Schweizer and Matlack, 2014 ; Lieskovsky *et al.*, 2015 ; Janssen, 2016). Cela se traduit notamment, dans toutes les régions biogéographiques par un gradient de pente : les forêts anciennes sont situées dans les pentes les plus fortes (Bellemare *et al.*, 2002 ; Flinn *et al.*, 2005 ; Sandel and Svenning, 2013; Janssen, 2016 ; Thomas *et al.*, in press). En région de plaine tempérée, les sols les plus productifs pour l'agriculture sont les sols calcaires et bien drainés. Les forêts se maintiennent sur les sols plutôt acides et engorgés et les forêts récentes se développent sur sols acides voire calcaires (De Keersmaecker *et al.*, 2015; Bergès *et al.*, 2016). En région méditerranéenne calcaire, la productivité des sols tient plus de la disponibilité en eau, conditionnée par la profondeur et la texture du sol. Les forêts anciennes se trouvent sur des substrats durs qui donnent des sols superficiels ou à forte teneur en cailloux. En région de montagne, les forêts ceinturent les massifs entre 600 et 1500m d'altitude, au-dessus des zones agricoles et sous les pelouses pâturées d'altitude (Janssen, 2016), les forêts anciennes étant situées au-dessus des forêts récentes (Thomas *et al.*, in press).

La reconquête forestière est généralisée en Europe depuis le milieu du XIXe siècle. En revanche, elle n'est pas répartie de manière homogène. En France, elle a principalement eu lieu dans l'Est (Koerner *et al.*, 2000). Le Nord et l'Ouest se sont spécialisés dans la culture, et les forêts forment des tâches de plus ou moins grande taille dans une matrice agricole. En région de plaine tempérée, la part de forêt dans le paysage est relativement faible, à l'exception des régions forestières de l'Est (Derrière *et al.*, 2013), dont font partie la Lorraine et le projet de Parc National de Champagne et Bourgogne (Tableau VII-2). En revanche, la part de forêts anciennes au sein de la surface forestière totale est élevée dans ces régions. Les forêts récentes sont pour la plupart adjacentes aux forêts anciennes (Tableau VII-2), ce qui suggère une bonne connectivité de l'habitat forestier quelle que soit la région.

Tableau VII-2. État de la continuité temporelle et de la connectivité des forêts de trois régions biogéographiques de France : la plaine tempérée, la montagne (la moyenne montagne et la haute montagne sont distinguées), et la Méditerranée

Région	Part de forêt dans le paysage	Part de forêt ancienne	Part de forêts récentes adjacentes	Type de peuplement forestier dominant	Source
Plaine tempérée					
Lorraine	40%	75%	89,5%		(Bergès <i>et al.</i> , 2016)
Nord	21%	60%	90%	FA : chênaies	(Bergès <i>et al.</i> , 2016)
Centre	9%	72%	56,5%	FR : conifères	(Bergès <i>et al.</i> , 2016)
Projet de PN des forêts de Champagne et Bourgogne	51%	75,3%	?	FA : plus de feuillus FR : plus de conifères	(Thomas <i>et al.</i> , in press)
Moyenne montagne					
PN Cévennes	71,9%	21,3%	?	FA : plus de feuillus FR : plus de conifères	(Thomas <i>et al.</i> , in press)
Haute montagne					
PN Pyrénées	35,4%	46,1%	Dominantes (Fig. 2)	FA : conifères	(Thomas <i>et al.</i> , in press)
PN Vanoise	19,4%	42,3%	?	FR : feuillus	(Thomas <i>et al.</i> , in press)
PN Mercantour	53%	30,7%	?		(Thomas <i>et al.</i> , in press)
PNR Bauges, Chartreuse et Vercors	63%	64%	Dominantes (Fig. 31)	?	(Janssen, 2016)
PNR Bauges	56,7%	66,4% (hêtraie)	?	?	(Janssen, 2016)
PNR Chartreuse	63,8%	68,3% (hêtraie)	?	?	(Janssen, 2016)
PNR Vercors	65,5%	83,4% (hêtraie)	?	?	(Janssen, 2016)
Méditerranée					
PN Port-Cros	75,2%	76,8%	?	FA : chêne vert	(Thomas <i>et al.</i> , in press)
PNR Luberon	54,6%	41,3%	<i>A priori</i> dominantes	FA : chêne vert	(Abadie <i>et al.</i> , 2018)

VII. Discussion générale

La déprise agricole a été généralisée et a permis à la forêt de se développer sur d'anciennes terres agricoles. Les conditions de reboisement sont cependant variables d'une région à l'autre, ce qui n'est pas sans conséquence pour la distribution des espèces dans les forêts actuelles.

En région de montagne, le reboisement est partiellement issu de plantations issues de la loi RTM de 1882, qui constituent la majeure partie des forêts domaniales récentes (Thomas *et al.*, in press). Elles sont essentiellement constituées de résineux : pin à crochets (*Pinus uncinata*), pin cembro (*Pinus cembra*), épicéa commun (*Picea abies*) ou mélèze (*Larix decidua*) (Thomas *et al.*, in press). Dans les Alpes du Sud, les plantations RTM correspondaient majoritairement à du pin noir d'Autriche (*Pinus nigra ssp. nigra*) et du cèdre de l'Atlas (*Cedrus atlantica*). Cependant, les forêts domaniales restent minoritaires dans la surface forestière totale, et en haute montagne, les peuplements de conifères sont plutôt représentés en forêt ancienne (sapin ou épicéa), alors que les feuillus sont plus représentés dans les forêts récentes, à l'exception du hêtre qui se trouve plutôt en forêt ancienne (Thomas *et al.*, in press).

En région méditerranéenne, le reboisement s'est principalement fait par recolonisation naturelle suite à l'abandon des terres, à l'exception de quelques montagnes de Haute Provence, comme le Mont Ventoux, la Montagne de Lure et quelques secteurs du Luberon. Les peuplements les plus fréquents en forêt ancienne sont les peuplements de chêne vert, tandis que les forêts récentes sont plutôt constituées de pineraies (chapitre IV ; Thomas *et al.*, in press).

En région de plaine tempérée, la reconquête forestière a également été encouragée par le Fonds Forestier National (FFN). À partir de 1946, des aides ont été proposées aux propriétaires (particuliers, communes) pour les encourager à reboiser ou augmenter les rendements forestiers de leurs terres. Les forêts anciennes peuvent avoir fait l'objet de coupe à blanc pour y planter des essences résineuses allochtones (Thomas *et al.*, in press). Alors que les peuplements naturels en région de plaine sont les chênaies à chêne sessile (*Quercus petraea*), les forêts récentes et certaines forêts anciennes ont été plantées de conifères pour augmenter le rendement sylvicole. Certaines essences ont été favorisées par les subventions du FFN. Selon les régions, il s'agit notamment du pin noir d'Autriche (*Pinus nigra ssp. nigra*), du pin sylvestre (*Pinus sylvestris*), de l'épicéa de Sitka (*Picea sitchensis*), du douglas (*Pseudotsuga menziesii*) et du pin maritime (*Pinus pinaster*). Dans ces régions, on observe donc une plus forte proportion de conifères en forêt récente (Bergès *et al.*, 2016 ; Thomas *et al.*, in press), mais également des peuplements feuillus des stades précoces, révélant une part de recolonisation naturelle (Bergès *et al.*, 2016). Les chênaies à chêne pédonculé (*Quercus robur*) et chêne sessile (*Quercus petraea*) sont mieux représentées en forêt ancienne (Bergès *et al.*, 2016).

Bien que les facteurs de distribution des occupations du sol et de reconquête forestière soient équivalents dans les trois régions, ils se traduisent différemment : des forêts anciennes sur

substrats acides en région de plaine tempérée, sur substrats durs et pente forte en région méditerranéenne, et sur pente forte et en altitude en région de montagne. Les forêts récentes sont dans tous les cas bien connectées aux forêts anciennes, mais diffèrent en termes d'essences forestières. Les peuplements de conifères, en partie plantés, sont plus fréquents en forêts récentes qu'en forêt ancienne en région de plaine tempérée, tandis que les forêts récentes des montagnes sont plutôt constituées de peuplements feuillus, et les conifères autochtones dominent les forêts anciennes de montagne.

VII.1.3.2. Conséquences sur les sols et la flore

Bien que les spécificités climatiques diffèrent en région méditerranéenne et tempérée, les caractéristiques physico-chimiques des sols varient de la même manière vis-à-vis de l'usage passé. Les sols anciennement travaillés pour la culture sont plus riches en azote et ont un pH plus élevé mais sont plus pauvres en matière organique. Ces résultats sont à confronter à des études réalisées en région de montagne.

La distribution des espèces végétales selon l'ancienneté de la forêt varie d'une région à l'autre, selon des facteurs locaux comme les caractéristiques des sols, la disponibilité en lumière, ou des facteurs jouant à des échelles plus larges, comme la configuration paysagère et notamment la connectivité de l'habitat forestier ou la quantité d'habitat disponible et le climat (De Frenne *et al.*, 2011). Entre les régions tempérée, méditerranéenne et montagnarde, les assemblages floristiques diffèrent tout d'abord en fonction de l'aire de répartition des espèces et les listes d'espèces sont donc difficilement comparables. En revanche, les mécanismes peuvent être comparés à partir des différences observées dans la répartition et les caractéristiques des forêts selon leur ancienneté (cf. ci-dessus), et à partir des traits de vie et des préférences écologiques des espèces.

D'après la répartition et les types de peuplement des forêts de différente continuité temporelle, on peut émettre des hypothèses sur les causes d'éventuels effets différents entre les trois régions biogéographiques. Sur les régions analysées en France, les forêts récentes sont majoritairement adjacentes aux forêts anciennes. La moindre fréquence des espèces de forêt ancienne en forêts récentes devrait donc être causée par une limitation de recrutement et un crédit de colonisation (Jackson and Sax, 2010 ; Naaf and Kolk, 2015). Des contextes fragmentés, communs en Europe du Nord, peuvent cependant exacerber la différence de composition entre forêts anciennes et récentes (Graae *et al.*, 2003).

La composition des communautés végétales dépend également des conditions stationnelles (Janssen *et al.*, 2018). En région de plaine tempérée, la nature du sol différencie les forêts anciennes des forêts récentes ; en région de montagne les forêts se répartissent selon un gradient altitudinal et un gradient de pente ; en région méditerranéenne, le type de substrat ainsi que la

VII. Discussion générale

penne structurent les différences entre forêts anciennes et récentes. L'essence forestière joue un rôle dans l'expression de la flore herbacée. En particulier, la plantation de peuplements résineux a pour effet de modifier les communautés végétales forestières et peut représenter un frein à la colonisation par des espèces des forêts anciennes depuis autre type de peuplement (Wulf and Heinken, 2008 ; Thomaes *et al.*, 2014; Bergès *et al.*, 2017). Dans ces cas, la différence de composition floristique peut être exacerbée entre forêts anciennes et forêts récentes (Bergès *et al.*, 2017).

La prise en compte des usages passés permet également de clarifier des différences potentielles entre régions. De manière globale, les forêts récentes se sont principalement développées sur d'anciennes cultures et pâturages (Koerner *et al.*, 2000). Cependant, la proportion et les impacts de ces anciens usages peuvent varier d'une région à l'autre. En région de plaine tempérée, la majeure partie des forêts récentes semble s'être développée sur d'anciennes cultures, ou du moins les études ont surtout porté sur les forêts récentes développées sur d'anciennes cultures, d'après la littérature identifiée (Verheyen *et al.*, 1999; Graae *et al.*, 2003 ; Falkengren-Grerup *et al.*, 2006 ; Flinn and Marks, 2007 ; Valtinat *et al.*, 2008 ; Brudvig *et al.*, 2013), bien que certaines se soient également intéressées aux forêts récentes développées sur pâture (Koerner *et al.*, 1997 ; Compton and Boone, 2000 ; Dyer, 2010). En outre, les anciennes pâtures consistent principalement en des milieux prairiaux mésophiles, potentiellement cultivés et labourés. Les forêts récentes de montagne et de Méditerranée semblent quant à elles s'être développées à la fois sur d'anciennes cultures et d'anciennes pâtures. Dans ces situations, les espaces pâturés correspondent plutôt à des pelouses ou à des garrigues boisées, dont l'intensité d'usage est *a priori* moins impactante qu'un ancien labour (Koerner *et al.*, 2000 ; Flinn *et al.*, 2005). Le labour réduit considérablement la banque de graines dans le sol (Matlack, 1994; Brunet and von Oheimb, 1998; Orczewska and Fernes, 2011). Les différences de communautés végétales entre les forêts anciennes et récentes des régions de plaine tempérée semble donc *a priori* plus forte qu'en régions de montagne et méditerranéenne.

La réponse des espèces à l'ancienneté varie ainsi selon la région biogéographique. Jansen (2016) observe un faible effet de l'ancienneté de l'état boisé sur la flore, qu'il attribue à l'importante couverture forestière et à un usage passé extensif des forêts récentes (prairies, pâtures). L'usage pastoral a semble-t-il un effet plus faible qu'un usage agricole sur les communautés végétales, notamment en contexte tempéré (Koerner *et al.*, 1997 ; Dyer, 2010). Dans le PNRL, on observe également un effet plus faible de l'usage pastoral sur les communautés végétales par rapport à un ancien usage agricole (chapitre VI), mais cet effet n'est pas nul (chapitre V). Quel que soit l'usage passé, il existe bien des espèces associées à l'ancienneté de l'état boisé en contexte méditerranéen, à l'image de ce qui est observé en région tempérée.

VII. Discussion générale

En région tempérée, l'association de certaines espèces à l'ancienneté de l'état boisé semble liée à une adaptation à des modes de gestion particuliers, notamment le taillis sous futaie (Hermy and Verheyen, 2007). De la même manière, les espèces associées à l'ancienneté de l'état boisé pourraient être adaptées à des caractéristiques des forêts anciennes : espèces sclérophylles, adaptées à la sécheresse ; espèces sciaphiles, adaptées à la faible luminosité du sous-bois de chêne vert ; espèces pyrophiles, adaptées au feu qui ont conduit à l'établissement de la chênaie verte il y a plusieurs millénaires (*Cistus albidus* est associée aux forêts anciennes).

Quelle que soit la région biogéographique, les mêmes mécanismes semblent être à l'origine des différences écologiques liées à l'usage passé et à la continuité temporelle des forêts. Les différences observées sont essentiellement dues à des configurations paysagères différentes (De Frenne *et al.*, 2011) et aux usages passés (agricole ou pastoral).

VII.1.4. Implications pour la conservation de la biodiversité

VII.1.4.1. La conservation des forêts anciennes et espèces associées

Dans un contexte où les forêts occupent une faible part du paysage, comme c'est le cas dans les plaines agricoles du nord de l'Europe, les forêts anciennes représentent un fort enjeu de conservation (Hermy *et al.*, 1999 ; Flinn and Vellend, 2005; Honnay and Jacquemyn, 2007 ; Rackham, 2008). On y trouve des espèces vulnérables aux perturbations du sol (pas de banque de graine dans le sol) et à faible capacité de colonisation de nouveaux habitats (dispersion à courte distance, peu compétitrice face à des espèces nitrophiles se développant en forêt récente). Ces espèces, dites de forêt ancienne, sont peu observées en forêt récente (Flinn and Vellend, 2005).

Dans un contexte où la surface forestière domine, et où les forêts récentes se développent autour des forêts anciennes, comme c'est le cas en région de montagne ou dans le PNRL, la colonisation des forêts récentes par les espèces dites de forêt ancienne n'est limitée que par le délai de migration des espèces ou crédit de colonisation. La conservation des forêts anciennes reste capitale car celles-ci accueillent des espèces à faible capacité de dispersion, mais la restauration d'un continuum forestier n'est pas à envisager comme dans les régions de plaine agricole du nord de l'Europe.

Les forêts récentes peuvent, en toute relativité, représenter un certain atout par rapport aux forêts anciennes. Les forêts anciennes du PNRL sont majoritairement constituées de chênaie verte. Ces types de peuplement, outre leur situation sur substrats durs et donc secs, forment des canopées très fermées toute l'année (le chêne vert est une espèce sempervirente), ne permettant pas le développement d'espèces à reproduction vernale. Par conséquent, ces forêts sont assez pauvres en espèces végétales herbacées. Le vieillissement de ces peuplements de chêne vert, rendu

possible par la mise en réserve de certaines forêts par l'ONF (Salvaudon, 2015) ou par l'absence de gestion par de nombreux propriétaires privés, permettra de créer de l'hétérogénéité structurelle avec notamment des ouvertures et le développement d'espèces héliophiles.

Les forêts récentes au contraire jouissent d'une plus grande diversité de substrats, notamment meubles. Cette diversité de milieux forestiers favorisera la diversité des espèces végétales. Sur ces substrats meubles et notamment sur les anciennes terrasses, le chêne pubescent trouve un milieu idéal pour se développer (Tatoni, 1992). Le pin d'Alep se retrouve également en forêt récente. Le chêne pubescent (espèce marcescente) et le pin d'Alep laissent passer la lumière en hiver ce qui permet aux espèces vernalles de se développer. Par ailleurs, elles offrent l'opportunité à des espèces forestières mésophiles de se développer, contrairement aux sols superficiels des forêts anciennes. La richesse en espèces forestières y est potentiellement plus élevée.

VII.1.4.2. La conservation des espaces agricoles et pastoraux traditionnels

La valeur d'un milieu naturel dépend de ce qu'il apporte à la société, mais également de son niveau de rareté dans le paysage : plus un milieu occupera une surface réduite, plus la société lui accordera de l'importance (Barbier *et al.*, 2010). C'est ce qui s'est passé en 1860 avec les forêts dans le sud-est de la France. Aujourd'hui, la surface forestière a nettement augmenté, au détriment des espaces agricoles et pastoraux traditionnels (Taillefumier and Piegay, 2003 ; Agnoletti, 2007 ; Lasanta *et al.*, 2017; Abadie *et al.*, 2018). Dans le PNRL, ces espaces sont les terrasses de culture et les pelouses pâturées des crêtes de montagne (Trivelly *et al.*, 2000; Abadie *et al.*, 2018).

Le développement de la forêt limite les risques d'érosion du sol. Paradoxalement, l'abandon des terrasses de culture engendre des problèmes d'érosion (Tarolli *et al.*, 2014 ; Arnaez *et al.*, 2015 ; Lasanta *et al.*, 2017). Le poids des arbres et le manque d'entretien des terrasses entraînent l'effondrement des murs qui ne retiennent plus les sols.

Quand elles sont respectueuses de l'environnement, les pratiques agricoles et pastorales sont sources de biodiversité (Girel, 2006). Certaines espèces dépendent des terres labourées, comme les espèces messicoles, qui ont fait l'objet d'un plan national d'action (Cambecèdes J. *et al.*, 2012). D'autres encore vivent sur les pelouses maintenues ouvertes par le pâturage, comme l'emblématique Genêt de Villars (*Genista pulchella* ssp. *villarsii*) (Garde *et al.*, 2011). Sur le Petit Luberon, un exemple emblématique de mutualisme entre les pratiques pastorales et la biodiversité est le vautour percnoptère (*Neophron percnopterus*). Il se nourrit principalement des brebis mortes rassemblées par les bergers dans des zones d'équarrissage naturelles. La population française a notamment périclité suite au déclin des pratiques pastorales extensives et à la fermeture des milieux associée, combinés à l'interdiction de l'équarrissage naturel pour des raisons sanitaires (Lieury *et al.*, 2015 ; Baudat-Franceschi, 2016). Malgré l'entretien de placettes

VII. Discussion générale

de nourrissage sur le Petit Luberon, appuyé notamment par le programme life n°LIFE03NAT/F/000103 (2003-2008) et un [plan national d'action](#), le nombre de couples ne cesse de chuter depuis le début du suivi dans les années 1950 (Baudat-Franceschi, 2016).

Toutes les pratiques agricoles ne sont pas sources de biodiversité. En effet, les espèces favorisées par les pratiques agricoles traditionnelles sont aujourd'hui en fort déclin, comme les espèces messicoles ou encore l'hirondelle rustique, du fait des changements des pratiques. Ces espèces dépendent d'une mosaïque d'habitats et ne survivent pas aux traitements phytosanitaires ou pesticides. Les pratiques agricoles anciennes favorisaient la biodiversité en maintenant des zones naturelles entre les espaces utilisés (arbres isolés, haies, bandes enherbées, etc.), ce à quoi ne correspondent pas les pratiques agricoles actuelles.

Les espaces agricoles traditionnels sont donc pris dans l'étau du besoin de rendement. Les cultures intensives de plaine sont favorisées, mais subissent en même temps une pression de l'urbanisation galopante. Les espaces agricoles traditionnels, moins productifs et donc moins rentables, sont par ailleurs abandonnés, bien que des initiatives aient vu le jour pour les préserver (APARE, Alpes de Lumière, le Parc).

VII.1.4.3. Recommandations de gestion

La nécessité de conserver les milieux ouverts ne signifie pas de devoir rouvrir les forêts récentes. Celles-ci sont au contraire une source de biodiversité importante en espèces forestières dans le futur, du fait de la diversité de milieux forestiers et de types de peuplements qu'elles représentent. En revanche, l'embroussaillage des terrasses abandonnées devrait être jugulé au maximum, comme cela a déjà été fait à Goult. La fermeture des pelouses pâturées doit également être limitée autant que faire se peut par des pratiques pastorales conservatoires ou économiques. Outre la limitation du risque d'érosion et le maintien d'une biodiversité remarquable, les milieux agricoles et pastoraux traditionnels représentent un patrimoine historique et culturel qu'il est primordial de conserver, ce à quoi le Parc s'emploie déjà, dans la mesure de ses moyens.

La surface des forêts anciennes ne représente pas un enjeu de conservation car le développement des forêts récentes autour des forêts anciennes contribue à son augmentation et à rétablir la connectivité entre forêts anciennes. C'est en revanche la gestion des forêts qui peut représenter un enjeu de conservation. Les espèces forestières sont adaptées à un habitat, la forêt, mais sont également adaptées à un mode de gestion pratiqué depuis des millénaires, par exemple le taillis sous futaie en région tempérée (Hermy and Verheyen, 2007). En créant des forêts très fermées, l'abandon des pratiques agricoles et de l'exploitation du bois en forêt menace la conservation de certaines espèces qui en dépendent (Rackham, 2008). D'autres espèces dépendent en revanche de gros arbres, de cavités et de bois mort, et donc du vieillissement des forêts. Une gestion

VII. Discussion générale

différenciée est donc à privilégier, en forêt ancienne comme en forêt récente, de manière à maintenir une grande diversité structurale et de régime de perturbation. Les peuplements de chêne vert laissés en libre évolution pourront intégrer la trame de vieux bois tandis que la gestion en taillis ou en taillis sous futaie permettra le maintien d'espèces adaptées à ce mode de gestion.

En outre, les peuplements anciens de chêne pubescent représentent un intérêt et doivent être maintenus, car ils n'ont probablement pas ou peu été sujets aux incendies et peuvent ainsi accueillir des espèces ne supportant pas le passage d'un feu.

VII.2. Approche critique

VII.2.1. Fiabilité des données cartographiques

Une démarche d'écologie historique nécessite de prendre en considération les limites du matériel historique utilisé (Bürgi and Gimmi, 2007 ; Poska *et al.*, 2018). Afin de tenir compte de tous les biais liés à l'utilisation d'une carte historique, il est primordial de connaître le contexte socio-économique et politique au moment de sa création et d'avoir un regard critique sur le document (Askevold, 2005).

VII.2.1.1. Carte d'État-Major

Bien que la carte d'État-Major soit l'outil cartographique ancien privilégié pour l'étude historique des forêts, son interprétation n'est pas toujours évidente, en particulier en région à fort relief comme cela peut être le cas dans le PNRL.

Aucune légende de la carte d'État-Major n'existe, et il a fallu déduire les usages du sol correspondant aux figurés à partir de la carte elle-même, et de la localisation des figurés. Certaines couleurs peuvent être difficiles à distinguer entre les feuilles ou en raison de la dégradation d'une feuille, notamment entre le pâquis et les prairies. De plus, les traits marquant le relief peuvent rendre impossible la lecture du figuré. Certaines erreurs ont été rectifiées en amont et au cours de la thèse, mais d'autres ont pu échapper à la vigilance et être conservées.

De surcroît, le fond de carte a été interprété dans la notice de Favre *et al.* (2013) en tant que « en plaine : culture ; en montagne : alpage ou rochers ». Ces deux usages n'ont pas les mêmes implications écologiques et socio-économiques ; il est donc important de pouvoir les distinguer. Cependant, aucune précision n'a été donnée quant à la limite entre plaine et montagne. Une première tentative de distinction entre ces deux usages avait été entreprise par Raphaël Bec (2015) qui travaillait conjointement sur des secteurs de plaine (PN Champagne-Bourgogne) et de Haute-Montagne (PN Pyrénées, PN Vanoise, etc.). Les secteurs situés à plus de 2000m d'altitude ou en pente supérieure à 30° pouvaient être considérés comme des alpages, mais cette hypothèse n'a pas été confirmée. Le PNRL se trouve dans une situation intermédiaire : ne faisant pas partie d'un secteur de montagne, les zones de relief ne pouvaient pas être totalement considérées comme de la plaine non plus... En théorie, les deux cas de figure pouvaient donc se présenter sur une même carte. En revanche, en Provence et d'autant plus en 1860, certaines cultures pouvaient se trouver en altitude, comme les lavanderaies, ou certaines cultures de blé de subsistance, ainsi qu'en pente (cultures de terrasses). Nous sommes donc partis du principe que le fond de carte

correspondait à de la culture, après en avoir ôté les routes qui y avaient été intégrées (Annexe 8). Cela induit localement des biais en conséquence.

VII.2.1.2. Ortho-photographies historiques de 1953-1958

L'interprétation des occupations du sol à partir de clichés noir et blanc réalisés entre 1953 et 1958 a également pu être source d'erreurs. Bien que celle-ci soit basée sur les mêmes critères d'occupation du sol que la carte d'occupation du sol actuelle, et notamment la BD Forêt ® v2 (Annexe 11), l'absence de couleur complexifie l'identification et réduit la précision de l'interprétation des éléments du paysage.

VII.2.1.3. Correspondances entre cartes historique et actuelle

Les difficultés de correspondances entre les sources cartographiques reposent sur des critères spatiaux, sémantiques et méthodologiques, en particulier lorsque celles-ci ont été produites à plus d'un siècle d'intervalle. Ces difficultés ne sont discutées que pour la carte d'État-Major et la carte actuelle, les usages de 1958 ayant été photo-interprétés à l'échelle de points (voir II.2.1.2).

VII.2.1.3.1. Résolution spatiale et géoréférencement

Afin d'assurer la meilleure correspondance possible entre les cartes historique et actuelle, la résolution spatiale a été ajustée (voir II.2.1.4). Toutefois, une correspondance parfaite n'a pas pu être réalisée. Par exemple, les contours des massifs forestiers ne sont pas aussi précis sur la carte d'État-Major que sur la BD forêt® v2. De plus, malgré une méthodologie rigoureuse, le géoréférencement de la carte d'État-Major est sujet à une accumulation d'erreurs (Dupouey *et al.*, 2007 ; Favre *et al.*, 2013). Sur le PNRL, une erreur médiane de 26 m après correction a été mesurée. Bien que très réduite, cette erreur a pu générer de très petits polygones artéfactuels lors de la superposition des couches, indiquant soit une augmentation du couvert forestier, soit un déboisement. Bien que les analyses aient toutes été faites à l'échelle du point, ces erreurs ont pu être retranscrites au niveau de ces points (Kaim *et al.*, 2016). Ce problème aurait pu être résolu en éliminant tous les polygones de surface très petite ou ayant une compacité très réduite (Jude, 2015), ou bien en affectant puis en contrôlant ces paramètres à l'échelle de chaque point.

VII.2.1.3.2. Différences méthodologiques et sémantiques

La carte d'État-Major a été réalisée à partir du cadastre napoléonien, qui était un outil de contrôle foncier des usages des terres. De ce fait, la logique de la carte d'État-Major n'était pas de cartographier des occupations du sol, mais des usages, à l'image des cartes réalisées à la même époque en Europe (Eriksson *et al.*, 2010). Aujourd'hui, les cartes sont réalisées à partir d'ortho-photographies et représentent des occupations du sol. Selon la cartographie actuelle des forêts,

VII. Discussion générale

un espace boisé à plus de 10% est considéré comme une forêt. Si le couvert forestier dépasse 40%, elle est prise en compte comme une forêt fermée (IGN-IFN, 2012). Sur la carte d'État-Major en revanche, il n'existe aucun moyen d'identifier la physionomie des usages cartographiés. Est-il possible d'établir une correspondance entre la carte d'État-Major et les cartes d'occupation du sol de 1958 et de 2010 ? Cette question se pose en particulier pour le pâquis et la forêt. Dans ce travail, les occupations du sol actuelles ont été considérées comme équivalentes aux usages de la carte d'État-Major : les forêts actuelles aux forêts de la carte d'État-Major et les garrigues et pelouses pâturées aux pâquis de la carte d'État-Major.

D'une part, la correspondance adoptée entre garrigue et pelouses et pâquis est discutable (voir également Bieling *et al.*, 2013). En effet, le pâturage en région méditerranéenne n'est pas délimité par un zonage précis. À l'inverse, les garrigues actuelles ne sont pas forcément entretenues par le pâturage et correspondent plutôt des espaces incultes issus de l'abandon agricole ou pastoral et en voie de fermeture.

De surcroît, pour une époque donnée, la **différence physionomique** entre forêt ouverte et garrigue n'est pas très nette. On peut supposer que des forêts ouvertes aient été cartographiées comme du pâquis en 1860, pour peu qu'elles aient été intensivement pâturées, alors qu'elles seraient cartographiées comme des forêts selon les méthodes et définitions actuelles.

À l'époque de la carte d'État-Major, la **limite entre usages** des forêts et des pâquis n'est pas franchement plus nette que leur physionomie (Skalos *et al.*, 2012; Bieling *et al.*, 2013). Les troupeaux étaient principalement menés en garrigue et pelouses, notamment les pelouses de crêtes. Mais les troupeaux étaient également menés en forêt, particulièrement au milieu du XIXe siècle, période de forte pression démographique. Ainsi, les forêts servaient principalement à produire du bois mais étaient également pâturées, et les pâquis utilisés pour le pâturage des troupeaux pouvaient ressembler à des forêts ouvertes ou à des garrigues boisées.

Tout cela pourrait expliquer pourquoi la forêt s'est principalement développée au détriment du pâquis : cela ne pourrait être qu'un artifice lié aux méthodes de cartographie car les pâquis de l'époque auraient pu être cartographiés comme des forêts. Cette transition floue entre forêt et pâquis peut également expliquer la plus faible différence relevée entre les végétations de forêt ancienne et de forêt récente développée sur ancienne pâture (chapitre VI).

On peut cependant supposer que les espaces à plus forte valeur foncière jouissaient d'une meilleure représentation (Eriksson *et al.*, 2010), et que les forêts représentées comme telles sur la carte d'État-Major étaient exploitées pour le bois et peu pâturées. De plus, la diminution drastique des pâquis correspond à la disparition quasi-totale des bergers du Luberon. On peut raisonnablement penser que les pâquis représentés sur la carte d'État-Major, même s'ils étaient

boisés, correspondaient à des espaces principalement dédiés au pâturage et intensivement utilisés à cet effet.

VII.2.2. Périmètre et échelles

VII.2.2.1. Échelles et territoire d'étude

Dans des études spatialisées, notamment socio-économiques, la prise en compte de l'effet de l'échelle est primordiale (Vuorela *et al.*, 2002 in Bieling *et al.*, 2013) et doit correspondre à l'hypothèse émise au départ (Rindfuss *et al.*, 2004).

Le PNRL représente une entité cohérente liée au patrimoine culturel et naturel. Cette échelle d'étude a permis de mettre en évidence des patrons spatiaux liés à la reconquête forestière. Toutefois, certaines régions du territoire peuvent avoir des fonctionnements différents : soit pour des questions biophysiques (Luberon nord versus Luberon sud), soit pour des questions socio-historiques (Comtat Venaissin versus Haute Provence).

Différents niveaux d'échelle auraient pu être testés. Par exemple, il aurait été intéressant de montrer que des échelles plus grandes pouvaient également fonctionner, ou non, en analysant des patrons à l'échelle communale (voir Boillat *et al.*, 2015), ou par fenêtres de plus petite taille tirée aléatoirement sur le territoire d'étude.

VII.2.2.2. Périmètre du territoire

Au cours de ce travail, le périmètre du territoire n'a pas été pris en compte dans les analyses. Or le découpage artificiel par la bordure de la zone d'étude induit un biais dans le calcul des variables spatiales (distance aux routes, aux forêts préexistantes ou à la lisière, surface d'habitat) et impacte les analyses écologiques et paysagères qui en découlent. Une solution intermédiaire aurait été de supprimer les massifs « découpés » par le périmètre d'étude et d'une surface inférieure à un seuil défini, tout en conservant les autres tels quels (Jude, 2015). Cependant, ce découpage artificiel des massifs génère également des biais quant à la distance aux forêts préexistantes. Une autre solution aurait pu être de compléter les informations pour les variables spatiales dans une zone tampon autour du périmètre d'étude, mais celle-ci aurait été chronophage. Le traitement optimal aurait donc été de sortir de l'analyse les points situés plus proche de la bordure que d'une route, d'une forêt préexistante, etc.

VII.2.3. Plan d'échantillonnage

VII.2.3.1. Jeu de données SILENE

Le jeu de données issu de la base SILENE présente des hétérogénéités et a été nettoyé en conséquence (Annexe 23). Cependant, certains biais n'ont pas été corrigés, notamment la surreprésentation de certaines familles dans les relevés. En particulier, les orchidées occupent une place prépondérante dans l'ensemble des relevés (Annexe 23). Si les espèces d'orchidées apparaissent comme de bons indicateurs de l'usage passé du sol, cela ne signifie pas que leur réponse est plus forte que celle des autres groupes d'espèces, mais seulement qu'elles sont mieux représentées dans les relevés.

Par ailleurs, les relevés SILENE ont été analysés par point, mais certains d'entre eux se situaient dans un même massif. Il aurait été judicieux de regrouper les relevés proches, et partageant les mêmes caractéristiques (essence dominante, type de substrat, propriété foncière, etc.).

VII.2.3.2 Jeu de données de terrain

L'échantillonnage des données de terrain a été réalisé de manière à ce que les placettes de forêt ancienne et de forêt récente soient appariées, répondant à des conditions stationnelles équivalentes. Les placettes sont pour la plupart situées à plus de 50 mètres de la plus proche lisière de forêt de différente continuité (Annexes 44 et 45). Cependant, il ne peut être exclu que des espèces forestières situées en forêt ancienne aient pu coloniser les forêts récentes échantillonnées, une explication possible de la similarité des communautés végétales entre placettes d'un même site.

Enfin, les traces d'usage passé ont été relevées sur le terrain mais n'ont pas servi à mettre en place le plan d'échantillonnage. Ainsi, leur répartition n'est pas équilibrée au sein de l'échantillon. Par exemple, les traces d'épierrement sont principalement retrouvées en forêt ancienne, une meilleure répartition aurait été de les répartir de manière homogène sur les trois usages passés : forêt, culture et pâquis. Par ailleurs, bien que l'usage de l'épierrement et des terrasses de culture ait connu son apogée présumée au milieu du XIXe siècle, ceux-ci n'ont pas été datés dans cette étude.

VII.2.4. Analyses

VII.2.4.1. Prise en compte de l'appariement des placettes

L'appariement des placettes a été pris en compte dans l'analyse de l'effet des usages passés sur le sol, à l'aide de modèles mixtes (lme). Concernant les analyses de la réponse de la végétation, la fonction *multipatt* ne permettait pas de prendre en compte l'appariement des placettes. La réponse de chaque espèce aurait pu être testée à l'aide de régressions logistiques en utilisant des modèles mixtes, de type glmm, mais la configuration du jeu de données ne permettait pas l'usage du modèle (trop de sites pour un nombre insuffisant de placettes appariées).

L'analyse des différences de composition floristique a été réalisée à l'aide de RDA (Redundancy Analysis) et de CCA (Canonical Correspondance Analysis), ne tenant pas compte de l'appariement. Un moyen de contourner ce problème aurait pu être de réaliser une analyse discriminante (voir Cale *et al.*, 2013) ou encore une analyse de co-inertie en confrontant les communautés de végétations de forêt ancienne à celles de forêt récente.

VII.2.4.2. Mesures et analyses des traits

Aucune mesure des traits n'a été effectuée sur le terrain. Sur l'ensemble des 1429 relevés SILENE analysés, l'entreprise aurait été coûteuse. Cependant, il faut être conscient des limites associées à un usage restrictif des bases de traits disponibles. L'utilisation de traits issues de bases de données existantes permet d'obtenir des résultats exploitables (Cordlandwehr *et al.*, 2013), notamment pour les formes de vie selon Raunkiær et le mode de dispersion qui ne nécessitent pas de mesures sur le terrain. D'autres traits cependant n'étaient pas renseignés de manière précise, comme la phénologie de floraison, la hauteur des plantes et la taille des feuilles. Des mesures *in situ* auraient permis de mieux associer les usages passés et l'expression de ces traits. D'autres traits n'ont pas pu être analysés, comme la surface foliaire spécifique (SLA) qui n'était pas renseignée dans une base de données méditerranéenne, ou encore le poids, la taille et le nombre de graines produites par plante. Des études ont mis en évidence la réponse de ces traits à la continuité forestière en région tempérée (Verheyen *et al.*, 2003b ; Kolb and Diekmann, 2005 ; Meers *et al.*, 2008 ; Naaf and Wulf, 2011 ; Brunet *et al.*, 2012 ; Kimberley *et al.*, 2013 ; Bergès *et al.*, 2017). Parmi les traits mesurables susceptibles d'enrichir l'interprétation, il faut noter la teneur en eau des feuilles, la capacité à rejeter de souche ou à germer après un feu qui permettraient de tester la réponse des espèces aux passages des feux (Bond and Keeley, 2005) ou à la pression de pâturage.

Des corrélations existent entre les traits fonctionnels des espèces. En particulier, les phanérophtes étaient majoritairement des endozoochores (Annexe 33). Les réponses de ces

VII. Discussion générale

traits aux usages passés ont été testées séparément mais il aurait été judicieux de rassembler les traits en groupes fonctionnels, aussi appelés groupes émergents (Lavorel *et al.*, 1997 ; Verheyen *et al.*, 2003b).

Enfin, la relation entre les traits et les variables historiques (usage passé ou continuité temporelle) a été analysée à l'aide de tests de χ^2 sur l'échantillon d'espèces répondant significativement à la variable historique correspondante. D'autres méthodes d'analyses restent à explorer, notamment les méthodes RLQ (Dray and Legendre, 2008), qui permettent de prendre en compte l'ensemble des catégories des variables historiques et des espèces présentes dans les relevés. D'autres méthodes existantes n'ont pas été explorées, comme l'arbre de régression et de classification (CART, Classification And Regression Tree), qui semble être un bon outil pour l'analyse de larges jeux de données avec valeurs manquantes (Kimberley *et al.*, 2013).

Parmi les analyses de traits de vie à explorer, les indices de diversité fonctionnelle tels que la moyenne de la communauté corrigée par l'abondance (Community Weighted Mean: CWM) ou la divergence fonctionnelle (Functional Divergence FD - Rao) semblent de bons indicateurs pour étudier l'effet des usages passés sur les espèces à l'échelle des communautés, mais nécessitent l'analyse de données quantitatives, souvent mesurées sur les sites d'études (Vandewalle *et al.*, 2014 ; Dainese *et al.*, 2015) et n'intègrent pas les valeurs manquantes.

VII.3. Perspectives

La récente reconnaissance de l'écologie historique comme discipline et son interdisciplinarité intrinsèque offrent en elles-mêmes une panoplie de perspectives de recherche, dont Armstrong (2017) en propose cinquante. Les quelques perspectives de recherche liées à la thèse proposées ici s'incluent dans ce travail de synthèse.

VII.3.1. Analyses complémentaires

VII.3.1.1. Augmentation du couvert forestier

Les transitions des usages ont été décrites de manière globale. Une précision aurait pu être entreprise en distinguant les transitions faites sur substrats productifs (meubles) ou improductifs (durs et autres). On pourrait par exemple observer plus finement que les transitions des pâtures vers les forêts se sont faites sur les substrats les moins productifs et que les transitions des cultures vers les forêts se sont faites sur des substrats meubles.

Par ailleurs, il serait intéressant de tester si les changements d'occupation du sol entre 1860 et aujourd'hui sont significatifs, c'est-à-dire si en tout point du territoire d'étude, la tendance était plutôt à la persistance (paysage stable dans le temps) ou au changement (paysage instable dans le temps). Ceci peut être testé à l'aide d'une matrice des transitions améliorée, en comparant la matrice des transitions réelle avec une matrice des transitions théoriques qui n'enregistrerait aucun changement (Pontius *et al.*, 2004 ; Rindfuss *et al.*, 2004).

Les déterminants de la reconquête forestière testés étaient les plus pertinents et ceux dont les données étaient les plus faciles à obtenir. D'autres déterminants pourraient encore être testés : le climat, le foncier (communal, domanial, privé), le prix des terres, le cours des productions agricoles, le développement technologique agricole, ou encore les périmètres de protection. Parmi ceux-ci, les déterminants socio-économiques nécessiteraient d'être spatialisés et de réaliser des recherches dans les documents d'archives. Par ailleurs, les résultats montrent que les occupations du sol se répartissent selon un gradient d'accessibilité. Il serait intéressant de combiner les facteurs pour créer une variable synthétique ou indicateur d'accessibilité (*e.g.* Eitzel *et al.*, 2016).

Afin de comparer plus finement les différences entre forêts actuelles selon leur continuité et les usages passés, d'autres modèles logistiques pourraient également être menés : comparer les cultures de 1860 reboisées avec les cultures persistantes, faire de même avec les pâquis, ou encore comparer les différences entre les forêts récentes développées sur pâquis et sur culture.

Enfin, l'abandon des terres agricoles a entraîné l'augmentation du couvert forestier. Avec les pratiques agricoles, c'est également les usages traditionnels en forêt qui ont été abandonnés : charbonnage, récolte de buis, de litière. Cet abandon des usages en forêt a très probablement entraîné une augmentation de la biomasse en forêt, comme ça a été le cas partout en France (Debussche *et al.*, 1999; Derrière *et al.*, 2013). Il serait intéressant de quantifier cette augmentation de biomasse à l'échelle du territoire d'étude.

VII.3.1.2. Conditions stationnelles des forêts de différente continuité

Les données stationnelles à partir des informations cartographiques sont limitées. De plus, les essences enregistrées sur la BD Forêt® v2 de l'IFN ne sont pas toujours très précises localement. La base de données floristique de l'IFN a été créée en 1992 à l'échelle nationale (Drapier and Cluzeau, 2001). Les points d'échantillonnage sont répartis de manière systématique avec 1 point tous les 31,25 hectares (Cluzeau, 2001). Les relevés de l'ancienne méthode ont été réalisés de 1998 à 2002 sur le PNRL. L'objectif principal de cette base de données est de caractériser les stations forestières afin d'en orienter les pratiques de gestion. De ce fait, ces relevés présentent des mesures détaillées des caractéristiques stationnelles : dendrométrie (structure forestière, essence principale, couvert de la canopée, hauteur dominante) et pédologie (texture, profondeur du sol, réserve utile, type d'humus et type de sol) (Annexe 44). Disponibles sur l'ensemble du PNRL, ils pourraient donc être utilisés afin de caractériser plus finement les différences de conditions stationnelles entre les forêts de différente continuité.

VII.3.1.3. Effets des usages passés sur la flore actuelle

VII.3.1.3.1. SILENE

Les analyses réalisées à partir du jeu de données SILENE montrent un effet des usages passés sur la flore des forêts actuelles du PNRL. Il serait intéressant de comparer ces résultats avec d'autres études réalisées récemment en région méditerranéenne, notamment dans les Cévennes (Renaux and Villemey, 2017) ou dans les Pyrénées (Dupouey *et al.*, 2013).

Afin de mettre en évidence les effets des usages passés de manière plus fine, les mêmes analyses pourraient être réalisées sur un sous-échantillon selon les variables locales influençant significativement la composition des communautés : type de substrat, essence principale (Figure VII-2). Des filtres supplémentaires peuvent être ajoutés pour limiter la variabilité stationnelle des relevés : pente, altitude, distance à la lisière.

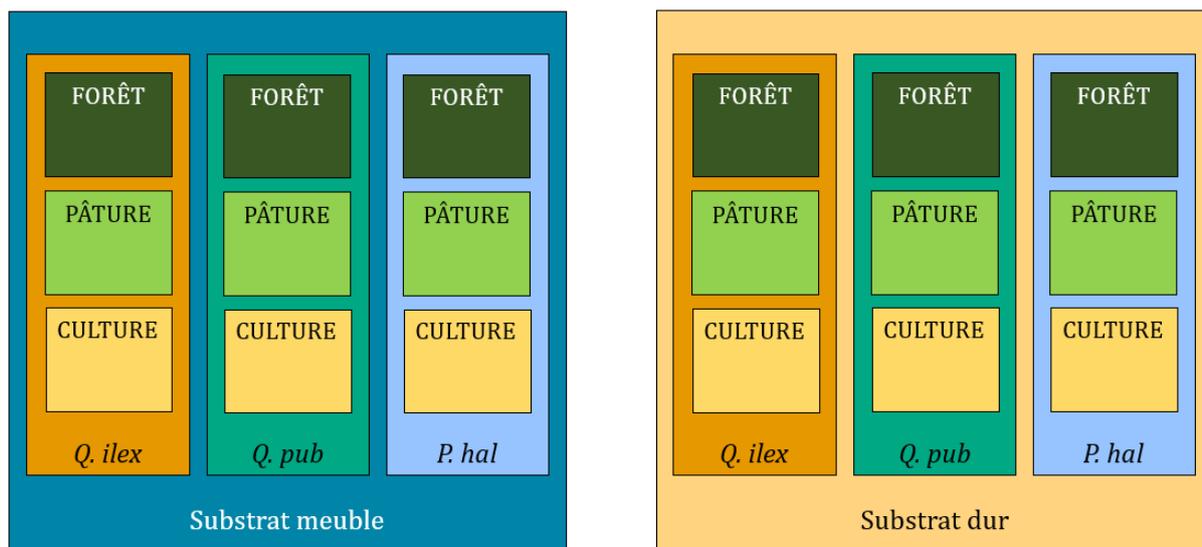


Figure VII-2. Plan d'échantillonnage alternatif pour l'analyse des effets des usages passés avec prise en compte des facteurs structurant la composition floristique

Un des avantages du jeu de données SILENE réside dans le fait que les espèces rares ont été recherchées et sont donc représentées. Cependant, ces espèces à faible répartition restent rares dans le jeu de données. Or les espèces à faible occurrence ont été écartées des analyses pour des raisons statistiques. Il serait intéressant de recourir à des méthodes spécifiques permettant d'analyser la préférence de ces espèces rares (Edwards *et al.*, 2005).

VII.3.1.3.2. Relevés de terrain

D'autres éléments pourraient être analysés comme le phosphore total, voire le phosphore contenu dans les feuilles des arbres, car le phosphore inorganique n'est pas un indicateur idéal de l'effet de l'usage passé (Dupouey, comm.pers. ; Verheyen, comm.pers.).

VII.3.1.3.3. Relevés floristiques de l'IFN

Les relevés floristiques de l'IFN pourraient être analysés selon les mêmes méthodes employées pour le jeu de données SILENE, et les résultats obtenus pourront ainsi être comparés entre les deux jeux de données. Ces deux jeux de données n'ont pas été réalisés dans le même objectif et se différencient donc par la nature et la qualité des données. Les relevés SILENE ont été réalisés dans un objectif d'information sur la répartition et la fréquence des espèces, alors que les relevés IFN ont été réalisés pour caractériser l'écologie des stations forestières.

Les relevés SILENE ont été effectués par un réseau de botanistes de niveaux variés, principalement pendant la période de floraison (mars à octobre), où la probabilité de détecter les espèces est la plus forte. De plus, les relevés sont vérifiés par le personnel du CBN pour éliminer toute aberration (principalement géographique). Les espèces rares et/ou patrimoniales ou remarquables sont recherchées et la plupart des relevés ne comportent qu'une espèce. La

VII. Discussion générale

représentativité des espèces ou groupes d'espèces dépend également du type d'observateur. Ainsi, les orchidées sont largement représentées par rapport aux autres familles dans le PNRL du fait de la prospection de la Société Française d'Orchidophilie (SFO) qui ne note que les espèces de cette famille. De plus, la localisation des relevés n'est pas aléatoire : ils sont principalement situés à proximité des sentiers ou des routes.

Les relevés IFN ont l'avantage d'être effectués dans une recherche d'exhaustivité et selon un quadrillage systématique au sein de l'habitat forestier, mais avec une sous-représentation des espèces non forestières et peu communes. De plus, les relevés ont été effectués à toutes les dates de l'année indépendamment de la période de floraison, ce qui favorise également la détection des espèces visibles toute l'année, telles que les lianes, les arbres et arbustes sempervirents. Cependant, les espèces annuelles ou difficiles à déterminer en dehors de la période de floraison risquent d'y être peu représentées (Tableau VII-3).

Ces deux jeux de données sont donc complémentaires et la confrontation des résultats issus de leur analyse pourrait faire l'objet d'une publication dans une revue régionale ou technique.

Tableau VII-3. Comparaison synthétique des jeux de données SILENE et IFN. Les avantages sont signalés par un « + » et les inconvénients par un « - »

	Relevés IFN		Relevés SILENE	
Période de relevé	Toute l'année	-	Période de floraison	+
Espèces privilégiées	Espèces forestières et communes	-/+	Espèces rares et/ou remarquables	-/+
Expertise	Variable, non vérifiée	-	Variable mais vérifiée	+
Protocole	Standardisé	+	Absent	-
Localisation	Systématique	+	Près des sentiers	-

Le nettoyage du jeu de données IFN a été initié par Noémie Videau (2016). Ce travail a abouti à la création d'un fichier de relevés IFN contenant 663 relevés avec 399 espèces, sur les 778 relevés initiaux effectués sur l'ensemble du PNRL.

VII.3.2. Dynamiques de distribution des espèces

La distribution des espèces entre forêts de différente continuité est régie par des dynamiques de population, limitées par la dispersion (vitesse de colonisation, structure paysagère) et le recrutement (conditions stationnelles dans l'habitat). Une meilleure connaissance de ces dynamiques en région méditerranéenne permettrait de compléter le travail déjà effectué par ailleurs.

VII.3.2.1. Structure paysagère

Le degré d'isolement des forêts récentes par rapport aux forêts anciennes permet de donner une première idée de la perméabilité du paysage au mouvement des populations. Dans le nord de la France, la majorité des forêts récentes sont adjacentes aux forêts anciennes (84% en moyenne), la plupart d'entre elles reconnectant même des taches de forêt ancienne, à l'exception du Nord, où les forêts récentes isolées sont majoritaires avec 43,5% des forêts récentes de la région (Bergès *et al.*, 2016 : Table S4-1).

Dans le cas du PNRL, des indices laissent penser que les forêts récentes sont principalement agrégées aux forêts anciennes (reconquête forestière proche de la forêt préexistante, Figure III-5). Il serait néanmoins intéressant de quantifier le pourcentage de forêts récentes adjacentes, et de distinguer le degré de connectivité entre les forêts récentes et très récentes. Par ailleurs, il serait également intéressant de quantifier les forêts adjacentes partageant une longueur minimale de bordure avec une forêt ancienne pour préciser leur connectivité : une bordure de 10m entre une forêt récente et une forêt ancienne adjacentes ne permettra pas de laisser passer autant d'espèces qu'une bordure de 100m, par effet de goulot d'étranglement. De plus, les effets de lisière peuvent limiter le développement de certaines espèces spécialistes, par compétition avec les espèces de lisière (Bergès *et al.*, 2016). Plusieurs longueurs pourraient être testées : 50m (conditions abiotiques sur 20 à 25 mètres, 200m (modification des communautés végétales sur 100 mètres, voire plus.

VII.3.2.2. Similarité des communautés et structure paysagère

A partir de ce travail, il serait intéressant de tester si la distribution des communautés végétales est effectivement influencée par la connectivité des forêts récentes par rapport aux forêts anciennes, à l'instar des travaux de Graae (2003) et Chauchard *et al.* (in prep) notamment. Dans ces travaux, il a été montré que les communautés des forêts récentes isolées sont plus éloignées des communautés des forêts anciennes par rapport aux communautés des forêts récentes adjacentes aux forêts anciennes.

Une autre approche pourrait être de croiser la structure paysagère avec les conditions biophysiques des forêts, par exemple le type de substrat (Figure VII-3). Cela permettrait notamment de comparer à quel point les espèces sont limitées par la dispersion ou le recrutement, mais également de comprendre pourquoi certaines espèces peuvent apparaître comme des espèces de forêt ancienne dans certaines études mais comme des espèces de forêt récente dans d'autres (De Frenne *et al.*, 2011 ; Bergès *et al.*, 2016; Janssen, 2016).

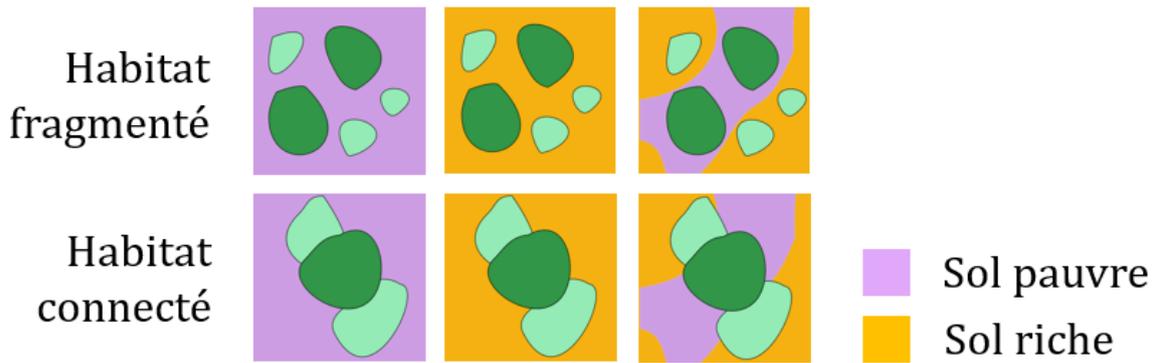


Figure VII-3. Exemple de plan d'échantillonnage pour comparer l'effet de la structure paysagère (habitat forestier connecté ou fragmenté) et de la qualité des habitats forestiers (sol riche ou pauvre) sur la distribution des espèces et des communautés végétales dans les forêts.

VII.3.2.3. Taux de migration des espèces

Mesurer le taux de migration des espèces forestières depuis la forêt ancienne vers la forêt récente permet notamment de quantifier le crédit de colonisation des forêts récentes en région méditerranéenne (Naaf and Kolk, 2015). Ce travail pourrait être intéressant pour des espèces identifiées comme associées à l'ancienneté de l'état boisé, comme *Campanula trachelium*, *Melittis melissophyllum* ou encore *Ruscus aculeatus*.

Celui-ci peut être mesuré à l'aide de transects disposés perpendiculairement à la bordure entre une forêt ancienne et une forêt récente adjacentes (Matlack, 1994 ; Brunet and von Oheimb, 1998 ; Bossuyt and Hermy, 2000 ; Dzwonko, 2001 ; Singleton *et al.*, 2001 ; Wulf and Heinken, 2008 ; Orczewska and Fernes, 2011). En raison des erreurs de positionnement des cartes utilisées, ce travail nécessite de relever sur le terrain la bordure entre forêt ancienne et récente. Les études consultées dans la littérature se basaient sur une limite nette d'ancienne culture : un muret en pierre ou en terre, un bourrelet de terre créé par le déplacement de volumes de sol lié au labour (Brunet and von Oheimb, 1998 ; Bossuyt and Hermy, 2000 ; Singleton *et al.*, 2001). Sur le PNRL, les traces d'anciennes cultures observées sont les clapiers et les terrasses. Les clapiers ne permettent pas de localiser clairement une ancienne bordure, puisqu'ils ont pu être déposés en limite de culture ou dans la forêt adjacente. En revanche, la limite de bordure peut être estimée plus finement dans le cas d'anciennes terrasses de culture. Un tel travail en région méditerranéenne peut donc se faire dans ces cas de figure.

Le calcul du taux de migration des espèces nécessite de connaître précisément l'âge des forêts récentes. Cela nécessite donc un travail de connaissance de l'historique de l'occupation du sol à partir de photographies aériennes prises à des dates régulières.

VII.3.3. Meilleure connaissance de l'historique des forêts

VII.3.3.1. Autres dates

La carte d'État-Major est l'outil cartographique historique le plus pertinent en France, permettant de réaliser une base historique fiable et homogène sur l'ensemble du territoire. Localement, il est toutefois possible de compléter l'information historique à l'aide de sources cartographiques historiques locales ou régionales et de photographies aériennes.

Au XVIII^e siècle en France, plusieurs cartes ont été réalisées, avec une précision comparable, voire meilleure que la carte d'État-Major. Dans le sud-est de la France, la carte d'Arçon a été réalisée entre 1777 et 1778 au 1:14 400^e (Dupouey *et al.*, 2007). L'utilisation de cette carte permettrait de remonter avant le minimum forestier et de vérifier par exemple si les déboisements avaient bien eu lieu dans les mêmes secteurs que les reboisements observés par la suite.

L'information historique a été complétée à l'aide de photographies aériennes historiques prises dans les années 1950. Connaître l'historique plus récent de la dynamique du couvert forestier, à partir de photographies aériennes, permettrait également de savoir si la reconquête forestière atteint un plateau ou si elle continue de manière linéaire.

VII.3.3.2. Peuplement passé et gestion historique

Les cartes historiques sont un outil privilégié pour étudier le changement des paysages dans le temps. Cependant, la plupart d'entre elles ne permettent pas de connaître l'essence ou le mode de gestion des massifs forestiers, ou encore la physionomie de la forêt, par exemple son taux de couvert arboré. Pourtant, le remplacement des essences, en particulier l'enrésinement, a un impact sur la structure des sols forestiers ainsi que sur le développement de la flore herbacée (Aubin *et al.*, 2008; Wulf and Heinken, 2008 ; Thomaes *et al.*, 2014 ; Bergès *et al.*, 2017).

Sur le PNRL, les reboisements semblent généralement avoir été faits de manière naturelle, hormis quelques plantations de pin noir sur le Grand Luberon et de cèdre de l'Atlas sur le Petit Luberon. En revanche dans les Alpes du Sud et le Mont Ventoux, les plantations issues des politiques RTM de ces deux essences résineuses ont été importantes. Il serait donc intéressant de croiser l'effet de ces deux types de reboisement avec l'effet de l'usage passé, en contexte méditerranéen.

La connaissance du type de peuplement passé peut se faire à l'aide d'approches historiques. Les rapports de l'ONF (forêts domaniales), disponibles aux archives départementales, permettent de retracer l'historique de gestion par massif. Les états de section du cadastre napoléonien permettent parfois de connaître le type de gestion (taillis, futaie) et le type d'essence principale (feuillu, résineux) d'une parcelle. L'approche socio-historique peut également apporter des

VII. Discussion générale

renseignements sur la répartition passée de certaines essences (Tamine *et al.*, 2015). Ponctuellement, la pédoanthracologie peut renseigner sur les essences présentes dans le passé. Ceci peut se faire notamment au niveau des charbonnières, qui semblent nombreuses dans le PNRL. Enfin, le type de peuplement ainsi que le degré d'ouverture de la canopée à une date donnée peuvent être estimés ponctuellement à l'aide de photographies historiques (Figure VII-4 ; Debussche *et al.*, 1999 ; Brugnot and Coutancier, 2004). Celles-ci sont parfois disponibles dans les fonds des archives départementales, notamment les photographies prises dans le cadre des RTM, mais sont la plupart du temps très difficiles à obtenir (fonds privés, cartes postales anciennes).



Figure VII-4. Rétrospective photographique dans les demoiselles coiffées de Théus (05). a. cliché de 1912. b. Même point de vue en août 2017 (cliché J. Abadie) – On observe notamment une forte augmentation de la couverture forestière dans le fond de vallon et sur la crête du plateau.

VII.3.3.3. Autres traces d'usage passé

Les traces *in situ* sont un très bon indicateur de l'effet des usages passés sur les sols et sur la flore. Cependant, l'étude de leurs effets propres sur les communautés végétales actuelles mériterait un plan d'échantillonnage tenant compte des variables locales, comme le type de substrat. Celles-ci pourraient être relevées à l'emplacement des relevés SILENE et IFN afin de bénéficier d'un grand échantillon de relevés pour ainsi valider les résultats obtenus à partir des relevés de terrain.

D'autres traces d'usage passé que les clapiers et les terrasses pourraient être explorées. Les charbonnières témoignent d'une gestion forestière intensive en taillis, et donc d'un usage forestier. Les arbres de forme champêtre témoignent d'une ancienne ouverture du milieu (culture ou espaces pâturés), tandis que les drailles, reposoirs, abris et ruines témoignent d'un ancien usage pastoral (Rossi *et al.*, 2013).

VII.3.4. Autres groupes taxonomiques

Deux facteurs conditionnent les différences d'assemblage des forêts selon leur continuité et les usages passés : les modifications des conditions du sol et la limitation par la dispersion. Les plantes vasculaires sont le groupe taxonomique le plus étudié en ce qui concerne l'ancienneté de l'état boisé. D'autres groupes peuvent cependant être sensibles à l'ancienneté, et ont été étudiés en ce sens. Il s'agit notamment des lichens épiphytes et des bryophytes (Fritz *et al.*, 2008 ; Paal *et al.*, 2011; Mölder *et al.*, 2015), bien que les bryophytes dépendent surtout des micro-habitats et de la maturité des peuplements (Janssen, 2016; Renaux and Villemey, 2017). Les champignons mycorhiziens, sensibles à la chimie du sol, répondent également à l'ancienneté (Diedhiou *et al.*, 2009). Enfin, certains gastéropodes, notamment les *Clausilidae*, sembleraient liés à l'ancienneté et à la continuité de bois mort au sol (Vrignaud, 2016), tout comme certains insectes saproxyliques (Assmann, 1999 ; Buse, 2012). L'ancienneté ne semble pas jouer de rôle structurant sur ces groupes en région de montagne, comparativement aux conditions locales (Janssen, 2016). Cela reste cependant à explorer en contexte méditerranéen.

VII.3.5. Autres facteurs paysagers et locaux

Les facteurs paysagers et locaux peuvent avoir une plus grande influence que les usages passés et la continuité temporelle sur les communautés végétales. Par exemple dans le PNRL, l'altitude, le type de substrat et l'essence forestière principale sont les principaux facteurs structurant les communautés végétales. D'autres facteurs non pris en compte dans ce travail, faute de données disponibles pour certains, sont connus pour avoir un effet sur la flore : la maturité du peuplement, le type de gestion forestière, le passage de feux et le changement climatique.

VII.3.5.1. Type de gestion forestière et maturité des peuplements

Le type de gestion forestière (futaies, taillis, taillis sous futaie) et la maturité du peuplement déterminent la structure du peuplement et la diversité des micro-habitats forestiers, qui influencent la diversité des espèces forestières, soit de façon directe comme pour les oiseaux, les insectes, les lichens et les bryophytes, soit de façon indirecte à travers la qualité de la litière ou de l'hétérogénéité de la lumière au sol.

Une futaie irrégulière ou jardinée offre une plus grande diversité structurelle qu'une futaie régulière ou qu'un taillis, et permet l'expression d'une plus grande diversité spécifique et fonctionnelle. Similairement, une forêt très mature, possédant des arbres de diamètres hétérogènes et notamment des très gros arbres, ainsi que du bois mort, accueille une diversité spécifique et fonctionnelle plus élevée qu'une forêt maintenue à un stade sylvigénétique peu âgé. La structure du peuplement dépend directement du mode de gestion en cours ou passé. Les futaies présentent des arbres de diamètre plus ou moins gros selon le stade sylvigénétique et espacés entre eux alors que les taillis présentent une forte densité de troncs de petits diamètres (structure en cépées).

Par ailleurs, Hermy et Verheyen (2007) suggèrent que le mode de gestion en taillis sous futaie sur le très long terme aurait favorisé des espèces bénéficiant des ouvertures du milieu pour se développer. Il serait donc intéressant de tester l'effet de l'interaction entre la structure du peuplement forestier et l'ancienneté de l'état boisé sur la diversité floristique ou d'autres groupes d'espèces, à l'image du travail de thèse de Philippe Janssen (2016) réalisé en contexte montagnard (Parcs Naturels Régionaux du Vercors, de la Chartreuse et des Bauges).

Sur le PNRL, les informations concernant le mode de gestion forestière sont fournies par la première version de la BD Forêt® de l'IGN, mais également ponctuellement par les relevés de l'IFN. Certains peuplements très matures ont également été identifiés sur l'ensemble du périmètre de la biosphère Luberon-Lure dans le cadre de la mise en place d'une trame de vieux bois. Le mode de gestion n'est pas indépendant de l'essence forestière : les peuplements de chêne vert et de chêne pubescent sont principalement structurés en taillis tandis que les pineraies sont structurées en futaie, et les peuplements mixtes de pin d'Alep et de chêne vert sont structurés en taillis de chêne vert sous futaie de pin d'Alep.

VII.3.5.2. Historique des feux

L'augmentation de la couverture forestière s'est accompagnée d'un abandon des pratiques traditionnelles en forêt, et notamment de l'exploitation du bois et de l'exportation du buis, principale essence de sous-bois dans certains massifs. La biomasse forestière a donc augmenté,

VII. Discussion générale

constituant de la matière combustible pour les feux de forêt éventuels, augmentant leur intensité (Duguy *et al.*, 2007). La forte augmentation de la température annuelle mondiale enregistrée depuis les années 1930 ainsi que l'augmentation future probable du risque de sécheresse causée par le changement climatique engendrent une augmentation du risque de feux de forêt dans les années à venir (Rigolot, 2008).

Les passages des feux pourraient interagir avec les usages passés ou la continuité temporelle à long terme des forêts sur l'expression des espèces végétales, comme le soulignent Puerta-Piñero *et al.* (2012) sur les 50 dernières années. Brudvig et Damschen (2011) montrent que dans les pineraies, le nombre de feux contrôlés depuis les années 1970 n'a pas eu d'effet sur la flore en forêt ancienne, alors qu'en forêt récente, ils ont un effet positif sur la richesse spécifique.

VII.3.5.3. Changement climatique

Dans le contexte actuel de changement climatique, les scientifiques prévoient une redistribution de l'aire de répartition des principales essences forestières en Europe, notamment du hêtre. Par ailleurs, l'effet du changement climatique sur le fonctionnement des peuplements forestiers est étudié en région méditerranéenne, notamment sur le chêne pubescent à l'Observatoire de Haute Provence (O₃HP). Prendre en compte l'ancienneté de l'état boisé dans ces mesures permettrait de tester si l'ancienneté de l'état boisé ou les usages passés jouent sur l'adaptation des forêts au changement climatique.

VIII. Conclusion

L'écologie historique est une discipline naissante, mais de nombreux travaux ont déjà mis en évidence l'importance de l'ancienneté de l'état boisé sur la flore forestière en région tempérée. Cette thèse a permis de mettre en évidence un effet des usages passés à long terme sur la flore forestière en zone méditerranéenne, région jusqu'alors peu explorée à ce sujet sur des pas de temps de plusieurs siècles. Plus précisément, les objectifs de la thèse étaient d'identifier et de quantifier la part des déterminants des changements de la couverture forestière depuis 1860 et de déterminer les effets de la continuité temporelle et des usages passés sur les sols et la flore actuels.

Le territoire du Parc Naturel Régional du Luberon, espace rural de la région méditerranéenne française ayant connu une reconquête forestière généralisée depuis le milieu du XIXe siècle, a été une zone d'étude idéale pour ce travail. La thèse se base sur l'étude d'une carte historique incontournable, la carte d'État-Major, réalisée entre 1858 et 1861 sur la zone d'étude, ainsi que des données écologiques récoltées sur le terrain et dans des bases de données existantes.

La reconquête forestière résulte de l'abandon des terres agricoles et pastorales situées dans les secteurs les moins productifs et les moins accessibles. La proximité de la forêt préexistante a également été un facteur de plus en plus important d'augmentation de la couverture forestière, ce qui suggère un relâchement de plus en plus généralisé de la pression agricole et pastorale.

De ce fait, les forêts de différente continuité temporelle et d'usages passés distincts se distribuent selon un gradient de conditions stationnelles : les forêts anciennes dans les secteurs les moins productifs et les forêts récentes, en particulier développées sur culture, dans les secteurs les plus productifs. Plus les forêts sont récentes, plus elles sont éloignées des forêts anciennes et plus la proportion de forêts ouvertes est importante. Enfin, le chêne vert domine en forêt ancienne.

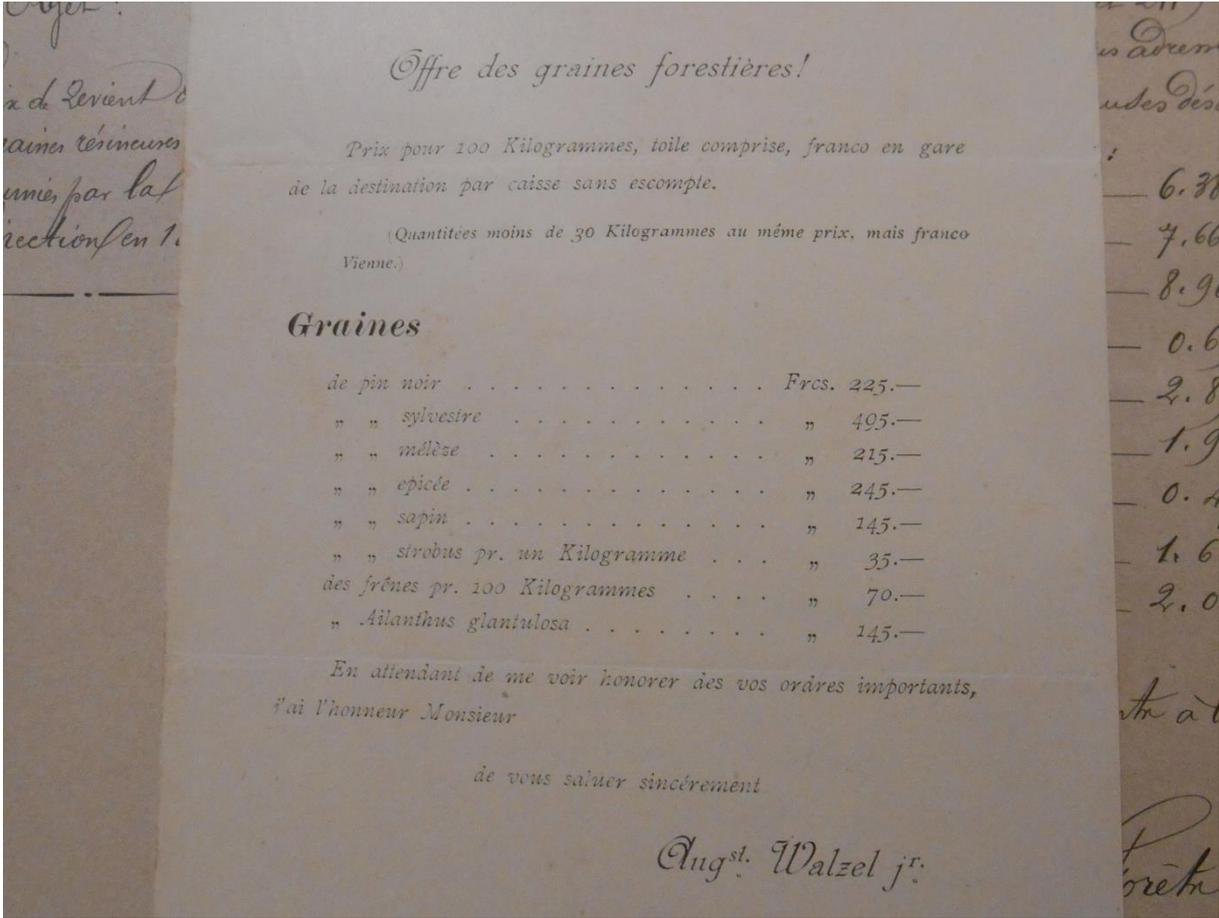
Ce travail permet de mettre en évidence un effet de l'ancienneté de l'état boisé et des usages passés en région méditerranéenne, avec plus d'espèces forestières en forêt ancienne (phanérophytes, endozoochores et compétitrices) et d'espèces de milieux ouverts en forêt récente (thérophytes rudérales sur anciennes cultures et chaméphytes tolérantes au stress sur anciennes cultures). Les communautés végétales deviennent de plus en plus ressemblantes à mesure que la continuité forestière augmente, en réponse à de multiples facteurs : un gradient de conditions biophysiques selon l'ancienneté des forêts (pente, substrat, ouverture de la canopée), une dynamique de succession secondaire entraînant la disparition des espèces de milieux ouverts avec l'augmentation de la continuité temporelle, et un crédit de colonisation des espèces

VIII. Conclusion

forestières partiellement payé dans les forêts récentes situées à proximité des lisières de forêt ancienne. L'augmentation de la couverture forestière au détriment des espaces pâturés contribue à la perte de l'habitat d'espèces patrimoniales qu'il est nécessaire de juguler pour assurer leur conservation.

Malgré la mise en évidence d'effets de l'usage passé sur la flore forestière à partir de la carte d'État-Major, les traces d'usages passés (terrasses et clapiers) sont un meilleur indicateur des usages passés que cette carte historique. En particulier, les sols des anciennes terrasses sont plus profonds et plus riches en nutriments, alors que les sols des secteurs d'épierrement sont plus pauvres et plus superficiels. Ce travail permet d'appuyer le recul à prendre sur l'utilisation des cartes historiques et l'importance de croiser les différentes sources historiques pour mieux comprendre l'effet des usages passés sur la flore, en particulier en contexte méditerranéen caractérisé par un usage agro-sylvo-pastoral par le passé.

Outre le caractère original d'une telle étude en région méditerranéenne, ce travail permet de préciser les effets des usages passés sur les sols et la flore des forêts et de les mettre en relation avec les conditions stationnelles intrinsèques des forêts, elles-mêmes influencées par les déterminants de la persistance et du changement du couvert forestier. Ce travail a également permis d'explorer les aspects méthodologiques de l'écologie historique et d'en confronter deux applications. Il reste cependant encore une multitude d'aspects à aborder sur ce sujet dans cette région : autres taxons, autres facteurs de forçages de la biodiversité, comme la maturité, les feux ou encore le changement climatique.



IX. Bibliographie

IX. Bibliographie

- Aarssen, L.W., 2001. On correlations and causations between productivity and species richness in vegetation: predictions from habitat attributes. *Basic Appl. Ecol.* 2, 105-114.
- Abadie, J., Dupouey, J.L., Avon, C., Rochel, X., Tatoni, T., Bergès, L., 2018. Forest recovery since 1860 in a Mediterranean region: drivers and implications for land use and land cover spatial distribution. *Landscape Ecol.* 33, 289–305.
- Agnoletti, M., 2007. The degradation of traditional landscape in a mountain area of Tuscany during the 19th and 20th centuries: Implications for biodiversity and sustainable management. *For. Ecol. Manage.* 249, 5-17.
- Alignier, A., Deconchat, M., 2011. Variability of forest edge effect on vegetation implies reconsideration of its assumed hypothetical pattern. *Applied Vegetation Science* 14, 67-74.
- Amandier, L., 2013. Etude floristique et structurale de quelques forêts matures de Provence-Alpes-Côte d'Azur. Comparaison avec des forêts "ordinaires". In. CRPF-PACA, DREAL, Conseil Régional PACA, p. 109.
- Ambroise, R., Frapa, P., Giorgis, S., 1989. Paysages de terrasses. Edisud, Aix-en-Provence.
- Amici, V., Santi, E., Filibeck, G., Diekmann, M., Geri, F., Landi, S., Scoppola, A., Chiarucci, A., 2013. Influence of secondary forest succession on plant diversity patterns in a Mediterranean landscape. *J. Biogeogr.* 40, 2335-2347.
- Andrieu, E., Ladet, S., Heintz, W., Deconchat, M., 2011. History and spatial complexity of deforestation and logging in small private forests. *Landscape Urban Plann.* 103, 109-117.
- Antrop, M., 2005. Why landscapes of the past are important for the future. *Landscape Urban Plann.* 70, 21-34.
- Archaux, F., Bergès, L., Bouget, C., Brin, A., Chauchard, S., Dauffy-Richard, E., Dubs, F., Dupouey, J.L., Sevrin, E., 2014. Dispersion et persistance de la biodiversité dans la trame forestière (DISTRAFOR). In. IRSTEA, Nogent-sur-Vernisson, p. 122.
- Armstrong, C.G., Shoemaker, A.C., McKechnie, I., Ekblom, A., Szabo, P., Lane, P.J., McAlvay, A.C., Boles, O.J., Walshaw, S., Petek, N., Gibbons, K.S., Morales, E.Q., Anderson, E.N., Ibragimow, A., Podruczny, G., Vamosi, J.C., Marks-Block, T., LeCompte, J.K., Awasis, S., Nabess, C., Sinclair, P., Crumley, C.L., 2017. Anthropological contributions to historical ecology: 50 questions, infinite prospects. *Plos One* 12.
- Arnaez, J., Lana-Renault, N., Lasanta, T., Ruiz-Flano, P., Castroviejo, J., 2015. Effects of farming terraces on hydrological and geomorphological processes. A review. *Catena* 128, 122-134.
- Aschmann, H., 1973. Distribution and Peculiarity of Mediterranean Ecosystems. In: Mooney, F.d.C.a.H.A. (Ed.), *Mediterranean Type Ecosystems: Origine and Structure*. Springer, Berlin, pp. 11-20.
- Askevold, R., 2005. Interpreting historical maps to reconstruct past landscapes in the Santa Clara valley. In, *Geography*. San Francisco State University, San Francisco, p. 222.
- Assmann, T., 1999. The ground beetle fauna of ancient and recent woodlands in the lowlands of north-west Germany (Coleoptera, Carabidae). *Biodiversity & Conservation* 8, 1499-1517.
- Aubert, G., 2007. Rôle des facteurs du milieu dans la différenciation de la couverture végétale en milieu continental terrestre au sein de la région Provence-Alpes-Côte d'Azur. In.

IX. Bibliographie

- Aubin, I., Messier, C., Bouchard, A., 2008. Can plantations develop understory biological and physical attributes of naturally regenerated forests? *Biol. Conserv.* 141, 2461-2476.
- Baeten, L., Hermy, M., Van Daele, S., Verheyen, K., 2010. Unexpected understorey community development after 30 years in ancient and post-agricultural forests. *J. Ecol.* 98, 1447-1453.
- Baeten, L., Hermy, M., Verheyen, K., 2009. Environmental limitation contributes to the differential colonization capacity of two forest herbs. *Journal of Vegetation Science* 20, 209-223.
- Ballabio, C., Panagos, P., Monatanarella, L., 2016. Mapping topsoil physical properties at European scale using the LUCAS database. *Geoderma* 261, 110-123.
- Barbier, E.B., Burgess, J.C., Grainger, A., 2010. The forest transition: Towards a more comprehensive theoretical framework. *Land Use Policy* 27, 98-107.
- Basnou, C., Vicente, P., Espelta, J.M., Pino, J., 2016. Of niche differentiation, dispersal ability and historical legacies: what drives woody community assembly in recent Mediterranean forests? *Oikos* 125, 107-116.
- Baudat-Franceschi, J., 2016. Le Vautour percnoptère, enjeu majeur pour la Réserve de biosphère Luberon-Lure. *Courrier Scientifique du Parc naturel régional du Luberon et de la Réserve de biosphère Luberon-Lure* 14, 76-96.
- Beale, C.M., Lennon, J.J., Yearsley, J.M., Brewer, M.J., Elston, D.A., 2010. Regression analysis of spatial data. *Ecol. Lett.* 13, 246-264.
- Bec, R., 2015. Caractérisation des changements à long terme des paysages forestiers dans les parcs nationaux métropolitains. In. *AgroParisTech, Parcs Nationaux de France, Montpellier*, p. 54.
- Bec, R., Thomas, M., Dupouey, J.L., 2017. Forêts anciennes. Mettre l'histoire à profit. In, *Espaces Naturels. Agence Française pour la Biodiversité, Montpellier*, pp. 38-40.
- Bec, S., Bruni, R., 1984. *Luberon*. Edisud, Aix-en-Provence.
- Bellemare, J., Motzkin, G., Foster, D.R., 2002. Legacies of the agricultural past in the forested present: an assessment of historical land-use effects on rich mesic forests. *J. Biogeogr.* 29, 1401-1420.
- Beller, E., McClenachan, L., Trant, A., Sanderson, E.W., Rhemtulla, J., Guerrini, A., Grossinger, R., Higgs, E., 2017. Toward principles of historical ecology. *Am. J. Bot.* 104, 645-648.
- Bender, O., Boehmer, H.J., Jens, D., Schumacher, K.P., 2005a. Analysis of land-use change in a sector of Upper Franconia (Bavaria, Germany) since 1850 using land register records. *Landscape Ecol.* 20, 149-163.
- Bender, O., Boehmer, H.J., Jens, D., Schumacher, K.P., 2005b. Using GIS to analyse long-term cultural landscape change in Southern Germany. *Landscape Urban Plann.* 70, 111-125.
- Bergès, L., Avon, C., Arnaudet, L., Archaux, F., Chauchard, S., Dupouey, J.L., 2016. Past landscape explains forest periphery-to-core gradient of understorey plant communities in a reforestation context. *Divers. Distrib.* 22, 3-16.
- Bergès, L., Feiss, T., Avon, C., Martin, H., Rochel, X., Dauffy-Richard, E., Cordonnier, T., Dupouey, J.-L., 2017. Response of understorey plant communities and traits to past land use and coniferous plantation. *Applied Vegetation Science* 20, 468-481.

IX. Bibliographie

- Bieling, C., Plieninger, T., Schaich, H., 2013. Patterns and causes of land change: Empirical results and conceptual considerations derived from a case study in the Swabian Alb, Germany. *Land Use Policy* 35, 192-203.
- Bivand, R.S., 2013. *Applied Spatial Data Analysis With R*. Springer.
- Boillat, S., Dao, H., Bottazzi, P., Sandoval, Y., Luna, A., Thongmanivong, S., Lerch, L., Bastide, J., Heinemann, A., Giraut, F., 2015. Integrating Forest Cover Change with Census Data: Drivers and Contexts from Bolivia and the Lao PDR. *Land* 4, 45-82.
- Bond, W.J., Keeley, J.E., 2005. Fire as a global 'herbivore': the ecology and evolution of flammable ecosystems. *Trends Ecol. Evol.* 20, 387-394.
- Bonnet, V., Tatoni, T., 2003. Analyse spatiale et fonctionnelle de la réponse de la végétation après incendie en basse Provence calcaire. *Forêt Méditerranéenne* XXIV, 385-402.
- Bossuyt, B., Deckers, J., Hermy, M., 1999. A field methodology for assessing man-made disturbance in forest soils developed in loess. *Soil Use and Management* 15, 14-20.
- Bossuyt, B., Hermy, M., 2000. Restoration of the understorey layer of recent forest bordering ancient forest. *Applied Vegetation Science* 3, 43-50.
- Bossuyt, B., Heyn, M., Hermy, M., 2002. Seed bank and vegetation composition of forest stands of varying age in central Belgium: consequences for regeneration of ancient forest vegetation. *Plant Ecol.* 162, 33-48.
- Bourlon, S., 2005. Étude de cas. Charte forestière de territoire du parc naturel régional du Luberon. In: *Parc Naturel Régional du Luberon. Silva Mediterranea - Projet «Forêts méditerranéennes et développement durable»*, Apt.
- Braun-Blanquet, J., 1964. *Pflanzensoziologie. Grundzüge der vegetationskunde*. Springer, Wien - New York.
- Brudvig, L.A., Damschen, E.I., 2011. Land-use history, historical connectivity, and land management interact to determine longleaf pine woodland understorey richness and composition. *Ecography* 34, 257-266.
- Brudvig, L.A., Grman, E., Habeck, C.W., Orrock, J.L., Ledvina, J.A., 2013. Strong legacy of agricultural land use on soils and understorey plant communities in longleaf pine woodlands. *For. Ecol. Manage.* 310, 944-955.
- Brugnot, G., Coutancier, B., 2004. *Restaurer la montagne. Photographies des eaux et forêts du XIXe siècle*. Somogy éditions d'art, Paris.
- Brunet, J., De Frenne, P., Holmstrom, E., Mayr, M.L., 2012. Life-history traits explain rapid colonization of young post-agricultural forests by understorey herbs. *For. Ecol. Manage.* 278, 55-62.
- Brunet, J., Valtinat, K., Mayr, M.L., Felton, A., Lindbladh, M., Bruun, H.H., 2011. Understorey succession in post-agricultural oak forests: Habitat fragmentation affects forest specialists and generalists differently. *For. Ecol. Manage.* 262, 1863-1871.
- Brunet, J., von Oheimb, G., 1998. Migration of vascular plants to secondary woodlands in southern Sweden. *J. Ecol.* 86, 429-438.

IX. Bibliographie

- Bruun, H.H., Valtinat, K., Kollmann, J., Brunet, J., 2010. Post-dispersal seed predation of woody forest species limits recolonization of forest plantations on ex-arable land. *Preslia* 82, 345-356.
- Bürgi, M., Gimmi, U., 2007. Three objectives of historical ecology: the case of litter collecting in Central European forests. *Landscape Ecol.* 22, 77-87.
- Bürgi, M., Hersperger, A.M., Schneeberger, N., 2004. Driving forces of landscape change - current and new directions. *Landscape Ecol.* 19, 857-868.
- Burnicki, A.C., 2012. Impact of error on landscape pattern analyses performed on land-cover change maps. *Landscape Ecol.* 27, 713-729.
- Buse, J., 2012. "Ghosts of the past": flightless saproxylic weevils (Coleoptera: Curculionidae) are relict species in ancient woodlands. *J. Insect Conserv.* 16, 93-102.
- Cale, J.A., McNulty, S.A., Teale, S.A., Castello, J.D., 2013. The impact of beech thickets on biodiversity. *Biol. Invasions* 15, 699-706.
- Cambecèdes J., Largier G., A., L., 2012. Plan national d'actions en faveur des plantes messicoles. In. Conservatoire botanique national des Pyrénées et de Midi-Pyrénées – Fédération des Conservatoires botaniques nationaux – Ministère de l'Écologie, du Développement durable et de l'Énergie., p. 242.
- Cateau, E., Larrieu, L., Vallauri, D., Savoie, J.-M., Touroult, J., Brustel, H., 2015. Ancienneté et maturité : deux qualités complémentaires d'un écosystème forestier. *C. R. Biol.* 338, 58-73.
- Chalvet, M., 2006. Paysages et conflits en Provence. *Rives nord-méditerranéennes* 23, 11-26.
- Chalvet, M., 2011. Une histoire de la forêt. Seuil, Paris.
- Cinotti, B., 1996. Evolution des surfaces boisées en France : proposition de reconstitution depuis le début du XIXème siècle. *Revue Forestière Française* 48, 547-562.
- Clébert, J.P., 1984. Mémoire du Luberon. Herscher.
- Cluzeau, C., 2001. Aide à l'utilisation des données dendro-écologiques de l'Inventaire Forestier National. In. Inventaire Forestier National, Nancy.
- Comber, A.J., Wadsworth, R.A., Fisher, P.F., 2008. Using semantics to clarify the conceptual confusion between land cover and land use: the example of 'forest'. *Journal of Land Use Science* 3, 185-198.
- Compton, J.E., Boone, R.D., 2000. Long-term impacts of agriculture on soil carbon and nitrogen in New England forests. *Ecology* 81, 2314-2330.
- Cordlandwehr, V., Meredith, R.L., Ozinga, W.A., Bekker, R.M., van Groenendael, J.M., Bakker, J.P., 2013. Do plant traits retrieved from a database accurately predict on-site measurements? *J. Ecol.* 101, 662-670.
- Cousins, S.A.O., 2001. Analysis of land-cover transitions based on 17th and 18th century cadastral maps and aerial photographs. *Landscape Ecol.* 16, 41-54.
- Crk, T., Uriarte, M., Corsi, F., Flynn, D., 2009. Forest recovery in a tropical landscape: what is the relative importance of biophysical, socioeconomic, and landscape variables? *Landscape Ecol.* 24, 629-642.

IX. Bibliographie

- Dainese, M., Leps, J., de Bello, F., 2015. Different effects of elevation, habitat fragmentation and grazing management on the functional, phylogenetic and taxonomic structure of mountain grasslands. *Perspectives in Plant Ecology Evolution and Systematics* 17, 44-53.
- Dambrine, E., Dupouey, J.L., Laut, L., Humbert, L., Thionon, M., Beaufiles, T., Richard, H., 2007. Present forest biodiversity patterns in France related to former Roman agriculture. *Ecology* 88, 1430-1439.
- Darracq, S., 1992. La dynamique du tapis végétal dans les bassins-versants du Sasse et du Grandvallon (Alpes-de-Haute-Provence, France). Recherche méthodologique et application. In, *Sciences Forestières*. ENGREF, Nancy, p. 385.
- De Cáceres, M., Legendre, P., Moretti, M., 2010. Improving indicator species analysis by combining groups of sites. *Oikos* 119, 1674-1684.
- de Clercq, E.M., Clement, L., De Wulf, R.R., 2009. Monte Carlo simulation of false change in the overlay of misregistered forest vector maps. *Landscape Urban Plann.* 91, 36-45.
- De Frenne, P., Baeten, L., Graae, B.J., Brunet, J., Wulf, M., Orczewska, A., Kolb, A., Jansen, I., Jamoneau, A., Jacquemyn, H., Hermy, M., Diekmann, M., De Schrijver, A., De Sanctis, M., Decocq, G., Cousins, S.A.O., Verheyen, K., 2011. Interregional variation in the floristic recovery of post-agricultural forests. *J. Ecol.* 99, 600-609.
- De Keersmaecker, L., Martens, L., Verheyen, K., Hermy, M., De Schrijver, A., Lust, N., 2004. Impact of soil fertility and insolation on diversity of herbaceous woodland species colonizing afforestations in Muizen forest (Belgium). *For. Ecol. Manage.* 188, 291-304.
- De Keersmaecker, L., Onkelinx, T., De Vos, B., Rogiers, N., Vandekerckhove, K., Thomaes, A., De Schrijver, A., Hermy, M., Verheyen, K., 2015. The analysis of spatio-temporal forest changes (1775-2000) in Flanders (northern Belgium) indicates habitat-specific levels of fragmentation and area loss. *Landscape Ecol.* 30, 247-259.
- de Réparaz, A., 2000. Les campagnes de l'ancienne Haute-Provence vues par les géographes du passé. 1880-1950. *Les Alpes de Lumière*, Mane.
- Debussche, M., Isenmann, P., 1989. Fleshy Fruit Characters and the Choices of Bird and Mammal Seed Dispersers in a Mediterranean Region. *Oikos* 56, 327-338.
- Debussche, M., Lepart, J., Dervieux, A., 1999. Mediterranean Landscape Changes: Evidence from Old Postcards. *Global Ecol. Biogeogr.* 8, 3-15.
- Decocq, G., Andrieu, E., Brunet, J., Chabrierie, O., De Frenne, P., De Smedt, P., Deconchat, M., Diekmann, M., Ehrmann, S., Giffard, B., Mifsud, E.G., Hansen, K., Hermy, M., Kolb, A., Lenoir, J., Liira, J., Moldan, F., Prokofieva, I., Rosenqvist, L., Varela, E., Valdés, A., Verheyen, K., Wulf, M., 2016a. Ecosystem Services from Small Forest Patches in Agricultural Landscapes. *Current Forestry Reports* 2, 30-44.
- Decocq, G., Kalaora, B., Vlassopoulos, C., 2016b. La forêt salvatrice. Reboisement, société et catastrophe au prisme de l'histoire. *Champ Vallon*, Ceyzérieu, France.
- Derrière, N., Wurpillot, S., Vidal, C., 2013. Un siècle d'expansion des forêts françaises. De la statistique Daubrée à l'inventaire forestier de l'IGN. In, *L'IF*. IGN, Paris.

IX. Bibliographie

- Diedhiou, A.G., Dupouey, J.L., Buee, M., Dambrine, E., Laut, L., Garbaye, J., 2009. Response of ectomycorrhizal communities to past Roman occupation in an oak forest. *Soil Biology & Biochemistry* 41, 2206-2213.
- Dominique, F., 1994. Bories. La pierre sauvage. Edisud, Saint-Rémy-de-Provence.
- Dominique, F., 2008. 25 balades sur les chemins de la pierre sèche. Le bec en l'air, Marseille.
- Drapier, J., Cluzeau, C., 2001. La base de données écologiques de l'IFN. *Revue Forestière Française* LIII, 365-371.
- Dray, S., Dufour, A.B., 2007. The ade4 package: implementing the duality diagram for ecologists. *Journal of Statistical Software* 22, 1-20.
- Dray, S., Legendre, P., 2008. Testing the species traits-environment relationships: the fourth-corner problem revisited. *Ecology* 89, 3400-3412.
- Duchaufour, P., Bonneau, M., 1959. A new method to quantify the available phosphorus of forest soils. *Bull. Assoc. Française d'Etude Sol* 4, 193-198 (in French).
- Dufour-Lioré, A.H., 1997. Ethnologie dans le parc du Luberon. *Courrier scientifique du Parc naturel régional du Luberon et de la Réserve de biosphère Luberon-Lure* 1, 135-139.
- Dufrêne, M., Legendre, P., 1997. Species Assemblages and Indicator Species: the Need for a Flexible Asymmetrical Approach. *Ecol. Monogr.* 67, 345-366.
- Dugied, M.P.H., 1819. *Projet de boisement des Basses Alpes*. In, Paris.
- Duguy, B., Rovira, P., Vallejo, R., 2007. Land-use history and fire effects on soil fertility in eastern Spain. *Eur. J. Soil Sci.* 58, 83-91.
- Duguy, B., Vallejo, V.R., 2008. Land-use and fire history effects on post-fire vegetation dynamics in eastern Spain. *Journal of Vegetation Science* 19, 97-108.
- Dumas, M., 2016. Regards sur les sources d'énergies en Luberon à la fin de l'Ancien Régime suivi des premières étapes vers de nouvelles énergies au XIX^e. In. Lucisol, Apt.
- Dumont, J., 2013. Les forêts anciennes du Parc Naturel Régional du Lubéron. Etude floristique et compléments cartographiques. In, p. 130.
- Dupouey, J.L., Bachacou, J., Cosserat, R., Aberdam, S., Vallauri, D., Chappart, G., Corvisier de Villèle, M.A., 2007. Vers la réalisation d'une carte géoréférencée des forêts anciennes de France. *Le Monde des Cartes* 191, 85-98.
- Dupouey, J.L., Dambrine, E., Laffite, J.D., Moares, C., 2002a. Irreversible impact of past land use on forest soils and biodiversity. *Ecology* 83, 2978-2984.
- Dupouey, J.L., Grel, A., Larrieu, L., Heintz, W., Leroy, N., Montpied, P., Corriol, G., Hamdi, E., Deconchat, M., Vallauri, D., 2013. Cartographie de l'occupation des sols des Pyrénées en 1850 et identification des plantes vasculaires indicatrices de l'ancienneté de l'état boisé. In, *Xe colloque international de botanique pyrénéo-cantabrique*, Luchon.
- Dupouey, J.L., Sciama, D., Dambrine, E., Rameau, J.C., 2002b. La végétation des forêts anciennes. *Revue Forestière Française* 54, 521-532.
- Dyer, J.M., 2010. Land-use legacies in a central Appalachian forest: differential response of trees and herbs to historic agricultural practices. *Applied Vegetation Science* 13, 195-206.

IX. Bibliographie

- Dzwonko, Z., 2001. Migration of vascular plant species to a recent wood adjoining ancient woodland. *Acta Societatis Botanicorum Poloniae* 70, 71-77.
- Edwards, T.C., Cutler, D.R., Zimmermann, N.E., Geiser, L., Alegria, J., 2005. Model-based stratifications for enhancing the detection of rare ecological events. *Ecology* 86, 1081-1090.
- Eitzel, M.V., Kelly, M., Dronova, I., Valachovic, Y., Quinn-Davidson, L., Solera, J., de Valpine, P., 2016. Challenges and opportunities in synthesizing historical geospatial data using statistical models. *Ecological Informatics* 31, 100-111.
- Ellis, E.C., 2015. Ecology in an anthropogenic biosphere. *Ecol. Monogr.* 85, 287-331.
- Eriksson, S., Skanes, H., Hammer, M., Lonn, M., 2010. Current distribution of older and deciduous forests as legacies from historical use patterns in a Swedish boreal landscape (1725-2007). *For. Ecol. Manage.* 260, 1095-1103.
- Fabre, E., Vernet, C., 2006. Évolution de l'occupation du sol dans les Alpes-de-Haute-Provence (début du XIXe siècle - fin du XXe siècle). *Méditerranée* 3.4, 35-42.
- Fahrig, L., 2003. Effects of habitat fragmentation on biodiversity. *Annual Review of Ecology Evolution and Systematics* 34, 487-515.
- Falcucci, A., Maiorano, L., Boitani, L., 2007. Changes in land-use/land-cover patterns in Italy and their implications for biodiversity conservation. *Landscape Ecol.* 22, 617-631.
- Falkengren-Grerup, U., ten Brink, D.J., Brunet, J., 2006. Land use effects on soil N, P, C and pH persist over 40-80 years of forest growth on agricultural soils. *For. Ecol. Manage.* 225, 74-81.
- Favre, C., Grel, A., Granier, E., Cosserat-Mangeot, R., Bachacou, J., Dupouey, J.L., 2011. Digitalisation des cartes anciennes. Manuel pour la vectorisation de l'usage des sols et le géoréférencement des minutes 1:40 000 de la carte d'Etat-Major (v. 11). In. INRA, Nancy, p. 54.
- Favre, C., Grel, A., Granier, E., Cosserat-Mangeot, R., Bachacou, J., Dupouey, J.L., 2013. Digitalisation des cartes anciennes. Manuel pour la vectorisation de l'usage des sols et le géoréférencement des minutes 1:40 000 de la carte d'Etat-Major (v. 12.7.3). In. INRA, Nancy, p. 54.
- Fescenko, A., Nikodemus, O., Brumelis, G., 2014. Past and Contemporary Changes in Forest Cover and Forest Continuity in relation to soils (Southern Latvia). *Polish J. Ecol.* 62, 625-638.
- Fischer, J., Lindenmayer, D.B., 2007. Landscape modification and habitat fragmentation: a synthesis. *Global Ecol. Biogeogr.* 16, 265-280.
- Flinn, K.M., Marks, P.L., 2007. Agricultural legacies in forest environments: Tree communities, soil properties, and light availability. *Ecol. Appl.* 17, 452-463.
- Flinn, K.M., Vellend, M., 2005. Recovery of forest plant communities in post-agricultural landscapes. *Front. Ecol. Environ.* 3, 243-250.
- Flinn, K.M., Vellend, M., Marks, P.L., 2005. Environmental causes and consequences of forest clearance and agricultural abandonment in central New York, USA. *J. Biogeogr.* 32, 439-452.
- Foley, J.A., DeFries, R., Asner, G.P., Barford, C., Bonan, G., Carpenter, S.R., Chapin, F.S., Coe, M.T., Daily, G.C., Gibbs, H.K., Helkowski, J.H., Holloway, T., Howard, E.A., Kucharik, C.J., Monfreda, C., Patz, J.A., Prentice, I.C., Ramankutty, N., Snyder, P.K., 2005. Global consequences of land use. *Science* 309, 570-574.

IX. Bibliographie

- Fortuny, X., Carcaillet, C., Chauchard, S., 2014. Land use legacies and site variables control the understorey plant communities in Mediterranean broadleaved forests. *Agriculture, Ecosystems and Environment* 189, 53-59.
- Foster, D.R., 2002. Insights from historical geography to ecology and conservation: lessons from the New England landscape. *J. Biogeogr.* 29, 1269-1275.
- Fourchy, P., 1963. Les lois du 28 juillet 1860 et 8 juin 1864 sur le reboisement et le gazonnement des montagnes. *Revue de géographie alpine* 51, 19-41.
- Fritz, O., Gustafsson, L., Larsson, K., 2008. Does forest continuity matter in conservation? A study of epiphytic lichens and bryophytes in beech forests of southern Sweden. *Biol. Conserv.* 141, 655-668.
- Gachet, S., Vela, E., Tatoni, T., 2005. BASECO: a floristic and ecological database of Mediterranean French flora. *Biodivers. Conserv.* 14, 1023-1034.
- Garde, L., Guende, G., Beylier, B., Fonty, C., Gaudin, R., 2011. Les pelouses sommitales du Luberon, sentinelles du réchauffement climatique. *Courrier scientifique du Parc naturel régional du Luberon et de la Réserve de biosphère Luberon-Lure* 10, 92-116.
- Gauquelin, T., Michon, G., Joffre, R., Duponnois, R., Génin, D., Fady, B., Bou Dagher-Kharrat, M., Derridj, A., Slimani, S., Badri, W., Alifriqui, M., Auclair, L., Simenel, R., Aderghal, M., Baudoin, E., Galiana, A., Prin, Y., Sanguin, H., Fernandez, C., Baldy, V., 2018. Mediterranean forests, land use and climate change: a social-ecological perspective. *Regional Environmental Change* 18, 623-636.
- Gehlhausen, S.M., Schwartz, M.W., Augspurger, C.K., 2000. Vegetation and microclimatic edge effects in two mixed-mesophytic forest fragments. *Plant Ecol.* 147, 21-35.
- Gilbert, Y., 1989. Elevage, forêt et société. Analyse socio-historique. *Forêt Méditerranéenne* XI, 203-216.
- Girel, J., 2006. Quand le passé éclaire le présent : écologie et histoire du paysage. *Géocarrefour* 81, 249-264.
- Girerd, B., Roux, J.-P., 2011. Flore du Vaucluse, troisième inventaire, descriptif écologique et chorologique. *Biotope, Mèze (Collection Parthénope)*.
- Glitzenstein, J.S., Canham, C.D., McDonnell, M.J., Streng, D.R., 1990. Effects of environment and land-use history on upland forests of the Cary Arboretum, Hudson Valley, New-York. *Bulletin of the Torrey Botanical Club* 117, 106-122.
- Goldberg, E., Kirby, K., Hall, J., Latham, J., 2007. The ancient woodland concept as a practical conservation tool in Great Britain. *J. Nat. Conserv.* 15, 109-119.
- Gonzalez, G., Didez, J., 2008. Inventaire des cavités souterraines du département des Alpes de Haute-Provence (04). In. BRGM, p. 155.
- Graae, B.J., Hansen, T., Sunde, P.B., 2004. The importance of recruitment limitation in forest plant species colonization: a seed sowing experiment. *Flora* 199, 263-270.
- Graae, B.J., Sunde, P.B., 2000. The impact of forest continuity and management on forest floor vegetation evaluated by species traits. *Ecography* 23, 720-731.
- Graae, B.J., Sunde, P.B., Fritzbooger, B., 2003. Vegetation and soil differences in ancient opposed to new forests. *For. Ecol. Manage.* 177, 179-190.

IX. Bibliographie

- Grime, J.P., 1973. Control of species density in herbaceous vegetation. *J. Environ. Manage.* 1, 151-167.
- Grove, A.T., Rackham, O., 2001. *The Nature of Mediterranean Europe: An Ecological History*. Yale University Press, New Haven.
- Guarino, R., Domina, G., Pignatti, S., 2012. Ellenberg's indicator values for the Flora of Italy - first update: Pteridophyta, Gymnospermae and Monocotyledoneae. *Fl. Medit.* 22, 197-209.
- Guende, G., 1996. *Flore du Luberon*. Edisud, Aix-en-Provence.
- Hardy, B., 2017. Pre-industrial charcoal kiln sites in Wallonia, Belgium : spatial distribution, effects on soil properties and long-term fate of charcoal in soil. In. *Catholic University of Louvain*.
- Harper, K.A., Macdonald, S.E., Burton, P.J., Chen, J.Q., Brosnoks, K.D., Saunders, S.C., Euskirchen, E.S., Roberts, D., Jaiteh, M.S., Esseen, P.A., 2005. Edge influence on forest structure and composition in fragmented landscapes. *Conserv. Biol.* 19, 768-782.
- Hermly, 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. *Biol. Conserv.* 91, 9-22.
- Hermly, M., Verheyen, K., 2007. Legacies of the past in the present-day forest biodiversity: a review of past land-use effects on forest plant species composition and diversity. *Ecol. Res.* 22, 361-371.
- Hersperger, A.M., Gennaio, M.P., Verburg, P.H., Burgi, M., 2010. Linking Land Change with Driving Forces and Actors: Four Conceptual Models. *Ecol. Soc.* 15.
- Hodgson, J.G., Wilson, P.J., Hunt, R., Grime, J.P., Thompson, K., 1999. Allocating C-S-R plant functional types: a soft approach to a hard problem. *Oikos* 85, 282-294.
- Holmes, M.A., Matlack, G.R., Gilliam, F., 2018. Assembling the forest herb community after abandonment from agriculture: Long-term successional dynamics differ with land-use history. *J. Ecol.* 0.
- Honnay, O., Bossuyt, B., Verheyen, K., Butaye, J., Jacquemyn, H., Hermly, M., 2002a. Ecological perspectives for the restoration of plant communities in European temperate forests. *Biodivers. Conserv.* 11, 213-242.
- Honnay, O., Degroote, B., Hermly, M., 1998. Ancient-forest plant species in Western Belgium: A species list and possible ecological mechanisms. *Belgian Journal of Botany* 130, 139-154.
- Honnay, O., Hermly, M., Coppin, P., 1999. Impact of habitat quality on forest plant species colonization. *For. Ecol. Manage.* 115, 157-170.
- Honnay, O., Jacquemyn, H., 2007. Susceptibility of common and rare plant species to the genetic consequences of habitat fragmentation. *Conserv. Biol.* 21, 823-831.
- Honnay, O., Verheyen, K., Butaye, J., Jacquemyn, H., Bossuyt, B., Hermly, M., 2002b. Possible effects of habitat fragmentation and climate change on the range of forest plant species. *Ecol. Lett.* 5, 525-530.
- Horde, A., 2016. Cartographie des occupations du sol du PNR du Luberon en 1958 et étude des évolutions depuis 1860. In. *Irstea, Aix-en-Provence*.
- IGN-IFN, 2012. La cartographie forestière - version 2 - de l'Inventaire forestier national. Guide technique. In, p. 54.

IX. Bibliographie

- Iverson, L.R., 1988. Land-use changes in Illinois, USA: The influence of landscape attributes on current and historic land use. *Landscape Ecol.* 2, 45-61.
- Jackson, S.T., Sax, D.F., 2010. Balancing biodiversity in a changing environment: extinction debt, immigration credit and species turnover. *Trends Ecol. Evol.* 25, 153-160.
- Jamoneau, A., Chabrierie, O., Closset-Kopp, D., Decocq, G., 2012. Fragmentation alters beta-diversity patterns of habitat specialists within forest metacommunities. *Ecography* 35, 124-133.
- Janssen, P., 2016. Influences relatives de l'ancienneté et de la maturité sur la biodiversité : implications pour la conservation en forêts de montagne. In. Université Grenoble Alpes, Grenoble, p. 340.
- Janssen, P., Bec, S., Fuhr, M., Taberlet, P., Brun, J.-J., Bouget, C., 2018. Present conditions may mediate the legacy effect of past land-use changes on species richness and composition of above- and below-ground assemblages. *J. Ecol.* 106, 306-318.
- Jenness, J., 2006. Topographic Position Index (tpi_jen.avx) extension for ArcView 3.x, v. 1.2. Jenness Enterprises. . In.
- Jenness, J., Brost, B., Beier, P., 2013. Land Facet Corridor Designer: Extension for ArcGIS. In. Jenness Enterprises. , Available at: http://www.jennessent.com/arcgis/land_facets.htm.
- Jude, S., 2015. Analyse des évolutions forestières du XIXe au XXIe siècle dans le Nord-Pas-de-Calais et impact sur la biodiversité végétale. In. INRA de Champenoux, Université de Lorraine, Nancy, p. 108.
- Julve, P., 1998. Baseflor. Index botanique, écologique et chorologique de la flore de France. Version : "17 juin 2016".
<http://perso.wanadoo.fr/philippe.julve/catminat.htm>. In.
- Kaim, D., Kozak, J., Kolecka, N., Ziolkowska, E., Ostafin, K., Ostapowicz, K., Gimmi, U., Munteanu, C., Radeloff, V.C., 2016. Broad scale forest cover reconstruction from historical topographic maps. *Applied Geography* 67, 39-48.
- Kaplan, J.O., Krumhardt, K.M., Zimmermann, N., 2009. The prehistoric and preindustrial deforestation of Europe. *Quaternary Science Reviews* 28, 3016-3034.
- Kaplan, J.O., Pfeiffer, M., Kolen, J.C.A., Davis, B.A.S., 2016. Large Scale Anthropogenic Reduction of Forest Cover in Last Glacial Maximum Europe. *PLOS ONE* 11, e0166726.
- Kareiva, P., Watts, S., McDonald, R., Boucher, T., 2007. Domesticated nature: Shaping landscapes and ecosystems for human welfare. *Science* 316, 1866-1869.
- Kimberley, A., Blackburn, G.A., Whyatt, J.D., Kirby, K., Smart, S.M., 2013. Identifying the trait syndromes of conservation indicator species: how distinct are British ancient woodland indicator plants from other woodland species? *Applied Vegetation Science* 16, 667-675.
- Koerner, W., Cinotti, B., Jussy, J.H., Benoît, M., 2000. Evolution des surfaces boisées en France depuis le début du XIXe siècle : Identification et localisation des boisements des territoires agricoles abandonnés. *Revue Forestière Française* LII, 249-269.
- 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, France. *J. Ecol.* 85, 351-358.

IX. Bibliographie

- Kolb, A., Diekmann, M., 2005. Effects of life-history traits on responses of plant species to forest fragmentation. *Conserv. Biol.* 19, 929-938.
- Kouba, Y., Martinez-Garcia, F., de Frutos, A., Alados, C.L., 2015. Effects of Previous Land-Use on Plant Species Composition and Diversity in Mediterranean Forests. *Plos One* 10.
- Krieger, D.J., 2001. Economic Value of Forest Ecosystem Services: A Review. In. *The Wilderness Society*, Washington, D.C.
- Kuussaari, M., Bommarco, R., Heikkinen, R.K., Helm, A., Krauss, J., Lindborg, R., Ockinger, E., Partel, M., Pino, J., Roda, F., Stefanescu, C., Teder, T., Zobel, M., Steffan-Dewenter, I., 2009. Extinction debt: a challenge for biodiversity conservation. *Trends Ecol. Evol.* 24, 564-571.
- Lalechère, E., Jabot, F., Archaux, F., Deffuant, G., 2017. Non-equilibrium plant metapopulation dynamics challenge the concept of ancient/recent forest species. *Ecol. Model.* 366, 48-57.
- Lambin, E.F., Geist, H.J., 2006. *Land-Use and Land-Cover Change - Local Processes and Global Impacts*. Springer, Berlin; New York.
- Lambin, E.F., Meyfroidt, P., 2010. Land use transitions: Socio-ecological feedback versus socio-economic change. *Land Use Policy* 27, 108-118.
- Lambin, E.F., Turner, B.L., Geist, H.J., Agbola, S.B., Angelsen, A., Bruce, J.W., Coomes, O.T., Dirzo, R., Fischer, G., Folke, C., George, P.S., Homewood, K., Imbernon, J., Leemans, R., Li, X.B., Moran, E.F., Mortimore, M., Ramakrishnan, P.S., Richards, J.F., Skanes, H., Steffen, W., Stone, G.D., Svedin, U., Veldkamp, T.A., Vogel, C., Xu, J.C., 2001. The causes of land-use and land-cover change: moving beyond the myths. *Global Environmental Change-Human and Policy Dimensions* 11, 261-269.
- Lasanta, T., Arnaez, J., Pascual, N., Ruiz-Flano, P., Errea, M.P., Lana-Renault, N., 2017. Space-time process and drivers of land abandonment in Europe. *Catena* 149, 810-823.
- Lathuillière, L., Gironde, M., 2014. Sémantique autour des forêts anciennes. In. *Office National des Forêts*
Agence Montagnes d'Auvergne, Lempdes.
- Laurance, W.F., Nascimento, H.E.M., Laurance, S.G., Andrade, A., Ewers, R.M., Harms, K.E., Luizao, R.C.C., Ribeiro, J.E., 2007. Habitat fragmentation, variable edge effects, and the landscape-divergence hypothesis. *Plos One* 2.
- Lavorel, S., McIntyre, S., Landsberg, J., Forbes, T.D.A., 1997. Plant functional classifications: from general groups to specific groups based on response to disturbance. *Trends Ecol. Evol.* 12, 474-478.
- Le Berre, M., Diadema, K., Pires, M., Noble, V., Debarros, G., Gavotto, O., 2017. Hiérarchisation des enjeux de conservation de la flore en région Provence-Alpes-Côte d'Azur. In. *CBNMed, CBNA, Région Provence-Alpes-Côte d'Azur*, p. 30.
- Le Houerou, H.N., 1973. Fire and vegetation in the Mediterranean Basin. In, *13th Annual Tall Timbers Fire Ecology Conference*, Tallahassee, Florida, pp. 237-277.
- Legendre, P., Legendre, L., 1998. *Numerical Ecology*. Elsevier, Amsterdam.
- Leyk, S., Boesch, R., Weibel, R., 2006. Saliency and semantic processing: Extracting forest cover from historical topographic maps. *Pattern Recognition* 39, 953-968.

IX. Bibliographie

- Lieskovsky, J., Bezak, P., Spulerova, J., Lieskovsky, T., Koleda, P., Dobrovodska, M., Bürgi, M., Gimmi, U., 2015. The abandonment of traditional agricultural landscape in Slovakia - Analysis of extent and driving forces. *Journal of Rural Studies* 37, 75-84.
- Lieury, N., Gallardo, M., Ponchon, C., Besnard, A., Millon, A., 2015. Relative contribution of local demography and immigration in the recovery of a geographically-isolated population of the endangered Egyptian vulture. *Biol. Conserv.* 191, 349-356.
- Lindborg, R., 2007. Evaluating the distribution of plant life-history traits in relation to current and historical landscape configurations. *J. Ecol.* 95, 555-564.
- Lomba, A., Vicente, J., Moreira, F., Honrado, J., 2011. Effects of multiple factors on plant diversity of forest fragments in intensive farmland of Northern Portugal. *For. Ecol. Manage.* 262, 2219-2228.
- MacDicken, K., 2012. Forest Resources Assessment Working Paper 2015. Terms and Definitions. In: Food and Agriculture Organization of the United Nations, Rome.
- Maris, V., Huneman, P., Coreau, A., Kéfi, S., Pradel, R., Devictor, V., 2018. Prediction in ecology: promises, obstacles and clarifications. *Oikos* 127, 171-183.
- Marks, P.L., Gardescu, S., 2001. Inferring Forest Stand History from Observational Field Evidence. In: Howell, D.E.a.E.A. (Ed.), *The historical ecology handbook: a restorationist's guide to reference ecosystems*. Island Press, Washington D.C., USA.
- Marraccini, E., Debolini, M., Moulery, M., Abrantes, P., Bouchier, A., Chery, J.P., Sanz, E.S., Sabbatini, T., Napoleone, C., 2015. Common features and different trajectories of land cover changes in six Western Mediterranean urban regions. *Applied Geography* 62, 347-356.
- Martel, P., 1983. Les blés de l'été. L'été des paysans en Haute Provence. *Alpes de Lumière*, Mane.
- Martel, P., 1984. Les blés de l'été. Les moissons en Haute Provence. *Alpes de Lumière*, Mane.
- Mather, A.S., 1992. THE FOREST TRANSITION. *Area* 24, 367-379.
- Mather, A.S., Fairbairn, J., Needle, C.L., 1999. The course and drivers of the forest transition: The case of France. *Journal of Rural Studies* 15, 65-90.
- Matías, L., Zamora, R., Mendoza, I., Hódar, J., 2010. Seed Dispersal Patterns by Large Frugivorous Mammals in a Degraded Mosaic Landscape. *Restor. Ecol.* 18, 619-627.
- Matlack, G.R., 1994. Plant-species migration in a mixed-history forest landscape in Eastern North-America. *Ecology* 75, 1491-1502.
- Matuszkiewicz, J.M., Kowalska, A., Kozłowska, A., Roo-Zielińska, E., Solon, J., 2013. Differences in plant-species composition, richness and community structure in ancient and post-agricultural pine forests in central Poland. *For. Ecol. Manage.* 310, 567-576.
- McLauchlan, K., 2006. The nature and longevity of agricultural impacts on soil carbon and nutrients: A review. *Ecosystems* 9, 1364-1382.
- Médail, F., Diadema, K., 2009. Glacial Refugia Influence Plant Diversity Patterns in the Mediterranean Basin. *J. Biogeogr.* 36, 1333-1345.
- Meers, T.L., Bell, T.L., Enright, N.J., Kasel, S., 2008. Role of plant functional traits in determining vegetation composition of abandoned grazing land in north-eastern Victoria, Australia. *Journal of Vegetation Science* 19, 515-524.

IX. Bibliographie

- Méhu, J., 2004-2008. Histoire du Luberon. In, Cadenet.
- Meyfroidt, P., Lambin, E.F., 2011. Global Forest Transition: Prospects for an End to Deforestation. In: Gadgil, A., Liverman, D.M. (Eds.), *Annual Review of Environment and Resources*, Vol 36. Annual Reviews, Palo Alto, pp. 343-371.
- Millennium Ecosystem Assessment, 2005. *Ecosystems and Human Well-being: Biodiversity Synthesis*. In. World Resources Institute, Washington, DC.
- Mitsuda, Y., Ito, S., 2011. A review of spatial-explicit factors determining spatial distribution of land use/land-use change. *Landsc. Ecol. Eng.* 7, 117-125.
- Mölder, A., Schmidt, M., Engel, F., Schönfelder, E., Schulz, F., 2015. Bryophytes as indicators of ancient woodlands in Schleswig-Holstein (Northern Germany). *Ecol. Indicators* 54, 12-30.
- Mougin, P., 1917. Les Forêts Communales de Vaucluse. In: Berger-Levrault (Ed.). *Revue des Eaux et Forêts*.
- Myers, N., Mittermeier, R.A., Mittermeier, C.G., da Fonseca, G.A.B., Kent, J., 2000. Biodiversity hotspots for conservation priorities. *Nature* 403, 853.
- Naaf, T., Kolk, J., 2015. Colonization credit of post-agricultural forest patches in NE Germany remains 130-230 years after reforestation. *Biol. Conserv.* 182, 155-163.
- Naaf, T., Wulf, M., 2011. Traits of winner and loser species indicate drivers of herb layer changes over two decades in forests of NW Germany. *Journal of Vegetation Science* 22, 516-527.
- Nash, M.S., Chaloud, D.J., Kepner, W.G., Sarri, S., 2008. Regional assessment of landscape and land use change in the mediterranean region - Morocco case study (1981-2003). In: Liotta, P.H., Mouat, D.A., Kepner, W.G., Lancaster, J.M. (Eds.), *Environmental Change and Human Security: Recognizing and Acting on Hazard Impacts*. Springer, Dordrecht, pp. 143-+.
- Nguyen, D., 2006. Inventaire des cavités souterraines naturelles des Bouches-du-Rhône, du Var et du Vaucluse. In. BRGM, p. 25.
- Nogues-Bravo, D., 2006. Assessing the effect of environmental and anthropogenic factors on land-cover diversity in a Mediterranean mountain environment. *Area* 38, 432-444.
- Odgaard, M.V., Bocher, P.K., Dalgaard, T., Moeslund, J.E., Svenning, J.C., 2014. Human-driven topographic effects on the distribution of forest in a flat, lowland agricultural region. *Journal of Geographical Sciences* 24, 76-92.
- OFME, 2011. Données & chiffres-clés de la forêt méditerranéenne en Provence-Alpes-Côte d'Azur. In. Communes Forestières PACA, Région PACA.
- Oksanen, J., Blanchet, F.G., Friendly, M., Kindt, R., Legendre, P., McGlenn, D., Minchin, P.R., O'Hara, R.B., Simpson, G.L., Solymos, P., Henry, M., Stevens, H., Szoecs, E., Wagner, H., 2017. *vegan: Community Ecology Package*. R package version 2.4-4. <https://CRAN.R-project.org/package=vegan>.
- Olson, D.M., Dinerstein, E., Wikramanayake, E.D., Burgess, N.D., Powell, G.V.N., Underwood, E.C., D'Amico, J.A., Itoua, I., Strand, H.E., Morrison, J.C., Loucks, C.J., Allnutt, T.F., Ricketts, T.H., Kura, Y., Lamoreux, J.F., Wettengel, W.W., Hedao, P., Kassem, K.R., 2001. Terrestrial Ecoregions of the World: A New Map of Life on Earth. *BioScience* 51, 933-938.

IX. Bibliographie

- Orczewska, A., Fernes, M., 2011. Migration of Herb Layer Species into the Poorest Post-Agricultural Pine Woods Adjacent to Ancient Pine Forests. *Polish J. Ecol.* 59, 81-91.
- Otto, H.-J., 1998. *Écologie forestière*. Institut pour le Développement Forestier, Paris.
- Ozinga, W.A., Romermann, C., Bekker, R.M., Prinzing, A., Tamis, W.L.M., Schaminee, J.H.J., Hennekens, S.M., Thompson, K., Poschlod, P., Kleyer, M., Bakker, J.P., van Groenendael, J.M., 2009. Dispersal failure contributes to plant losses in NW Europe. *Ecol. Lett.* 12, 66-74.
- Paal, J., Turb, M., Köster, T., Rajandu, E., Liira, J., 2011. Forest land-use history affects the species composition and soil properties of old-aged hillock forests in Estonia. *Journal of Forest Research* 16, 244-252.
- Panagos, P., Van Liedekerke, M., Jones, A., Montanarella, L., 2012. European Soil Data Centre: Response to European policy support and public data requirements. *Land Use Policy* 29, 329-338.
- Paulet, J.P., 1982. Forêts et pression démographique en Basse Provence. *Méditerranée* 2, 31 - 40.
- Pazzis, M.d., 1808. *Mémoire statistique sur le département de Vaucluse*. In, Carpentras.
- Pellissier, V., Berges, L., Nedeltcheva, T., Schmitt, M.C., Avon, C., Cluzeau, C., Dupouey, J.L., 2013. Understorey plant species show long-range spatial patterns in forest patches according to distance-to-edge. *Journal of Vegetation Science* 24, 9-24.
- Peterken, G.F., 1974. A method for assessing woodland flora for conservation using indicator species. *Biol. Conserv.* 6, 239-245.
- Peterken, G.F., 1977. Habitat conservation priorities in British and European woodlands. *Biol. Conserv.* 11, 223-236.
- Peterken, G.F., Game, M., 1984. Historical factors affecting the number and distribution of vascular plant-species in the woodlands of central Lincolnshire. *J. Ecol.* 72, 155-182.
- Petersen, P.M., 1994. Flora, vegetation, and soil in broadleaved ancient and planted woodland, and scrub on Rosnaes, Denmark. *Nord. J. Bot.* 14, 693-709.
- Pignatti, S., Menegoni, P., Pietrosanti, S., 2005. Bioindicazione attraverso le piante vascolari. Valori di indicazione secondo Ellenberg (Zeigerwerte) per le specie della Flora d'Italia. *Braun-Blanquetia* 39, 1-97.
- Pimm, S.L., Raven, P., 2000. Extinction by numbers. *Nature* 403, 843.
- Pinheiro, J., Bates, D., DebRoy, S., Sarkar, D., Team, R.C., 2017. nlme: Linear and Nonlinear Mixed Effects Models. In.
- Plue, J., Hermy, M., Verheyen, K., Thuillier, P., Saguez, R., Decocq, G., 2008. Persistent changes in forest vegetation and seed bank 1,600 years after human occupation. *Landscape Ecol.* 23, 673-688.
- Pontius, R.G., Shusas, E., McEachern, M., 2004. Detecting important categorical land changes while accounting for persistence. *Agriculture Ecosystems & Environment* 101, 251-268.
- Poska, A., Väli, V., Tomson, P., Vassiljev, J., Kihno, K., Alliksaar, T., Villoslada, M., Saarse, L., Sepp, K., 2018. Reading past landscapes: combining modern and historical records, maps, pollen-based vegetation reconstructions, and the socioeconomic background. *Landscape Ecol.* 33, 529-546.

IX. Bibliographie

- Poux, X., Narcy, J.B., Romain, B., 2009. Le saltus : un concept historique pour mieux penser aujourd'hui les relations entre agriculture et biodiversité. *Courrier de l'Environnement de l'INRA* 57, 23-34.
- Price, B., Kienast, F., Seidl, I., Ginzler, C., Verburg, P.H., Bolliger, J., 2015. Future landscapes of Switzerland: Risk areas for urbanisation and land abandonment. *Applied Geography* 57, 32-41.
- Puddu, G., Falcucci, A., Maiorano, L., 2012. Forest changes over a century in Sardinia: implications for conservation in a Mediterranean hotspot. *Agroforestry Systems* 85, 319-330.
- Puerta-Pinero, C., Espelta, J.M., Sanchez-Humanes, B., Rodrigo, A., Coll, L., Brotons, L., 2012. History matters: Previous land use changes determine post-fire vegetation recovery in forested Mediterranean landscapes. *For. Ecol. Manage.* 279, 121-127.
- Quézel, P., Médail, F., 2003a. *Ecologie et biogéographie des forêts du bassin méditerranéen*. Elsevier.
- Quézel, P., Médail, F., 2003b. Que faut-il entendre par "forêts méditerranéennes" ? *Forêt Méditerranéenne* XXIV, 11-31.
- R Development Core Team, 2017. R: a language and environment for statistical computing. In: R Foundation for Statistical Computing, Vienna.
- Rackham, O., 2008. Ancient woodlands: modern threats. *New Phytol.* 180, 571-586.
- Renau, B., Villemey, A., 2017. Identifier et caractériser les forêts anciennes du Massif central. État des connaissances, boîte-à-outils, perspectives. In: Conservatoire botanique national du Massif central, Union Européenne (FEDER Massif central), République française (FNADT), Région Auvergne-Rhône-Alpes, Région Nouvelle-Aquitaine, Département de l'Allier, p. 94.
- Rhemtulla, J.M., Mladenoff, D.J., 2007. Why history matters in landscape ecology. *Landscape Ecol.* 22, 1-3.
- Ries, L., Fletcher, R.J., Battin, J., Sisk, T.D., 2004. Ecological responses to habitat edges: Mechanisms, models, and variability explained. *Annual Review of Ecology Evolution and Systematics* 35, 491-522.
- Rigolot, E., 2008. Impact du changement climatique sur les feux de forêt. *Forêt méditerranéenne* XXIX, 167-176.
- Rinaudo, Y., 1988. La forêt méditerranéenne d'hier à aujourd'hui. Le cas de la Provence. *Forêt Méditerranéenne* X, 20-25.
- Rindfuss, R.R., Walsh, S.J., Turner, B.L., Fox, J., Mishra, V., 2004. Developing a science of land change: Challenges and methodological issues. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* 101, 13976-13981.
- Roberts, N., Fyfe, R.M., Woodbridge, J., Gaillard, M.J., Davis, B.A.S., Kaplan, J.O., Marquer, L., Mazier, F., Nielsen, A.B., Sugita, S., Trondman, A.K., Leydet, M., 2018. Europe's lost forests: a pollen-based synthesis for the last 11,000 years. *Scientific Reports* 8, 716.
- Rochel, X., Abadie, J., Avon, C., Bergès, L., Chauchard, S., Defeverd, S., Grel, A., Jeanmonod, J., Leroyd, N., Dupouey, J.L., in press. Quelles sources cartographiques pour la définition des usages anciens du sol en France ? *Revue Forestière Française* LXIX.

IX. Bibliographie

- Rose, F., 1999. Indicators of ancient woodland. The use of vascular plants in evaluating ancient woods for nature conservation. In, *Br. Wildl.*, pp. 241-251.
- Rossi, M., Bardin, P., Cateau, E., Vallauri, D., 2013. Forêts anciennes de Méditerranée et des montagnes limitrophes. Références pour la naturalité régionale. In. WWF France, Marseille, p. 144.
- Rossi, M., Vallauri, D., 2013. Evaluer la naturalité. Guide pratique, version 1.2. In. WWF, Marseille, p. 154.
- Saas, Y., Gosselin, F., 2014. Comparison of regression methods for spatially-autocorrelated count data on regularly-and irregularly-spaced locations. *Ecography* 37, 476-489.
- Salvaudon, A., 2015. Trame de vieux bois dans le Parc naturel régional du Luberon. In. PNRL, UNESCO, Région PACA, DREAL PACA, ONF, CRPF, p. 29.
- Salvaudon, A., Hamel, A., Grel, A., Rossi, M., Vallauri, D., 2012. Notice de la carte des forêts anciennes du Parc Naturel Régional du Lubéron (1:40000) avec référence aux autres usages du sol. In, p. 18.
- Sandel, B., Svenning, J.C., 2013. Human impacts drive a global topographic signature in tree cover. *Nature Communications* 4.
- Sanz, A.S.R., Fernandez, C., Mouillot, F., Ferrat, L., Istria, D., Pasqualini, V., 2013. Long-Term Forest Dynamics and Land-Use Abandonment in the Mediterranean Mountains, Corsica, France. *Ecol. Soc.* 18.
- Scarascia-Mugnozza, G., Oswald, H., Piussi, P., Radoglou, K., 2000. Forests of the Mediterranean region: gaps in knowledge and research needs. *For. Ecol. Manage.* 132, 97-109.
- Schnitzler-Lenoble, A., 2002. *Ecologie des forêts naturelles d'Europe : biodiversité, sylvigénèse, valeur patrimoniale des forêts primaires.* Lavoisier, Paris.
- Schweizer, P.E., Matlack, G.R., 2014. Factors driving land use change and forest distribution on the coastal plain of Mississippi, USA. *Landscape Urban Plann.* 121, 55-64.
- Sciama, D., Augusto, L., Dupouey, J.L., Gonzalez, M., Dominguez, C.M., 2009. Floristic and ecological differences between recent and ancient forests growing on non-acidic soils. *For. Ecol. Manage.* 258, 600-608.
- Sereda, S., Lukan, M., 2009. Assessment of changes in landuse development in the Magura and the Eastern Tatras in the years 1772 - 2003. *Oecol. Mont.* 18, 1-13.
- Serra, P., Pons, X., Saurí, D., 2008. Land-cover and land-use change in a Mediterranean landscape: A spatial analysis of driving forces integrating biophysical and human factors. *Applied Geography* 28, 189-209.
- Simon, L., Clément, V., Pech, P., 2007. Forestry disputes in provincial France during the nineteenth century: the case of the Montagne de Lure. *Journal of Historical Geography* 33, 335-351.
- Singleton, R., Gardescu, S., Marks, P.L., Geber, M.A., 2001. Forest herb colonization of postagricultural forests in central New York State, USA. *J. Ecol.* 89, 325-338.
- Skalos, J., Engstova, B., Trpakova, I., Santruckova, M., Podrazsky, V., 2012. Long-term changes in forest cover 1780-2007 in central Bohemia, Czech Republic. *European Journal of Forest Research* 131, 871-884.

IX. Bibliographie

- Spencer, J.W., Kirby, K.J., 1992. An inventory of ancient woodland for England and Wales. *Biol. Conserv.* 62, 77-93.
- Stanchi, S., Freppaz, M., Agnelli, A., Reinsch, T., Zanini, E., 2012. Properties, best management practices and conservation of terraced soils in Southern Europe (from Mediterranean areas to the Alps): A review. *Quaternary International* 265, 90-100.
- Szabó, P., 2015. Historical ecology: past, present and future. *Biological Reviews* 90, 997-1014.
- Szabó, P., Hedl, R., 2011. Advancing the integration of history and ecology for conservation. *Conserv. Biol.* 25, 680-687.
- Taillefumier, F., Piegay, H., 2003. Contemporary land use changes in prealpine Mediterranean mountains: a multivariate GIS-based approach applied to two municipalities in the Southern French Prealps. *Catena* 51, 267-296.
- Tamine, M., Tarze, D., Mustiere, S., Badeau, V., Dupouey, J.L., 2015. Changement climatique et toponymie : Étude de la répartition ancienne du hêtre à travers ses traces toponymiques. *Revue internationale de géomatique* 25, 229-244.
- Tarolli, P., Preti, F., Romano, N., 2014. Terraced landscapes: From an old best practice to a potential hazard for soil degradation due to land abandonment. *Anthropocene* 6, 10-25.
- Tassy, L., 1887. *Etat des Forêts en France. Travaux à faire et mesures à prendre pour le rétablir dans les conditions normales*, Paris.
- Tatoni, T., 1992. Evolution post-culturelle des agrosystèmes de terrasses en Provence calcaire : phytoécologie et impact humain. In, *Biologie des populations et des écosystèmes*. Aix-Marseille 1, Marseille.
- Tatoni, T., Roche, P., 1994. Comparison of Old-Field and Forest Revegetation Dynamics in Provence. *Journal of Vegetation Science* 5, 295-302.
- ter Braak, C.J.F., 1986. Canonical Correspondence Analysis: A New Eigenvector Technique for Multivariate Direct Gradient Analysis. *Ecology* 67, 1167-1179.
- Thomaes, A., De Keersmaeker, L., Verschelde, P., Vandekerckhove, K., Verheyen, K., 2014. Tree species determine the colonisation success of forest herbs in post-agricultural forests: Results from a 9 yr introduction experiment. *Biol. Conserv.* 169, 238-247.
- Thomas, M., Bec, R., Abadie, J., Avon, C., Bergès, L., Grel, A., Dupouey, J.L., in press. Changements à long terme des paysages forestiers dans cinq parcs nationaux métropolitains et le futur parc national des forêts de Champagne et Bourgogne. *Revue Forestière Française*.
- Tilman, D., May, R.M., Lehman, C.L., Nowak, M.A., 1994. Habitat Destruction and the Extinction Debt. *Nature* 371, 65-66.
- Tison, J.-M., Jauzein, P., Michaud, H., 2014. *Flore de la France méditerranéenne continentale*. Naturalia Publications, CBNMed, Turriers.
- Triat-Laval, H., 1979. Histoire de la forêt provençale depuis 15000 ans d'après l'analyse pollinique. *Forêt Méditerranéenne* 1, 19-24.
- Trivelly, E., 2004. *Quand les moutons s'en vont... Histoire et perception sociale du boisement des pelouses sèches en PACA*. Université de Provence, Aix-en-Provence.

IX. Bibliographie

- Trivelly, E., Dutoit, T., Daligaux, J., 2000. Transformation des paysages de pelouses sèches des crêtes du Grand Luberon. Éléments historiques pour une aide à la décision de gestion. Courrier scientifique du Parc naturel régional du Luberon 4, 38-56.
- Turner, B.L., Lambin, E.F., Reenberg, A., 2007. The emergence of land change science for global environmental change and sustainability. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 104, 20666-20671.
- Vallauri, D., Grel, A., Granier, E., Dupouey, J.L., 2012. Les forêts de Cassini. Analyse quantitative et comparaison avec les forêts actuelles. In. WWF/INRA, Marseille, p. 64.
- Valtinat, K., Bruun, H.H., Brunet, J., 2008. Restoration of oak forest: Effects of former arable land use on soil chemistry and herb layer vegetation. *Scand. J. For. Res.* 23, 513-521.
- Van Doorn, A.M., Bakker, M.M., 2007. The destination of arable land in a marginal agricultural landscape in South Portugal: An exploration of land use change determinants. *Landscape Ecol.* 22, 1073-1087.
- Vandewalle, M., Purschke, O., de Bello, F., Reitalu, T., Prentice, H.C., Lavorel, S., Johansson, L.J., Sykes, M.T., 2014. Functional responses of plant communities to management, landscape and historical factors in semi-natural grasslands. *Journal of Vegetation Science* 25, 750-759.
- Varese, P., 1990. Pré-étude en vue d'une typologie des stations forestières du Luberon. In. Parc Naturel Régional du Luberon, Apt, p. 141.
- Vellend, M., Brown, C.D., Kharouba, H.M., McCune, J.L., Myers-Smith, I.H., 2013. Historical ecology: using unconventional data sources to test for effects of global environmental change. *Am. J. Bot.* 100, 1294-1305.
- Vellend, M., Verheyen, K., Flinn, K.M., Jacquemyn, H., Kolb, A., Van Calster, H., Peterken, G., Graae, B.J., Bellemare, J., Honnay, O., Brunet, J., Wulf, M., Gerhardt, F., Hermy, M., 2007. Homogenization of forest plant communities and weakening of species-environment relationships via agricultural land use. *J. Ecol.* 95, 565-573.
- Vellend, M., Verheyen, K., Jacquemyn, H., Kolb, A., Van Calster, H., Peterken, G., Hermy, M., 2006. Extinction debt of forest plants persists for more than a century following habitat fragmentation. *Ecology* 87, 542-548.
- Verdier, A., 2013. Redécouvrir le saltus : l'exemple des pâquis lorrains. In, *Revue de géographie historique*.
- Verheyen, K., Bossuyt, B., Hermy, M., Tack, G., 1999. The land use history (1278-1990) of a mixed hardwood forest in western Belgium and its relationship with chemical soil characteristics. *J. Biogeogr.* 26, 1115-1128.
- Verheyen, K., Guntenspergen, G.R., Biesbrouck, B., Hermy, M., 2003a. An integrated analysis of the effects of past land use on forest herb colonization at the landscape scale. *J. Ecol.* 91, 731-742.
- Verheyen, K., Hermy, M., 2004. Recruitment and growth of herb-layer species with different colonizing capacities in ancient and recent forests. *Journal of Vegetation Science* 15, 125-134.
- Verheyen, K., Honnay, O., Motzkin, G., Hermy, M., Foster, D.R., 2003b. Response of forest plant species to land-use change: a life-history trait-based approach. *J. Ecol.* 91, 563-577.
- Videau, N., 2016. Effet de la continuité temporelle forestière sur la flore des forêts du PNR Luberon. In. Irstea, Aix-en-Provence, p. 97.

IX. Bibliographie

- Violle, C., Navas, M.L., Vile, D., Kazakou, E., Fortunel, C., Hummel, I., Garnier, E., 2007. Let the concept of trait be functional! *Oikos* 116, 882-892.
- Vittoz, P., Engler, R., 2007. Seed dispersal distances: a typology based on dispersal modes and plant traits. *Botanica Helvetica* 117, 109-124.
- Vos, W., Meekes, H., 1999. Trends in European cultural landscape development: perspectives for a sustainable future. *Landscape Urban Plann.* 46, 3-14.
- Vrignaud, S., 2016. Les gastéropodes et les forêts anciennes. In. CBN Massif Central.
- Vuorela, N., Alho, P., Kalliola, R., 2002. Systematic Assessment of Maps as Source Information in Landscape-change Research. *Landscape Research* 27, 141-166.
- Weiss, A., 2001. Topographic Position and Landforms Analysis. In: Conference, E.U. (Ed.), San Diego, CA.
- Westphal, C., Härdtle, W., Von Oheimb, G., 2004. Forest History, Continuity and Dynamic Naturalness. In: O. Honnay, K.V., B. Bossuyt, M. Hermy (Ed.), *Forest Biodiversity: Lessons from History for Conservation*. CAB International, Wallingford, pp. 205-218.
- Whigham, D.E., 2004. Ecology of woodland herbs in temperate deciduous forests. *Annual Review of Ecology Evolution and Systematics* 35, 583-621.
- Wolff, A., Debussche, M., 1999. Ants as Seed Dispersers in a Mediterranean Old-Field Succession. *Oikos* 84, 443.
- Wood, S.N., 2006. *Generalized Additive Models: An Introduction With R*. Chapman & Hall/CRC, Boca Raton, FL.
- Wulf, M., 2003. Preference of plant species for woodlands with differing habitat continuities. *Flora - Morphology, Distribution, Functional Ecology of Plants* 198, 444-460.
- Wulf, M., 2004. Plant species richness of afforestations with different former use and habitat continuity. *For. Ecol. Manage.* 195, 191-204.
- Wulf, M., Heinken, T., 2008. Colonization of recent coniferous versus deciduous forest stands by vascular plants at the local scale. *Applied Vegetation Science* 11, 307-316.
- Wulf, M., Jahn, U., Meier, K., 2016. Land cover composition determinants in the Uckermark (NE Germany) over a 220-year period. *Regional Environmental Change* 16, 1793-1805.
- Wulf, M., Sommer, M., Schmidt, R., 2010. Forest cover changes in the Prignitz region (NE Germany) between 1790 and 1960 in relation to soils and other driving forces. *Landscape Ecol.* 25, 299-313.
- Wuyts, K., De Schrijver, A., Staelens, J., Gielis, L., Vandenbruwane, J., Verheyen, K., 2008. Comparison of forest edge effects on throughfall deposition in different forest types. *Environ. Pollut.* 156, 854-861.
- Zhou, W.Q., Huang, G.L., Pickett, S.T.A., Cadenasso, M.L., 2011. 90 years of forest cover change in an urbanizing watershed: spatial and temporal dynamics. *Landscape Ecol.* 26, 645-659.



X. Annexes

Photo de couverture : Jas des terres du Roux, Montagne de Lure, août 2016

Liste des annexes

Liste des annexes	237
Annexe 1. Espèces plus fréquentes en forêt ancienne d'après la littérature (Europe)	239
Annexe 2. Espaces naturels protégés de la région PACA	242
Annexe 3. Géologie du PNRL. Carte au 1:50 000 ^e de 1998.....	243
Annexe 4. Peuplements forestiers du PNRL	244
Annexe 5. Propriétés foncières du PNRL	245
Annexe 6 (Appendix S1). Demographic trend since 1793 in the 85 municipalities of the study area	246
Annexe 7. Évolution de la population agricole depuis 1851 dans le PNRL.....	247
Annexe 8 (Appendix S3). Methodology for LULC mapping.....	248
Annexe 9. Tableau d'assemblage des ortho-photographies de la BD ORTHO® Historique.....	252
Annexe 10. Méthodologie de création de la couche d'occupation du sol de 1958 (Horde, 2016).....	253
Annexe 11. Photo-interprétation des photographies de 1953-1958	254
Annexe 12. Erreurs engendrées par la segmentation sur les occupations du sol de 1953-1958	256
Annexe 13. Méthodes de calcul de l'indice de position topographique (TPI).....	257
Annexe 14. Regroupement des formations géologiques en types de substrat.....	258
Annexe 15. Carte des substrats géologiques du PNRL	259
Annexe 16. Regroupement des UCS en 8 types de sol	260
Annexe 17. Données de l'ESDAC sur le PNRL.....	261
Annexe 18. Réseau de cours d'eau du PNRL.....	264
Annexe 19. Réseau routier principal de 1860, 1958 et 2010 du PNRL	265
Annexe 20. Réseau de canaux du PNRL	267
Annexe 21. Regroupement des peuplements forestiers en essences principales	268
Annexe 22. Étages de végétation sur le PNRL.....	270
Annexe 23. Sélection des relevés SILENE	271
Annexe 24. Placettes de relevés de terrain	274
Annexe 25. Liste des traits de vie disponibles pour chaque base de données de traits ou flore	276
Annexe 26 (Appendix S2). Forest cover change in Vaucluse and Alpes-de-Haute-Provence since 1776... 277	
Annexe 27 (Appendix S4). Methodology for taking into account spatial autocorrelation.....	278

X. Annexes

Annexe 28 (Appendix S5). Matrices of correlation between explanatory variables	279
Annexe 29 (Appendix S6). Methodology for deviance partitioning.....	283
Annexe 30 (Appendix S7). Transition matrices	285
Annexe 31 (Appendix S8). GAM plots of the three LULC (forest, arable land and pasture) at the three dates (1860, 1958 and 2010) according to elevation (S8-1), slope (S8-2), TPI (S8-3), soil coarse fragment content (S8-4), distance from the nearest house (S8-5), and elevation difference with town centre (S8-6)	287
Annexe 32. Répartition des forêts de différentes continuités et usages passés selon l'étage de végétation et le type de propriété foncière	293
Annexe 33. Correlations between plant species functional traits and ecological preferences	294
Annexe 34 (Appendix 34). Species responding to the three historical variables and their frequency within the different categories	295
Annexe 35. Effect of forest temporal continuity and past land use on plant communities in the meso- and supramediterranean ranges	307
Annexe 36 (Appendix A1). <i>In situ</i> past land use remnants	310
Annexe 37 (Appendix A2). Ecological differences within paired plots (ancient (AF) <i>versus</i> recent forest (RF)).....	311
Annexe 38 (Appendix A3). Correlation matrix of explanatory variables	312
Annexe 39 (Appendix A4). Taking into account environmental conditions	313
Annexe 40 (Appendix A5). List of species recorded during field survey and analysed	317
Annexe 41 (Appendix A6). Species preferences for one or a combination of PLU, either map-based PLU (MB-PLU) or <i>in situ</i> PLU remnant (IS-PLUR).....	325
Annexe 42 : Distance entre les placettes de forêt ancienne et de forêt récente appariées issues des relevés de terrain	326
Annexe 43 : Distance entre chaque placette et la plus proche lisière de forêt de différente continuité temporelle.....	327
Annexe 44. Variables décrites dans les relevés IFN	328

Annexe 1. Espèces plus fréquentes en forêt ancienne d'après la littérature (Europe)

Cette liste est une compilation de listes d'espèces publiées dans la littérature scientifique. La plupart de ces études ont été réalisées en contexte tempérée, deux d'entre elles en contexte de montagne, moyenne (Renaux et Villemey coord., 2016) et haute (Janssen 2016). Seules les espèces associées aux forêts anciennes dans au moins deux publications sont présentées dans ce tableau.

	Honnay <i>et al.</i> (1998)	Hermey <i>et al.</i> (1999)	Rose (1999)	Dupouey <i>et al.</i> (2002)	Schmitz <i>et al.</i> (2014)	Bergès <i>et al.</i> (2016)	Renaux et Villemey coord. (2016)	Janssen (2016)
<i>Acer campestre</i>	X	X	X	X		X		
<i>Actaea spicata</i>		X		X	X			
<i>Adenostyles alliariae</i>							X	X
<i>Adoxa moschatellina</i>		X	X	X				
<i>Ajuga reptans</i>				X			X	FR
<i>Allium ursinum</i>	X	X	X	X	X			
<i>Anemone nemorosa</i>		X	X	X		X	X	
<i>Anemone ranunculoides</i>		X		X	X			
<i>Arum maculatum</i>	X			X	X			
<i>Asarum europaeum</i>				X		X		
<i>Asperula odorata</i>	X	X						
<i>Athyrium filix-femina</i>		X		X		X	X	
<i>Berberis vulgaris</i>		X		X				
<i>Betonica officinalis</i>			X				X	
<i>Blechnum spicant</i>	X		X		X		X	
<i>Brachypodium sylvaticum</i>	X	X			X	FR		FR
<i>Bromus benekenii</i>		X		X				
<i>Calamagrostis epigejos</i>			X	X				
<i>Calluna vulgaris</i>	X					X	FR	
<i>Campanula latifolia</i>		X	X	X				
<i>Campanula trachelium</i>	X	X	X	X	X			
<i>Cardamine amara</i>			X				X	
<i>Carex digitata</i>		X		X		X		X
<i>Carex laevigata</i>		X	X					
<i>Carex pallescens</i>	X	X	X	X	X			
<i>Carex pendula</i>	X	X	X	X				
<i>Carex pilulifera</i>	X					X	X	
<i>Carex remota</i>		X	X	X	X	X		
<i>Carex strigosa</i>	X	X	X	X	X			
<i>Carex sylvatica</i>	X	X	X	X	X	X	X	
<i>Carpinus betulus</i>			X		X	X	X	
<i>Chrysosplenium alternifolium</i>		X	X	X	X			
<i>Chrysosplenium oppositifolium</i>	X	X	X	X	X		X	
<i>Circaea alpina</i>		X		X	X		X	
<i>Circaea lutetiana</i>	X	X		X	X			
<i>Circaea x intermedia</i>		X		X	X			
<i>Conopodium majus</i>		X	X	X				
<i>Convallaria majalis</i>	X	X	X	X	X	X	X	
<i>Cornus sanguinea</i>	X	X				FR	FR	
<i>Corydalis cava</i>		X			X			
<i>Corylus avellana</i>		X		X		FR	FR	FR
<i>Crataegus laevigata</i>		X	X	X		X		
<i>Dactylorhiza fuchsii</i>		X		X	X			
<i>Daphne mezereum</i>		X		X				
<i>Deschampsia cespitosa</i>	X						X	

X. Annexes

	Honnay <i>et al.</i> (1998)	Hermý <i>et al.</i> (1999)	Rose (1999)	Dupouey <i>et al.</i> (2002)	Schmitz <i>et al.</i> (2014)	Bergès <i>et al.</i> (2016)	Renaux et Villemey coord. (2016)	Janssen (2016)
<i>Dryopteris carthusiana</i>		X	X				X	
<i>Dryopteris filix-mas</i>		X		X			FR	X
<i>Elymus caninus</i>		X	X	X				
<i>Epilobium montanum</i>	X	X		X				
<i>Epipactis helleborine</i>			X		X			
<i>Epipactis purpurata</i>		X	X	X				
<i>Equisetum hyemale</i>		X			X			
<i>Equisetum sylvaticum</i>	X	X	X	X	X			
<i>Equisetum telmateia</i>	X				X			
<i>Euonymus europaeus</i>		X	X			FR		
<i>Euphorbia amygdaloides</i>		X	X	X		X	X	
<i>Euphorbia dulcis</i>		X		X				
<i>Fagus sylvatica</i>						X	X	
<i>Festuca altissima</i>		X		X	X	X		
<i>Festuca gigantea</i>		X	X	X				
<i>Festuca heterophylla</i>		X		X				
<i>Fragaria vesca</i>	X			X		FR	FR	FR
<i>Gagea lutea</i>		X	X	X				
<i>Gagea spathacea</i>		X		X	X			
<i>Galium odoratum</i>			X	X	X	X	X	X
<i>Geum rivale</i>		X	X	X	X			
<i>Gymnocarpium dryopteris</i>		X		X	X		X	
<i>Helleborus viridis</i>		X	X					
<i>Hepatica nobilis</i>		X		X				
<i>Hieracium sabaudum</i>		X		X				
<i>Hordelymus europaeus</i>		X	X	X	X			X
<i>Hyacinthoides non-scripta</i>	X	X	X	X		X		
<i>Hypericum hirsutum</i>	X	X		X		X		
<i>Hypericum pulchrum</i>	X	X	X	X	X	X	X	
<i>Ilex aquifolium</i>		X	X		X		X	
<i>Impatiens noli-tangere</i>					X		X	
<i>Juncus conglomeratus</i>						X	X	
<i>Lamium galeobdolon</i>	X	X	X	X	X	X	X	X
<i>Lathraea squamaria</i>		X	X	X				
<i>Lathyrus montanus</i>		X		X				
<i>Lathyrus sylvestris</i>	X		X					
<i>Lathyrus vernus</i>		X		X				
<i>Lilium martagon</i>		X		X				
<i>Listera ovata</i>		X		X	X	FR		
<i>Lonicera periclymenum</i>	X	X				X	X	
<i>Luzula luzuloides</i>		X		X		X		
<i>Luzula pilosa</i>	X	X	X	X	X	X	X	FR
<i>Luzula sylvatica</i>	X	X	X	X	X	X	X	
<i>Lysimachia nemorum</i>	X	X	X	X	X		X	
<i>Maianthemum bifolium</i>	X	X	X	X	X		X	
<i>Malus sylvestris</i>		X	X					
<i>Melampyrum nemorosum</i>		X		X				
<i>Melampyrum pratense</i>	X	X	X	X				
<i>Melica nutans</i>		X		X				
<i>Melica uniflora</i>	X	X	X	X	X	X	X	
<i>Melittis melissophyllum</i>		X	X	X				
<i>Mercurialis perennis</i>	X	X		X	X	X		
<i>Mespilus germanica</i>	X	X						
<i>Milium effusum</i>	X	X	X	X	X	X	X	
<i>Narcissus pseudonarcissus</i>	X	X	X	X				
<i>Neottia nidus-avis</i>		X	X	X	X			
<i>Orchis mascula</i>		X	X	X	X			
<i>Oreopteris limbosperma</i>			X		X			
<i>Oxalis acetosella</i>	X	X	X	X	X	X	X	X

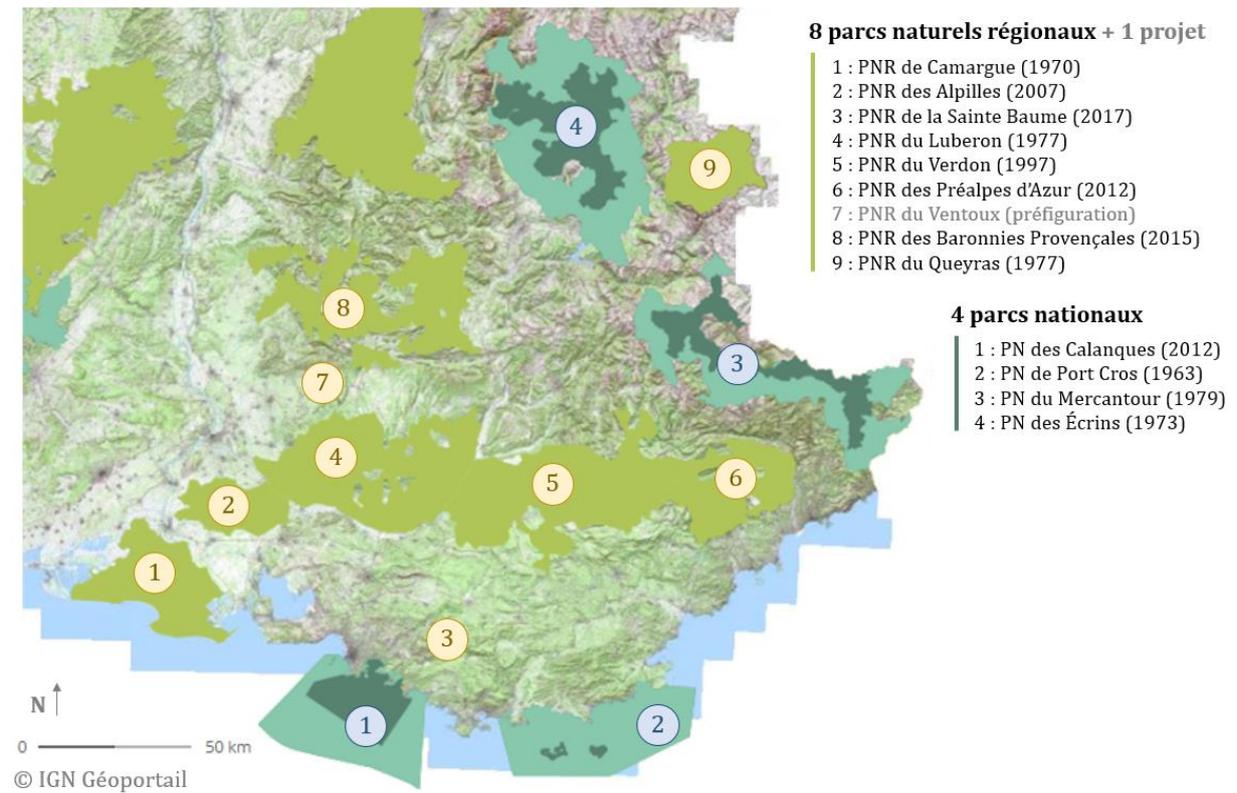
X. Annexes

	Honnay <i>et al.</i> (1998)	Hermy <i>et al.</i> (1999)	Rose (1999)	Dupouey <i>et al.</i> (2002)	Schmitz <i>et al.</i> (2014)	Bergès <i>et al.</i> (2016)	Renaux et Villemey coord. (2016)	Janssen (2016)
<i>Paris quadrifolia</i>	X	X	X	X	X			
<i>Phyteuma spicatum</i>		X		X	X			
<i>Platanthera chlorantha</i>		X	X	X	X			
<i>Poa nemoralis</i>	X	X	X	X				
<i>Polygonatum multiflorum</i>	X	X	X	X		X		
<i>Polystichum aculeatum</i>		X	X	X				X
<i>Populus tremula</i>			X	X		X		
<i>Potentilla sterilis</i>	X	X	X	X	X			
<i>Prenanthes purpurea</i>							X	X
<i>Primula elatior</i>		X	X	X	X	X		
<i>Primula vulgaris</i>		X	X	X				
<i>Prunus avium</i>			X	X		FR	FR	
<i>Pteridium aquilinum</i>	X	X		X		X		
<i>Pulmonaria obscura</i>		X	X	X	X			
<i>Pulmonaria officinalis</i>	X	X		X				
<i>Quercus petraea</i>			X	X		X	X	
<i>Ranunculus auricomus</i>		X	X	X	X			
<i>Ranunculus lanuginosus</i>		X		X	X			
<i>Rhamnus cathartica</i>		X		X				
<i>Rosa arvensis</i>	X		X					
<i>Ruscus aculeatus</i>		X	X				X	
<i>Sanicula europaea</i>	X	X	X	X	X			
<i>Scrophularia nodosa</i>		X		X	X			
<i>Solidago virgaurea</i>	X		X	X				
<i>Sorbus torminalis</i>		X	X	X		X	X	
<i>Stellaria holostea</i>		X				X	FR	
<i>Stellaria nemorum</i>	X	X					X	
<i>Succisa pratensis</i>	X			X				
<i>Tamus communis</i>	X	X	X					
<i>Thelypteris phegopteris = Phegopteris connectilis</i>		X	X		X			
<i>Tilia cordata</i>		X	X	X		X	X	
<i>Tilia platyphyllos</i>		X					X	
<i>Ulmus laevis</i>		X			X			
<i>Vaccinium myrtillus</i>	X	X	X	X		X	X	
<i>Veronica montana</i>	X	X	X	X	X			
<i>Viburnum opulus</i>		X	X					
<i>Vicia sepium</i>			X	X		X		
<i>Vinca minor</i>	X	X		X		X		
<i>Viola reichenbachiana</i>		X	X	X	X	X		
<i>Viola riviniana</i>	X			X	X			

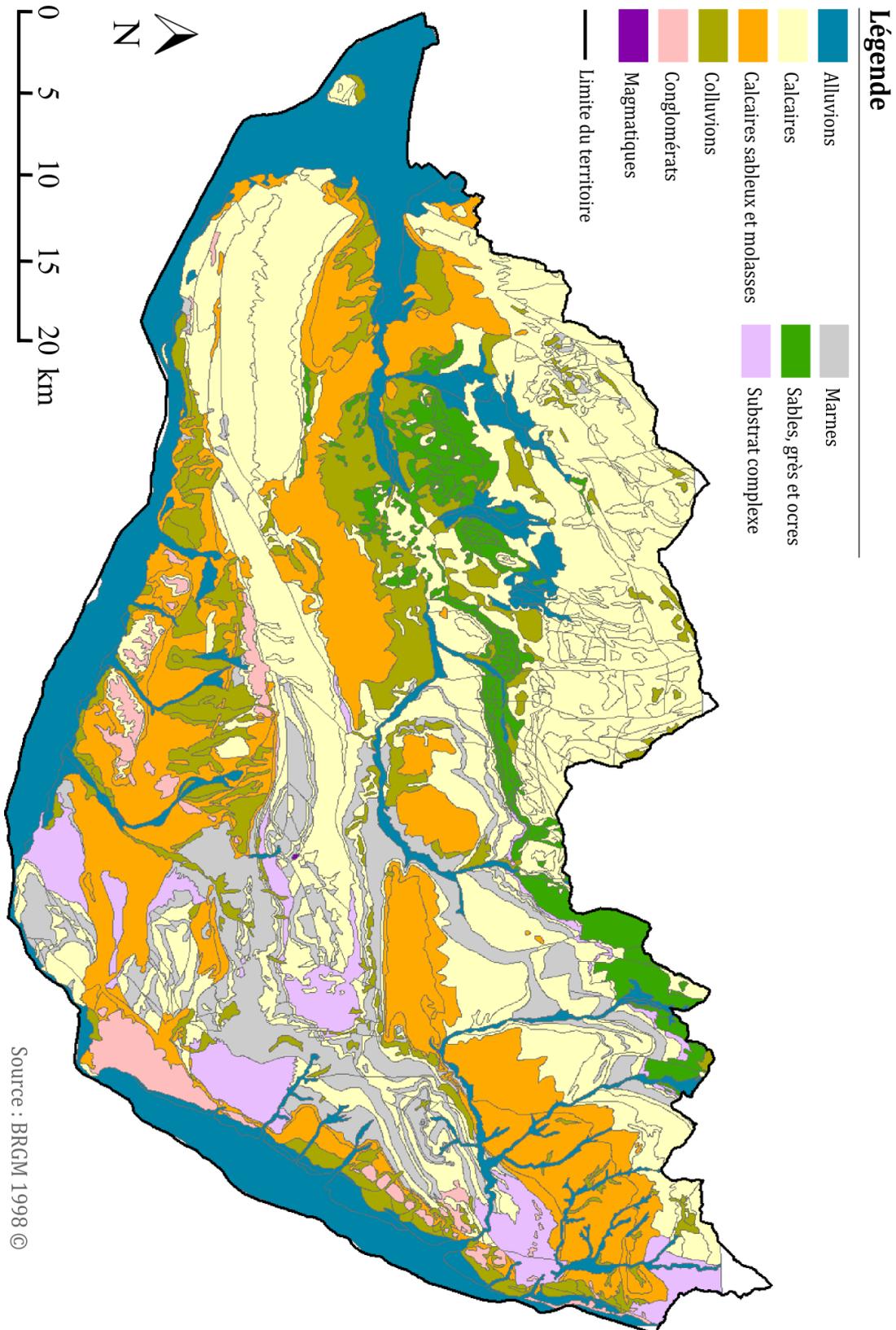
Références

- Bergès, L., Avon, C., Arnaudet, L., Archaux, F., Chauchard, S., Dupouey, J.L., 2016. Past landscape explains forest periphery-to-core gradient of understory plant communities in a reforestation context. *Divers. Distrib.* 22, 3-16.
- Dupouey, J.L., Sciamia, D., Dambrine, E., Rameau, J.C., 2002. La végétation des forêts anciennes. *Revue Forestière Française* 54, 521-532.
- 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. *Biol. Conserv.* 91, 9-22.
- Honnay, O., Degroote, B., Hermy, M., 1998. Ancient-forest plant species in Western Belgium: A species list and possible ecological mechanisms. *Belgian Journal of Botany* 130, 139-154.
- Janssen, P., 2016. Influences relatives de l'ancienneté et de la maturité sur la biodiversité : implications pour la conservation en forêts de montagne. In: Université Grenoble Alpes, Grenoble, p. 340.
- Rose, F., 1999. Indicators of ancient woodland. The use of vascular plants in evaluating ancient woods for nature conservation. In: *Br. Wildl.*, pp. 241-251.
- Schmidt, M., Molder, A., Schonfelder, E., Engel, F., Schmiedel, I., Culmsee, H., 2014. Determining ancient woodland indicator plants for practical use: A new approach developed in northwest Germany. *For. Ecol. Manage.* 330, 228-239.

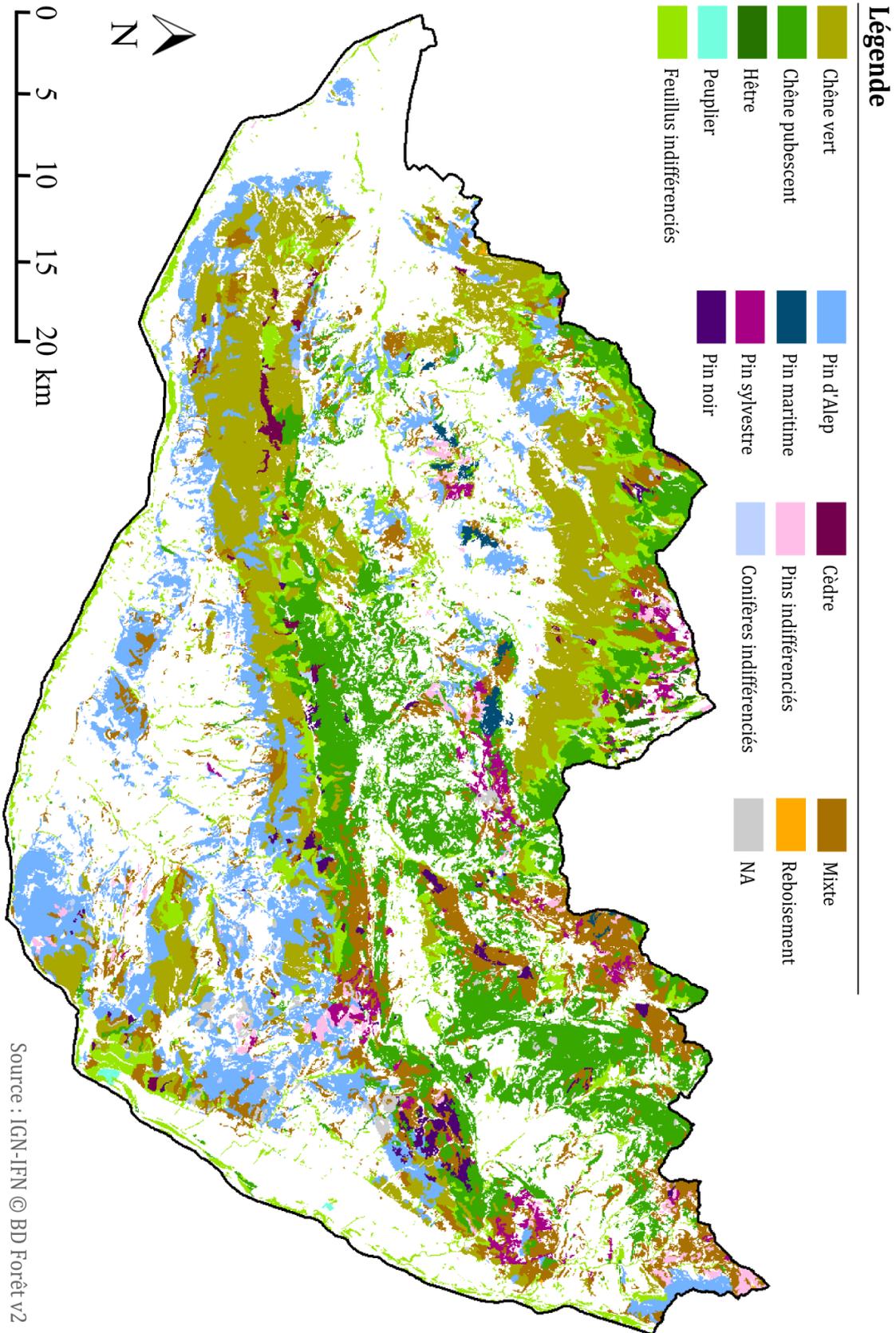
Annexe 2. Espaces naturels protégés de la région PACA



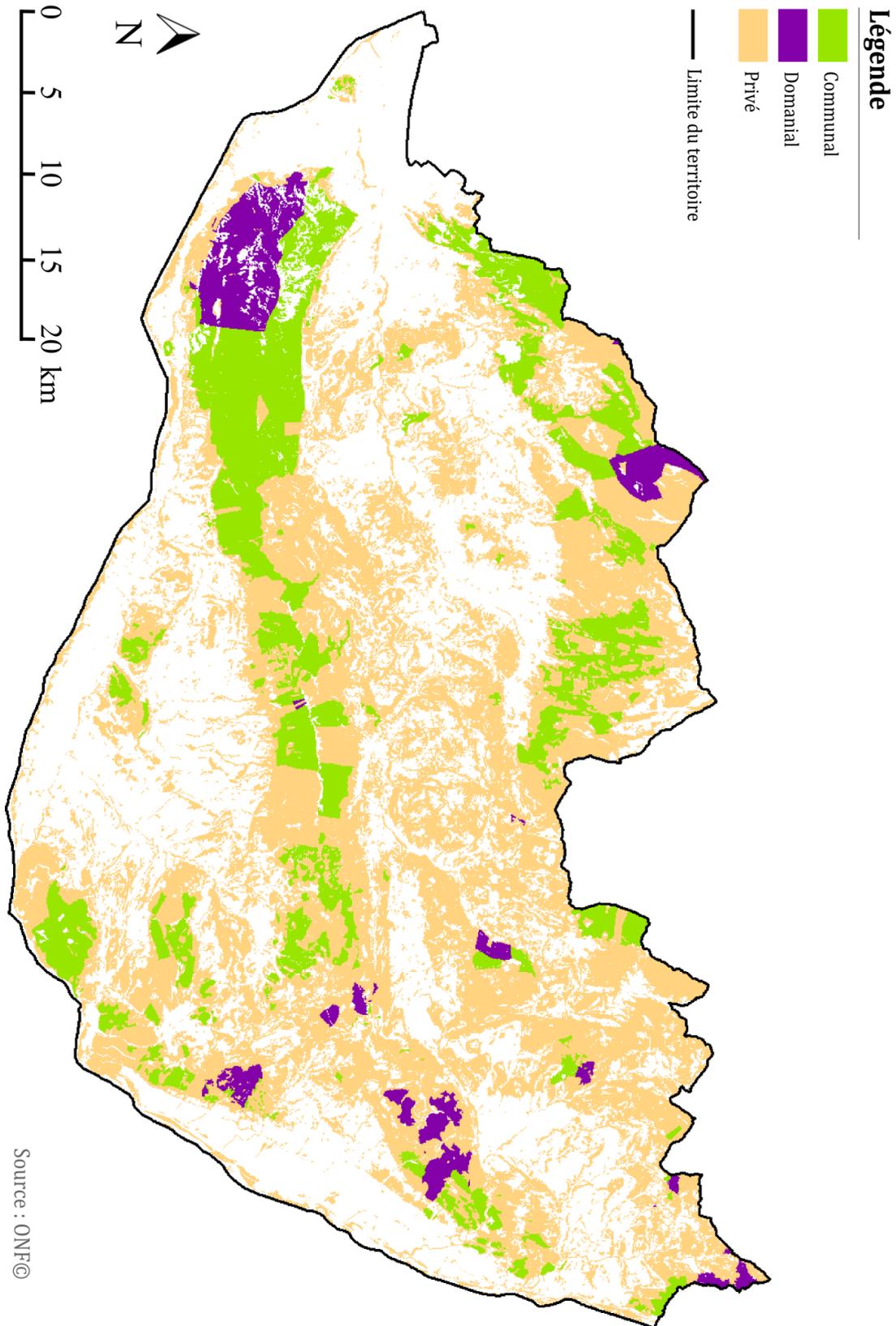
Annexe 3. Géologie du PNRL. Carte au 1:50 000^e de 1998



Annexe 4. Peuplements forestiers du PNRL



Annexe 5. Propriétés foncières du PNRL



Annexe 6 (Appendix S1). Demographic trend since 1793 in the 85 municipalities of the study area

To assess the total demographic trend in the study area, we collected communal censuses of the 85 municipalities taken every five to ten years from 1821 to 2012 from the School for Advanced Studies in the Social Sciences (EHESS) website [1821-1954] (<http://cassini.ehess.fr>) and from the National Institute of Statistics and Economic Studies [1962-2012] (<https://www.insee.fr>). Small villages (<5000 inhabitants) and main cities (>10 000 inhabitants and >4000 inhabitants at their minimum) were illustrated separately as they showed different trends. The communal population of main cities continuously increased from 1821 to 2012, more rapidly after 1936 (S1-1.a.), whereas the communal population of small villages reached a plateau (880 inhabitants on average) from 1836 to 1856 then dropped to 507 inhabitants on average in 1946 before increasing rapidly (S1-1.b.). The overall communal population peaked at 1121 inhabitants on average between 1856 and 1861 and reached a minimum (820 inhabitants on average) in 1921 (S1-1.c.).

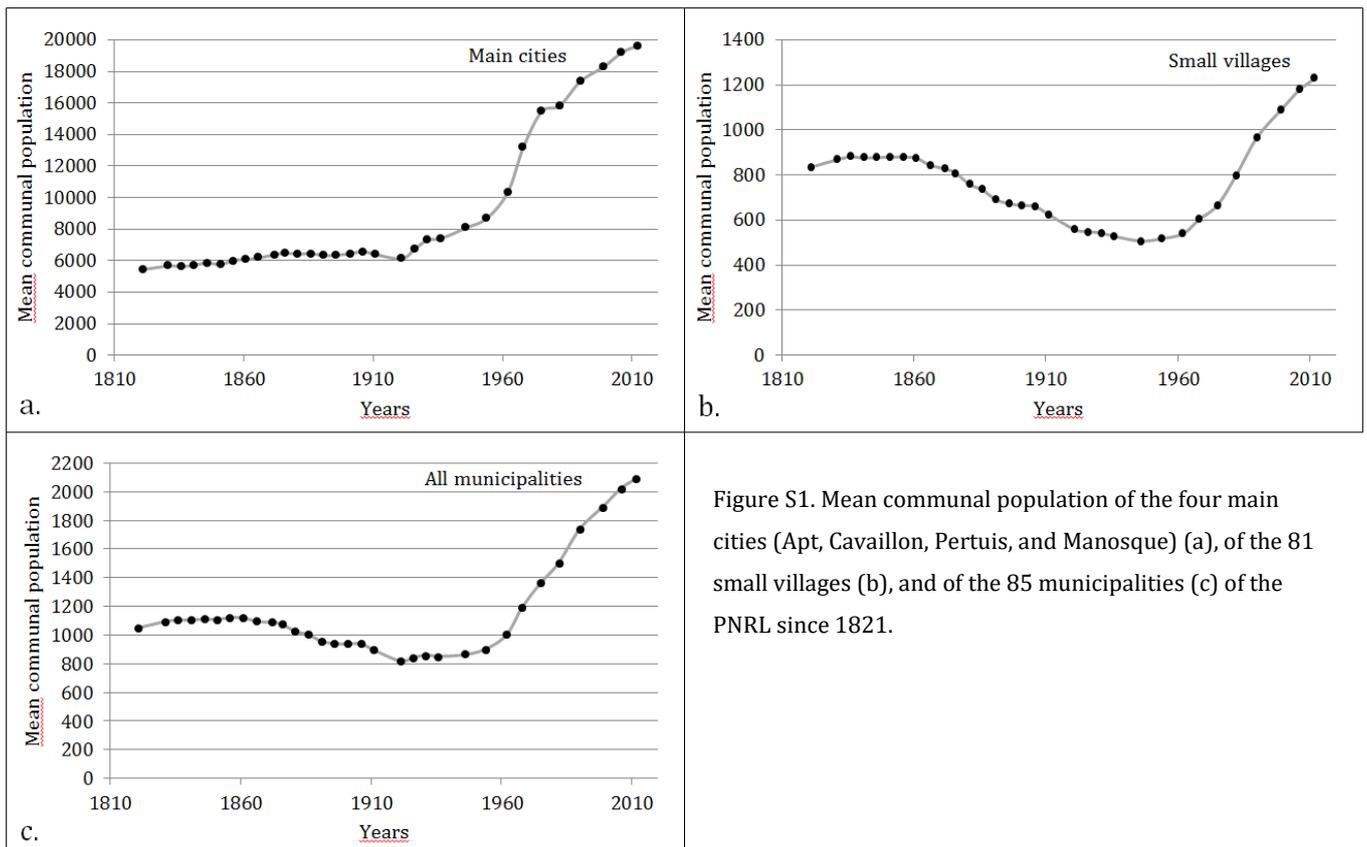
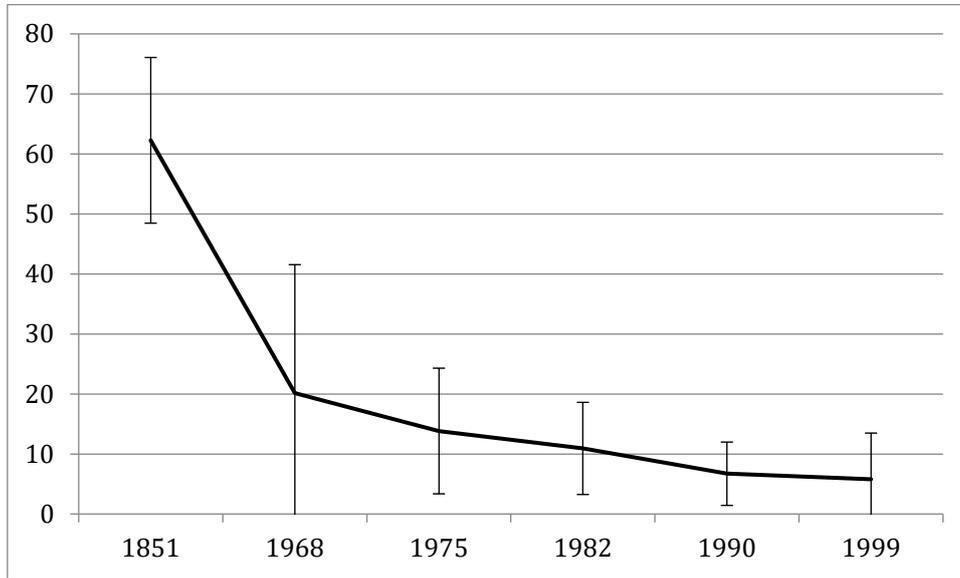
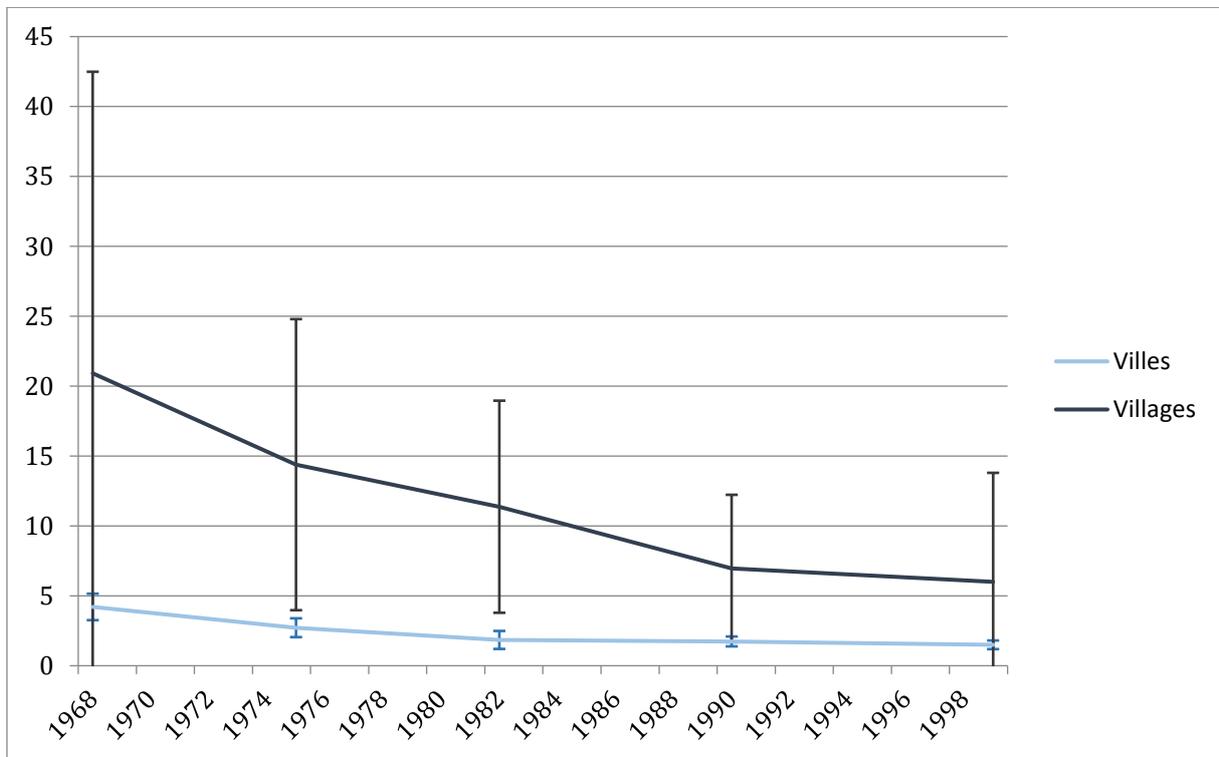


Figure S1. Mean communal population of the four main cities (Apt, Cavillon, Pertuis, and Manosque) (a), of the 81 small villages (b), and of the 85 municipalities (c) of the PNRL since 1821.

Annexe 7. Évolution de la population agricole depuis 1851 dans le PNRL



Moyenne et écart-type du nombre d'agriculteurs par commune de 1851 à 1999



Évolution de la moyenne des agriculteurs par commune depuis 1968 dans les villes et villages

Annexe 8 (Appendix S3). Methodology for LULC mapping

The 1860 LULC map was digitised from the État-Major map in 2012 (Salvaudon et al. 2012) following Favre *et al.* (2013). In this area, the État-Major map was produced between 1858 and 1861. The État-Major map is the only map covering the whole of France, representing the land with enough geodetic accuracy and close to the date of the lowest minimum forest cover (early 19th century). Information on land use shown on these maps was actually derived from cadastral plans, drawn a few years before in the whole of France, most often at the scale of 1:5,000. Military engineers went to the field with a reduction of the cadastral plans, when available, correcting them if needed. The contours of the land uses are precisely represented on these maps, whatever the type of property, state-owned, municipal or private. The cadastral origin of these maps ensures a high degree of completeness in the representation of LULC patches.

LULC patches were digitised in two stages:

- Tracing LULC boundaries.
- Georeferencing these vector layers by selecting control points that did not move between the ancient map and today (usually churches, buildings, bridges, road or river intersections, administrative boundaries, etc.). The current reference layer was most often the SCAN ® 25 from IGN, which has an accuracy of 2 to 9 m. We used 0.8 georeferencing control point per km² of land on average. We projected the past LULC layer using piecewise elastic transformation: after Delaunay triangulation of all georeferencing control points, we applied an affine transformation (6 parameters) to each triangle.

Vectorisation and georeferencing were done independently for each sheet of the ancient map (32 × 20 km). The vectorised layers for each sheet were then connected, which needed a further phase of georeferencing. All previous steps are detailed in Favre *et al.* (2013).

The map scale is 1:40,000 and the estimate of the residual error (after georeferencing) was 26 m. Thus the geometrical accuracy of the past forest cover maps obtained was very good and allowed reliable comparisons with current forest patch boundaries.

The initial 10 categories represented on the map and digitised by Salvaudon et al. (2012) were grouped into five categories (S3-1). The road network and canals that were initially incorporated into the arable LULC were specifically digitised on the État-Major map (and thus separated from the other LULCs). The map was also checked visually for LULC interpretation errors due to similar colours: in particular, pastures and meadows were difficult to distinguish on small polygons, and vineyards were easily confused with relief areas in forests. Finally, every forest patch smaller than 0.5 ha was merged into the adjacent patch (S3-2).

S3-1. Grouping of 1860 LULC categories

Digitised category (Salvaudon et al. 2012)	Final category
Forest	Forest
Vineyard	
Meadow	Arable
Marshy meadow	
Lowlands: crop – mountains: mountain pasture or rocks*	
Rangeland, pastured grassland	Pasture
Village	Built area
Pond, lake	
Gravel pits	Other
River	
Rocks	

* This LULC corresponds to the map background, to which several LULC were assigned, including roads, canals and bare rocks. These were corrected, but the distinction between "crops" and "mountain pasture or rocks" was not made, as we were not in a strict mountain region.

S3-2. Effect of 1860 land use map cleaning on the total area of the different land uses

1860 land use	Area (ha) before	Area (ha) after	Gain or loss
Forest	51741.82	51918.41	+ 0,34 %
Vineyard	11964.13	12101.32	+ 1,15 %
Crops	84854.86	84251.24	- 0,71 %
Pasture	36073.46	36554.93	+ 1,33 %
Meadows	2772.58	2572.40	- 7,22 %
Water	4457.10	4468.94	+ 0,27 %
Rocks	0.00	53.21	NA
Built area	1292.97	1236.31	- 4,38 %

We divided the built area layer into two categories: town centre and scattered houses. The town centre category was then extracted to create the town centre / old village map, considered stable from 1860 to 2010.

The 2010 LULC map was created from the combination of the IGN-IFN National Forest map, the BD TOPO® Bâti map and the regional land cover map and from a visual correction.

The National Forest map (<http://inventaire-forestier.ign.fr/spip/spip.php?rubrique53>; 1:25,000), created by the National Institute of Geographic and Forestry Information (IGN-IFN), was used to create the forest and pasture layer. It was digitised from the orthophotographs of 2005 (Vaucluse department) and 2009 (Alpes-de-Haute-Provence department) (<http://professionnels.ign.fr/bdortho-editions-anciennes>). The minimum forest patch size was 0.5 ha, and there was no area threshold for forest openings (the minimum patch size was 0.003 m²). All forest openings smaller than 0.5 ha and without any houses were embedded in the adjacent forest cover matrix (e.g. clearings) and all forest openings with a compactness

$((4\pi \times \text{area}) / (\text{square of perimeter}))$ lower than 0.1 and without any houses were embedded in the adjacent forest cover matrix (road or pathway opening).

The BD TOPO® Bâti 2008 map (<http://professionnels.ign.fr/bdtopo>; 1:5,000) was used to create the built area layer. To avoid bias and maximise the correspondence with the 1860 LULC map, on which urban areas were digitised as only one polygon, an urban tissue was generated in densely inhabited areas from a 50 m radius dilation-erosion process using ArcGIS 10.3.

The regional land cover map "Ocsol 2006" (2006, 1:50,000, opendata.regionpaca.fr/donnees/) was then used as a basis for all other LULCs: arable land, rocks and water. In order to correct its lack of precision compared with the other two maps, each LULC was visually examined with the help of the graphical land plot registration map (Registre Parcellaire Graphique, RPG, 2012) and orthophotographs (Vaucluse: 2009; Alpes-de-Haute-Provence: 2010).

Combining the different sources required applying the following priority rules:

1. The BD TOPO® Bâti map had priority over the IGN-IFN National Forest map openings: forest openings including at least one house and smaller than 1 ha were merged with built areas;
2. The IGN-IFN National Forest map had priority over all other layers:
 - a. Gaps smaller than 1 ha between the forest layer and built areas layer were incorporated into the adjacent built area polygon;
 - b. All forest and pasture polygons from the regional land cover map were merged with the adjacent polygon that shared the longer side, except for forests, which were created from the IGN-IFN National Forest map;
3. The BD TOPO® Bâti map had priority over the regional land cover map: all built area polygons from the regional land cover map were merged with the adjacent polygon that shared the longer side, except for built areas, which were created from the BD TOPO® Bâti map.

The initial 15 LULC resulting from the combination of the three maps were grouped into five LULC (S3-2).

S3-2. Source and code of each LULC

2010 LULC	Source and code
Forest	BD Forêt® v2: open and closed forests (with forest openings)
Arable	Ocsol 2006
Pasture	BD Forêt® v2: <i>garrigue</i> and grassland + photointerpretation on Ocsol 2006 natural vegetation categories
Built area	BD TOPO® Bâti (with 50 m buffer and forest openings including houses)
Other	Ocsol 2006

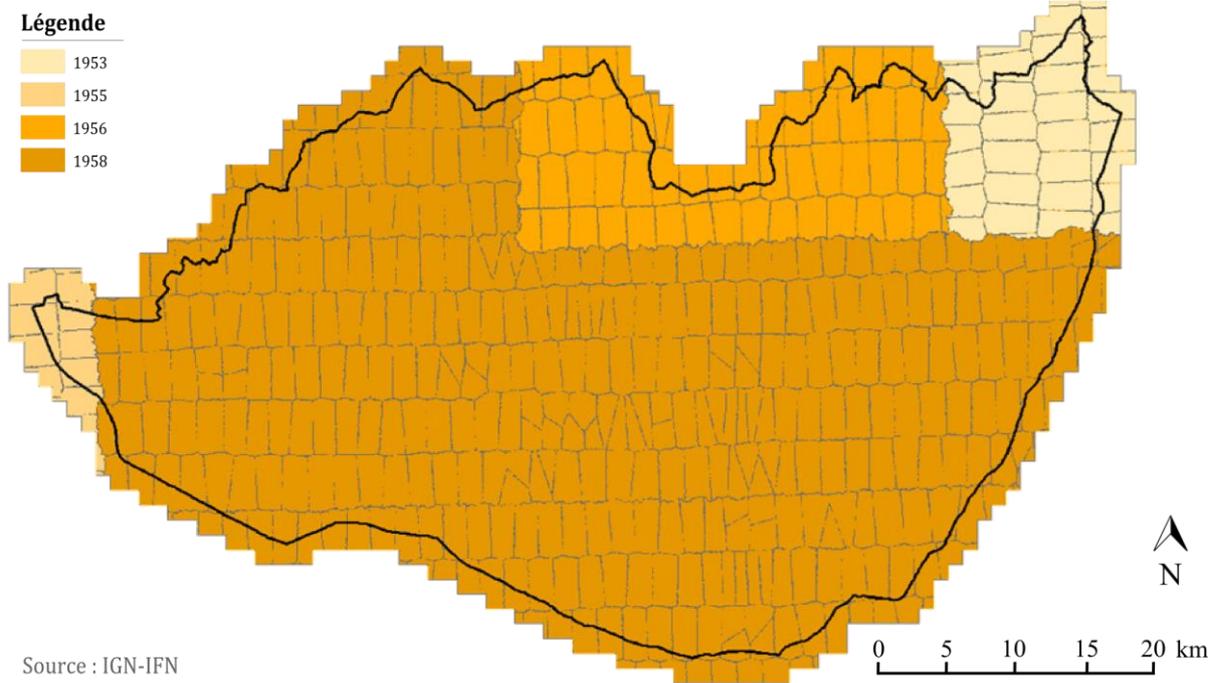
References

Favre C, Grel A, Granier E, Cosserat-Mangeot R, Bachacou J, Dupouey JL (2013) Digitalisation des cartes anciennes. Manuel pour la vectorisation de l'usage des sols et le géoréférencement des minutes 1:40 000 de la carte d'Etat-Major (v. 12.7.3). INRA, Nancy, pp. 54

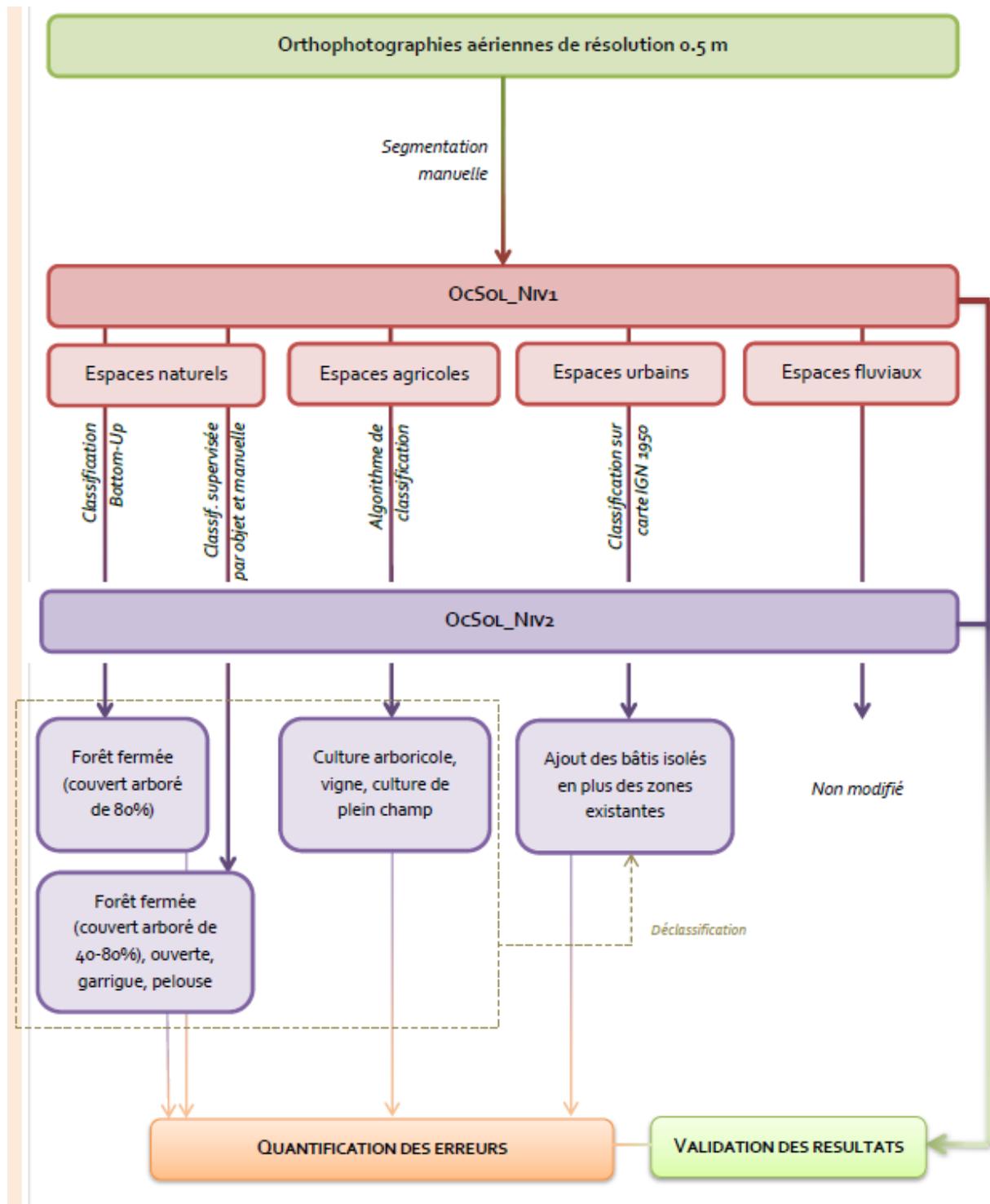
Salvaudon A, Hamel A, Grel A, Rossi M, Vallauri D (2012) Notice de la carte des forêts anciennes du Parc Naturel Régional du Lubéron (1:40000) avec référence aux autres usages du sol. pp. 18

Annexe 9. Tableau d'assemblage des ortho-photographies de la BD ORTHO® Historique

La majorité des dalles photographiques ayant servi à construire à la BD ORTHO Historique sur le territoire du PNRL date de 1958 (81 %), les autres datant de 1953 (6 %), 1955 (1 %) et 1956 (12 %).



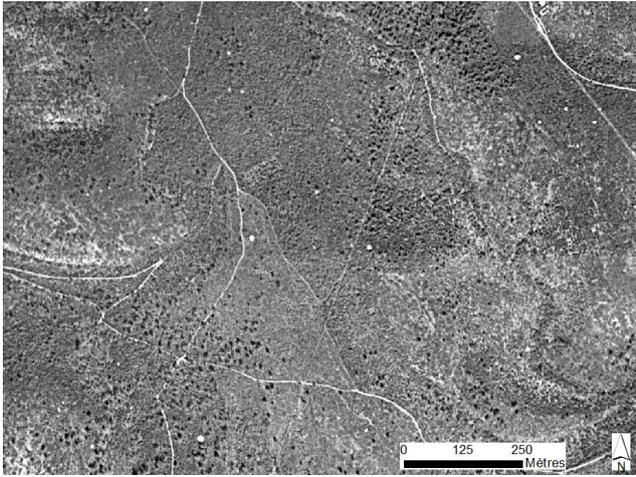
Annexe 10. Méthodologie de création de la couche d'occupation du sol de 1958 (Horde, 2016)



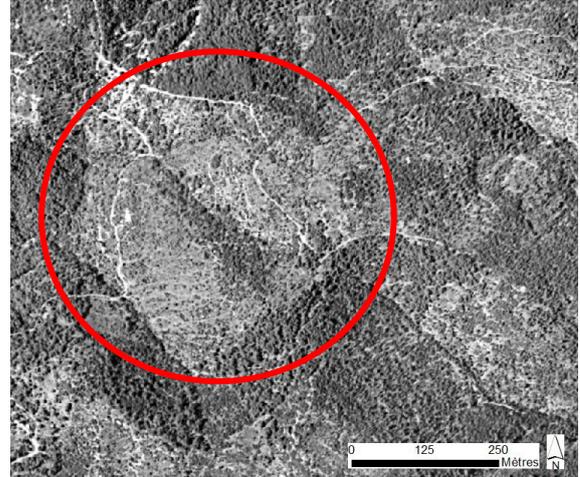
Référence

Horde, A., 2016. Cartographie des occupations du sol du PNR du Luberon en 1958 et étude des évolutions depuis 1860. In. Irstea, Aix-en-Provence.

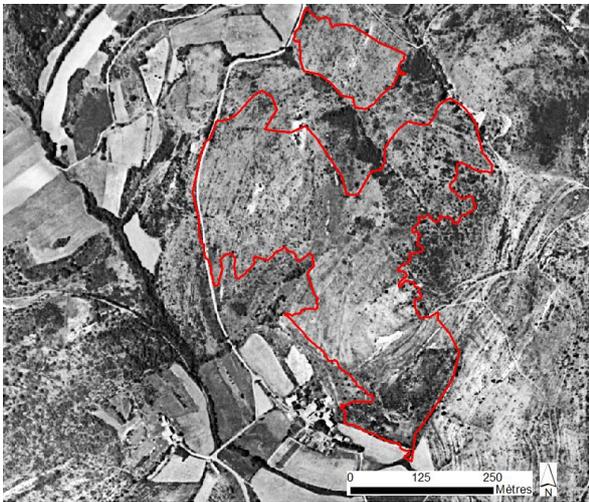
Annexe 11. Photo-interprétation des photographies de 1953-1958



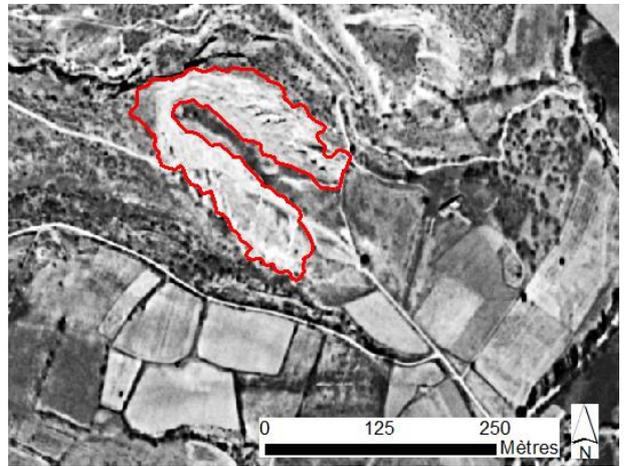
Forêt fermée



Forêt ouverte



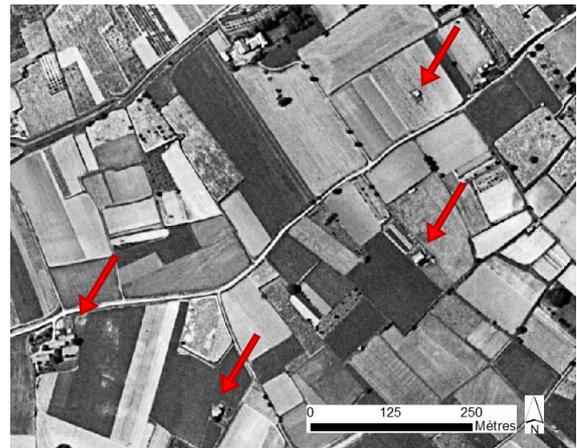
Lande, garrigue, maquis



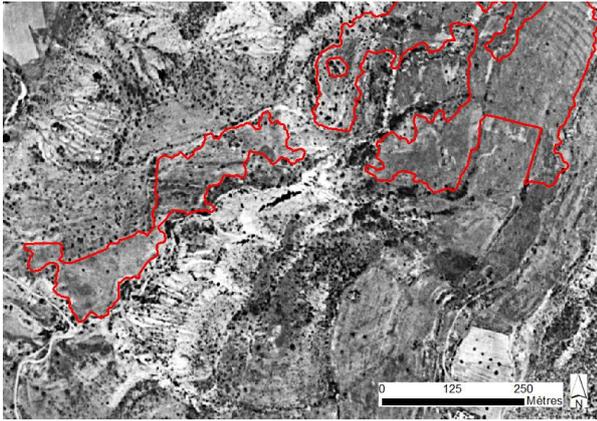
Roche nue



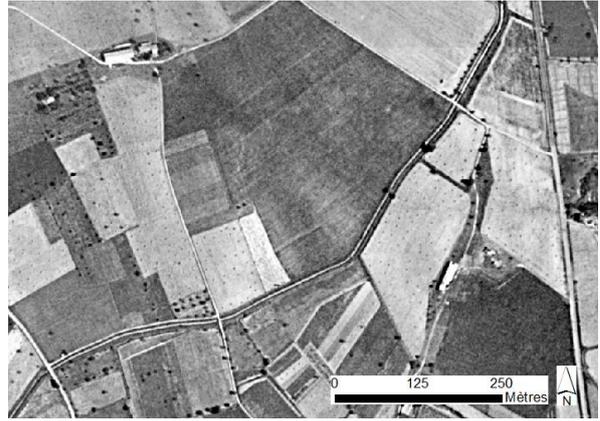
Bâti (village)



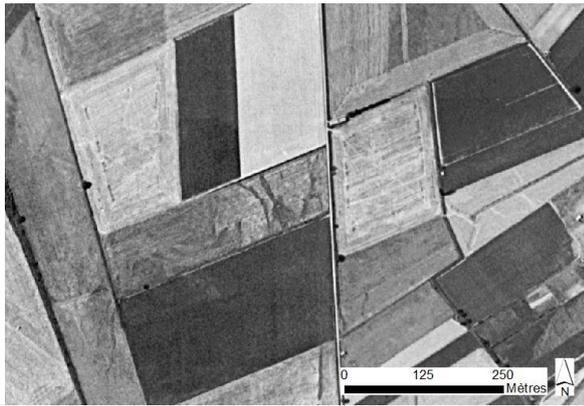
Bâti (diffus)



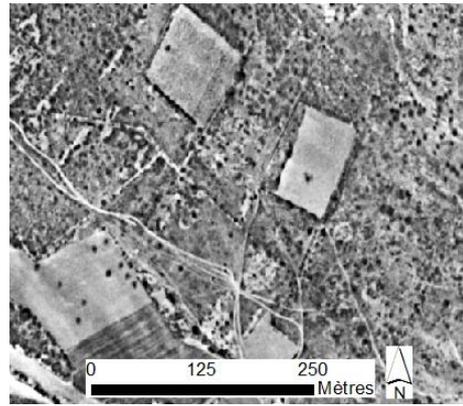
Pelouse pâturée



Prairies de fauche ou cultures moissonnées



Culture de plein champ



Cultures de lavandin



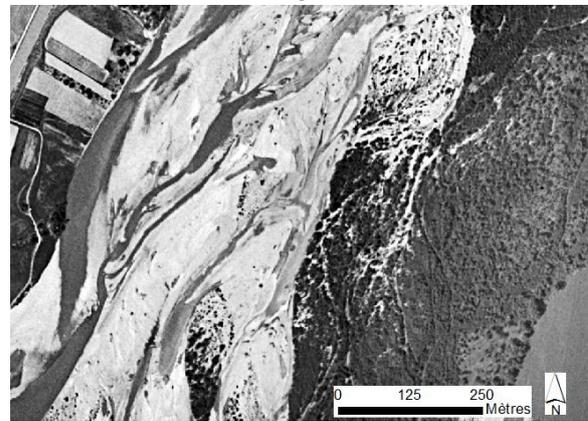
Oliveraies



Vergers



Vignes



Eau

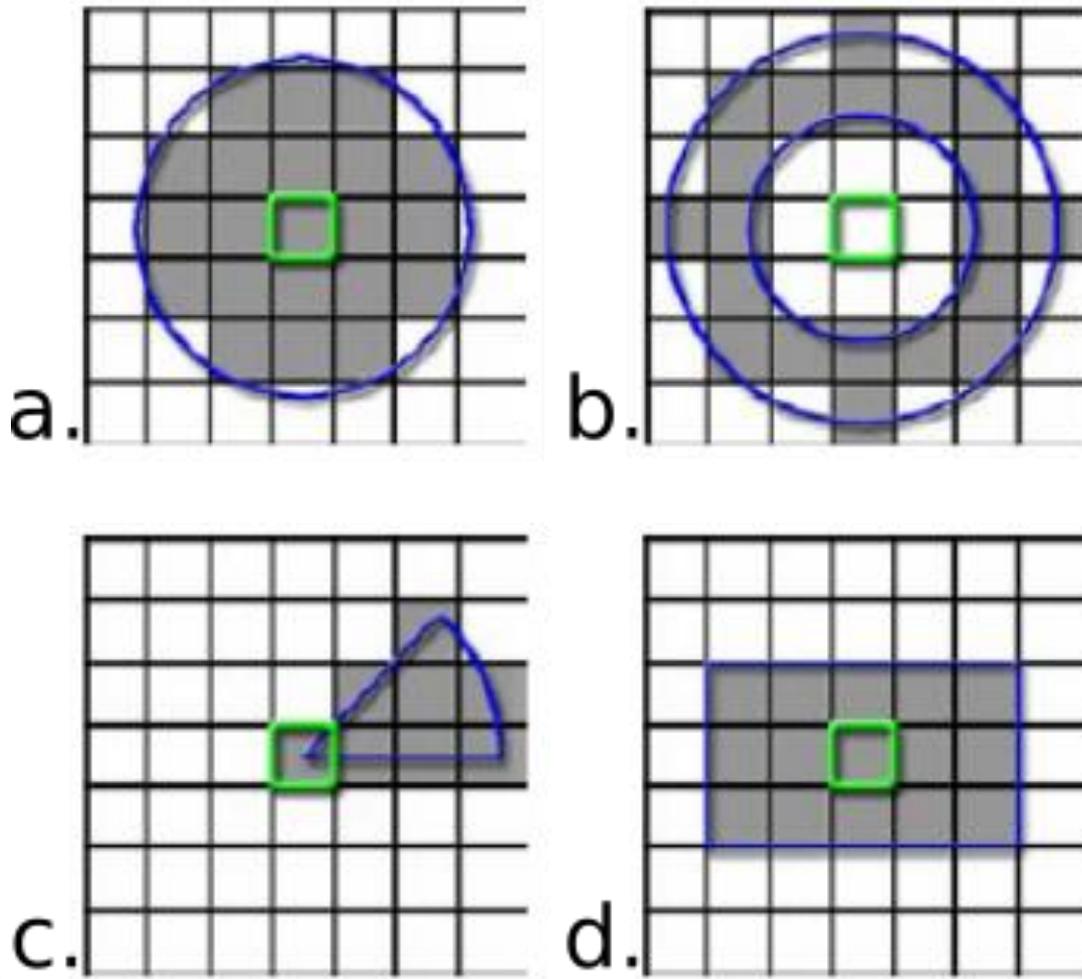
Annexe 12. Erreurs engendrées par la segmentation sur les occupations du sol de 1953-1958

L'occupation du sol de 1958 de chacun des 1916 points utilisés dans les analyses spatiales a été photo-interprétée à l'aide de la BD ORTHO® Historique. Cela afin de vérifier la justesse de la carte des occupations du sol de 1958 réalisée par segmentation manuelle et automatique.

	Bons	Corrigés	Somme	% correspondance	% erreur
1.Forest	764	149	913	83,68%	16,32%
2.Crop.field	334	41	375	89,07%	10,93%
2.Tree.crop	38	89	127	29,92%	70,08%
2.Vineyard	104	267	371	28,03%	71,97%
3.Pasture	53	22	75	70,67%	29,33%
4.Built	12	11	23	52,17%	47,83%
5.Water	29	3	32	90,63%	9,38%
	1334	582	1916	69,62%	30,38%

	Bons	Corrigés	Somme	% correspondance	% erreur
1.Forest	764	149	913	83,68%	16,32%
2.Arable.land	831	42	873	95,19%	4,81%
3.Pasture	53	22	75	70,67%	29,33%
4.Built	12	11	23	52,17%	47,83%
5.Other	29	3	32	90,63%	9,38%
	1689	227	1916	88,15%	11,85%

Annexe 13. Méthodes de calcul de l'indice de position topographique (TPI)

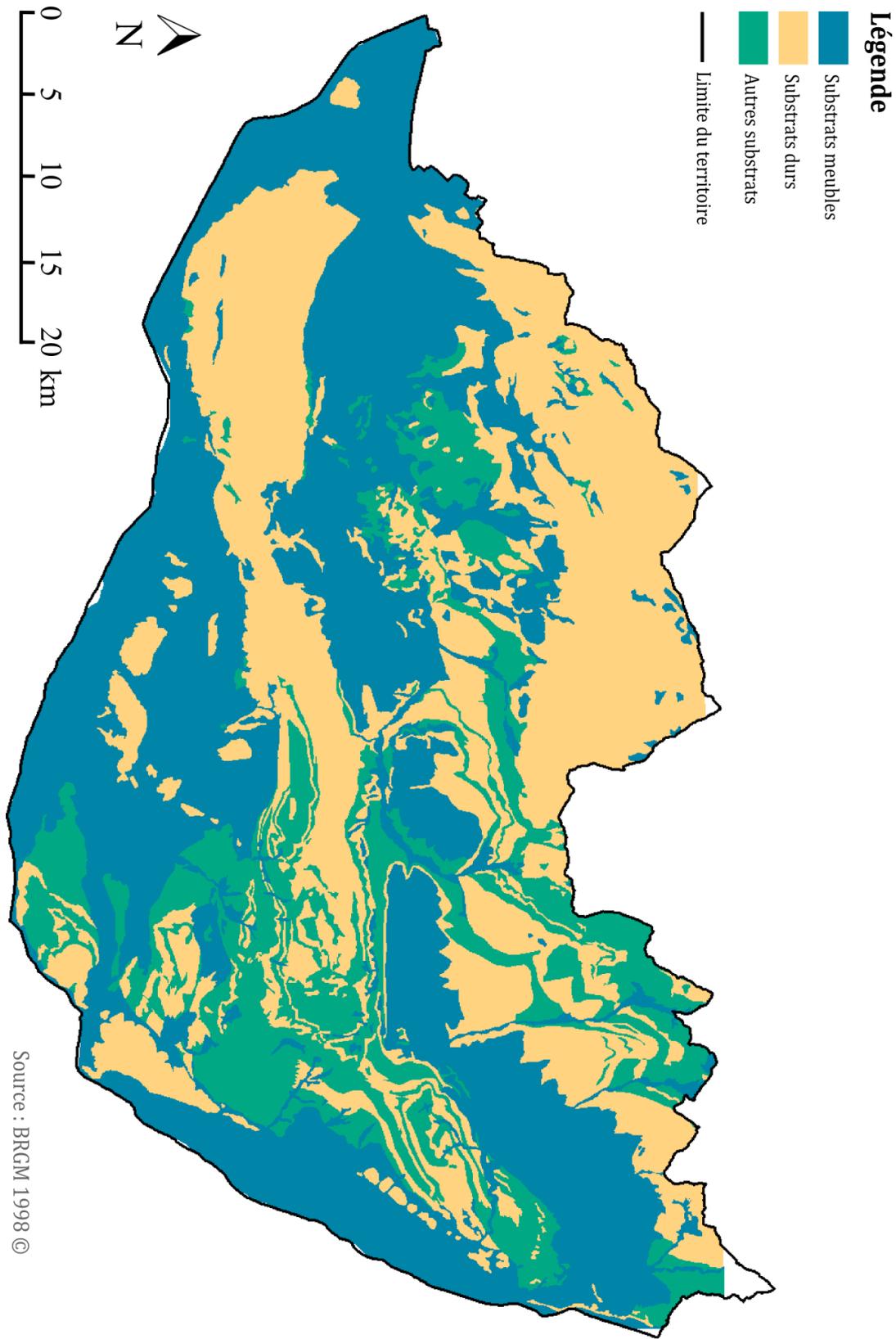


a. cercle ; b. anneau ; c. cône ; d. rectangle {Jenness, 2006 #4757}

Annexe 14. Regroupement des formations géologiques en types de substrat

Types de substrats	Surface (ha)	Groupes de substrats	Surface (ha)	Formations géologiques
Substrats meubles	86 672 (44%)	Alluvions	31 294 (16%)	Dépôts fluviatiles (terrasses de Lauris) ; Dépôts fluviatiles ; Dépôts fluviatiles ; Dépôts fluviatiles
		Calcaires sableux et molasses	37 101 (19%)	Molasse calcaire et sablo-marneuse ; Sables et molasse ; Molasse de Cucuron, marnes et sables de Cabrières-d'Aigues
		Colluvions	18 277 (9%)	Colluvions
Substrats durs	72 905 (38%)	Calcaires	68 770 (36%)	Calcaires gréseux a Orbitolines et Rhynchostreon columbum ; Calcaires lacustres ; Eboulis recents ; Calcaires lacustres, sables argilo-silteux roses a Bulimes et encroutements carbonates ou siliceux ; Calcaires a Cyrenes et argiles du Maronnier ; Oligocene indifferencie ; Calcaires de la Fayette ; Calcaires de Campagne-Calavon ; Calcaires de Vacheres ; Calcaires et lignites de Sigonce ; Calcaires de Reillanne ; Calcaires des Mourres ; Calcaires lithographiques ("Facies tithonique") ; Calcaires lacustres ; Limons ; Calcaires ; Calcaires du Grand Luberon ; Calcaires et calcaires argileux ; Calcaires bioclastiques inferieurs ; Calcaires a silex et bioclastiques ; Calcaires a Rudistes ; Calcaires a silex et bioclastiques ; Calcaires argileux et marnes bleues aptiens ; Calcaires a Rudistes ; Calcaires bioclastiques superieurs
		Conglomérats	4135 (2%)	Brèches du Petit et du Grand Luberon ; Megabrèches ; Brèche de Cucuron ; Conglomérats (Valensole 1) ; Olistolithes du Crétacé ; Conglomérats (Valensole 2)
		Magmatiques	9 (0%)	Intrusion de Lherzolithé
Autres substrats non productifs	34 466 (18%)	Marnes	17 343 (9%)	Marnes suprasalifères de Manosque ; Marnes de la Mort d'Imbert ; Marnes de Caseneuve, marnes et grès verts de Murs ; Marnes de Viens ; Marnes de la Tuilerie ; Marnes et calcaires argileux ; Marnes de Ratavoux ; Marnes et marno-calcaires ; Marnes et marno-calcaires ; Marnes bleues
		Sables, grès et ocre	8757 (5%)	Sables et argiles d'altération du paléokarst du Coulon ; Sables argileux barioles ; Sables rouges et blancs alternes ; Sables glauconieux ; Grès verts marins glauconieux ; Facies d'altération : sables ocreux, sables blancs, cuirasses ferrugineuses et siliceuses (Ocre d'Apt)
		Substrat complexe	8357 (4%)	Formation détritique de base : argiles sableuses colorées et sables rouges et blancs ; Facies détritiques duranciens

Annexe 15. Carte des substrats géologiques du PNRL

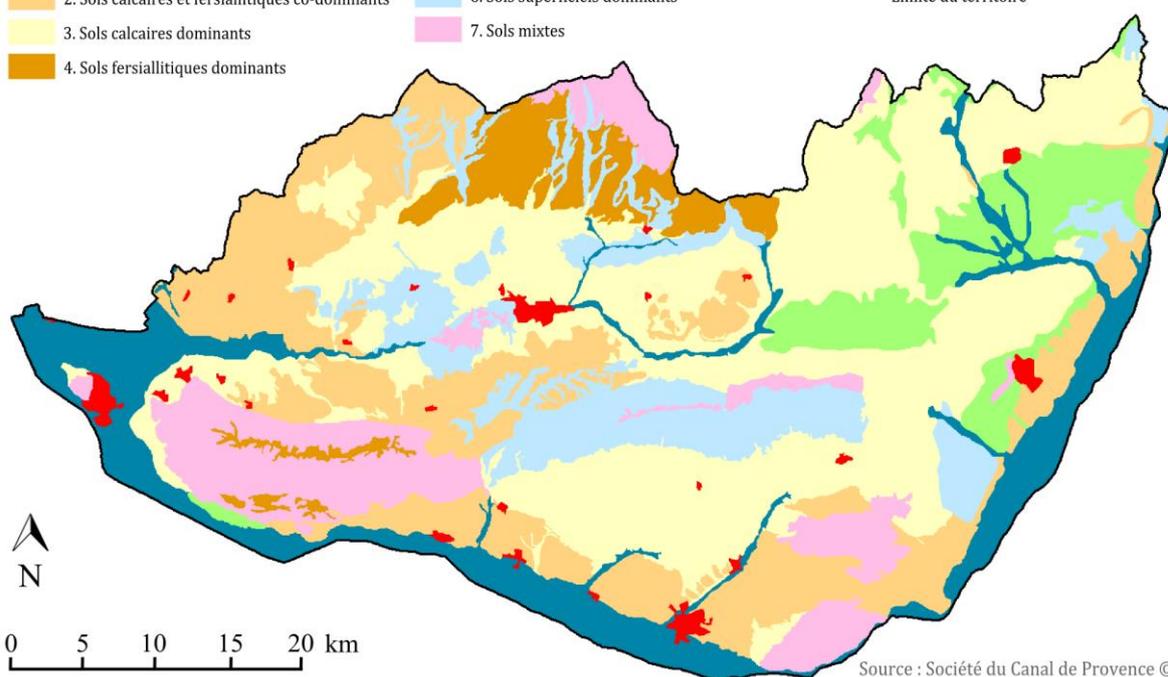


Annexe 16. Regroupement des UCS en 8 types de sol

Code	Groupes de sols	Surface (ha)		UCS
1	Sols alluviaux	22 694	12%	1.04B_84 ; 1.04C_84 ; 1.04E_84 ; 1.04E_04 ; 1.71A_84 ; 1.71A_04
2	Sols calcaires & fersiallitiques co-dominants	39 128	20%	3.04D_84 ; 3.04D_04 ; 4.23B_84 ; 4.54A_84 ; 5.52B_84
3	Sols calcaires dominants	66 449	34%	3.71A_84 ; 4.51A_84 ; 4.54B_84 ; 5.05A_84 ; 5.19A_04 ; 5.29B_84 ; 5.51A_84 ; 5.52A_84 ; 5.53B_04
4	Sols fersiallitiques dominants	9 114	5%	4.21A_84 ; 5.23C_84 ; 7.23F_84 ; 7.23F_04
5	Sols superficiels & sols calcaires co-dominants	13 745	7%	5.09C_04 ; 5.52A_04 ; 5.53A_04 ; 5.78C_84
6	Sols superficiels dominants	21 644	11%	5.22A_04 ; 5.23G_84 ; 5.23H_84 ; 5.23I_84 ; 5.26A_84 ; 5.56A_04 ; 5.79A_84
7	Sols mixtes	19 810	10%	5.23D_84 ; 5.23E_84 ; 5.23I_04 ; 5.23J_84 ; 5.82A_04 ; 7.20D_04 ; 7.23E_84 ; 7.51B_84
0	Zones urbanisées	2 383	1%	00_84 ; 00_04
	Total	194 968	100%	

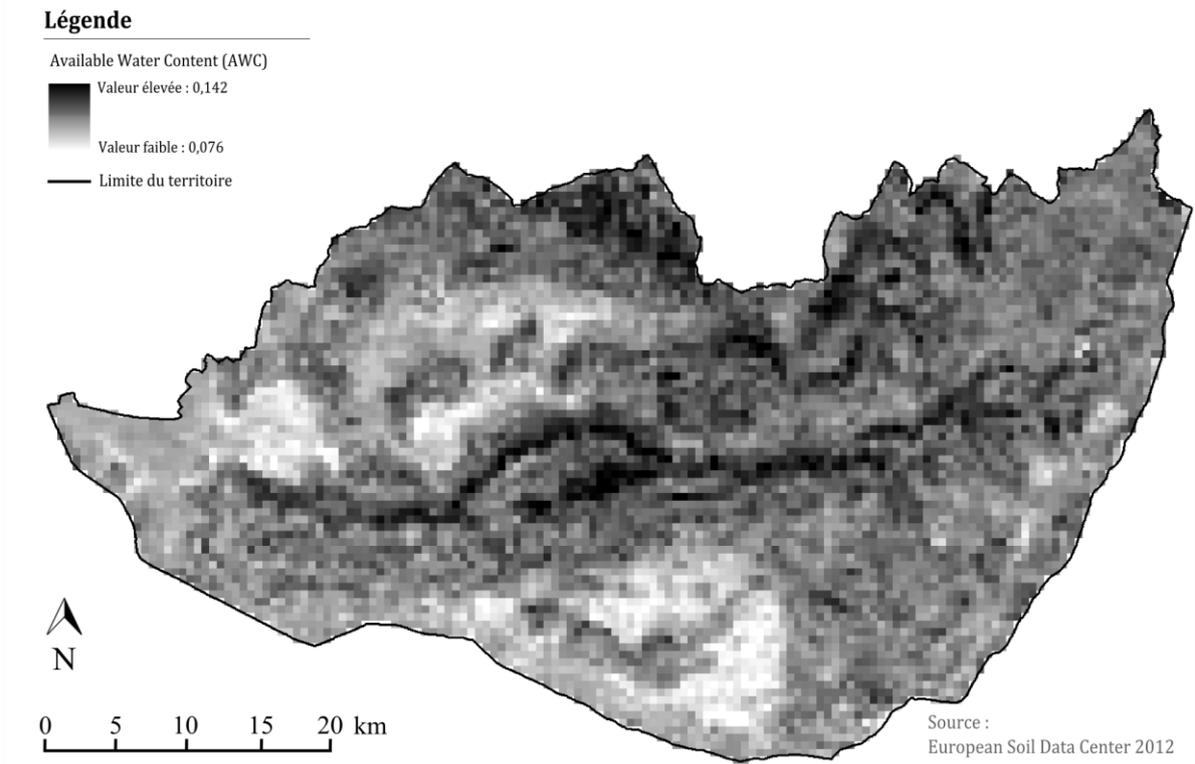
Légende

	1. Sols alluviaux		5. Sols superficiels et sols calcaires co-dominants		0. Zones urbanisées
	2. Sols calcaires et fersiallitiques co-dominants		6. Sols superficiels dominants		Limite du territoire
	3. Sols calcaires dominants		7. Sols mixtes		
	4. Sols fersiallitiques dominants				

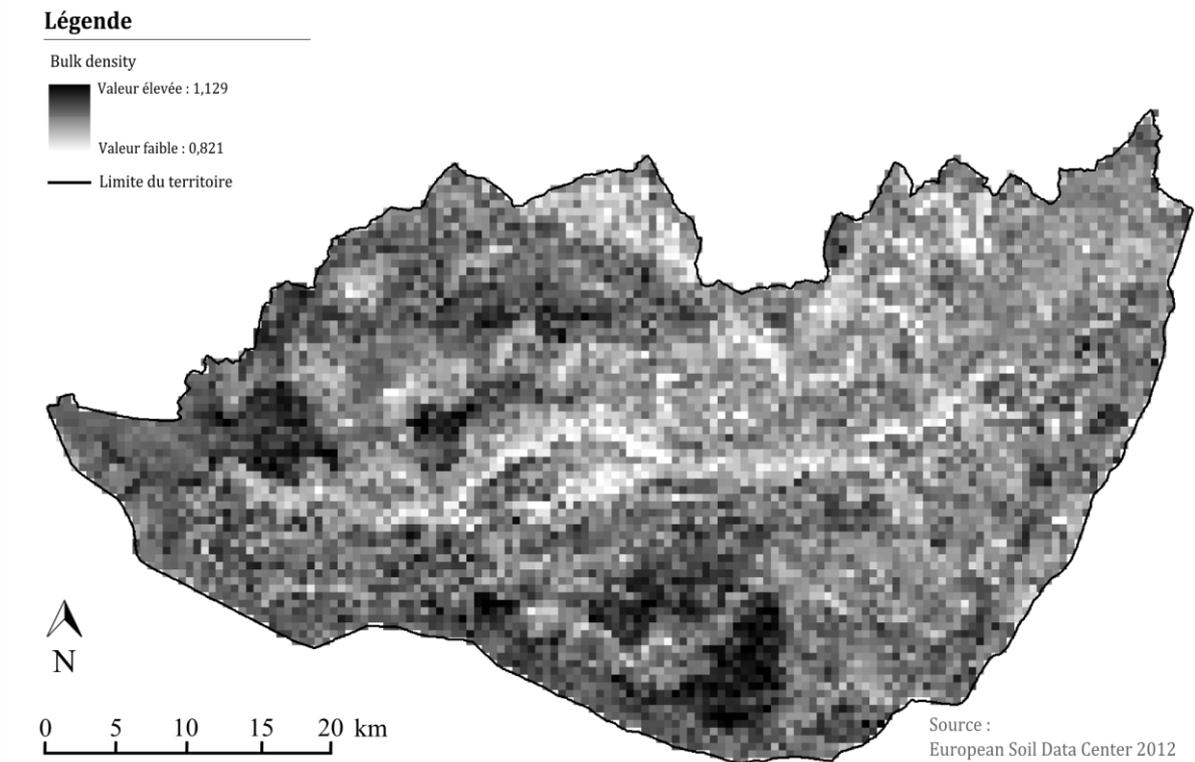


Carte des sols du PNRL à partir du regroupement des UCS

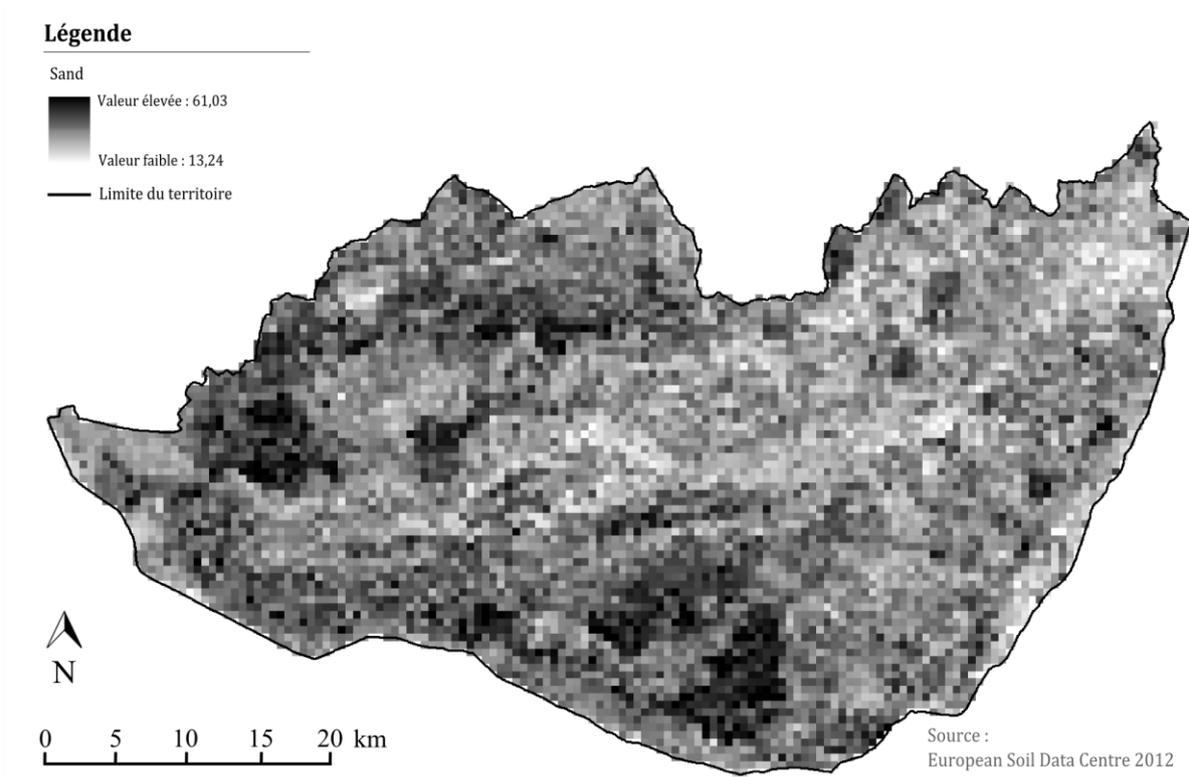
Annexe 17. Données de l'ESDAC sur le PNRL



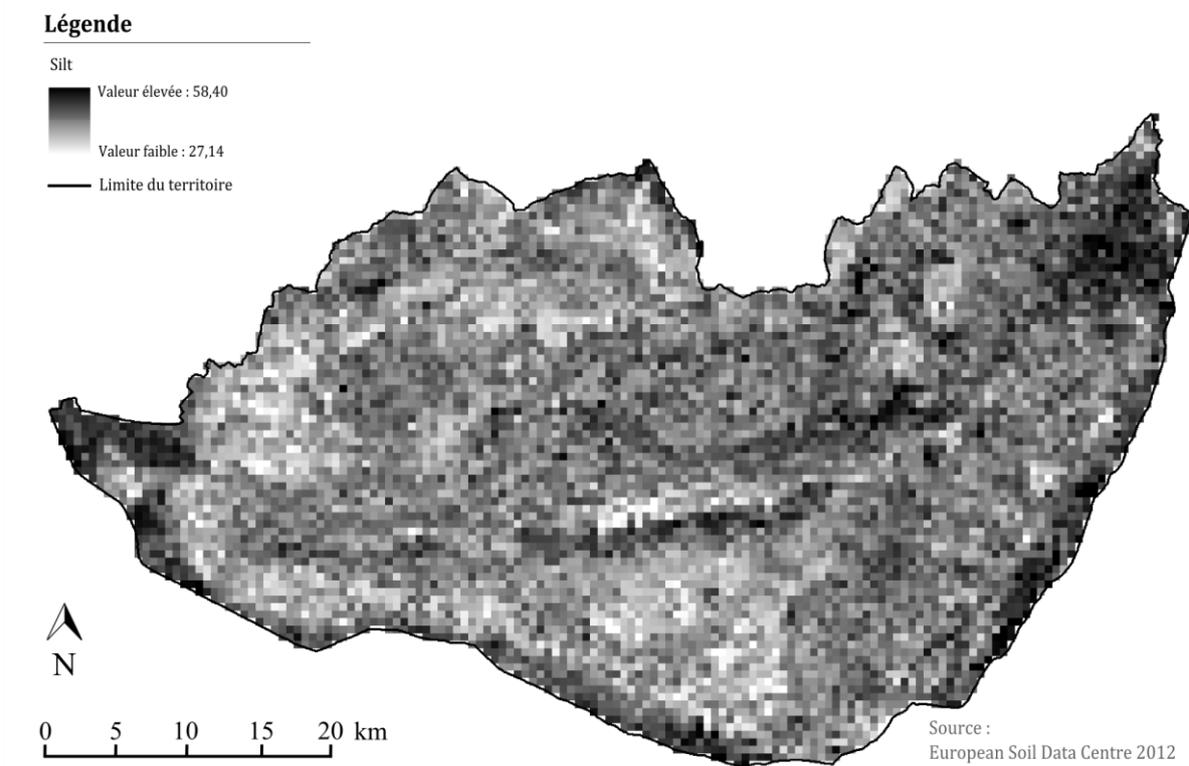
Réserve en eau du sol (AWC)



Densité du sol (BULK)



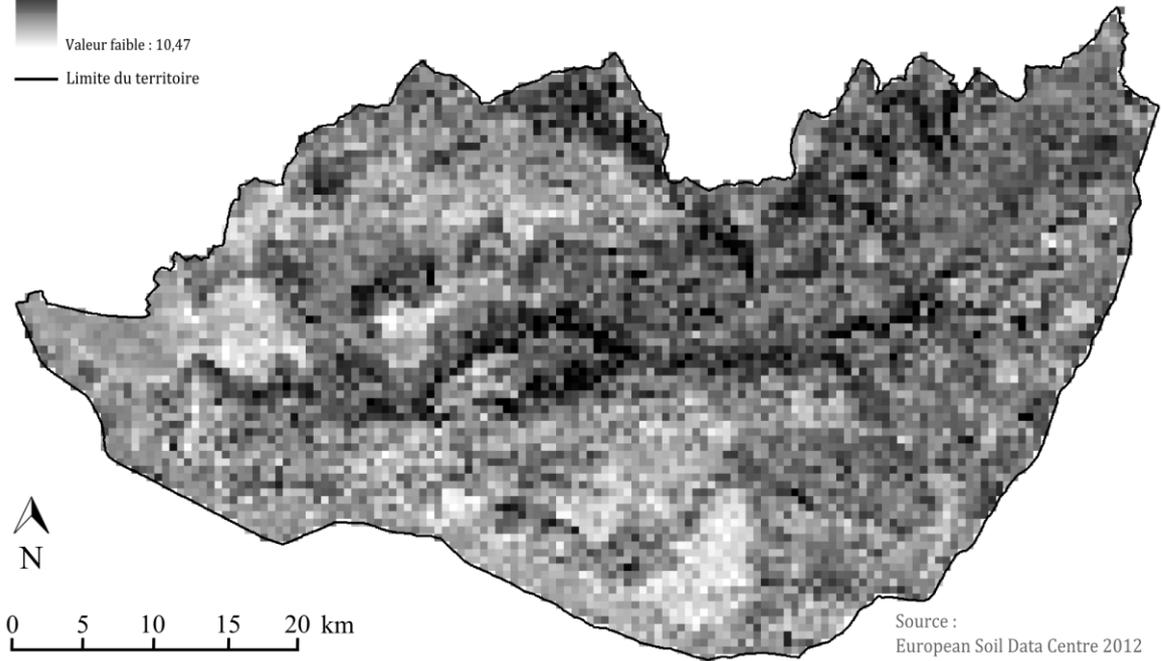
Teneur en sables du sol (SAND)



Teneur en limons du sol (SILT)

Légende

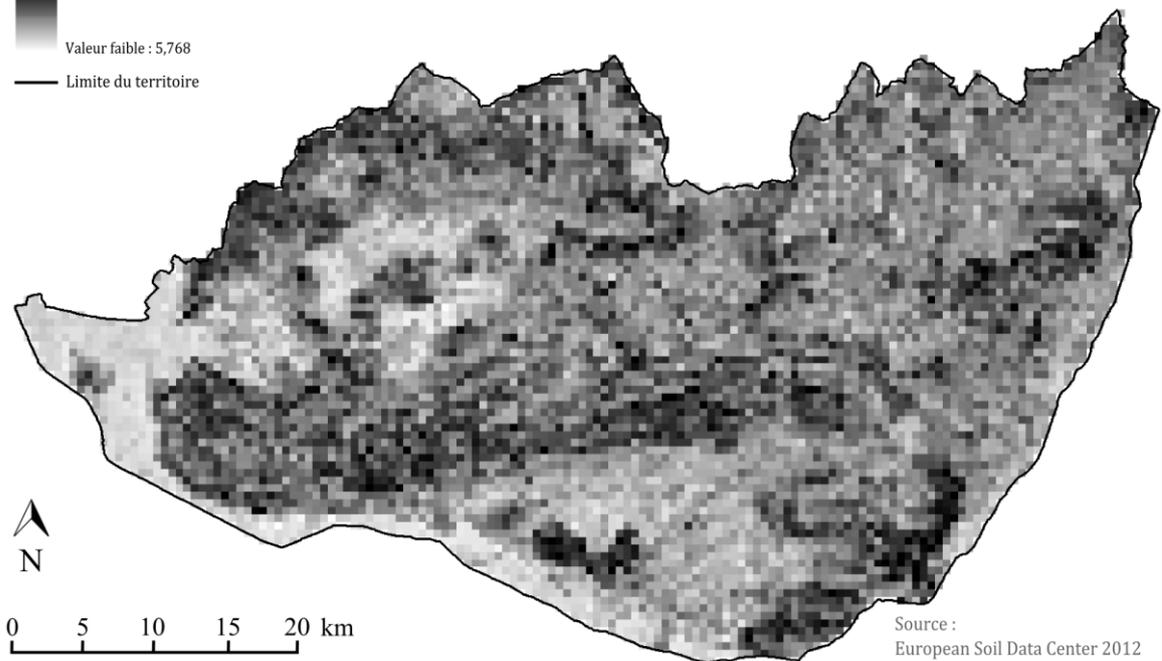
Clay
Valeur élevée : 44,04
Valeur faible : 10,47
— Limite du territoire



Teneur en argiles du sol (CLAY)

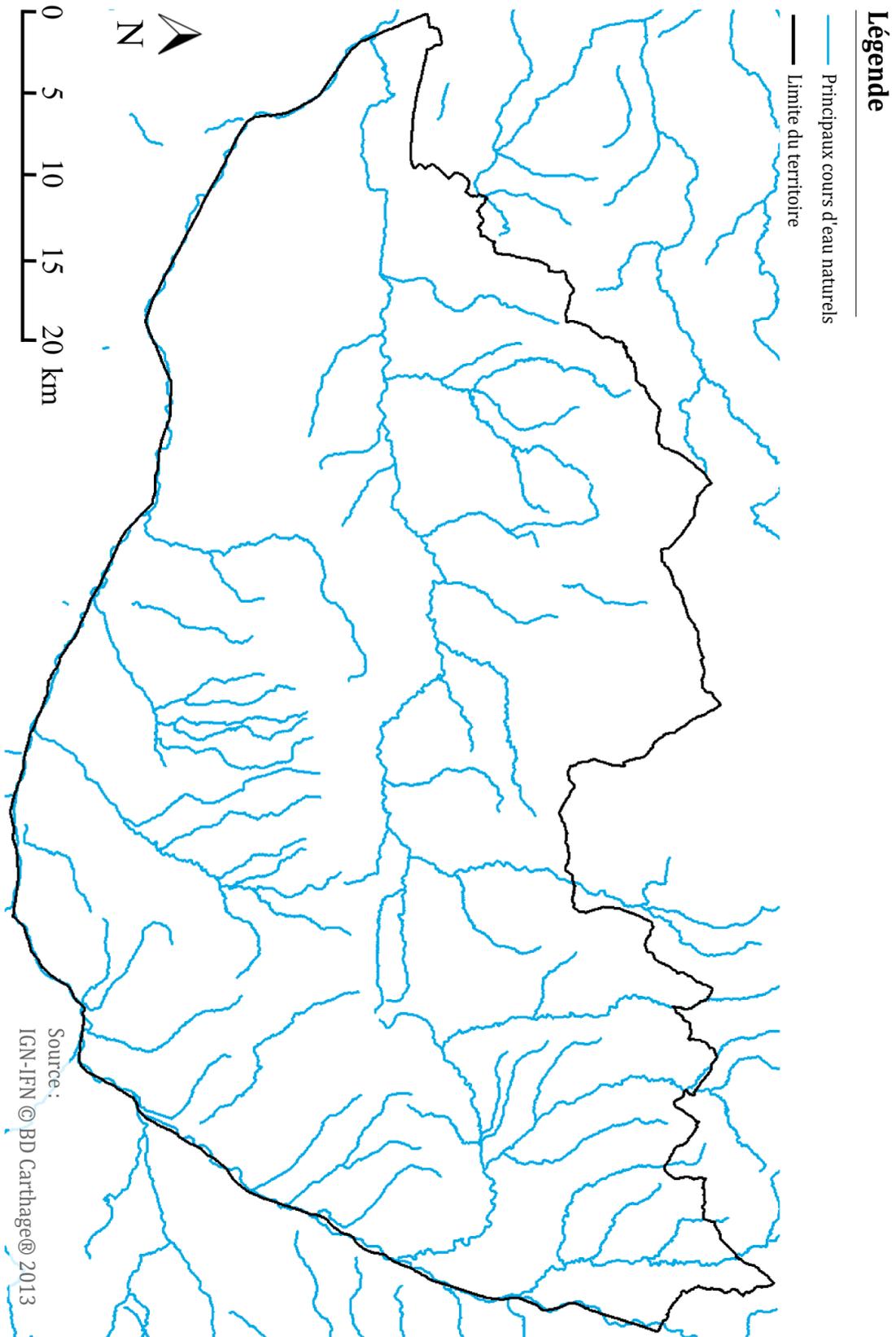
Légende

Coarse fragment content
Valeur élevée : 37,719
Valeur faible : 5,768
— Limite du territoire

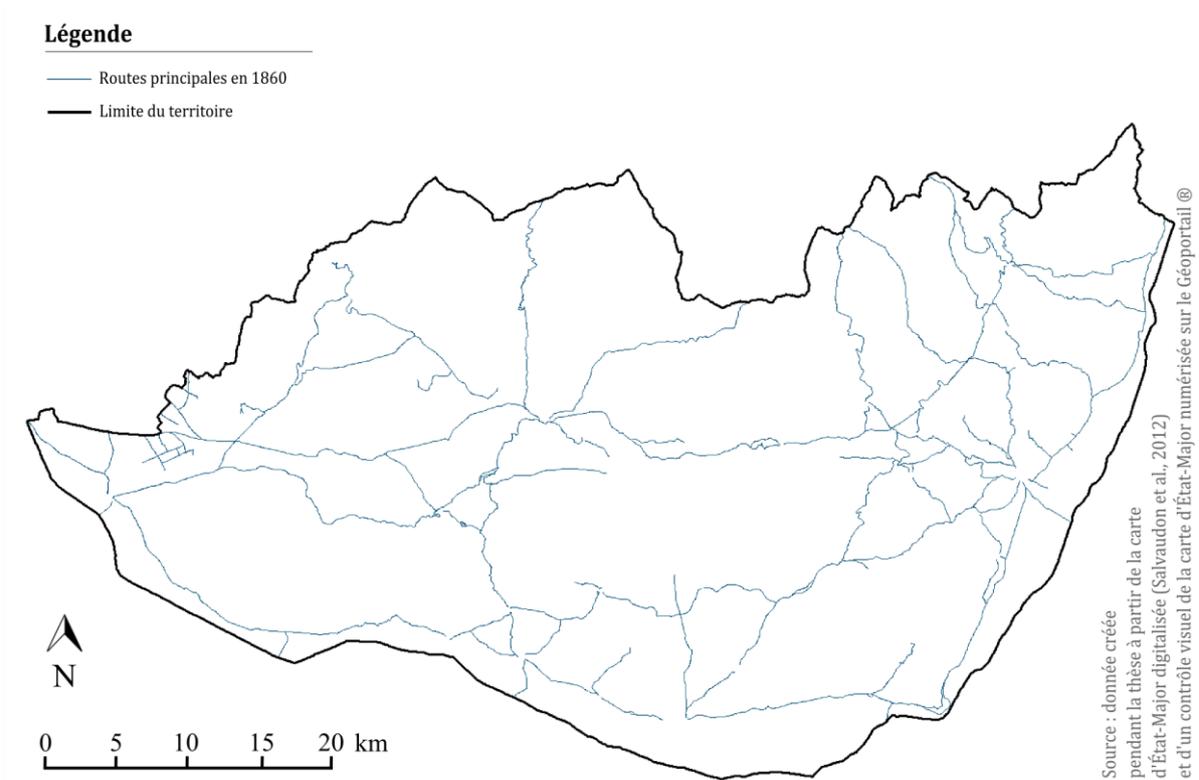


Teneur en éléments grossiers du sol (COARSE.F)

Annexe 18. Réseau de cours d'eau du PNRL



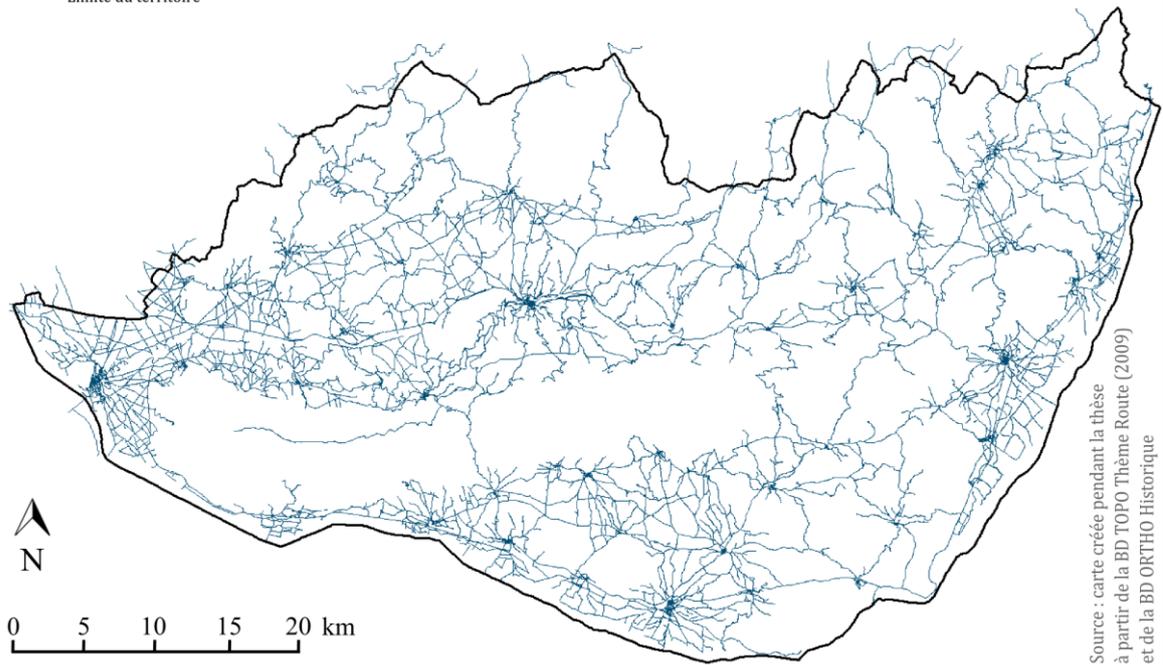
Annexe 19. Réseau routier principal de 1860, 1958 et 2010 du PNRL



Réseau routier principal du PNRL en 1860

Légende

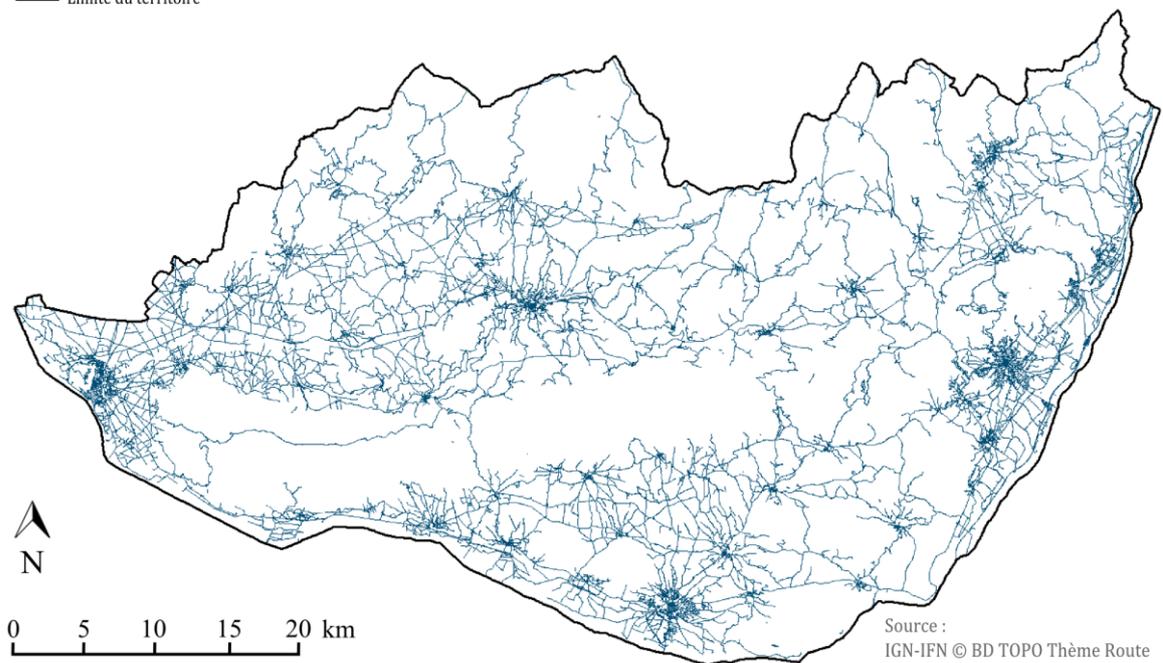
- Routes principales en 1958
- Limite du territoire



Réseau routier principal du PNRL en 1958

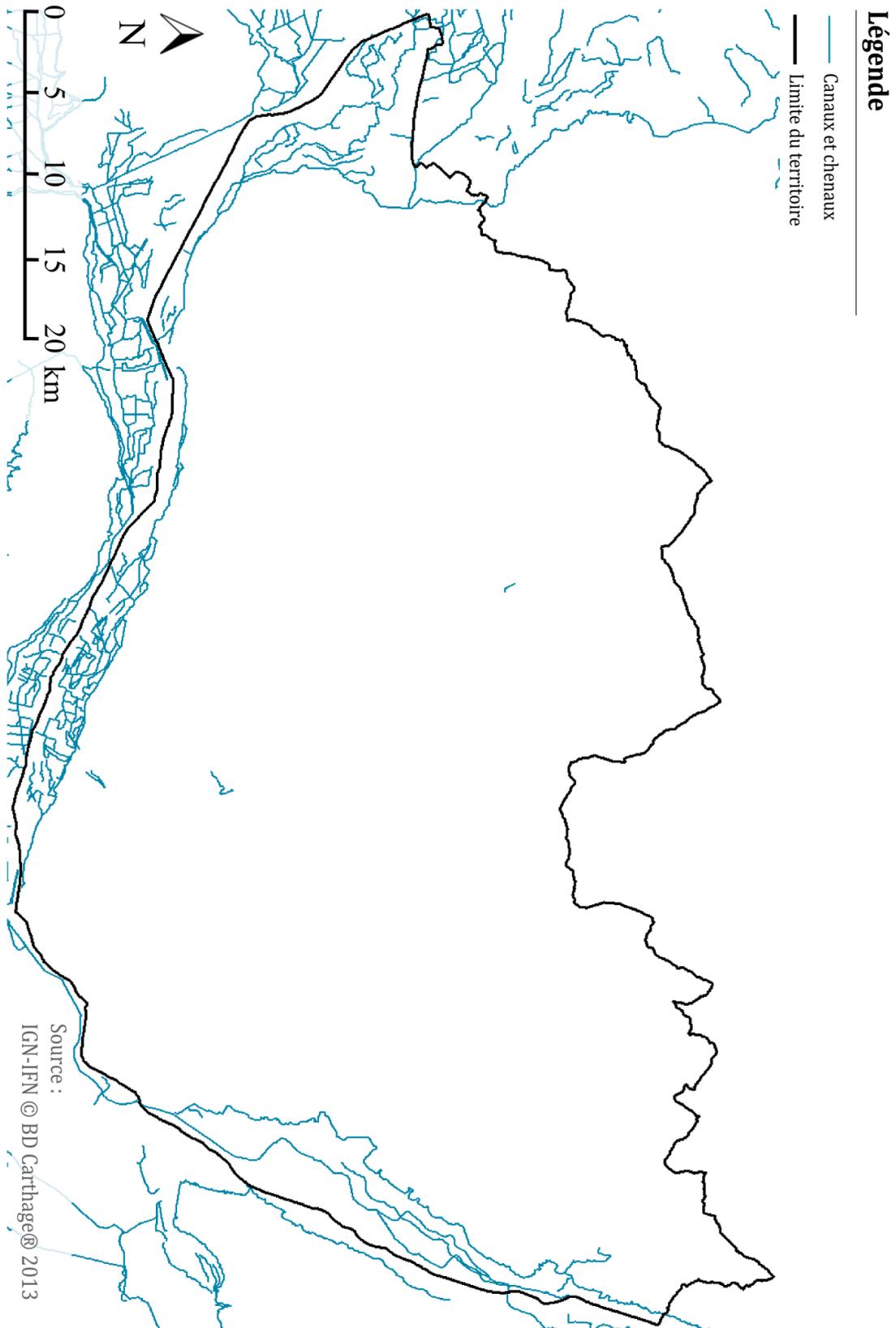
Légende

- Routes principales en 2010
- Limite du territoire



Réseau routier principal du PNRL en 2010

Annexe 20. Réseau de canaux du PNRL



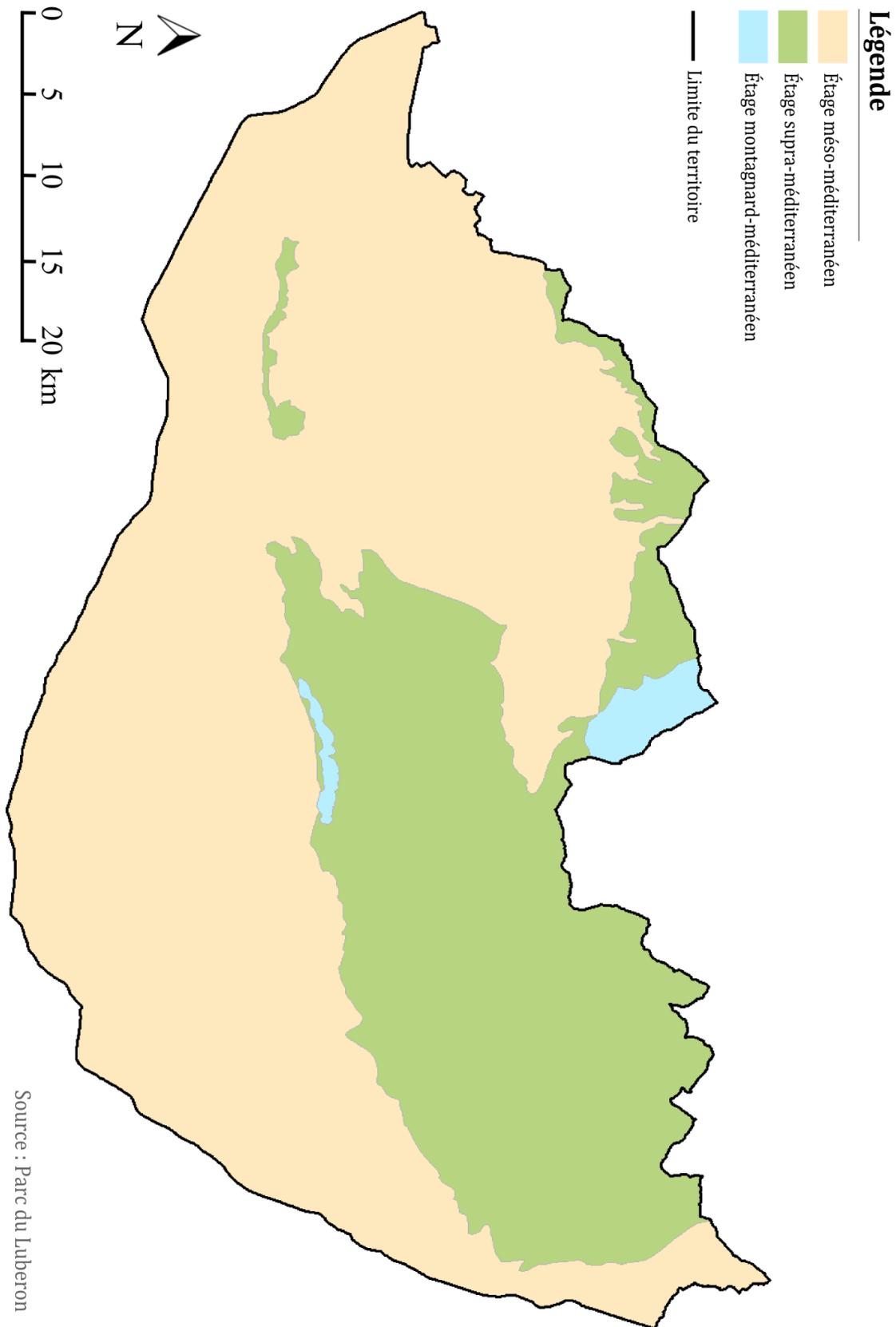
Annexe 21. Regroupement des peuplements forestiers en essences principales

code tfv	Nom IFN (Forêts)	Essence dominante
FF2-65-65	Foret fermée de cèdre	Cèdre
FF32-65-00	Foret fermée a mélange de cèdre et de feuillus	
FF1-01-01	Foret fermée d'autres chênes décidus	Chêne pubescent
FF1-05-05	Foret fermée de chêne pubescent	
FO1G01-01	Foret ouverte de chênes décidus	
FF1-06-06	Foret fermée de chêne vert	Chêne vert
FF31-06-00	Foret fermée a mélange de chêne vert et conifères	
FO1-06-06	Foret ouverte de chêne vert	
FO31-06-00	Foret ouverte a mélange de chêne vert et conifères	
FF2-00	Foret fermée de conifères en ilots (inf 2ha)	Conifères indifférenciés
FF2-90-90	Foret fermée de plusieurs autres conifères autres que pin	
FF2G61-61	Foret fermée de sapin ou d'épicéa pur ou en mélange	
FF2-00-00	Foret fermée de plusieurs conifères (pins >25% et autres conifères >25%)	
FF1-00	Foret fermée de feuillus purs en ilots (inf 2ha)	Feuillus indifférenciés
FF1-00-00	Foret fermée de plusieurs feuillus sans qu'une essence ne soit pure	
FF1-49-49	Foret fermée d'un autre feuillu (<i>autre que Q ilex & Q pubescens</i>)	
FO1-00-00	Foret ouverte d'autres feuillus	
FO1-00	Foret ouverte de feuillus purs en ilots	
FO0	Foret ouverte incident	
FF1-09-09	Foret fermée de hêtre	Hêtre
FF0-02	Coupe, incident ou régénération naturelle (foret fermée)	Inconnu
FF32-80-00	Foret fermée a mélange d'autres pins et feuillus	Mixte
FF32-90-00	Foret fermée a mélange d'autres conifères et feuillus	
FF32-00	Foret fermée a mélange de conifères prépondérants et feuillus en ilots	
FF31-00-00	Foret fermée a mélange d'autres feuillus et conifères	
FF31-00	Foret fermée a mélange de feuillus prépondérants et conifères en ilots	
FO32-90-00	Foret ouverte a mélange d'autres conifères et feuillus	
FO31-00-00	Foret ouverte a mélange d'autres feuillus et conifères	
FO3-00	Foret ouverte a mélange de feuillus et conifères en ilots	
FO32-80-00	Foret ouverte a mélange d'autres pins et feuillus	
FP	Peupleraie	
FF2-57-57	Foret fermée de pin d'Alep	Pin d'Alep
FF32-57-00	Foret fermée a mélange de pin d'Alep et feuillus	
FO2-57-57	Foret ouverte de pin d'Alep	
FO32-57-00	Foret ouverte a mélange de pin d'Alep et feuillus	
FF2-51-51	Foret fermée de pin maritime	Pin maritime
FF32-51-00	Foret fermée a mélange de pin maritime et feuillus	
FO2-51-51	Foret ouverte de pin maritime	
FF2G53-53	Foret fermée de pin laricio ou pin noir pur ou en mélange	Pin noir
FF2-52-52	Foret fermée de pin sylvestre	Pin sylvestre
FF2-80-80	Foret fermée de plusieurs pins sans qu'une essence ne soit pure	Pins indifférenciés
FF2-81-81	Foret fermée d'un autre pin (autre que pins distingués précédemment)	
FO2-90-90	Foret ouverte d'autres conifères mélanges ou purs	
FO2-00	Foret ouverte de conifères purs en ilots	
FO2-80-80	Foret ouverte de pins mélanges ou autres pins purs	
FF0-01	Reboisement	Reboisement
FF1-14-14	Foret fermée de robinier	Robinier

X. Annexes

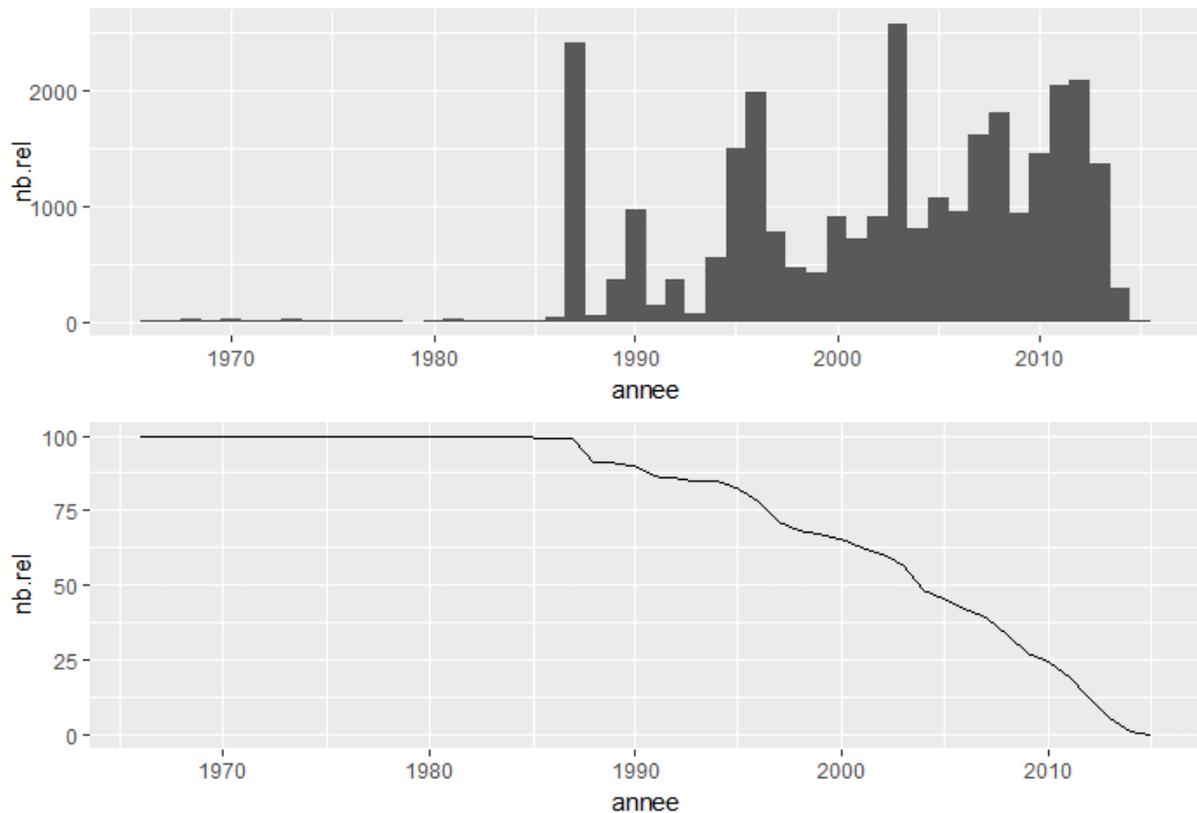
code tfv	Nom IFN – Autres formations végétales	Groupe
LA4-46	Délaissé de cultures, au voisinage de terrains agricoles, généralement de petite étendue avec des limites nettes, ou culture récemment abandonnée et déjà embroussaillée	Abandon cultural
LA4-49	Lande située à l'intérieur ou en bordure de peuplements forestiers autres que les boisements lâches et formant elle-même la dominante du paysage, dans zone méditerranéenne	Garrigue
LA4	Lande a ligneux bas sup 25% (inf 2ha)	
LA4-42	Lande située à l'intérieur ou en bordure de peuplements forestiers autres que les boisements lâches et formant elle-même la dominante du paysage, hors zone méditerranéenne	
LA6-69	Formation pastorale située à l'intérieur ou en bordure de peuplements forestiers ou formant elle-même la dominante du paysage, dans zone méditerranéenne	Pâturage
LA6-68	Formation pastorale (comportant moins de 25% de ligneux bas) située au-dessus de la limite altitudinale de la végétation forestière	
LA6-62	Formation pastorale située à l'intérieur ou en bordure de peuplements forestiers ou formant elle-même la dominante du paysage, en dessous de la limite altitudinale de la végétation forestière	
LA6	Formation herbacée a ligneux bas inf 25% (inf 2ha)	Pelouse

Annexe 22. Étages de végétation sur le PNRL



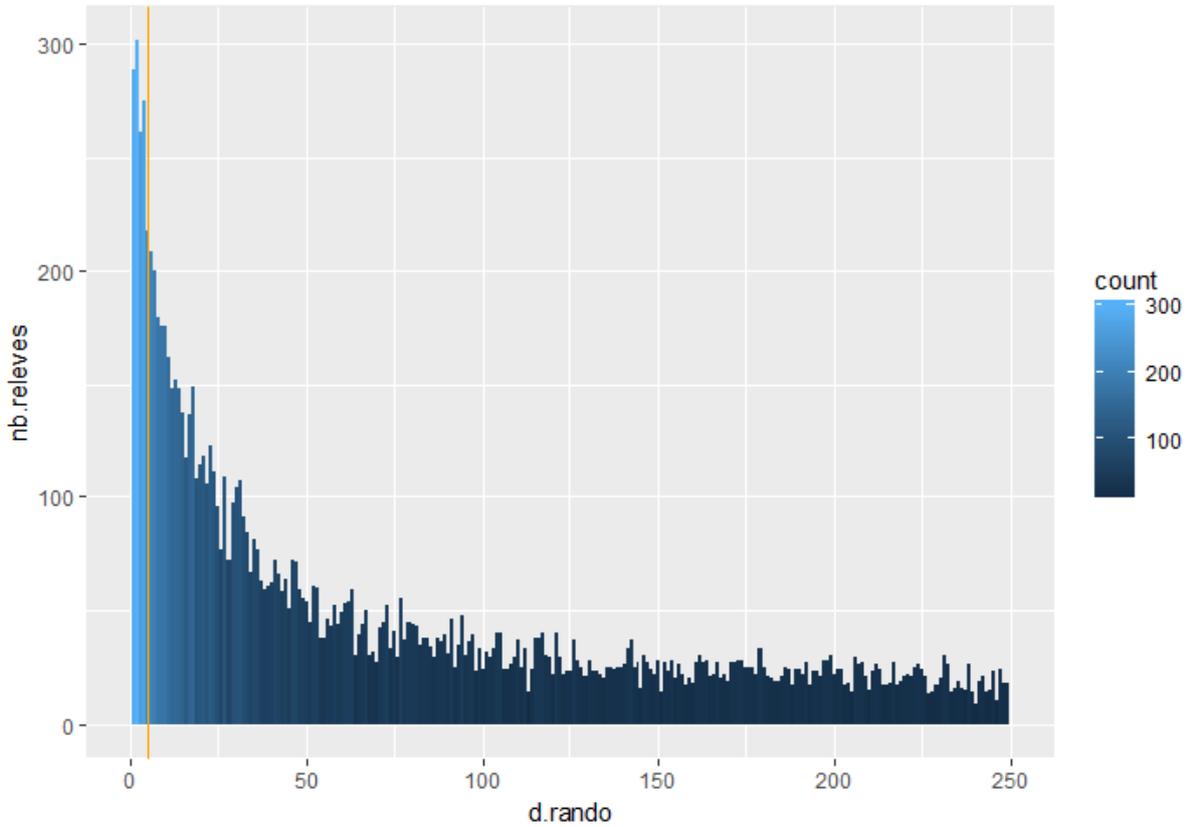
Annexe 23. Sélection des relevés SILENE

Afin de maximiser la cohérence de **dates** entre la BD Forêt® v2 et les relevés SILENE, nous avons sélectionné les relevés effectués après 2000 (66% des relevés). Ainsi, les relevés sélectionnés ont été réalisés entre 2000 et 2015, soit au maximum 5 ans avant et 10 ans après les prises des ortho-photographies de Vaucluse (2005) et 9 ans avant et 6 ans après les prises des ortho-photographies des Alpes de Haute Provence (2009).

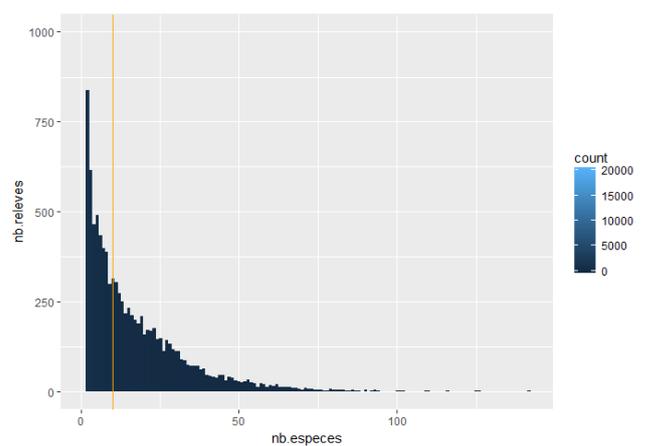
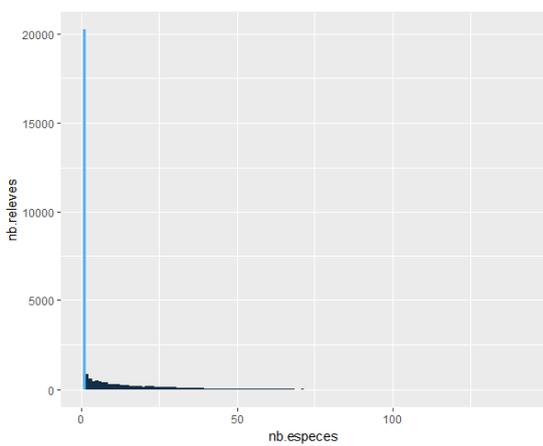


Nombre de relevés SILENE par année (haut) et courbe d'accumulation inversée du nombre de relevés SILENE par année (bas) sur le PNRL

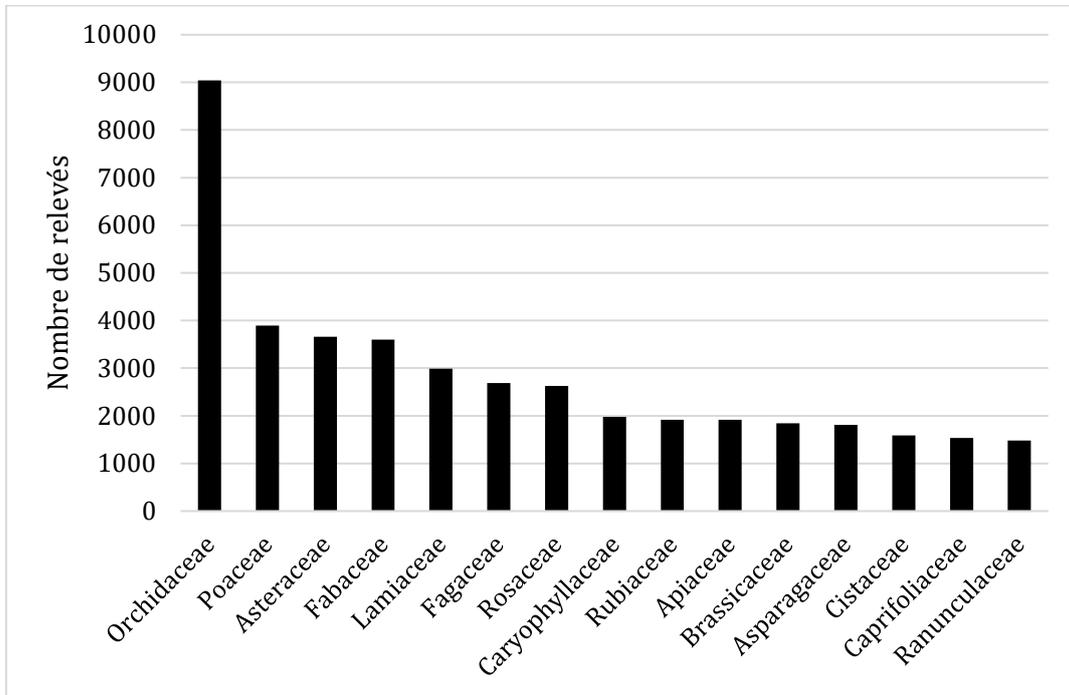
Afin de maximiser le nombre de relevés conservés pour les analyses tout en limitant leur distance aux sentiers, chemins, pistes et routes goudronnées (BD TOPO@ Route), les relevés situés à moins de cinq mètres de tout type de chemin ou route ont été supprimés.



La majorité des relevés SILENE ne comporte qu'une seule espèce. Seuls les relevés de plus de 10 espèces ont été considérés comme effectués dans un souci d'exhaustivité et ont été retenus.



Parmi les espèces présentes dans les relevés SILENE, la famille des *Orchidaceae* est largement surreprésentée.



Fréquence des 15 familles les plus représentées dans l'ensemble du jeu de données SILENE sur le PNRL

Annexe 24. Placettes de relevés de terrain

La placette correspond à une unité de relevés. Chaque placette est positionnée dans des secteurs le plus homogène possible au sein de chaque tache, éloignés d'au moins 50 m d'une lisière ouverte. De même, en forêt récente, les placettes sont éloignées d'au moins 50 m d'une éventuelle forêt ancienne adjacente (et inversement pour les placettes situées en forêt ancienne), afin de contrôler en partie l'effet de la colonisation des forêts récentes par les espèces présentes en forêt ancienne (Figure 1).

Pour faciliter le déplacement lors des relevés, les placettes sont positionnées le long de la courbe de niveau si le terrain est pentu (pente > 15%). Si la pente est faible à nulle, les hétérogénéités sont prises en compte et l'azimut de la placette est si possible équivalent entre deux placettes d'un même site.

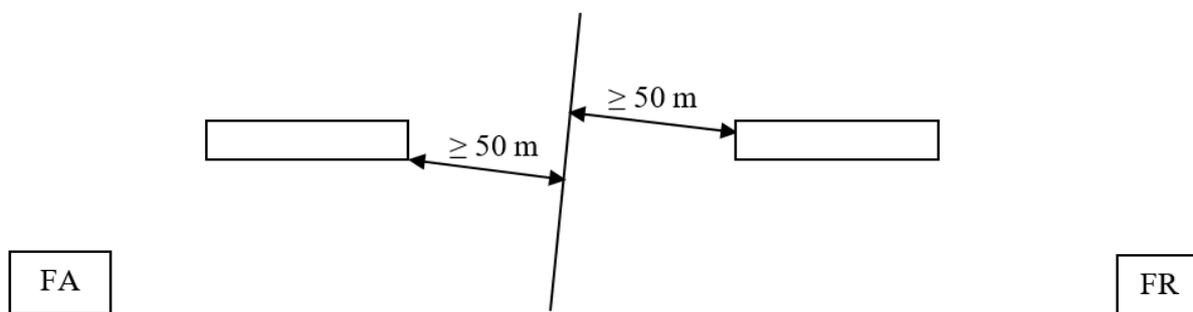


Figure 1 : contrôle des lisières

La placette de relevés de végétation est composée de deux quadrats parallèles de 4 x 25m (200 m²) (Figure 2). Cette surface permet de capter la richesse et la diversité floristiques des bois étudiés. Les quadrats sont séparés par une bande d'un mètre de largeur, exclue des relevés de végétation, afin d'éviter leur recouvrement éventuel lors de la mise en place de la placette. L'abondance de chaque espèce de flore vasculaire (spermaphytes et ptéridophytes) dont les individus mesurent moins de 2 m de hauteur (strate "basse") a été relevée, selon les coefficients de Braun-Blanquet (1952) (Tableau 4). Afin d'optimiser la détection et l'estimation du recouvrement de chaque espèce, chaque quadrat est divisé en deux dans le sens de la longueur, soit 2x2m répartis autour du décimètre, chaque bande de 2 m étant parcourue par deux personnes côte à côte (Figure 2 : flèches bleues). Un temps minimum de 25 minutes est fixé pour la détection d'espèces nouvelles, pour chaque quadrat (Avon, 2010).

La placette de relevés dendrométriques est un cercle de 12,5 m de rayon dont le centre est le même que celui de la placette de relevé de végétation (Figure 2). Le diamètre de chaque arbre

situé à l'intérieur de la placette est relevé à l'aide d'un dendromètre Vertex®, et l'essence a également été notée.

Les prélèvements de sol ont été effectués de manière aléatoire au sein de la placette de relevés dendrométriques.

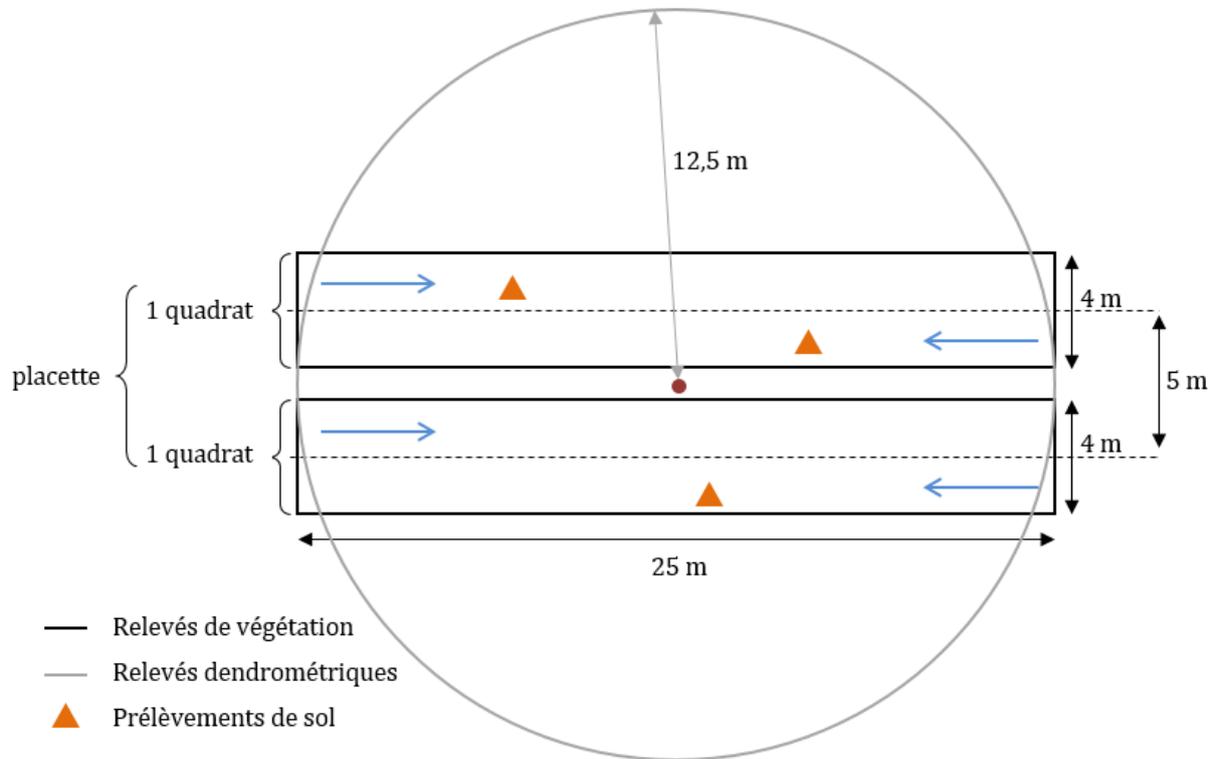


Figure 2: placette de relevés floristique, dendrométrique et pédologique

Tableau 1. Coefficients d'abondance de Braun-Blanquet

Coefficient	Recouvrement en %	Recouvrement en m ²
i	un individu	∅
+	quelques individus, <1%	< 2m ²
1	<5%	≥ 2m ²
2	5 à 25%	≥ 10m ²
3	25 à 50%	≥ 50m ²
4	50 à 75%	≥ 100 m ²
5	75 à 100%	≥ 150 m ²

Une estimation visuelle du couvert des strates hautes est réalisée. Les strates hautes sont séparées en strates arbustive (2 à 4 m) et arborée (> 4 m). Les couverts sont notés par classe de 10 % (classe « 0 » de 0 à 5%, classe « 10 » de 5 à 15% etc.). La hauteur maximale du peuplement est mesurée à l'aide d'un dendromètre Vertex®.

Annexe 25. Liste des traits de vie disponibles pour chaque base de données de traits ou flore

La base de données BROT n'a pas été utilisée dans le cadre de ce travail (chapitre V) car son traitement demande un travail supplémentaire, qui sera réalisé dans l'optique de la soumission de l'article correspondant à la revue *Biological Conservation*.

Liste des traits de vie et préférences écologiques disponibles pour chaque base de données de traits ou flore

	BASECO	BROT	Baseflor	Pignatti	Flore de Rameau	Flore de Vaucluse	Flore méd.
Type biologique (Raunkiaer)	X	-	X	X	X	-	X
Forme de l'individu	-	X		-	X	X	X
Hauteur	X	X	X	-	X	X	X
Stratégie GRIME	X	-		-	-	-	-
Préférence écologique	-	-	X	-	X	X	X
Cycle, longévité	X	-		-	X	X	X
Phénologie de la floraison	-	Âge de maturité	X	-	X	-	X
Mode de reproduction	X	-		-	-	-	-
Mode de pollinisation	X	-	X	-	-	-	-
Mode de dispersion	X	X	X	-	-	-	-
Masse des graines	-	X		-	-	-	-
Taille des graines	-	-		-	-	-	-
Forme des graines	-	-		-	-	-	-
Production de graines	-	-		-	-	-	-
Longévité de la banque de graines	-	X		-	-	-	-
Conditions de germination	-	X		-	-	-	-
Valeurs indicatrices	nutrition lumière salinité	-	Ellenberg	cf. Ellenberg	pH lumière eau	-	-
SLA	-	-		-	-	-	-
Biogéographie	X	-	X	X	-	X	X
Tolérance au feu	-	X		-	-	-	-

Références

Gachet, S., Vela, E., Tatoni, T., 2005. BASECO: a floristic and ecological database of Mediterranean French flora. *Biodivers. Conserv.* 14, 1023-1034.

Girerd, B., Roux, J.-P., 2011. Flore du Vaucluse, troisième inventaire, descriptif écologique et chorologique. Biotopie, Mèze (Collection Parthénope).

Julve, P., 1998. Baseflor. Index botanique, écologique et chorologique de la flore de France. Version : "17 juin 2016". <http://perso.wanadoo.fr/philippe.julve/catminat.htm>.

Paula, S., Pausas, J.G., 2013. BROT: a plant trait database for Mediterranean Basin species. In.

Pignatti, S., Menegoni, P., Pietrosanti, S., 2005. Bioindicazione attraverso le piante vascolari. Valori di indicazione secondo Ellenberg (Zeigerwerte) per le specie della Flora d'Italia. *Braun-Blanquetia* 39, 1-97.

Rameau, J.-C., Mansion, D., Dumé, G., Gauberville, C., Bardat, J., Bruno, E., Keller, R., 2008. Flore forestière française. Guide écologique illustré. 3. Région méditerranéenne. Institut pour le développement forestier, Ministère de l'agriculture et de la pêche, Paris.

Tison, J.-M., Jauzein, P., Michaud, H., 2014. Flore de la France méditerranéenne continentale. Naturalia Publications, CBNMed, Turriers.

Annexe 26 (Appendix S2). Forest cover change in Vaucluse and Alpes-de-Haute-Provence since 1776

The figure 2 of the manuscript provides the forest area of the two French Departments in which the study area is included (Vaucluse and Alpes de Haute Provence). The figures were retrieved from departmental statistics and could not be retrieved for the study area itself, but they provide a good view of the state of the forest cover in the study area for each year. The detailed sources are as follows:

- 1776-1777: Cassini's map
- 1803: Peuchet & Chanlaire survey (Peuchet and Chanlaire 1807)
- 1828: Herbin de Hallé's memorial (Herbin de Halle 1828)
- 1840: agricultural survey
- 1862, 1882 and 1892: decennial surveys
- 1908: survey of Daubrée (Daubrée 1912)
- 1929: decennial survey
- 1946, 1952, 1961 and 1965: annual crop surveys
- 1975-1976, 1984-1987 and 1999-2001: first version of National forest survey ("Inventaire forestier National") – 1st cycle, 2nd cycle and 3rd cycle
(<http://inventaire-forestier.ign.fr/spip.php?rubrique180>)
- 2011: second version of National forest survey
(<http://inventaire-forestier.ign.fr/spip/spip.php?rubrique53>)

The figure clearly shows a regular forest gain since 1776 in the two French Departments. We also see that forest cover was lower in 1776 compared to 1803. The Cassini's map is not an accurate source of forest cover but in the sense that forest cover is underestimated, because small patches of forests were overlooked. Indeed, this map was used to identify large forests that were useful for timber harvest and hunting. We can therefore assume that forest cover was decreasing in the late 18th century and began to increase in the early 19th century.

References

- Daubrée L (1912) Statistique et Atlas de France d'après les renseignements fournis par les agents des eaux et forêts, Paris
- Herbin de Halle P (1828) Mémorial statistique et administratif des forêts du royaume pour l'année 1828 (5e année). Almanache du commerce, Paris
- Peuchet J, Chanlaire PG (1807) Description topographique et statistique de la France. P.G. Chanlaire, Cabany et Courcier, Paris

Annexe 27 (Appendix S4). Methodology for taking into account spatial autocorrelation

To take into account spatial autocorrelation in our models (Beale et al. 2010; Saas and Gosselin 2014), we incorporated spatial effects as covariates using a smooth function of geographical coordinates (UTM Northing and Easting) as proposed by Eitzel *et al.* (2016) and in a generalised additive model (GAM) in the R package *mgcv* (Mixed GAM computation vehicle, Wood 2006). The GAM allows the detection of non-linear relationships, provides a Markovian random field (MRF) basis for the smoothing function, and can be applied to non-normal response variables (Wood 2006). We defined a default knot basis dimension k to account for spatial autocorrelation in our dataset (Wood 2006): following Eitzel *et al.* (2016), k was set at $n/10$ (where n is the number of plots). The GAM was fitted using a smooth term for Northing and Easting (spatial term) using k spline nodes, and the Moran test (R package *spdep*, Bivand 2013) was applied to assess the global autocorrelation in the model residuals. In the Moran test, we defined the neighbours of region points by Euclidean distance using a binary neighbours list and a maximal threshold distance of d (actually $d \times 1.45$, queen neighbourhood). We tested a range of threshold distances (1000, 2000, 3000 and 4000 m) to test whether spatial autocorrelation varied using different spatial weights matrix. For convenience, all model results were presented and discussed for $d = 2000$ m, *i.e.* with a neighbourhood distance of 2900 m, which includes the 24 surrounding points. We also tested a thin plate regression spline basis, which was more typical of geographic modelling with GAMs, but it did not produce useful changes in model parameter estimates as compared with the MRF basis.

Spatial autocorrelation in the model residuals was never significant for the four distances and the 11 models tested, except for arable land in 1958 at 1000 m ($p = 0.004$), for forest in 2010 at 3000 m ($p = 0.03$) and arable land in 1860 and forest in 2010 at 4000 m (resp. $p = 0.02$ and $p = 0.001$). The spatial term was always highly significant (except for forest in 2010 where $p = 0.02$).

References

- Beale CM, Lennon JJ, Yearsley JM, Brewer MJ, Elston DA (2010) Regression analysis of spatial data. *Ecol Lett* 13(2):246-264
- Bivand RS (2013) *Applied Spatial Data Analysis With R*. Springer
- Eitzel MV, Kelly M, Dronova I et al (2016) Challenges and opportunities in synthesizing historical geospatial data using statistical models. *Ecological Informatics* 31:100-111
- Saas Y, Gosselin F (2014) Comparison of regression methods for spatially-autocorrelated count data on regularly-and irregularly-spaced locations. *Ecography* 37(5):476-489
- Wood SN (2006) *Generalized Additive Models: An Introduction With R*. Chapman & Hall/CRC, Boca Raton, FL

Annexe 28 (Appendix S5). Matrices of correlation between explanatory variables

Correlation between two quantitative predictors was tested with a Pearson test, and correlation between one quantitative and one categorical (substrate types) predictor was based on a linear regression.

The following tables give R values (either directly collected from the Pearson test or square-root transformation of the R^2). For a description of predictors, see Table III-1.

For each model construction, predictors having the highest deviance explained in the univariate model were chosen among correlated predictors. Accordingly, AWC was kept over SAND, SILT and CLAY for all LULC at each date except for the 1860 forest model for which SAND was kept and the 1958 pasture model for which CLAY was kept. Similarly, POP.DENS was kept over FARMER.DENS for the 1958 pasture model. These two predictors were not included in any other LULC models as they were not significant in the univariate model. Finally, D.HOUSE was kept over D.ROAD for the forest and arable models in 1958 and 2010, while D.ROAD was kept over D.HOUSE for the pasture model in 1958. These two predictors were not included in the 2010 pasture model as they were not significant in the univariate model. AWC was kept for the 1860–1958 forest recovery model, and AWC and SILT were kept for the 1958–2010 forest recovery model. D.HOUSE was kept over D.ROAD for the 1958–2010 forest recovery model. POP.DENS and FARMER.DENS were not included in the 1860–1958 forest recovery model as they were not significant in the univariate model, but POP.DENS was kept over FARMER.DENS in the 1958–2010 forest recovery model.

S5-1. Matrix of correlation between predictors for the nine LULC models

	Elevation	Slope	Northness	TPI	AWC	COARSE.F	CLAY	SILT	SAND	D.RIVER	ELE.DIFF	D.CANAL	D.CENTRE	D.ROAD.1860	D.HOUSE.1860	POP.DENS.1860	FARMER.DENS.1851	D.ROAD.1958	D.HOUSE.1958	POP.DENS.1954	FARMER.DENS.1968	D.ROAD.2010	D.HOUSE.2010	POP.DENS.2012	FARMER.DENS.1999	Substrate type
Elevation	1.00																									
Slope	0.35	1.00																								
Northness	-0.02	0.08	1.00																							
TPI	0.08	-0.02	-0.06	1.00																						
AWC	0.57	0.34	0.16	-0.02	1.00																					
COARSE.F	0.34	0.45	-0.01	0.00	0.31	1.00																				
CLAY	0.31	0.09	0.18	-0.01	0.79	0.08	1.00																			
SILT	0.03	-0.03	0.06	0.00	0.30	-0.04	0.38	1.00																		
SAND	-0.20	-0.03	-0.14	0.01	-0.65	-0.02	-0.82	-0.84	1.00																	
D.RIVER	0.33	0.29	0.01	0.02	0.17	0.18	0.02	-0.12	0.06	1.00																
ELE.DIFF	0.59	0.44	-0.02	0.09	0.28	0.29	0.02	-0.09	0.05	0.48	1.00															
D.CANAL	0.56	0.15	0.02	-0.03	0.44	0.19	0.33	-0.02	-0.18	0.06	0.10	1.00														
D.CENTRE	0.17	0.08	-0.01	-0.03	0.03	0.04	-0.05	0.00	0.03	0.15	0.33	0.02	1.00													
D.ROAD.1860	0.44	0.30	-0.02	-0.01	0.25	0.22	0.06	0.00	-0.03	0.39	0.45	0.22	0.29	1.00												
D.HOUSE.1860	0.31	0.38	0.00	0.00	0.16	0.25	-0.03	0.00	0.02	0.29	0.49	0.07	0.29	0.41	1.00											
POP.DENS.1860	-0.51	-0.17	0.04	0.02	-0.30	-0.22	-0.15	0.02	0.08	-0.18	-0.10	-0.38	0.05	-0.34	-0.19	1.00										
FARMER.DENS.1851	-0.44	-0.15	0.09	0.02	-0.20	-0.20	-0.07	0.06	0.00	-0.18	-0.17	-0.28	-0.05	-0.34	-0.19	0.86	1.00									
D.ROAD.1958	0.46	0.43	-0.02	0.00	0.29	0.33	0.06	-0.02	-0.02	0.31	0.51	0.16	0.33	0.52	0.52	-0.26	-0.23	1.00								
D.HOUSE.1958	0.46	0.48	0.02	0.01	0.26	0.34	0.04	-0.01	-0.02	0.34	0.55	0.15	0.32	0.46	0.77	-0.28	-0.24	0.63	1.00							
POP.DENS.1954	-0.55	-0.19	0.03	0.02	-0.36	-0.24	-0.22	0.03	0.11	-0.09	-0.03	-0.58	0.09	-0.28	-0.14	0.91	0.74	-0.23	-0.24	1.00						
FARMER.DENS.1968	-0.56	-0.14	0.06	0.01	-0.42	-0.26	-0.29	-0.09	0.22	0.07	0.00	-0.53	0.06	-0.18	-0.09	0.75	0.66	-0.16	-0.19	0.82	1.00					
D.ROAD.2010	0.46	0.43	0.01	0.01	0.29	0.33	0.06	-0.02	-0.02	0.29	0.51	0.21	0.32	0.49	0.51	-0.24	-0.21	0.91	0.65	-0.24	-0.19	1.00				
D.HOUSE.2010	0.48	0.50	0.03	0.02	0.29	0.37	0.04	0.00	-0.02	0.32	0.55	0.19	0.36	0.50	0.72	-0.32	-0.28	0.68	0.87	-0.29	-0.24	0.71	1.00			
POP.DENS.2012	-0.55	-0.16	-0.02	0.03	-0.38	-0.22	-0.25	0.01	0.14	-0.12	-0.03	-0.66	0.07	-0.32	-0.13	0.83	0.67	-0.20	-0.22	0.92	0.75	-0.22	-0.28	1.00		
FARMER.DENS.1999	-0.55	-0.20	0.05	0.01	-0.42	-0.28	-0.27	-0.04	0.18	-0.04	-0.07	-0.50	0.07	-0.19	-0.15	0.75	0.62	-0.22	-0.26	0.81	0.83	-0.23	-0.29	0.72	1.00	
Substrate type	0.51	0.46	0.05	0.06	0.32	0.38	0.13	0.09	0.1	0.35	0.50	0.33	0.24	0.43	0.42	0.32	0.30	0.47	0.53	0.33	0.30	0.47	0.53	0.30	0.32	1.00

R values higher than 0.6 are in bold, those in grey were not tested as the predictors were included in different models.

S5-2. Matrix of correlation between predictors for 1860–1958 forest recovery model

	Elevation	Slope	Northness	TPI	AWC	COARSE.F	SILT	SAND	D.ROAD. 1860	D.HOUSE. 1860	D.CENTRE	POP. DENS.1860	FARMER. DENS.1851	ELE.DIFF	D.CANAL	D.RIVER	D.F1860	Substrate type
Elevation	1.00																	
Slope	0.38	1.00																
Northness	-0.01	0.09	1.00															
TPI	0.09	0.08	-0.02	1.00														
AWC	0.58	0.40	0.15	0.00	1.00													
COARSE.F	0.37	0.44	0.00	0.02	0.38	1.00												
SILT	0.10	0.00	0.08	0.02	0.37	0.00	1.00											
SAND	-0.28	-0.12	-0.14	-0.02	-0.70	-0.12	-0.86	1.00										
D.ROAD.1860	0.38	0.20	0.00	-0.01	0.22	0.15	0.02	-0.08	1.00									
D.HOUSE.1860	0.19	0.19	0.04	0.00	0.12	0.12	0.04	-0.04	0.27	1.00								
D.CENTRE	0.08	-0.05	-0.01	-0.04	-0.03	-0.05	0.04	0.01	0.21	0.23	1.00							
POP.DENS.1860	-0.54	-0.20	0.02	0.01	-0.32	-0.24	0.01	0.11	-0.32	-0.14	0.12	1.00						
FARMER.DENS.1851	-0.47	-0.17	0.05	0.02	-0.21	-0.21	0.06	0.02	-0.30	-0.15	0.04	0.85	1.00					
ELE.DIFF	0.54	0.35	0.01	0.08	0.26	0.22	-0.06	-0.01	0.28	0.29	0.25	-0.03	-0.13	1.00				
DIST.CANAL	0.53	0.21	0.01	-0.01	0.44	0.24	0.01	-0.21	0.21	0.01	-0.01	-0.41	-0.30	0.06	1.00			
DIST.RIVER	0.29	0.17	0.04	-0.01	0.16	0.13	-0.10	0.02	0.30	0.11	0.08	-0.14	-0.14	0.36	0.04	1.00		
D.F1860	-0.24	-0.30	-0.04	0.00	-0.30	-0.31	0.02	0.09	-0.18	-0.14	-0.13	0.24	0.22	-0.20	-0.28	-0.09	1.00	
Substrate type	0.48	0.40	0.04	0.12	0.31	0.31	0.04	0.11	0.35	0.23	0.15	0.32	0.29	0.38	0.33	0.23	0.30	1.00

R values higher than 0.6 are in bold.

S5-3. Matrix of correlation between predictors for 1958–2010 forest recovery model

	Elevation	Slope	Northness	TPI	AWC	COARSE.F	SILT	SAND	D.ROAD. 1958	D.HOUSE. 1958	D.CENTRE	POP. DENS.1954	FARMER. DENS.1968	ELE.DIFF	D.CANAL	D.RIVER	D.F1958	Substrate type
Elevation	1.00																	
Slope	0.35	1.00																
Northness	-0.02	0.08	1.00															
TPI	0.08	-0.02	-0.06	1.00														
AWC	0.57	0.34	0.16	-0.02	1.00													
COARSE.F	0.34	0.45	-0.01	0.00	0.31	1.00												
SILT	0.03	-0.03	0.06	0.00	0.30	-0.04	1.00											
SAND	-0.20	-0.03	-0.14	0.01	-0.65	-0.02	-0.84	1.00										
D.ROAD.1958	0.46	0.43	-0.02	0.00	0.29	0.33	-0.02	-0.02	1.00									
D.HOUSE.1958	0.46	0.48	0.02	0.01	0.26	0.34	-0.01	-0.02	0.63	1.00								
D.CENTRE	0.17	0.08	-0.01	-0.03	0.03	0.04	0.00	0.03	0.33	0.32	1.00							
POP.DENS.1954	-0.55	-0.19	0.03	0.02	-0.36	-0.24	0.03	0.11	-0.23	-0.24	0.09	1.00						
FARMER.DENS.1968	-0.56	-0.14	0.06	0.01	-0.42	-0.26	-0.09	0.22	-0.16	-0.19	0.06	0.82	1.00					
ELE.DIFF	0.59	0.44	-0.02	0.09	0.28	0.29	-0.09	0.05	0.51	0.55	0.33	-0.03	0.00	1.00				
D.CANAL	0.56	0.15	0.02	-0.03	0.44	0.19	-0.02	-0.18	0.16	0.15	0.02	-0.58	-0.53	0.10	1.00			
D.RIVER	0.33	0.29	0.01	0.02	0.17	0.18	-0.12	0.06	0.31	0.34	0.15	-0.09	0.07	0.48	0.06	1.00		
D.F1958	-0.49	-0.50	0.01	0.01	-0.46	-0.48	0.02	0.13	-0.44	-0.49	-0.12	0.41	0.41	-0.37	-0.35	-0.18	1.00	
Substrate type	0.46	0.41	0.05	0.10	0.30	0.27	0.02	0.11	0.35	0.34	0.11	0.36	0.33	0.34	0.38	0.26	0.43	1.00

R values higher than 0.6 are in bold.

Annexe 29 (Appendix S6). Methodology for deviance partitioning

Deviance partitioning was performed to determine pure and joint effects of each group of predictors (Heikkinen et al. 2004): biophysical, socioeconomic and spatial factors for the nine LULC models and biophysical, socioeconomic, spatial factors and distance from pre-existing forest for the two forest recovery models. Deviance partitioning followed the approach illustrated Figure S6-1 for forest, arable and pasture at the three dates and Figure S6-2 for forest recovery, where each circle corresponds to a model including one group of predictors (forest recovery: biophysical, socioeconomic, spatial and distance from pre-existing forest), the non-overlapping parts correspond to the pure effects of each group and the overlapping parts correspond to the joint effects of two, three or four groups of predictors. To determine pure and joint effects, we performed different models including the different combinations of groups of predictors, for the nine LULC models (1) and the forest recovery models (2). In the two equations altogether, PE(BIO) = pure effect of biophysical factors, PE(SOC) = pure effect of socioeconomic factors, PE(FOR) = pure effect of distance from pre-existing forest, and PE(SPA) = pure effect of spatial factor, JE(BIO, SPA) = joint effect of biophysical and spatial factors, etc., D_{FINAL} = total deviance of the model including all groups of factors (final model), $D_{BIO+SPA}$ = total deviance of the model including only biophysical and spatial factors, etc.

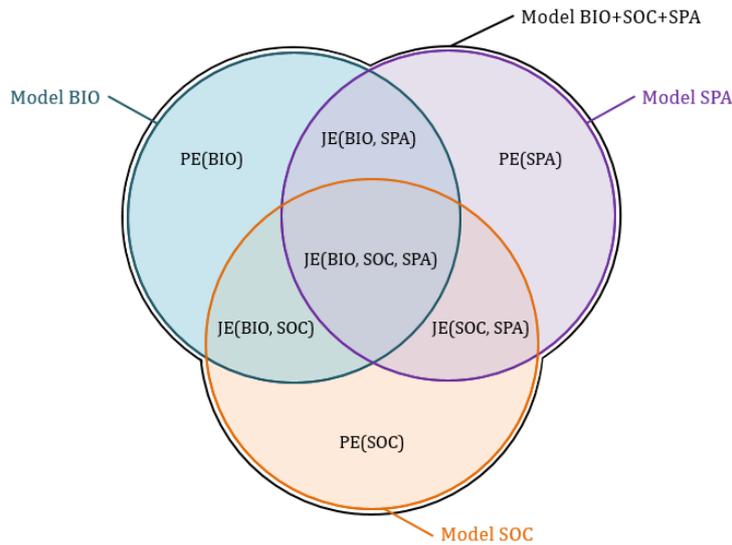


Figure S6-1. Diagram of deviance partitioning approach with three groups of predictors used for the nine LULC models. PE(BIO) = pure effect of biophysical factors, PE(SOC) = pure effect of socioeconomic factors, and PE(SPA) = pure effect of spatial factor. Combinations of two and three groups correspond to the joint effect (JE) of the corresponding combinations (e.g. JE(BIO, SPA) = joint effect of biophysical and spatial factors).

$$(1) \quad PE(BIO) = D_{FINAL} - D_{SOC+SPA}$$

$$PE(SOC) = D_{FINAL} - D_{BIO+SPA}$$

$$PE(SPA) = D_{FINAL} - D_{BIO+SOC}$$

$$JE(BIO, SOC) = D_{FINAL} - (PE(BIO) + PE(SOC) + D_{SPA})$$

$$JE(BIO, SPA) = D_{FINAL} - (PE(BIO) + PE(SPA) + D_{SOC})$$

$$JE(SOC, SPA) = D_{FINAL} - (PE(SOC) + PE(SPA) + D_{BIO})$$

$$JE(BIO, SOC, SPA) = D_{FINAL} - (PE(BIO) + PE(SOC) + PE(SPA) + JE(BIO, SOC) + JE(BIO, SPA) + JE(SOC, SPA))$$

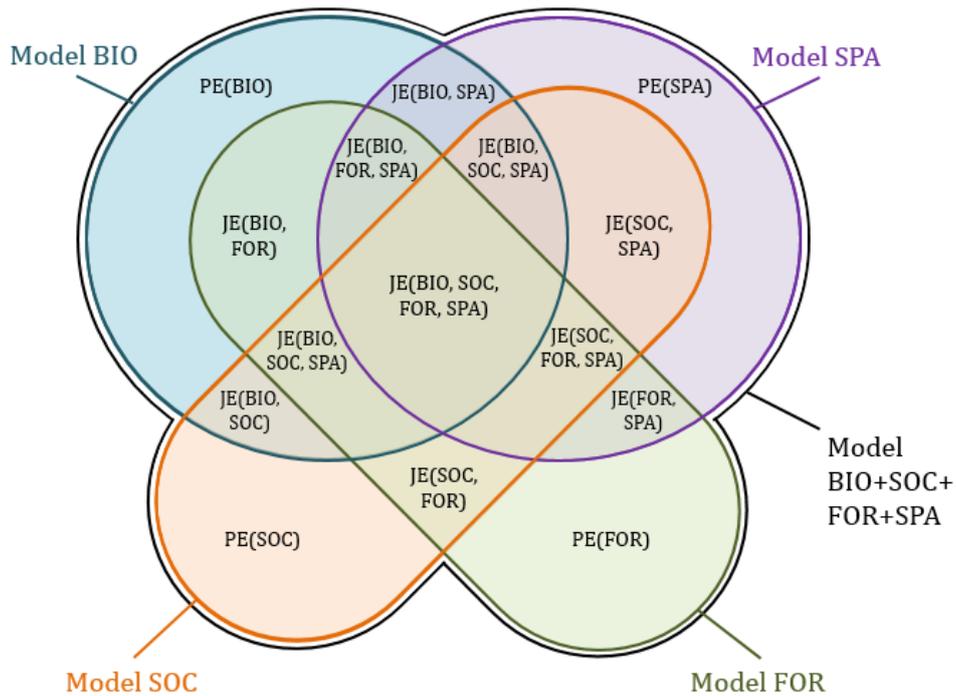


Figure S6-2. Diagram of deviance partitioning approach with four groups of predictors used for the two forest recovery models. PE(BIO) = pure effect of biophysical factors, PE(SOC) = pure effect of socioeconomic factors, PE(FOR) = pure effect of distance from pre-existing forest, and PE(SPA) = pure effect of spatial factor. Combinations of two to four groups correspond to the joint effect (JE) of the corresponding combinations (e.g. JE(BIO, SPA) = joint effect of biophysical and spatial factors).

$$\begin{aligned}
 (2) \quad PE(BIO) &= D_{FINAL} - D_{SOC+FOR+SPA} \\
 PE(SOC) &= D_{FINAL} - D_{BIO+FOR+SPA} \\
 PE(FOR) &= D_{FINAL} - D_{BIO+SOC+SPA} \\
 PE(SPA) &= D_{FINAL} - D_{BIO+SOC+FOR} \\
 JE(BIO, SOC) &= D_{FINAL} - (PE(BIO) + PE(SOC) + D_{FOR+SPA}) \\
 JE(BIO, FOR) &= D_{FINAL} - (PE(BIO) + PE(FOR) + D_{SOC+SPA}) \\
 JE(SOC, FOR) &= D_{FINAL} - (PE(SOC) + PE(FOR) + D_{BIO+SPA}) \\
 JE(BIO, SPA) &= D_{FINAL} - (PE(BIO) + PE(SPA) + D_{SOC+FOR}) \\
 JE(SOC, SPA) &= D_{FINAL} - (PE(SOC) + PE(SPA) + D_{BIO+FOR}) \\
 JE(FOR, SPA) &= D_{FINAL} - (PE(FOR) + PE(SPA) + D_{BIO+SOC}) \\
 JE(BIO, SOC, FOR) &= D_{FINAL} - (PE(BIO) + PE(SOC) + PE(FOR) + JE(BIO, SOC) + JE(BIO, FOR) + JE(SOC, FOR) + D_{SPA}) \\
 JE(BIO, SOC, SPA) &= D_{FINAL} - (PE(BIO) + PE(SOC) + PE(SPA) + JE(BIO, SOC) + JE(BIO, SPA) + JE(SOC, SPA) + D_{SPA}) \\
 JE(BIO, FOR, SPA) &= D_{FINAL} - (PE(BIO) + PE(SOC) + PE(SPA) + JE(BIO, SOC) + JE(BIO, SPA) + JE(SOC, SPA) + D_{SPA}) \\
 JE(SOC, FOR, SPA) &= D_{FINAL} - (PE(BIO) + PE(SOC) + PE(SPA) + JE(BIO, SOC) + JE(BIO, SPA) + JE(SOC, SPA) + D_{SPA}) \\
 JE(BIO, SOC, FOR, SPA) &= D_{FINAL} - (PE(BIO) + PE(SOC) + PE(SPA) + JE(BIO, SOC) + JE(BIO, SPA) + JE(SOC, SPA) + D_{SPA})
 \end{aligned}$$

Reference

Heikkinen RK, Luoto M, Virkkala R, Rainio K (2004) Effects of habitat cover, landscape structure and spatial variables on the abundance of birds in an agricultural-forest mosaic. *J Appl Ecol* 41(5):824-835

Annexe 30 (Appendix S7). Transition matrices

S7-1. Matrix of transition between 1860 (rows) and 1958 (columns) LULC (values = number of points)

	Forest	Arable	Pasture	Built	Other	Total 1860	Loss	% Loss
Forest	445	33	34	0	4	516	71	13.76%
Arable	132	775	47	11	6	971	196	20.19%
Pasture	214	69	88	1	0	372	284	76.34%
Built	0	5	1	5	0	11	6	54.55%
Other	10	12	0	0	24	46	22	47.83%
Total 1958	801	894	170	17	34	1916		
Gain	356	119	82	12	10			
% gain	68.99%	12.26%	22.04%	109.09%	21.74%			
Net gain	285	-77	-202	6	-12			
% net gain	55.2%	-7.9%	-54.3%	54.5%	-26.1%			

S7-2. Matrix of transition between 1958 (rows) and 2010 (columns) LULC (values = number of points)

	Forest	Arable	Pasture	Built	Other	Total 1958	Loss	% Loss
Forest	773	11	14	2	1	801	28	3.50%
Arable	127	649	54	62	2	894	245	27.40%
Pasture	133	8	24	3	2	170	146	85.88%
Built	0	0	0	17	0	17	0	0.00%
Other	13	0	13	0	8	34	26	76.47%
Total 2010	1046	668	105	84	13	1916		
Gain	273	19	81	67	5			
% gain	34.08%	2.13%	47.65%	394.12%	14.71%			
Net gain	245	-226	-65	67	-21			
% net gain	30.6%	-25.3%	-38.2%	394.1%	-61.8%			

S7-3. Matrix of transition between 1860 (rows) and 2010 (columns) LULC (values = number of points)

	Forest	Arable	Pasture	Built	Other	Total 1860	Loss	% Loss
Forest	463	27	25	0	1	516	53	10.27%
Arable	274	574	50	71	2	971	397	40.89%
Pasture	294	53	19	5	1	372	353	94.89%
Built	0	4	0	7	0	11	4	36.36%
Other	15	10	11	1	9	46	37	80.43%
Total 2010	1046	668	105	84	13	1916		
Gain	583	94	86	77	4			
% gain	112.98%	9.68%	23.12%	700.00%	8.70%			
Net gain	530	-303	-267	73	-33			
% net gain	102.7%	-31.2%	-71.8%	663.6%	-71.7%			

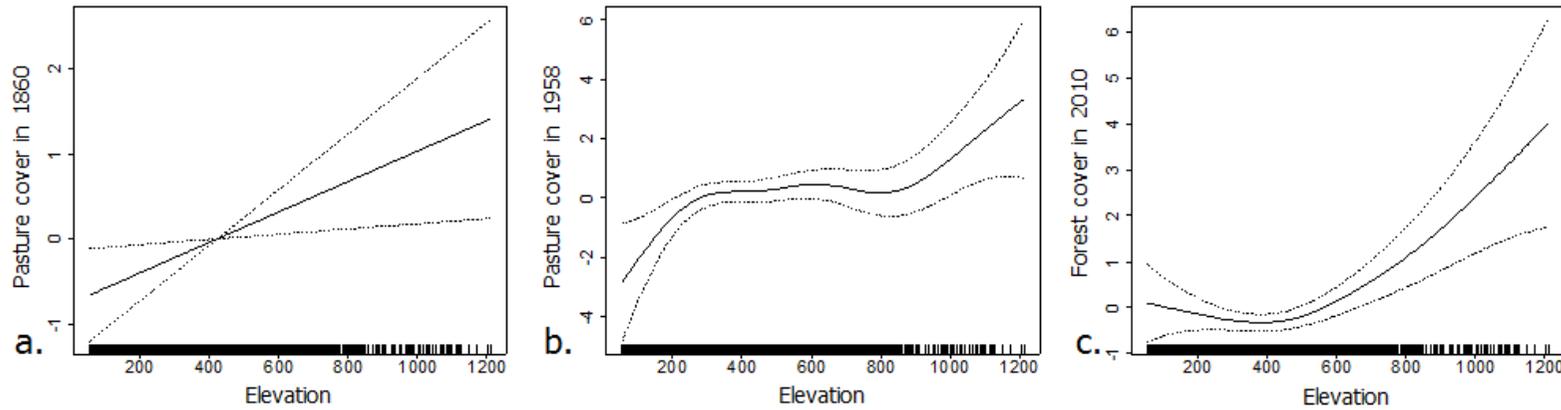
X. Annexes

S7-4. Matrix of transition showing transitions between 1860, 1958 and 2010 (P: persistence; C: change)

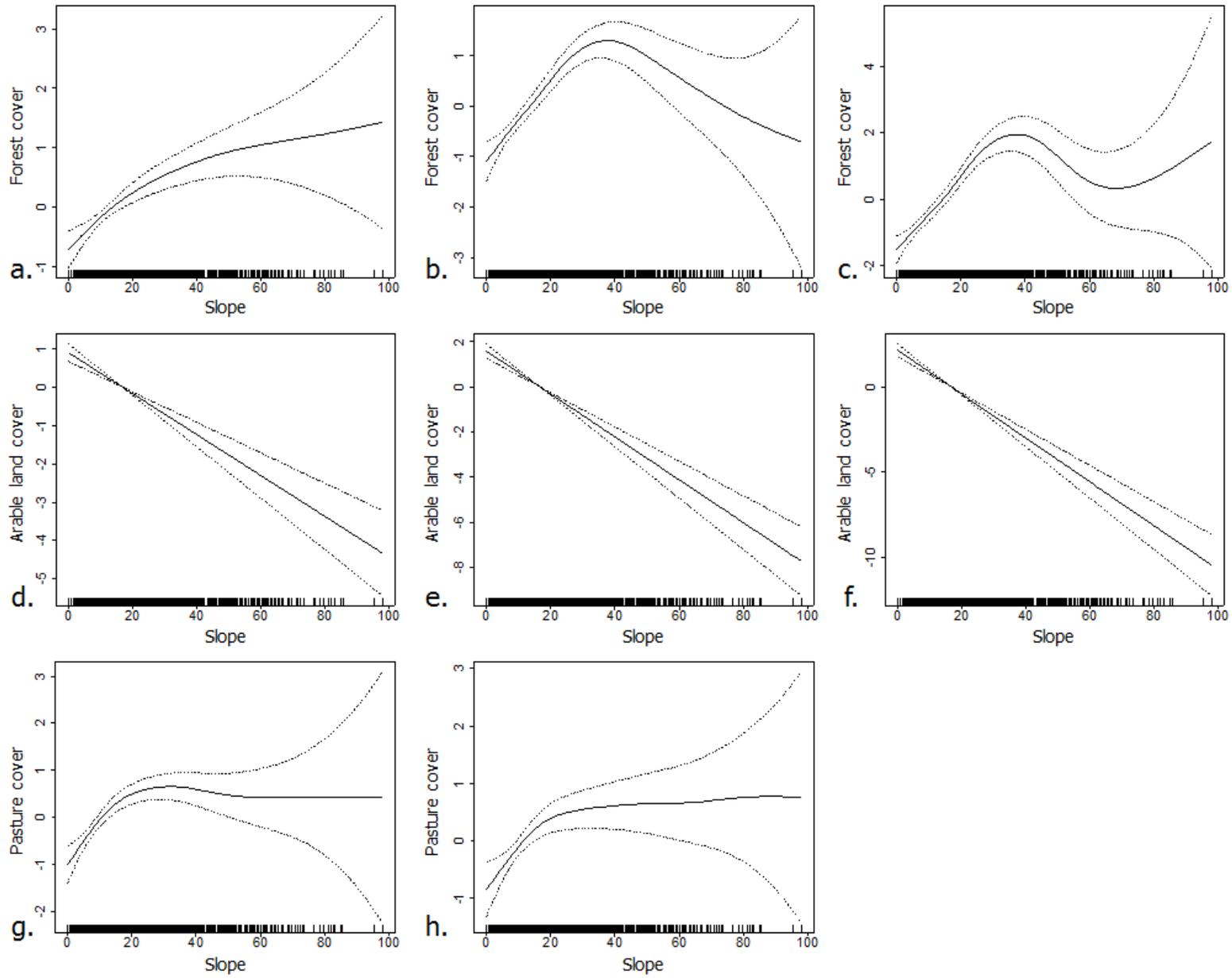
1860	1958	2010	Points	%	Transition 1860-1958	Transition 1958-2010	Transition whole period
Persistence			1028	53.7			
Forest	Forest	Forest	432	22.5	P	P	P
Arable	Arable	Arable	571	29.8	P	P	P
Pasture	Pasture	Pasture	13	0.7	P	P	P
Built	Built	Built	5	0.3	P	P	P
Other	Other	Other	7	0.4	P	P	P
Deforestation			84	4.2			
Forest	Arable	Forest	5	0.3	C	C	C
Forest	Pasture	Forest	25	1.3	C	C	C
Forest	Other	Forest	1	0	C	C	C
Forest	Arable	Arable	22	1.1	C	P	C
Forest	Arable	Pasture	6	0.3	C	C	C
Forest	Pasture	Arable	1	0	C	C	C
Forest	Pasture	Pasture	8	0.4	C	P	C
Forest	Other	Pasture	2	0.1	C	C	C
Forest	Other	Other	1	0	C	C	C
Forest	Forest	Arable	4	0.2	P	C	C
Forest	Forest	Pasture	9	0.5	P	C	C
Forest recovery			583				
Arable	Forest	Forest	128	6.7	C	P	C
Pasture	Forest	Forest	206	10.8	C	P	C
Other	Forest	Forest	7	0.4	C	P	C
Arable	Arable	Forest	103	5.4	P	C	C
Arable	Pasture	Forest	39	2	C	C	C
Arable	Other	Forest	4	0.2	C	C	C
Pasture	Arable	Forest	19	1	C	C	C
Pasture	Pasture	Forest	69	3.6	P	C	C
Other	Other	Forest	8	0.4	P	C	C
Urbanisation			77				
Arable	Forest	Built	2	0.1	C	C	C
Arable	Arable	Built	56	2.9	P	C	C
Arable	Pasture	Built	2	0.1	C	C	C
Pasture	Arable	Built	3	0.2	C	C	C
Pasture	Pasture	Built	1	0	P	C	C
Other	Arable	Built	1	0	C	C	C
Arable	Built	Built	11	0.6	C	P	C
Pasture	Built	Built	1	0	C	P	C
Other transitions			144				
Arable	Forest	Arable	1	0	C	C	C
Pasture	Forest	Arable	5	0.3	C	C	C
Other	Forest	Arable	1	0	C	C	C
Arable	Forest	Pasture	1	0	C	C	C
Pasture	Forest	Pasture	3	0.2	C	C	C
Other	Forest	Pasture	1	0	C	C	C
Other	Forest	Other	1	0	C	C	C
Arable	Arable	Pasture	44	2.3	P	C	C
Arable	Arable	Other	1	0	P	C	C
Arable	Pasture	Arable	2	0.1	C	C	C
Arable	Pasture	Pasture	3	0.2	C	P	C
Arable	Pasture	Other	1	0	C	C	C
Arable	Other	Pasture	2	0.1	C	C	C
Pasture	Arable	Arable	44	2.3	C	P	C
Pasture	Arable	Pasture	3	0.2	C	C	C
Pasture	Pasture	Arable	4	0.2	P	C	C
Pasture	Pasture	Other	1	0	P	C	C
Built	Arable	Arable	3	0.2	C	P	C
Built	Arable	Built	2	0.1	C	C	C
Built	Pasture	Arable	1	0	C	C	C
Other	Arable	Arable	9	0.5	C	P	C
Other	Arable	Pasture	1	0	C	C	C
Other	Arable	Other	1	0	C	C	C
Other	Other	Pasture	9	0.5	P	C	C

Annexe 31 (Appendix S8). GAM plots of the three LULC (forest, arable land and pasture) at the three dates (1860, 1958 and 2010) according to elevation (S8-1), slope (S8-2), TPI (S8-3), soil coarse fragment content (S8-4), distance from the nearest house (S8-5), and elevation difference with town centre (S8-6)

In the following plots, estimates are shown as solid lines and confidence intervals by dashed lines. Points are plotted at their locations along the base of the graph. Only significant relations are plotted.

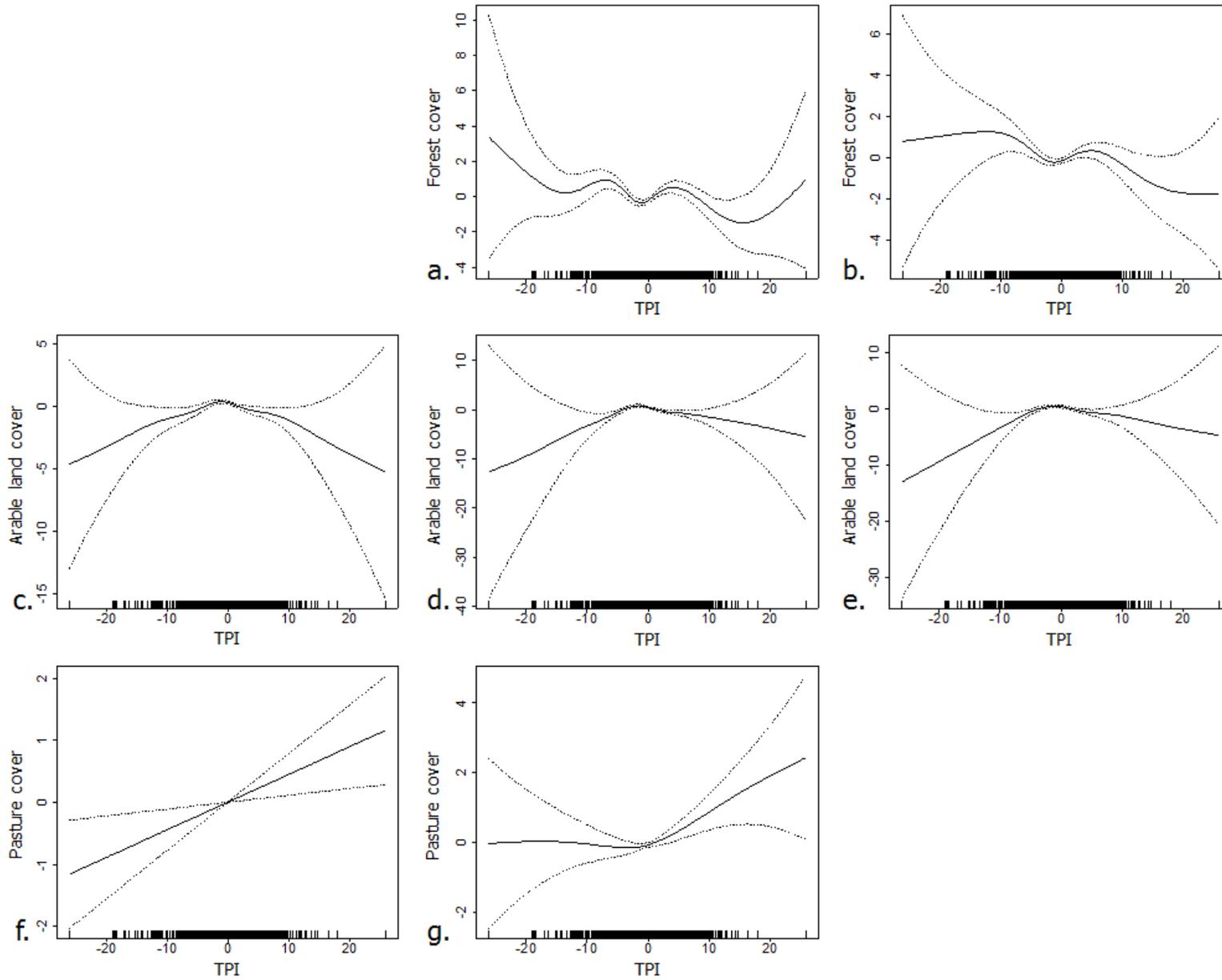


S8-1. Univariate smoothed terms of elevation in relation with pasture presence in 1860 (a) and 1958 (b) and with forest presence in 2010 (c).



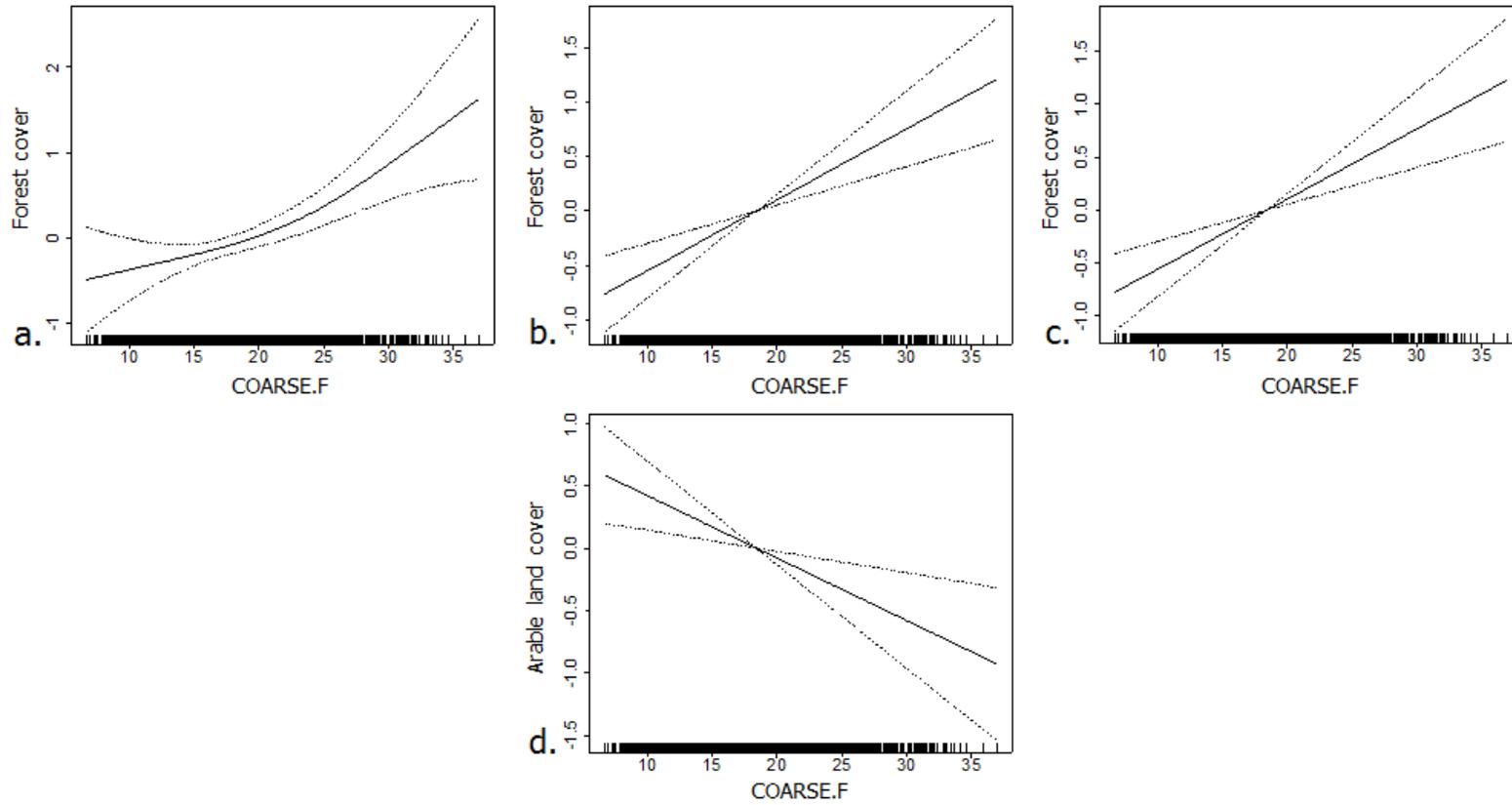
S8-2. Univariate smoothed terms of slope in relation with forest, arable land and pasture presence in 1860 (a, d and g), 1958 (b, e and h) and 2010 (c and f).

X. Annexes



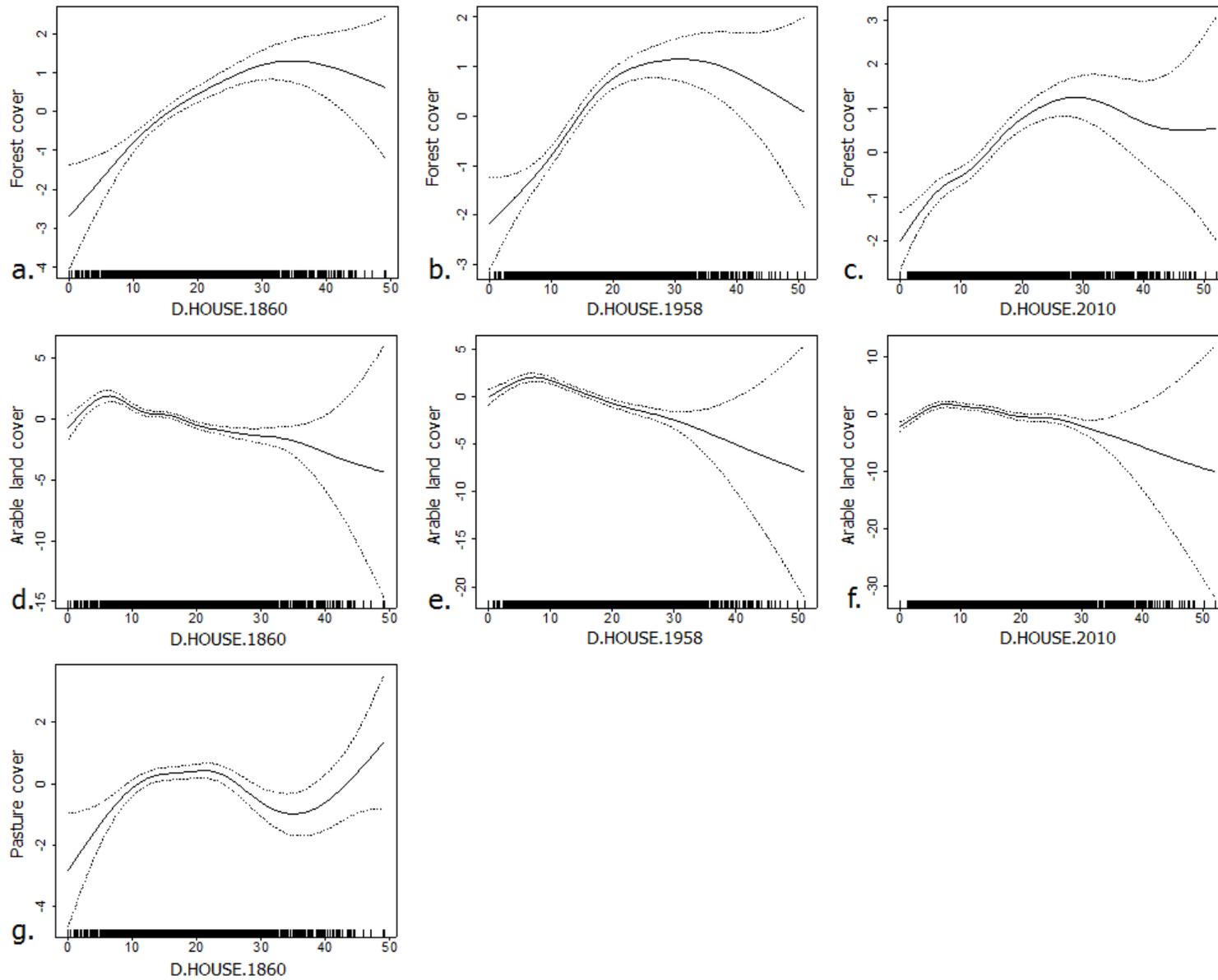
S8-3. Univariate smoothed terms of topographic position (TPI) in relation with forest, arable land and pasture presence in 1860 (c and f), 1958 (a, d and g) and 2010 (b and e).

X. Annexes



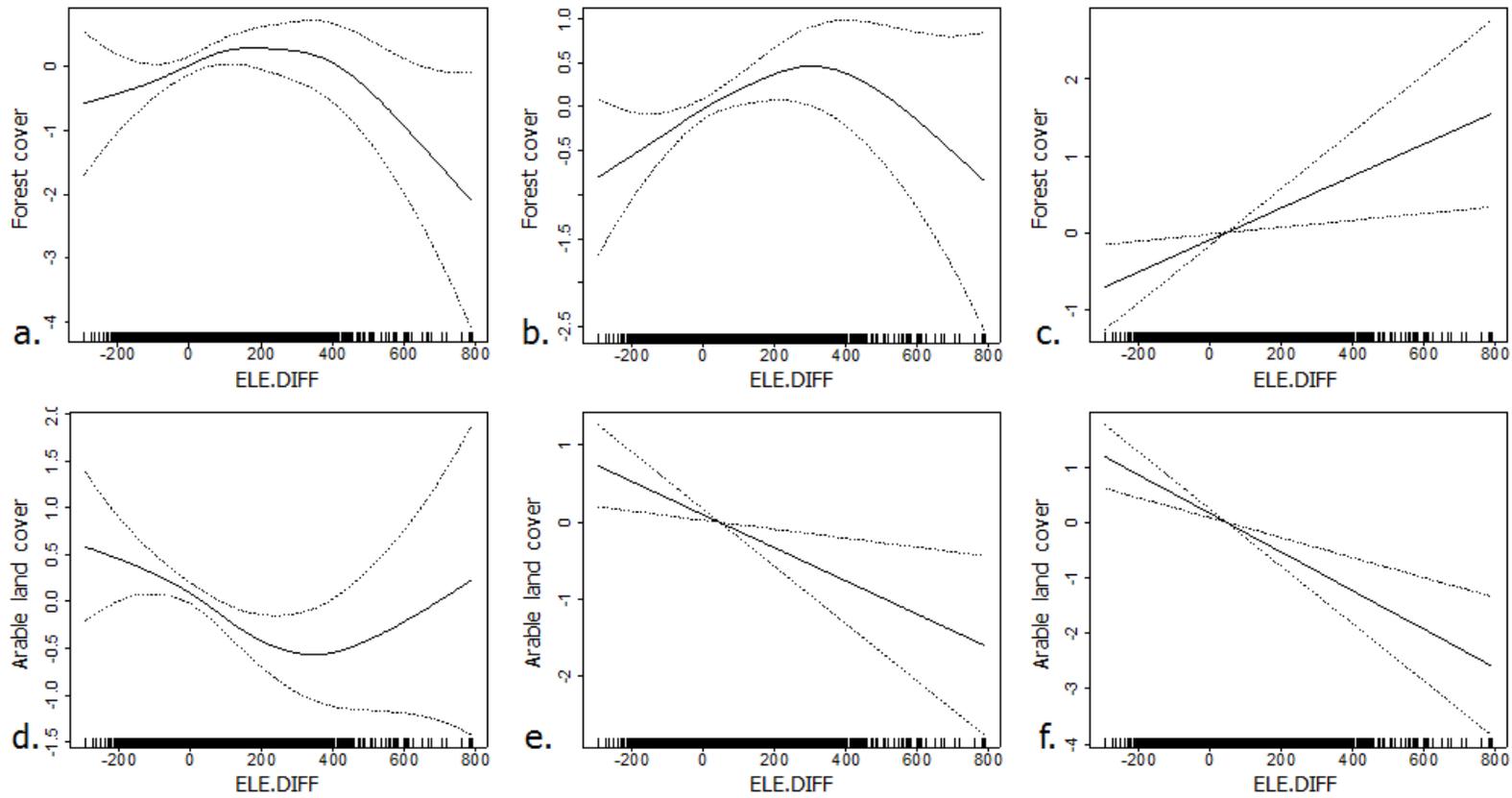
S8-4. Univariate smoothed terms of soil coarse fragment content in topsoil (COARSE.F) in relation with forest presence in 1860 (a), 1958 (b) and 2010 (c) and with arable land presence in 1958 (d).

X. Annexes



S8-5. Univariate smoothed terms of square root distance from the nearest house (D.HOUSE) in relation with forest, arable land and pasture presence in 1860 (a, d, and g), 1958 (b and e) and 2010 (c and f).

X. Annexes



S8-6. Univariate smoothed terms of elevation difference with town centre (ELE.DIFF) in relation with forest presence and arable land presence in 1860 (a and d) 1958 (b and e) and in 2010 (c and f).

Annexe 32. Répartition des forêts de différentes continuités et usages passés selon l'étage de végétation et le type de propriété foncière

Variable	Continuité temporelle					Usage passé (1860)				
	R^2 ou χ^2	p -value	FA	FR	FRR	R^2 ou χ^2	p -value	Forêt	Pâture	Culture
Type de propriété	$\chi^2=101.8$	$p<0.0001$				$\chi^2=132.9$	$p<0.0001$			
- Privé	$\chi^2=96.6$	$p<0.0001$	57%	78%	90%	$\chi^2=130.0$	$p<0.0001$	56%	75%	95%
- Communal	$\chi^2=93.5$	$p<0.0001$	37%	17%	6%	$\chi^2=114.5$	$p<0.0001$	37%	19%	3%
- Domanial	NS	$p=0.3$	6%	5%	4%	$\chi^2=8.3$	$p=0.02$	7%	6%	2%
Etage de végétation	$\chi^2=24.3$	$p<0.0001$				NS	$p=0.1$			
- Méso-méditerranéen	$\chi^2=24.3$	$p<0.0001$	63%	65%	47%	$\chi^2=7.1$	$p=0.03$	63.3%	54%	56.6%
- Supra-méditerranéen	$\chi^2=21.9$	$p<0.0001$	35%	33%	50%	$\chi^2=6.7$	$p=0.04$	34.8%	44%	40.5%
- Montagnard-méditerranéen	NS	$p=0.6$	2%	2%	3%	NS	$p=0.7$	1.9%	2%	2.9%

Annexe 33. Correlations between plant species functional traits and ecological preferences

	Grime.C	Grime.S	Grime.R	Leaf.size	Pign.L	Pign.T	Pign.C	Pign.U	Pign.R	Pign.N	Potential maturity height (log)	Chamaephytes	Geophytes	Hemicytrophytes	Phanerophytes	Therophytes	Vegetative reproduction	NEEDLES	GRAMINEAN	MALACOPHYLLOUS	MICROPHYLLOUS	SCLEROPHYLLOUS	ANEMOCHORES	BAROCHORES	ENDOZOCHORES	EPIZOCHORES	MYRMECOCHORES	Forest species	Non forest species	Pre-forest species	Low rarity score	Medium rarity score	High rarity score				
Grime.C	1.00																																				
Grime.S	-0.61	1.00																																			
Grime.R	-0.22	-0.61	1.00																																		
Leaf.size	0.28	-0.32	0.10	1.00																																	
Pign.L	-0.41	0.36	-0.02	-0.38	1.00																																
Pign.T	-0.09	0.09	-0.01	-0.10	0.28	1.00																															
Pign.C	0.03	-0.14	0.15	0.07	-0.08	-0.14	1.00																														
Pign.U	0.28	-0.38	0.18	0.37	-0.52	-0.44	0.13	1.00																													
Pign.R	0.02	-0.01	0.00	0.15	-0.15	-0.32	0.24	0.13	1.00																												
Pign.N	0.32	-0.43	0.20	0.48	-0.52	-0.25	0.15	0.65	0.09	1.00																											
Height.log	0.53	-0.45	0.01	0.52	-0.45	-0.04	-0.01	0.35	0.07	0.44	1.00																										
CHAM	0.08	0.32	0.30	0.24	0.19	0.05	0.05	0.19	0.04	0.23	0.25	0																									
GEO	0.04	0.07	0.13	0.12	0.16	0.09	0.03	0.13	0.08	0.11	0.04	*	0																								
HEMI	0.06	0.05	0.05	0.11	0.09	0.20	0.05	0.13	0.16	0.07	0.07	***	***	0																							
PHAN	0.57	0.24	0.24	0.26	0.21	0.03	0.06	0.08	0.05	0.09	0.71	**	**	***	0																						
THER	0.42	0.04	0.32	0.27	0.27	0.21	0.06	0.19	0.17	0.09	0.30	***	***	***	***	0																					
Veget	0.13	0.16	0.05	0.06	0.20	0.23	0.05	0.21	0.06	0.14	0.05	**	***	***	***	***	0																				
NEE	0.04	0.10	0.20	0.18	0.09	0.11	0.02	0.09	0.15	0.03	0.17	**	ns	.	ns	ns	0																				
GRA	0.01	0.05	0.04	0.20	0.05	0.05	0.04	0.06	0.06	0.06	0.05	**	***	*	***	ns	ns	0																			
MAL	0.04	0.20	0.19	0.55	0.21	0.21	0.11	0.28	0.22	0.31	0.17	***	ns	***	ns	**	ns	***	***	0																	
MIC	0.31	0.21	0.04	0.41	0.26	0.08	0.03	0.15	0.03	0.22	0.36	**	**	***	***	***	***	*	***	***	0																
SCL	0.18	0.05	0.21	0.05	0.05	0.11	0.13	0.13	0.14	0.10	0.13	***	ns	**	***	***	*	ns	**	***	***	0															
ANEM	0.13	0.05	0.03	0.04	0.05	0.06	0.06	0.05	0.10	0.06	0.04	ns	ns	ns	ns	ns	ns	*	.	***	ns	**	0														
BARO	0.08	0.05	0.03	0.03	0.03	0.16	0.06	0.03	0.06	0.05	0.17	ns	*	**	***	ns	.	*	ns	ns	ns	ns	***	0													
ENDO	0.51	0.20	0.23	0.27	0.26	0.04	0.05	0.02	0.02	0.04	0.50	ns	ns	***	***	***	*	ns	*	ns	**	***	***	***	0												
EPI	0.08	0.06	0.06	0.20	0.29	0.12	0.03	0.13	0.05	0.05	0.22	**	*	ns	***	***	ns	ns	***	***	*	ns	***	***	***	0											
MYRM	0.10	0.03	0.18	0.06	0.05	0.02	0.06	0.05	0.05	0.04	0.07	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns	.	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns	0		
Habitat.F	0.34	0.17	0.11	0.26	0.40	0.04	0.05	0.16	0.14	0.20	0.59	ns	ns	**	***	**	ns	.	ns	ns	**	ns	***	*	*	**	ns	0									
Habitat.NF	0.51	0.26	0.18	0.30	0.43	0.06	0.04	0.26	0.02	0.19	0.58	.	ns	***	***	***	ns	*	**	ns	***	***	ns	ns	***	***	ns	***	0								
Habitat.PF	0.34	0.17	0.11	0.16	0.22	0.06	0.08	0.18	0.14	0.07	0.26	ns	ns	*	***	**	ns	ns	**	ns	*	***	**	ns	***	**	ns	**	***	0							
LOW	0.12	0.31	0.24	0.15	0.31	0.40	0.21	0.42	0.09	0.42	0.09	***	ns	***	ns	ns	ns	ns	ns	ns	***	**	*	ns	ns	ns	**	ns	*	*	***	0					
MEDIUM	0.12	0.31	0.25	0.16	0.32	0.39	0.21	0.42	0.08	0.42	0.08	***	ns	***	ns	ns	ns	ns	ns	ns	***	**	*	.	ns	ns	**	ns	ns	*	*	***	0				
HIGH	0.04	0.06	0.04	0.04	0.05	0.05	0.06	0.06	0.05	0.05	0.04	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns	0	

Annexe 34 (Appendix 34). Species responding to the three historical variables and their frequency within the different categories

Table 1. Results of the three logistic regression models applied to the 473 species analysed from the SILENE plant dataset. Effect of 1860 land use, 1958 land use and temporal continuity, and species occurrence in the whole dataset or in the different categories of the three historical variables. Species significantly responding to a historical variable while taking local conditions into account are shown with a "*" and preferences in bold are for delta AIC > 5 (else delta AIC is > 2).

Species name	1860 LU	1958 LU	Temporal continuity	occurrence	freq.AF	freq.RF	freq.VRF	freq.DEF	freq.1860.for	freq.1860.past	freq.1860.ara	freq.1958.for	freq.1958.past	freq.1958.ara
<i>Acer campestre</i> L., 1753	ara	for*	RF*	105	36	56	13	0	36	27	42	92	8	5
<i>Acer monspessulanum</i> L., 1753	NS	for	AF*	112	50	42	17	3	53	35	24	92	16	4
<i>Acer opalus</i> Mill., 1768	for*	for*	AF*	61	38	16	3	4	42	11	8	54	7	0
<i>Achnatherum calamagrostis</i> (L.) P.Beauv., 1812	NS	NS	NS	18	6	9	3	0	6	12	0	15	3	0
<i>Achillea millefolium</i> L., 1753	NS	NS	NS	35	9	17	9	0	9	13	13	26	7	2
<i>Achillea odorata</i> L., 1759	NS	past	DEF	17	6	3	4	4	10	4	3	9	8	0
<i>Aegilops geniculata</i> Roth, 1797	ara	NS	NS	41	10	16	11	4	14	6	21	26	12	3
<i>Aegilops neglecta</i> Req. ex Bertol., 1835	ara	NS	NS	18	0	11	6	1	1	3	14	11	4	3
<i>Aethionema saxatile</i> (L.) R.Br., 1812	past	NS	NS	20	4	9	4	3	7	11	2	13	6	1
<i>Agrimonia eupatoria</i> L., 1753	ara	ara	VRF	40	3	19	16	2	5	13	22	22	12	6
<i>Ajuga chamaepitys</i> (L.) Schreb., 1773	ara	past*	VRF*	45	6	15	20	4	10	16	19	21	18	6
<i>Allium flavum</i> L., 1753	past*	ara	VRF*	28	5	5	15	3	8	20	0	10	17	1
<i>Allium moschatum</i> L., 1753	NS	past*	VRF*	19	4	4	7	4	8	9	2	8	11	0
<i>Alliaria petiolata</i> (M.Bieb.) Cavara & Grande, 1913	NS	NS	NS	22	8	8	5	1	9	3	10	16	3	3
<i>Allium sphaerocephalon</i> L., 1753	for	past*	DEF	73	22	20	15	16	38	21	14	42	30	1
<i>Alyssum alyssoides</i> (L.) L., 1759	ara	past*	DEF	144	32	48	48	16	48	43	53	80	48	16
<i>Amelanchier ovalis</i> Medik., 1793	past*	for*	AF	349	137	141	46	25	162	144	43	278	69	2
<i>Anacamptis pyramidalis</i> (L.) Rich., 1817	ara	NS	NS	55	11	29	15	0	11	21	23	40	7	8
<i>Anemone hepatica</i> L., 1753	NS	for*	AF	73	37	30	5	1	38	22	13	67	6	0
<i>Anisantha diandra</i> (Roth) Tutin ex Tzvelev, 1963	ara	NS	NS	19	3	11	5	0	3	2	14	14	2	3
<i>Anisantha madritensis</i> (L.) Nevski, 1934	ara	NS	VRF	53	9	22	18	4	13	15	25	31	17	5
<i>Anisantha sterilis</i> (L.) Nevski, 1934	ara	ara*	NS	63	14	28	19	2	16	17	30	42	10	11
<i>Anisantha tectorum</i> (L.) Nevski, 1934	NS	past	VRF	34	5	12	14	3	8	13	13	17	14	3
<i>Anthemis arvensis</i> L., 1753	NS	ara*	DEF*	17	1	4	9	3	4	5	8	5	6	6
<i>Anthericum liliago</i> L., 1753	NS	NS	NS	26	6	12	4	4	10	11	5	18	8	0
<i>Antirrhinum majus</i> L., 1753	past*	NS	NS	34	8	17	3	6	14	16	4	25	9	0
<i>Anthyllis montana</i> L., 1753	past*	NS	VRF*	25	3	10	10	2	5	16	4	13	11	1
<i>Anthriscus sylvestris</i> (L.) Hoffm., 1814	for*	NS	AF*	28	20	5	3	0	20	3	5	25	2	1
<i>Anthyllis vulneraria</i> L., 1753	NS	past*	DEF*	104	25	29	25	25	50	29	25	54	46	4
<i>Aphyllanthes monspeliensis</i> L., 1753	for*	for*	AF*	431	142	186	81	22	164	155	112	328	82	21

X. Annexes

Species name	1860 LU	1958 LU	Temporal continuity	occurrence	freq.AF	freq.RF	freq.VRF	freq.DEF	freq.1860.for	freq.1860.past	freq.1860.ara	freq.1958.for	freq.1958.past	freq.1958.ara
<i>Arabis auriculata</i> Lam., 1783	NA	NA	NA	20	6	5	2	7	13	5	2	11	9	0
<i>Arabis collina</i> Ten., 1815	NA	NA	NA	23	8	8	2	5	13	9	1	16	7	0
<i>Arabis hirsuta</i> (L.) Scop., 1772	NS	NS	NS	32	12	9	11	0	12	10	10	21	8	3
<i>Arabis planisiliqua</i> (Pers.) Rchb., 1838	NS	ara*	NS	121	43	48	26	4	47	34	40	91	14	16
<i>Arabidopsis thaliana</i> (L.) Heynh., 1842	NS	NS	NS	18	6	9	3	0	6	9	3	15	3	0
<i>Arceuthobium oxycedri</i> (DC.) M.Bieb., 1819	NA	NA	NA	23	1	17	5	0	1	14	8	18	3	2
<i>Arenaria leptoclados</i> (Rchb.) Guss., 1844	NS	past*	DEF*	24	3	7	9	5	8	9	7	10	12	2
<i>Arenaria serpyllifolia</i> L., 1753	NS	past*	DEF*	107	26	32	33	16	42	42	23	58	40	9
<i>Argyrobolium zanonii</i> (Turra) P.W.Ball, 1968	NS	past	NS	180	56	60	45	19	75	62	43	116	55	9
<i>Aristolochia pistolochia</i> L., 1763	NS	NS	NS	44	23	19	2	0	23	11	10	42	0	2
<i>Arrhenatherum elatius</i> (L.) P.Beauv. ex J.Presl & C.Presl, 1819	for	for	AF	71	39	22	5	5	44	18	9	61	8	2
<i>Artemisia campestris</i> L., 1753	ara	ara*	VRF*	30	2	10	17	1	3	5	22	12	9	9
<i>Asparagus acutifolius</i> L., 1753	NS	for	AF	168	56	77	27	8	64	55	49	133	30	5
<i>Asplenium ceterach</i> L., 1753	NS	NS	NS	59	17	30	5	7	24	25	10	47	12	0
<i>Asperula cynanchica</i> L., 1753	past	NS	NS	90	20	43	20	7	27	41	22	63	21	6
<i>Asplenium fontanum</i> (L.) Bernh., 1799	for	NS	AF	35	21	11	0	3	24	7	4	32	3	0
<i>Asphodelus macrocarpus</i> Parl., 1857	NA	NA	NA	20	11	1	3	5	16	0	4	12	8	0
<i>Asparagus tenuifolius</i> Lam., 1783	NS	NS	NS	19	11	4	4	0	11	4	4	15	4	0
<i>Asplenium trichomanes</i> L., 1753	NS	for	RF	71	26	37	5	3	29	27	15	63	8	0
<i>Astragalus incanus</i> L., 1759	past	NS	DEF	40	5	22	10	3	8	22	10	27	13	0
<i>Astragalus monspessulanus</i> L., 1753	ara	NS	RF	91	19	46	23	3	22	37	32	65	21	5
<i>Avena barbata</i> Pott ex Link, 1799	ara	past*	VRF*	41	6	12	22	1	7	9	25	18	20	3
<i>Bellis perennis</i> L., 1753	NA	NA	NA	17	4	11	2	0	4	0	13	15	0	2
<i>Betonica officinalis</i> L., 1753	NS	NS	AF	37	20	13	1	3	23	11	3	33	4	0
<i>Biscutella lima</i> Rchb., 1832	NS	past	DEF*	108	26	41	19	22	48	31	29	67	36	5
<i>Bituminaria bituminosa</i> (L.) C.H.Stirt., 1981	ara	NS	VRF	168	41	71	51	5	46	45	77	112	39	17
<i>Blackstonia perfoliata</i> (L.) Huds., 1762	NS	NS	NS	23	6	11	6	0	6	8	9	17	5	1
<i>Bombycilaena erecta</i> (L.) Smoljan., 1955	NS	past*	VRF*	54	11	11	25	7	18	14	22	22	26	6
<i>Bothriochloa ischaemum</i> (L.) Keng, 1936	ara	past*	VRF	55	6	21	26	2	8	18	29	27	22	6
<i>Brachypodium distachyon</i> (L.) P.Beauv., 1812	ara	past	VRF	17	2	7	7	1	3	6	8	9	8	0
<i>Brachypodium phoenicoides</i> (L.) Roem. & Schult., 1817	ara*	NS	RF	249	53	127	60	9	62	81	106	180	50	19
<i>Brachypodium retusum</i> (Pers.) P.Beauv., 1812	for	past*	DEF	283	99	93	55	36	135	100	48	192	88	3
<i>Brachypodium rupestre</i> (Host) Roem. & Schult., 1817	for*	for*	AF*	56	36	15	4	1	37	16	3	51	5	0
<i>Brachypodium sylvaticum</i> (Huds.) P.Beauv., 1812	NS	NS	NS	74	23	36	15	0	23	23	28	59	11	4
<i>Bromopsis erecta</i> (Huds.) Fourr., 1869	ara*	past	VRF*	284	75	109	81	19	94	104	86	184	80	20
<i>Bromus hordeaceus</i> L., 1753	ara	NS	DEF	43	7	19	12	5	12	11	20	26	13	4
<i>Bromus squarrosus</i> L., 1753	NS	ara*	VRF*	74	15	17	30	12	27	20	27	32	34	8
<i>Bufonia paniculata</i> Dubois ex Delarbre, 1800	NS	NS	NS	28	7	9	12	0	7	9	12	16	8	4
<i>Buglossoides arvensis</i> (L.) I.M.Johnst., 1954	NS	past*	DEF*	30	5	6	8	11	16	6	8	11	18	1
<i>Buglossoides purpureocaerulea</i> (L.) I.M.Johnst., 1954	NS	NS	NS	23	10	8	4	1	11	4	8	18	2	3
<i>Bunium bulbocastanum</i> L., 1753	NS	NS	NS	24	5	13	4	2	7	13	4	18	6	0
<i>Bupleurum baldense</i> Turra, 1764	for	ara*	DEF*	95	27	13	26	29	56	27	12	40	51	4
<i>Bupleurum praealtum</i> L., 1756	NS	past*	NS	18	6	5	7	0	6	11	1	11	7	0
<i>Bupleurum rigidum</i> L., 1753	NS	for	NS	27	12	13	1	1	13	12	2	25	2	0

X. Annexes

Species name	1860 LU	1958 LU	Temporal continuity	occurrence	freq.AF	freq.RF	freq.VRF	freq.DEF	freq.1860.for	freq.1860.past	freq.1860.ara	freq.1958.for	freq.1958.past	freq.1958.ara
<i>Buxus sempervirens</i> L., 1753	for*	for*	AF*	495	201	176	75	43	244	181	70	377	112	6
<i>Campanula erinus</i> L., 1753	NS	past	DEF*	29	5	10	7	7	12	8	9	15	13	1
<i>Campanula glomerata</i> L., 1753	NS	NS	NS	42	17	18	6	1	18	18	6	35	5	2
<i>Campanula persicifolia</i> L., 1753	NA	NA	NA	23	11	11	1	0	11	9	3	22	0	1
<i>Campanula rapunculus</i> L., 1753	ara	ara	NS	83	20	38	22	3	23	25	35	58	13	12
<i>Campanula rotundifolia</i> L., 1753	past*	NS	RF	28	9	17	0	2	11	17	0	26	2	0
<i>Campanula trachelium</i> L., 1753	for*	for*	AF*	50	32	16	2	0	32	8	10	48	1	1
<i>Capsella bursa-pastoris</i> (L.) Medik., 1792	NS	NS	NS	21	3	11	6	1	4	11	6	14	5	2
<i>Carlina acanthifolia</i> All., 1773	past	past*	VRF*	33	4	11	16	2	6	20	7	15	17	1
<i>Carex flacca</i> Schreb., 1771	past	NS	RF	133	25	75	31	2	27	63	43	100	26	7
<i>Carex halleriana</i> Asso, 1779	for	for*	AF*	313	125	138	39	11	136	105	72	263	42	8
<i>Carex humilis</i> Leyss., 1758	for*	for	NS	95	42	33	16	4	46	37	12	75	19	1
<i>Carthamus lanatus</i> L., 1753	ara	ara*	VRF*	28	3	7	18	0	3	12	13	10	10	8
<i>Carex liparocarpos</i> Gaudin, 1804	for	past*	DEF*	29	4	2	8	15	19	8	2	6	23	0
<i>Carduus nigrescens</i> Vill., 1779	NS	past*	DEF*	53	11	10	21	11	22	16	15	21	26	6
<i>Carduus pycnocephalus</i> L., 1763	ara	NS	VRF	33	4	19	9	1	5	11	17	23	10	0
<i>Carlina vulgaris</i> L., 1753	ara	ara	VRF	73	14	33	24	2	16	27	30	47	16	10
<i>Cardamine hirsuta</i> L., 1753	NS	NS	NS	51	12	27	10	2	14	24	13	39	10	2
<i>Catananche caerulea</i> L., 1753	past	NS	RF	119	32	56	30	1	33	54	32	88	25	6
<i>Catapodium rigidum</i> (L.) C.E.Hubb., 1953	NS	past	DEF	99	30	29	25	15	45	32	22	59	35	5
<i>Cedrus atlantica</i> (Manetti ex Endl.) Carrière, 1855	past	past	NS	59	14	21	17	7	21	33	5	35	24	0
<i>Centaurea aspera</i> L., 1753	NA	NA	NA	36	6	13	13	4	10	4	22	19	9	8
<i>Centaurea jacea</i> L., 1753	past	ara	VRF	44	8	20	16	0	8	22	14	28	9	7
<i>Centaurea paniculata</i> L., 1753	ara	past	VRF	106	20	40	37	9	29	38	39	60	38	8
<i>Centaurea scabiosa</i> L., 1753	NA	NA	NA	36	3	14	17	2	5	12	19	17	10	9
<i>Centranthus calcitrapae</i> (L.) Duf., 1811	NS	NS	NS	45	13	18	9	5	18	12	15	31	12	2
<i>Cephalanthera damasonium</i> (Mill.) Druce, 1906	NS	NS	NS	35	14	14	7	0	14	8	13	28	5	2
<i>Cephalaria leucantha</i> (L.) Schrad. ex Roem. & Schult., 1818	NS	past*	NS	68	20	21	21	6	26	27	15	41	25	2
<i>Cephalanthera rubra</i> (L.) Rich., 1817	NS	ara*	NS	44	21	17	5	1	22	11	11	38	3	3
<i>Cerastium arvense</i> L., 1753	past*	past	DEF*	63	12	21	14	16	28	33	2	33	29	1
<i>Cerastium brachypetalum</i> Desp. ex Pers., 1805	NS	NS	NS	17	4	8	4	1	5	7	5	12	3	2
<i>Cerastium glomeratum</i> Thuill., 1799	NS	NS	NS	19	2	9	7	1	3	8	8	11	5	3
<i>Cerastium pumilum</i> Curtis, 1777	NS	past*	DEF*	89	15	31	19	24	39	23	27	46	36	7
<i>Cervaria rivini</i> Gaertn., 1788	NS	NS	NS	35	17	14	3	1	18	12	5	31	3	1
<i>Chaenorrhinum rubrifolium</i> (Robill. & Castagne ex DC.) Fourr., 1869	NS	ara*	DEF*	23	4	5	5	9	13	5	5	9	11	3
<i>Chaerophyllum temulum</i> L., 1753	NS	NS	NS	21	6	13	2	0	6	6	9	19	0	2
<i>Chondrilla juncea</i> L., 1753	ara	ara*	VRF	44	6	15	19	4	10	7	27	21	12	11
<i>Cichorium intybus</i> L., 1753	ara	NS	VRF	46	4	24	16	2	6	17	23	28	14	4
<i>Cirsium acaulon</i> (L.) Scop., 1769	past	NS	VRF	21	2	8	9	2	4	13	4	10	9	2
<i>Cirsium arvense</i> (L.) Scop., 1772	ara	ara*	VRF*	27	4	9	13	1	5	9	13	13	8	6
<i>Cirsium vulgare</i> (Savi) Ten., 1838	ara	ara	VRF	38	7	15	15	1	8	15	15	22	7	9
<i>Cistus albidus</i> L., 1753	for*	past	AF*	178	75	43	33	27	102	52	24	118	56	4
<i>Cistus salviifolius</i> L., 1753	NA	NA	NA	26	16	6	4	0	16	4	6	22	2	2
<i>Clematis flammula</i> L., 1753	ara*	ara	NS	177	62	73	34	8	70	35	72	135	27	15

X. Annexes

Species name	1860 LU	1958 LU	Temporal continuity	occurrence	freq.AF	freq.RF	freq.VRF	freq.DEF	freq.1860.for	freq.1860.past	freq.1860.ara	freq.1958.for	freq.1958.past	freq.1958.ara
<i>Clematis vitalba</i> L., 1753	ara	ara*	RF	114	20	64	26	4	24	38	52	84	15	15
<i>Clinopodium acinos</i> (L.) Kuntze, 1891	NS	NS	NS	33	9	9	12	3	12	12	9	18	13	2
<i>Clinopodium nepeta</i> (L.) Kuntze, 1891	ara	ara	VRF	61	13	25	22	1	14	17	30	38	13	10
<i>Clinopodium vulgare</i> L., 1753	NS	NS	NS	27	12	12	3	0	12	6	9	24	1	2
<i>Clypeola jonthlaspi</i> L., 1753	NS	past*	VRF*	48	9	15	17	7	16	19	13	24	23	1
<i>Colchicum longifolium</i> Castagne, 1845	NS	NS	NS	39	18	12	5	4	22	10	7	30	7	2
<i>Convolvulus arvensis</i> L., 1753	ara	ara*	VRF	26	3	8	13	2	5	8	13	11	8	7
<i>Convolvulus cantabrica</i> L., 1753	past*	past*	VRF*	56	5	15	30	6	11	24	21	20	31	5
<i>Corylus avellana</i> L., 1753	NS	for*	AF*	66	28	33	4	1	29	19	18	61	5	0
<i>Cornus mas</i> L., 1753	for*	for*	AF*	45	31	13	1	0	31	8	6	44	1	0
<i>Coronilla minima</i> L., 1756	past	NS	RF	148	28	74	36	10	38	73	37	102	38	8
<i>Coris monspeliensis</i> L., 1753	past	NS	RF	86	16	47	16	7	23	45	18	63	21	2
<i>Cornus sanguinea</i> L., 1753	ara*	ara	RF	212	48	104	57	3	51	60	101	152	39	21
<i>Coronilla scorpioides</i> (L.) W.D.J.Koch, 1837	ara*	ara	VRF	37	9	10	17	1	10	5	22	19	10	8
<i>Coronilla varia</i> L., 1753	NS	NS	NS	26	11	11	2	2	13	6	7	22	2	2
<i>Cotinus coggygria</i> Scop., 1771	NS	for	AF	48	23	20	4	1	24	17	7	43	4	1
<i>Cota tinctoria</i> (L.) J.Gay ex Guss., 1844	NS	NS	NS	18	1	10	6	1	2	8	8	11	5	2
<i>Crataegus monogyna</i> Jacq., 1775	ara	for*	RF*	245	68	116	58	3	71	73	101	184	43	18
<i>Crepis foetida</i> L., 1753	ara	past*	DEF*	82	11	29	30	12	23	22	37	40	34	8
<i>Crepis pulchra</i> L., 1753	NS	NS	NS	29	6	14	9	0	6	8	15	20	6	3
<i>Crepis sancta</i> (L.) Bornm., 1913	NS	past	NS	150	32	62	41	15	47	58	45	94	46	10
<i>Crepis suffreniana</i> (DC.) J.Lloyd, 1844	NA	NA	NA	17	1	1	7	8	9	7	1	2	15	0
<i>Crepis vesicaria</i> subsp. <i>taraxacifolia</i> (Thuill.) Thell. ex Schinz & R.Keller, 1914	NS	NS	NS	56	15	22	16	3	18	20	18	37	15	4
<i>Crucianella angustifolia</i> L., 1753	for	NS	DEF	66	26	17	11	12	38	19	9	43	20	3
<i>Crucianella latifolia</i> L., 1753	NA	NA	NA	25	10	8	1	6	16	1	8	18	7	0
<i>Crupina vulgaris</i> Cass., 1817	ara*	ara*	DEF*	93	16	22	29	26	42	20	31	38	46	9
<i>Cytisophyllum sessilifolium</i> (L.) O.Lang, 1843	for*	for*	AF*	161	83	55	17	6	89	43	29	138	22	1
<i>Dactylis glomerata</i> L., 1753	NS	ara*	DEF*	214	50	67	67	30	80	69	65	117	73	24
<i>Daphne laureola</i> L., 1753	NS	for*	AF*	54	21	30	2	1	22	18	14	51	3	0
<i>Daucus carota</i> L., 1753	ara*	ara*	VRF*	76	9	32	33	2	11	24	41	41	17	18
<i>Deschampsia media</i> (Gouan) Roem. & Schult., 1817	past	NS	RF	33	4	21	7	1	5	22	6	25	6	2
<i>Dianthus longicaulis</i> Ten., 1819	NS	past*	NS	104	28	35	33	8	36	41	27	63	36	5
<i>Dianthus scaber</i> Chaix, 1785	NS	NS	NS	26	10	9	7	0	10	9	7	19	4	3
<i>Digitalis lutea</i> L., 1753	NS	NS	NS	32	12	18	0	2	14	10	8	30	2	0
<i>Dioscorea communis</i> (L.) Caddick & Wilkin, 2002	NS	NS	NS	39	17	16	6	0	17	11	11	33	5	1
<i>Dipsacus fullonum</i> L., 1753	NA	NA	NA	21	3	10	7	1	4	5	12	13	6	2
<i>Diploxys tenuifolia</i> (L.) DC., 1821	NS	NS	NS	22	7	7	7	1	8	8	6	14	7	1
<i>Dorycnium hirsutum</i> (L.) Ser., 1825	ara	NS	VRF	82	14	38	28	2	16	28	38	52	20	10
<i>Dorycnium pentaphyllum</i> Scop., 1772	past	NS	RF	231	56	115	51	9	65	98	68	171	48	12
<i>Draba verna</i> L., 1753	NS	NS	NS	70	17	29	12	12	29	25	16	46	21	3
<i>Echinops ritro</i> L., 1753	ara*	ara*	VRF*	130	23	52	49	6	29	51	50	75	39	16
<i>Echium vulgare</i> L., 1753	NS	past	DEF*	124	24	46	33	21	45	37	42	70	43	11
<i>Elytrigia repens</i> (L.) Desv. ex Nevski, 1934	NA	NA	NA	24	1	14	9	0	1	6	17	15	4	5
<i>Ephedra major</i> Host, 1831	NA	NA	NA	45	3	5	23	14	17	28	0	8	37	0

X. Annexes

Species name	1860 LU	1958 LU	Temporal continuity	occurrence	freq.AF	freq.RF	freq.VRF	freq.DEF	freq.1860.for	freq.1860.past	freq.1860.ara	freq.1958.for	freq.1958.past	freq.1958.ara
<i>Epipactis helleborine</i> (L.) Crantz, 1769	for*	NS	AF	33	21	7	5	0	21	9	3	28	3	2
<i>Erica scoparia</i> L., 1753	for*	NS	AF*	17	12	4	1	0	12	3	2	16	1	0
<i>Erodium cicutarium</i> (L.) L'Her. subsp. <i>cuticularium</i>	NS	past*	VRF	46	9	12	21	4	13	19	14	21	20	5
<i>Eryngium campestre</i> L., 1753	ara*	ara	VRF*	229	33	105	78	13	46	82	101	138	66	25
<i>Erysimum nevadense</i> Reut., 1855	NS	past*	VRF*	68	16	15	26	11	27	26	15	31	31	6
<i>Euonymus europaeus</i> L., 1753	ara	for*	AF*	41	17	20	4	0	17	6	18	37	2	2
<i>Eupatorium cannabinum</i> L., 1753	NS	NS	NS	27	9	12	6	0	9	5	13	21	3	3
<i>Euphorbia characias</i> L., 1753	NS	for	NS	125	42	53	21	9	51	49	25	95	29	1
<i>Euphorbia cyparissias</i> L., 1753	NS	NS	NS	135	40	52	32	11	51	41	43	92	30	13
<i>Euphorbia dulcis</i> subsp. <i>incompta</i> (Ces.) Nyman, 1890	for*	for*	AF*	53	31	16	4	2	33	11	9	47	6	0
<i>Euphorbia exigua</i> L., 1753	NS	past	DEF	33	7	10	7	9	16	5	12	17	15	1
<i>Euphorbia helioscopia</i> L., 1753	ara	ara	NS	36	5	16	13	2	7	11	18	21	8	7
<i>Euphorbia seguieriana</i> Neck., 1770	ara	NS	NS	18	4	9	4	1	5	2	11	13	4	1
<i>Euphorbia serrata</i> L., 1753	ara	ara	VRF	148	35	59	48	6	41	47	60	94	35	19
<i>Fagus sylvatica</i> L., 1753	NA	NA	NA	42	21	12	5	4	25	10	7	33	8	1
<i>Festuca cinerea</i> Vill., 1786	past	past	VRF*	55	11	18	20	6	17	25	13	29	23	3
<i>Festuca marginata</i> (Hack.) K.Richt., 1890	for*	for*	DEF*	120	37	56	16	11	48	52	20	93	24	3
<i>Festuca occitanica</i> (Litard.) Auquier & Kerguélen, 1975	NS	NS	NS	36	12	17	4	3	15	10	11	29	5	2
<i>Festuca rubra</i> L., 1753	NS	NS	NS	27	7	12	7	1	8	6	13	19	4	4
<i>Ficus carica</i> L., 1753	NS	NS	NS	31	10	17	3	1	11	10	10	27	4	0
<i>Ficaria verna</i> Huds., 1762	ara	ara*	NS	22	4	9	9	0	4	5	13	13	3	6
<i>Filago pyramidata</i> L., 1753	NS	past*	DEF*	37	8	9	12	8	16	8	13	17	16	4
<i>Fourraea alpina</i> (L.) Greuter & Burdet, 1984	for	NS	AF*	30	21	8	0	1	22	7	1	29	1	0
<i>Fraxinus angustifolia</i> Vahl, 1804	NS	NS	NS	40	12	17	11	0	12	10	18	29	8	3
<i>Fragaria vesca</i> L., 1753	NS	for*	NS	30	19	9	2	0	19	6	5	28	2	0
<i>Fumana ericifolia</i> Wallr., 1840	NS	for	NS	221	72	91	43	15	87	82	52	163	52	6
<i>Fumaria officinalis</i> L., 1753	NS	NS	NS	19	3	9	6	1	4	6	9	12	3	4
<i>Fumana procumbens</i> (Dunal) Gren. & Godr., 1847	NS	past*	VRF*	35	4	12	15	4	8	15	12	16	17	2
<i>Fumana thymifolia</i> (L.) Spach ex Webb, 1838	NS	NS	NS	18	4	8	6	0	4	7	7	12	6	0
<i>Galium aparine</i> L., 1753	NS	ara*	NS	39	13	19	7	0	13	13	13	32	1	6
<i>Galium corrudifolium</i> Vill., 1779	for*	past	DEF*	200	70	61	39	30	100	71	29	131	63	6
<i>Galium mollugo</i> L., 1753	NS	NS	NS	28	8	11	8	1	9	7	12	19	6	3
<i>Galium obliquum</i> Vill., 1785	NS	for*	AF*	80	30	37	9	4	34	25	21	67	12	1
<i>Galium parisiense</i> L., 1753	NS	past*	DEF*	45	7	17	13	8	15	14	16	24	20	1
<i>Galatella sedifolia</i> (L.) Greuter, 2003	for*	NS	NS	42	15	13	9	5	20	18	4	28	12	2
<i>Galium timeroyi</i> Jord., 1846	NS	NS	NS	19	6	8	3	2	8	8	3	14	4	1
<i>Galium verum</i> L., 1753	ara	ara	VRF	48	9	17	18	4	13	12	23	26	16	6
<i>Galium verticillatum</i> Danthoine ex Lam., 1788	NA	NA	NA	21	7	4	3	7	14	4	3	11	10	0
<i>Genista cinerea</i> (Vill.) DC., 1805	NS	NS	NS	109	29	54	21	5	34	42	33	83	19	7
<i>Genista hispanica</i> L., 1753	for*	for*	AF*	238	94	94	41	9	103	89	46	188	44	6
<i>Genista pilosa</i> L., 1753	NS	for	AF	169	64	71	26	8	72	58	39	135	29	5
<i>Genista pulchella</i> Vis., 1830	past	past*	VRF*	27	4	7	14	2	6	18	3	11	16	0
<i>Geranium columbinum</i> L., 1753	NS	NS	DEF	33	10	9	5	9	19	9	5	19	13	1
<i>Geranium lucidum</i> L., 1753	for*	NS	NS	30	15	11	3	1	16	6	8	26	4	0

X. Annexes

Species name	1860 LU	1958 LU	Temporal continuity	occurrence	freq.AF	freq.RF	freq.VRF	freq.DEF	freq.1860.for	freq.1860.past	freq.1860.ara	freq.1958.for	freq.1958.past	freq.1958.ara
<i>Geranium molle</i> L., 1753	NS	ara	VRF	28	3	10	12	3	6	12	10	13	9	6
<i>Geranium purpureum</i> Vill., 1786	for	NS	DEF	127	40	57	15	15	55	49	23	97	27	3
<i>Geranium rotundifolium</i> L., 1753	NS	NS	NS	32	10	12	9	1	11	10	11	22	9	1
<i>Geum urbanum</i> L., 1753	NS	NS	NS	26	9	14	3	0	9	7	10	23	1	2
<i>Gladiolus italicus</i> Mill., 1768	past	NS	RF	18	1	12	5	0	1	8	9	13	4	1
<i>Globularia alypum</i> L., 1753	NA	NA	NA	23	6	10	3	4	10	11	2	16	7	0
<i>Globularia bisnagarica</i> L., 1753	NS	NS	NS	40	8	18	9	5	13	18	9	26	13	1
<i>Globularia vulgaris</i> L., 1753	NA	NA	NA	21	0	17	4	0	0	19	2	17	4	0
<i>Hedysarum boveanum</i> Bunge ex Basiner, 1846	NA	NA	NA	21	2	12	7	0	2	12	7	14	6	1
<i>Hedera helix</i> L., 1753	for*	for*	AF*	254	94	127	31	2	96	66	92	221	25	8
<i>Helianthemum apenninum</i> (L.) Mill., 1768	NS	past*	DEF*	82	13	26	28	15	28	35	19	39	39	4
<i>Helictochloa bromoides</i> (Gouan) Romero Zarco, 2011	NS	past*	DEF*	112	34	28	32	18	52	34	26	62	44	6
<i>Helianthemum canum</i> (L.) Baumg., 1816	past	past	DEF	63	18	17	17	11	29	27	7	35	25	3
<i>Helleborus foetidus</i> L., 1753	NS	for	NS	67	28	31	5	3	31	22	14	59	8	0
<i>Helianthemum hirtum</i> (L.) Mill., 1768	ara	past*	DEF*	68	11	26	21	10	21	19	28	37	25	6
<i>Helianthemum italicum</i> (L.) Pers., 1806	NS	NS	NS	84	20	44	17	3	23	37	24	64	16	4
<i>Helianthemum nummularium</i> (L.) Mill., 1768	NS	ara	DEF*	38	2	13	13	10	12	15	11	15	17	6
<i>Helianthemum oelandicum</i> (L.) Dum.Cours., 1802	NS	NS	NS	41	17	14	10	0	17	13	11	31	9	1
<i>Helianthemum salicifolium</i> (L.) Mill., 1768	NS	past*	DEF*	43	4	12	18	9	13	17	13	16	25	2
<i>Helichrysum stoechas</i> (L.) Moench, 1794	ara	NS	RF	195	45	90	52	8	53	64	78	135	42	18
<i>Hieracium glaucinum</i> Jord., 1848	NS	for*	RF*	82	27	43	10	2	29	30	23	70	9	3
<i>Hieracium murorum</i> L., 1753	NS	NS	NS	24	9	9	6	0	9	6	9	18	5	1
<i>Himantoglossum hircinum</i> (L.) Spreng., 1826	ara	ara*	VRF	38	5	13	17	3	8	13	17	18	12	8
<i>Himantoglossum robertianum</i> (Loisel.) P.Delforge, 1999	NS	ara	VRF	55	10	23	21	1	11	24	20	33	13	9
<i>Hippocrepis ciliata</i> Willd., 1808	NA	NA	NA	23	3	7	3	10	13	4	6	10	13	0
<i>Hippocrepis comosa</i> L., 1753	ara*	NS	NS	110	34	41	29	6	40	27	43	75	23	12
<i>Hippocrepis emerus</i> (L.) Lassen, 1989	for*	for*	AF*	165	86	68	9	2	88	38	39	154	8	3
<i>Hordeum murinum</i> L., 1753	NS	NS	NS	27	10	12	5	0	10	6	11	22	4	1
<i>Hornungia petraea</i> (L.) Rchb., 1838	NS	NS	DEF	95	25	34	21	15	40	36	19	59	30	6
<i>Hypericum perforatum</i> L., 1753	ara	NS	NS	117	26	51	33	7	33	36	48	77	27	13
<i>Iberis saxatilis</i> L., 1756	NA	NA	NA	17	1	2	8	6	7	10	0	3	14	0
<i>Ilex aquifolium</i> L., 1753	NS	for	AF	37	20	16	1	0	20	8	9	36	1	0
<i>Inula bifrons</i> (L.) L., 1763	NA	NA	NA	18	1	8	9	0	1	1	16	9	2	7
<i>Inula conyza</i> DC., 1836	NS	for*	RF*	52	16	30	4	2	18	19	15	46	3	3
<i>Inula montana</i> L., 1753	NS	NS	NS	76	23	27	18	8	31	29	16	50	23	3
<i>Iris lutescens</i> Lam., 1789	for	past	DEF	72	24	17	16	15	39	18	15	41	29	2
<i>Jasminum fruticans</i> L., 1753	NS	NS	NS	55	14	24	12	5	19	19	17	38	14	3
<i>Juniperus communis</i> L., 1753	NS	for*	DEF*	272	74	125	58	15	89	99	84	199	58	15
<i>Juniperus oxycedrus</i> L., 1753	NS	NS	NS	294	80	127	72	15	95	116	83	207	71	16
<i>Juniperus phoenicea</i> L., 1753	past	past	DEF	128	36	55	21	16	52	65	11	91	35	2
<i>Klasea nudicaulis</i> (L.) Fourr.	NS	past*	DEF	25	5	4	8	8	13	12	0	9	16	0
<i>Knautia collina</i> Jord., 1848	NS	NS	NS	43	8	22	9	4	12	21	10	30	10	3
<i>Koeleria vallesiana</i> (Honck.) Gaudin, 1808	past	past*	DEF*	123	22	43	39	19	41	56	26	65	53	5
<i>Lactuca muralis</i> (L.) Gaertn., 1791	NS	for*	RF*	27	6	20	1	0	6	10	11	26	1	0

X. Annexes

Species name	1860 LU	1958 LU	Temporal continuity	occurrence	freq.AF	freq.RF	freq.VRF	freq.DEF	freq.1860.for	freq.1860.past	freq.1860.ara	freq.1958.for	freq.1958.past	freq.1958.ara
<i>Lactuca perennis</i> L., 1753	NS	NS	DEF*	100	21	48	16	15	36	44	20	69	29	2
<i>Lactuca serriola</i> L., 1756	ara	NS	NS	66	15	28	20	3	18	19	29	43	16	7
<i>Lactuca viminea</i> (L.) J.Presl & C.Presl, 1819	NS	NS	NS	35	8	12	13	2	10	9	16	20	12	3
<i>Lamium amplexicaule</i> L., 1753	NS	ara*	VRF*	47	9	12	19	7	16	19	12	21	20	6
<i>Lamium maculatum</i> (L.) L., 1763	NS	NS	NS	42	14	22	5	1	15	9	18	36	4	2
<i>Lamium purpureum</i> L., 1753	NS	NS	NS	17	4	10	3	0	4	5	8	14	3	0
<i>Lapsana communis</i> L., 1753	past	NS	NS	37	15	20	2	0	15	17	5	35	0	2
<i>Laserpitium gallicum</i> L., 1753	for	NS	NS	32	16	10	5	1	17	14	1	26	6	0
<i>Lathyrus latifolius</i> L., 1753	NS	NS	NS	37	10	16	11	0	10	10	17	26	8	3
<i>Lathyrus setifolius</i> L., 1753	ara	NS	DEF*	25	1	13	7	4	5	7	13	14	10	1
<i>Lavandula angustifolia</i> Mill., 1768	past	NS	VRF	142	41	61	37	3	44	64	34	102	33	7
<i>Lavandula latifolia</i> Medik., 1784	NS	past*	NS	110	31	51	24	4	35	43	32	82	26	2
<i>Leontodon crispus</i> Vill., 1779	NS	NS	NS	22	4	9	5	4	8	6	8	13	8	1
<i>Leontodon hirtus</i> L., 1759	past	NS	DEF*	30	2	18	7	3	5	20	5	20	9	1
<i>Leontodon hispidus</i> L., 1753	NS	NS	NS	20	3	9	5	3	6	8	6	12	6	2
<i>Lepidium campestre</i> (L.) R.Br., 1812	past	NS	NS	29	9	15	5	0	9	18	2	24	4	1
<i>Lepidium draba</i> L., 1753	NS	NS	NS	25	4	11	9	1	5	8	12	15	7	3
<i>Leucanthemum vulgare</i> Lam., 1779	NS	NS	NS	25	11	9	5	0	11	9	5	20	3	2
<i>Ligustrum vulgare</i> L., 1753	ara	for*	AF*	152	49	73	27	3	52	40	60	122	23	7
<i>Lilium martagon</i> L., 1753	NA	for (excl)	NA	18	15	3	0	0	15	3	0	18	0	0
<i>Limodorum abortivum</i> (L.) Sw., 1799	NS	NS	NS	31	8	16	7	0	8	12	11	24	3	4
<i>Linum campanulatum</i> L., 1753	past	NS	NS	38	8	20	9	1	9	21	8	28	10	0
<i>Linum narbonense</i> L., 1753	past	past*	DEF*	89	17	33	24	15	32	40	17	50	37	2
<i>Linaria repens</i> (L.) Mill., 1768	NS	ara*	NS	18	3	4	10	1	4	5	9	7	4	7
<i>Linaria simplex</i> (Willd.) DC., 1805	NS	past*	DEF	70	17	21	22	10	27	17	26	38	30	2
<i>Linum strictum</i> L., 1753	ara*	past*	VRF*	51	8	15	20	8	16	13	22	23	26	2
<i>Linum suffruticosum</i> L., 1753	past	NS	RF	123	22	63	34	4	26	63	34	85	32	6
<i>Linaria supina</i> (L.) Chaz., 1790	NS	past*	DEF*	32	6	9	8	9	15	11	6	15	16	1
<i>Lonicera etrusca</i> Santi, 1795	for*	for*	AF*	253	118	91	36	8	126	62	65	209	31	13
<i>Lonicera implexa</i> Aiton, 1789	for	for*	AF*	91	42	42	5	2	44	30	17	84	6	1
<i>Lonicera xylosteum</i> L., 1753	NS	for*	AF*	92	47	34	10	1	48	25	19	81	11	0
<i>Lotus corniculatus</i> L., 1753	NS	ara*	NS	93	27	41	20	5	32	28	33	68	14	11
<i>Lysimachia linum-stellatum</i> L., 1753	past	past	DEF	55	16	15	12	12	28	21	6	31	22	2
<i>Malva sylvestris</i> L., 1753	ara	ara	VRF	30	4	15	11	0	4	10	16	19	5	6
<i>Marrubium vulgare</i> L., 1753	past	past	DEF	22	5	4	8	5	10	10	2	9	12	1
<i>Medicago lupulina</i> L., 1753	NS	NS	NS	41	7	23	8	3	10	16	15	30	7	4
<i>Medicago minima</i> (L.) L., 1754	ara	ara*	DEF*	89	13	33	36	7	20	24	45	46	28	15
<i>Medicago monspeliaca</i> (L.) Trautv., 1841	NS	past*	DEF*	19	2	6	6	5	7	6	6	8	10	1
<i>Medicago rigidula</i> (L.) All., 1785	ara	ara	VRF	32	5	10	16	1	6	11	15	15	10	7
<i>Medicago sativa</i> L., 1753	ara	NS	NS	24	3	12	8	1	4	8	12	15	4	5
<i>Melica ciliata</i> L., 1753	NS	NS	NS	63	20	20	17	6	26	24	13	40	21	2
<i>Melittis melissophyllum</i> L., 1753	for	for	AF	63	43	19	0	1	44	14	5	62	1	0
<i>Melica uniflora</i> Retz., 1779	NA	for (excl)	NA	40	24	16	0	0	24	11	5	40	0	0
<i>Mercurialis huetii</i> Hanry, 1864	NA	NA	NA	19	5	6	3	5	10	6	3	11	8	0

X. Annexes

Species name	1860 LU	1958 LU	Temporal continuity	occurrence	freq.AF	freq.RF	freq.VRF	freq.DEF	freq.1860.for	freq.1860.past	freq.1860.ara	freq.1958.for	freq.1958.past	freq.1958.ara
<i>Mercurialis perennis</i> L., 1753	for	for	AF	38	22	12	3	1	23	11	4	34	4	0
<i>Microthlaspi perfoliatum</i> (L.) F.K.Mey., 1973	NS	NS	NS	72	20	29	16	7	27	20	25	49	16	7
<i>Minuartia hybrida</i> (Vill.) Schischk., 1936	NS	past*	VRF*	63	13	18	23	9	22	21	20	31	26	6
<i>Minuartia mediterranea</i> (Ledeb. ex Link) K.Maly, 1908	for*	past*	DEF*	21	7	2	7	5	12	8	1	9	11	1
<i>Minuartia rostrata</i> (Pers.) Rchb., 1842	past	NS	DEF	36	8	13	6	9	17	17	2	21	14	1
<i>Molinia caerulea</i> (L.) Moench, 1794	NS	NS	NS	25	8	10	7	0	8	10	7	18	7	0
<i>Muscari comosum</i> (L.) Mill., 1768	ara	ara	NS	64	13	27	19	5	18	14	32	40	14	10
<i>Muscari neglectum</i> Guss. ex Ten., 1842	NS	ara	DEF	130	33	45	35	17	50	41	39	78	41	11
<i>Myosotis arvensis</i> Hill, 1764	NS	for*	AF*	57	23	24	9	1	24	19	14	47	5	5
<i>Myosotis ramosissima</i> Rochel, 1814	NS	NS	NS	35	13	11	9	2	15	8	12	24	8	3
<i>Narcissus assoanus</i> Dufour, 1830	NS	NS	DEF	52	16	20	5	11	27	16	9	36	16	0
<i>Narcissus poeticus</i> L., 1753	NS	NS	NS	21	10	6	5	0	10	5	6	16	3	2
<i>Odontites luteus</i> (L.) Clairv., 1811	ara	ara*	NS	97	22	38	32	5	27	30	40	60	17	20
<i>Odontites viscosus</i> (L.) Clairv., 1811	NS	NS	NS	25	5	11	9	0	5	9	11	16	6	3
<i>Ononis minutissima</i> L., 1753	NS	NS	NS	206	64	79	46	17	81	80	45	143	52	11
<i>Ononis natrix</i> L., 1753	ara	ara	VRF	39	6	14	18	1	7	13	19	20	11	8
<i>Ononis pusilla</i> L., 1759	ara	ara*	DEF*	38	3	14	16	5	8	12	18	17	15	6
<i>Onobrychis saxatilis</i> (L.) Lam., 1779	past	NS	NS	35	7	18	8	2	9	21	5	25	9	1
<i>Ononis spinosa</i> L., 1753	past	ara	RF*	63	6	37	17	3	9	35	19	43	10	10
<i>Onobrychis supina</i> (Chaix ex Vill.) DC., 1805	ara	ara	VRF	31	4	13	14	0	4	11	16	17	9	5
<i>Orchis purpurea</i> Huds., 1762	NS	NS	NS	53	15	28	9	1	16	14	23	43	6	4
<i>Ornithogalum umbellatum</i> L., 1753	for	past*	DEF*	66	18	17	15	16	34	23	9	35	30	1
<i>Orobanche alba</i> Stephan ex Willd., 1800	NS	past*	VRF*	18	2	1	11	4	6	10	2	3	14	1
<i>Osyris alba</i> L., 1753	ara	for*	NS	213	64	96	46	7	71	63	79	160	46	7
<i>Papaver rhoeas</i> L., 1753	ara	ara	VRF	51	5	23	21	2	7	17	27	28	13	10
<i>Parietaria judaica</i> L., 1756	NS	NS	NS	23	7	11	3	2	9	8	6	18	5	0
<i>Pastinaca sativa</i> L., 1753	NS	NS	NS	17	4	7	6	0	4	7	6	11	3	3
<i>Petrorhagia prolifera</i> (L.) P.W.Ball & Heywood, 1964	NS	past*	DEF*	110	18	26	43	23	41	43	26	44	57	9
<i>Phagnalon sordidum</i> (L.) Rchb., 1831	NS	NS	NS	25	4	14	5	2	6	12	7	18	7	0
<i>Phillyrea angustifolia</i> L., 1753	past	for*	RF*	128	32	85	9	2	34	57	37	117	10	1
<i>Phillyrea latifolia</i> L., 1753	for*	for*	AF*	120	67	35	6	12	79	21	20	102	17	1
<i>Phleum nodosum</i> L., 1759	NS	ara*	NS	61	21	19	16	5	26	14	21	40	11	10
<i>Phragmites australis</i> (Cav.) Trin. ex Steud., 1840	NA	NA	NA	21	4	11	6	0	4	7	10	15	3	3
<i>Picris hieracioides</i> L., 1753	ara*	ara	RF	113	22	54	32	5	27	24	62	76	19	18
<i>Pilosella officinarum</i> F.W.Schultz & Sch.Bip., 1862	ara	NS	RF	131	28	62	34	7	35	41	55	90	28	13
<i>Pinus halepensis</i> Mill., 1768	NS	for*	AF*	295	96	136	47	16	112	105	78	232	52	11
<i>Pinus nigra</i> Arnold, 1785	NS	NS	NS	62	15	20	22	5	20	27	15	35	22	5
<i>Pinus sylvestris</i> L., 1753	past	past	VRF	144	34	59	47	4	38	73	33	93	45	6
<i>Pistacia terebinthus</i> L., 1753	NS	for	AF	146	56	62	20	8	64	49	33	118	24	4
<i>Plantago argentea</i> Chaix, 1785	NS	past	NS	18	3	6	6	3	6	10	2	9	9	0
<i>Platanthera bifolia</i> (L.) Rich., 1817	NS	NS	NS	21	2	13	6	0	2	10	9	15	5	1
<i>Plantago lanceolata</i> L., 1753	ara	ara	VRF	99	29	31	34	5	34	24	41	60	23	16
<i>Plantago major</i> L., 1753	ara	NS	NS	24	4	15	5	0	4	5	15	19	3	2
<i>Plantago maritima</i> subsp. <i>serpentina</i> (All.) Arcang., 1882	past	NS	RF	38	3	25	10	0	3	29	6	28	9	1

X. Annexes

Species name	1860 LU	1958 LU	Temporal continuity	occurrence	freq.AF	freq.RF	freq.VRF	freq.DEF	freq.1860.for	freq.1860.past	freq.1860.ara	freq.1958.for	freq.1958.past	freq.1958.ara
<i>Plantago media</i> L., 1753	NS	NS	NS	21	9	9	3	0	9	4	8	18	2	1
<i>Poa bulbosa</i> L., 1753	ara	past*	DEF*	156	33	55	42	26	59	42	55	88	56	12
<i>Poa compressa</i> L., 1753	NS	NS	NS	30	9	16	3	2	11	10	9	25	5	0
<i>Poa nemoralis</i> L., 1753	NA	for (excl)	NA	52	28	24	0	0	28	12	12	52	0	0
<i>Poa pratensis</i> L., 1753	ara	ara*	NS	50	15	23	11	1	16	10	24	38	5	7
<i>Polypodium cambricum</i> L., 1753	NS	for*	AF*	71	28	40	2	1	29	28	14	68	3	0
<i>Polygonatum odoratum</i> (Mill.) Druce, 1906	for*	for*	AF*	56	46	8	0	2	48	6	2	54	2	0
<i>Polygala vulgaris</i> L., 1753	NS	NS	NS	47	15	22	8	2	17	16	14	37	8	2
<i>Populus alba</i> L., 1753	ara	NS	RF	60	9	34	16	1	10	20	30	43	11	6
<i>Populus nigra</i> L., 1753	ara	past*	VRF	52	8	28	16	0	8	10	34	36	12	4
<i>Potentilla cinerea</i> Chaix ex Vill., 1779	past	past*	VRF*	23	4	6	9	4	8	10	5	10	13	0
<i>Potentilla reptans</i> L., 1753	past	NS	NS	23	6	7	9	1	7	10	6	13	5	5
<i>Poterium sanguisorba</i> L., 1753	ara*	ara	VRF	158	33	74	42	9	42	49	67	107	33	18
<i>Potentilla tabernaemontani</i> Asch., 1891	NS	ara	VRF	165	40	62	49	14	54	62	49	102	49	14
<i>Poterium verrucosum</i> Link ex G.Don, 1832	NS	past*	DEF*	31	6	9	9	7	13	5	13	15	14	2
<i>Primula veris</i> L., 1753	NS	NS	NS	29	16	10	2	1	17	6	6	26	2	1
<i>Primula vulgaris</i> Huds. subsp. vulgaris	NS	NS	NS	30	11	16	2	1	12	8	10	27	2	1
<i>Prospero autumnale</i> (L.) Speta, 1982	NS	past*	DEF*	21	5	3	4	9	14	6	1	8	13	0
<i>Prunus avium</i> (L.) L., 1755	NS	NS	NS	37	8	18	11	0	8	12	17	26	7	4
<i>Prunella hyssopifolia</i> L., 1753	past	NS	RF*	43	7	30	6	0	7	27	9	37	6	0
<i>Prunella laciniata</i> (L.) L., 1763	NS	NS	NS	19	10	6	2	1	11	5	3	16	1	2
<i>Prunus mahaleb</i> L., 1753	NS	for*	AF*	120	49	49	19	3	52	31	37	98	16	6
<i>Prunus spinosa</i> L., 1753	ara	NS	VRF	106	31	38	35	2	33	32	41	69	26	11
<i>Pseudoturritis turrita</i> (L.) Al-Shehbaz, 2005	for	for*	AF*	80	38	38	4	0	38	30	12	76	4	0
<i>Pyrus spinosa</i> Forssk., 1775	ara	past*	VRF	61	9	26	22	4	13	26	22	35	23	3
<i>Quercus coccifera</i> L., 1753	NS	for*	RF*	148	45	75	17	11	56	51	41	120	22	6
<i>Quercus ilex</i> L., 1753	for	for*	AF*	615	215	262	103	35	250	206	159	477	112	26
<i>Quercus pubescens</i> Willd., 1805	for*	for*	AF*	606	214	265	105	22	236	194	176	479	98	29
<i>Ranunculus bulbosus</i> L., 1753	NS	for*	NS	89	32	42	12	3	35	28	26	74	10	5
<i>Ranunculus gramineus</i> L., 1753	NS	past*	DEF*	17	4	2	2	9	13	4	0	6	11	0
<i>Rapistrum rugosum</i> (L.) All., 1785	ara	NS	VRF	19	1	11	7	0	1	8	10	12	5	2
<i>Reichardia picroides</i> (L.) Roth, 1787	ara	past*	VRF*	37	2	13	20	2	4	15	18	15	17	5
<i>Reseda lutea</i> L., 1753	NS	past*	DEF*	17	3	2	10	2	5	3	9	5	9	3
<i>Reseda phyteuma</i> L., 1753	ara	ara*	VRF*	84	15	27	33	9	24	25	35	42	31	11
<i>Rhamnus alaternus</i> L., 1753	for*	for*	AF*	201	87	78	19	17	104	62	35	165	31	5
<i>Rhaponticum coniferum</i> (L.) Greuter, 2003	NS	for*	NS	93	29	45	15	4	33	36	24	74	16	3
<i>Rhamnus saxatilis</i> Jacq., 1762	NS	for*	NS	87	26	35	17	9	35	34	18	61	25	1
<i>Robinia pseudoacacia</i> L., 1753	NS	NS	NS	31	7	15	9	0	7	8	16	22	5	4
<i>Rosa agrestis</i> Savi, 1798	NS	NS	NS	30	6	16	4	4	10	6	14	22	4	4
<i>Rosa canina</i> L., 1753	NS	for*	AF*	83	36	31	13	3	39	20	24	67	10	6
<i>Rosmarinus officinalis</i> L., 1753	for	for	DEF	267	83	111	47	26	109	106	52	194	67	6
<i>Rubus caesius</i> L., 1753	ara	ara	NS	28	6	11	10	1	7	5	16	17	4	7
<i>Rubus canescens</i> DC., 1813	NS	NS	AF	33	20	10	3	0	20	7	6	30	3	0
<i>Rubia peregrina</i> L., 1753	for*	for*	AF*	399	150	187	51	11	161	118	120	337	48	14

X. Annexes

Species name	1860 LU	1958 LU	Temporal continuity	occurrence	freq.AF	freq.RF	freq.VRF	freq.DEF	freq.1860.for	freq.1860.past	freq.1860.ara	freq.1958.for	freq.1958.past	freq.1958.ara
<i>Rubus ulmifolius</i> Schott, 1818	ara*	NS	NS	138	37	64	31	6	43	35	60	101	24	13
<i>Rumex intermedius</i> DC., 1815	NS	ara	DEF	56	11	19	19	7	18	20	18	30	20	6
<i>Ruscus aculeatus</i> L., 1753	for	for*	AF*	142	64	64	11	3	67	46	29	128	10	4
<i>Ruta angustifolia</i> Pers., 1805	past	past*	DEF*	57	8	18	21	10	18	27	12	26	30	1
<i>Salix eleagnos</i> Scop., 1772	NS	NS	NS	19	6	8	5	0	6	10	3	14	5	0
<i>Salvia pratensis</i> L., 1753	NS	NS	NS	40	8	18	11	3	11	17	12	26	9	5
<i>Saponaria ocymoides</i> L., 1753	NS	for*	RF*	74	29	38	6	1	30	28	16	67	5	2
<i>Saponaria officinalis</i> L., 1753	ara	NS	RF*	22	2	15	5	0	2	6	14	17	3	2
<i>Satureja montana</i> L., 1753	NS	NS	VRF	153	52	48	46	7	59	51	43	100	38	15
<i>Saxifraga tridactylites</i> L., 1753	NS	past*	DEF*	65	19	18	21	7	26	23	16	37	24	4
<i>Scabiosa atropurpurea</i> L., 1753	ara	ara	DEF	44	6	19	15	4	10	11	23	25	13	6
<i>Scabiosa triandra</i> L., 1753	past	NS	RF	25	1	16	7	1	2	11	12	17	4	4
<i>Scirpoides holoschoenus</i> (L.) Soják, 1972	NS	NS	NS	49	14	19	15	1	15	16	18	33	12	4
<i>Scrophularia provincialis</i> Rouy, 1909	NS	NS	NS	34	7	15	8	4	11	18	5	22	11	1
<i>Sedum acre</i> L., 1753	NS	NS	NS	20	4	6	7	3	7	6	7	10	9	1
<i>Sedum album</i> L., 1753	ara*	past*	VRF*	97	20	37	29	11	31	27	39	57	35	5
<i>Sedum dasyphyllum</i> L., 1753	NS	NS	NS	28	8	19	0	1	9	13	6	27	1	0
<i>Sedum ochroleucum</i> Chaix, 1785	NS	NS	NS	153	43	58	37	15	58	48	47	101	39	13
<i>Sedum sediforme</i> (Jacq.) Pau, 1909	NS	past*	DEF*	202	48	80	51	23	71	69	62	128	61	13
<i>Senecio gallicus</i> Vill., 1785	NS	NS	NS	22	6	11	3	2	8	9	5	17	5	0
<i>Senecio vulgaris</i> L., 1753	ara	NS	NS	73	12	34	19	8	20	23	30	46	20	7
<i>Sesleria caerulea</i> (L.) Ard., 1763	NS	NS	NS	22	8	10	4	0	8	14	0	18	4	0
<i>Seseli galloprovinciale</i> Reduron, 1993	NS	NS	DEF	79	20	32	15	12	32	32	15	52	24	3
<i>Seseli longifolium</i> L., 1759	NS	NS	NS	29	10	13	5	1	11	13	5	23	4	2
<i>Seseli tortuosum</i> L., 1753	ara	past	VRF	17	1	7	9	0	1	7	9	8	7	2
<i>Sherardia arvensis</i> L., 1753	ara	NS	NS	30	6	10	10	4	10	6	14	16	10	4
<i>Sideritis provincialis</i> (Jord. & Fourr. ex Rouy) Coulomb & J.M.Tison, 2010	NS	past*	DEF	61	10	23	17	11	21	22	18	33	25	3
<i>Sideritis romana</i> L., 1753	NS	past*	DEF*	48	9	9	21	9	18	16	14	18	29	1
<i>Silene italica</i> (L.) Pers., 1805	NS	for*	RF*	233	71	112	39	11	82	80	71	183	36	14
<i>Silene latifolia</i> Poir., 1789	NS	NS	NS	26	6	12	6	2	8	8	10	18	5	3
<i>Silene nocturna</i> L., 1753	NS	past*	DEF*	66	11	16	21	18	29	18	19	27	35	4
<i>Silene nutans</i> L., 1753	NS	for	NS	27	12	13	1	1	13	11	3	25	2	0
<i>Silene otites</i> (L.) Wibel, 1799	for	past	DEF	31	8	6	6	11	19	8	4	14	16	1
<i>Silene paradoxa</i> L., 1763	NS	NS	NS	43	13	11	15	4	17	18	8	24	17	2
<i>Silene vulgaris</i> (Moench) Garcke, 1869	ara	ara	VRF	43	9	16	17	1	10	12	21	25	10	8
<i>Smilax aspera</i> L., 1753	NA	NA	NA	19	12	6	1	0	12	6	1	18	1	0
<i>Solidago virgaurea</i> L., 1753	NS	NS	NS	19	8	9	2	0	8	6	5	17	1	1
<i>Sonchus asper</i> (L.) Hill, 1769	NS	NS	NS	21	8	7	6	0	8	6	7	15	5	1
<i>Sonchus oleraceus</i> L., 1753	ara*	NS	NS	25	5	10	10	0	5	5	15	15	7	3
<i>Sorbus aria</i> (L.) Crantz, 1763	for*	for*	AF*	149	80	49	15	5	85	39	25	129	19	1
<i>Sorbus domestica</i> L., 1753	NS	NS	NS	71	26	29	15	1	27	29	15	55	13	3
<i>Sorbus torminalis</i> (L.) Crantz, 1763	for*	NS	AF*	35	25	4	5	1	26	3	6	29	5	1
<i>Spartium junceum</i> L., 1753	ara	NS	RF	157	30	80	41	6	36	59	62	110	39	8
<i>Stachelina dubia</i> L., 1753	NS	NS	NS	167	41	78	38	10	51	73	43	119	40	8

X. Annexes

Species name	1860 LU	1958 LU	Temporal continuity	occurrence	freq.AF	freq.RF	freq.VRF	freq.DEF	freq.1860.for	freq.1860.past	freq.1860.ara	freq.1958.for	freq.1958.past	freq.1958.ara
<i>Stachys recta</i> L., 1767	NS	ara	NS	87	28	36	18	5	33	32	22	64	13	10
<i>Stellaria media</i> (L.) Vill., 1789	NS	NS	NS	25	6	13	5	1	7	11	7	19	3	3
<i>Stipa eriocalis</i> Borbás, 1878	past	past*	DEF*	20	1	9	7	3	4	12	4	10	10	0
<i>Stipa gallica</i> Celak., 1883	for	past*	DEF*	73	11	13	26	23	34	29	10	24	46	3
<i>Stipa offneri</i> Breistr., 1950	NS	past*	DEF*	114	28	43	23	20	48	48	18	71	43	0
<i>Symphytum tuberosum</i> L., 1753	NS	NS	NS	22	8	13	0	1	9	6	7	21	1	0
<i>Tanacetum corymbosum</i> (L.) Sch.Bip., 1844	for	for*	RF*	67	34	31	2	0	34	25	8	65	2	0
<i>Taraxacum rubicundum</i> (Dahlst.) Dahlst., 1906	NS	NS	NS	27	5	12	7	3	8	12	7	17	10	0
<i>Teucrium aureum</i> Schreb., 1773	ara*	past	VRF*	34	5	12	12	5	10	16	8	17	17	0
<i>Teucrium botrys</i> L., 1753	NS	past*	DEF*	35	3	8	11	13	16	13	6	11	23	1
<i>Teucrium chamaedrys</i> L., 1753	for*	for*	AF*	304	127	118	44	15	142	91	71	245	51	8
<i>Teucrium flavum</i> L. subsp. <i>flavum</i>	NS	NS	NS	23	7	11	3	2	9	11	3	18	5	0
<i>Teucrium montanum</i> L., 1753	for*	NS	NS	61	21	21	10	9	30	22	9	42	18	1
<i>Teucrium polium</i> L., 1753	past	NS	VRF	220	48	99	61	12	60	92	68	147	62	11
<i>Thalictrum minus</i> L., 1753	NS	NS	NS	24	12	5	3	4	16	6	2	17	7	0
<i>Thesium humifusum</i> DC., 1815	past	NS	NS	46	8	23	13	2	10	25	11	31	12	3
<i>Thymus embergeri</i> Roussine, 1952	past	NS	VRF	29	2	16	9	2	4	23	2	18	11	0
<i>Thymus vulgaris</i> L., 1753	NS	past*	DEF*	598	150	239	149	60	210	231	157	389	179	30
<i>Tilia platyphyllos</i> Scop., 1771	NS	for*	NS	35	14	19	2	0	14	11	10	33	2	0
<i>Torilis africana</i> Spreng., 1815	past	NS	RF*	19	3	11	4	1	4	14	1	14	5	0
<i>Tragopogon porrifolius</i> L., 1753	NS	NS	NS	22	6	7	7	2	8	7	7	13	6	3
<i>Trifolium angustifolium</i> L., 1753	NS	ara	NS	21	3	7	10	1	4	6	11	10	6	5
<i>Trifolium campestre</i> Schreb., 1804	NS	ara*	VRF	63	15	18	26	4	19	21	23	33	20	10
<i>Trigonella esculenta</i> Willd., 1809	ara	ara	VRF	30	5	10	14	1	6	7	17	15	9	6
<i>Trisetum flavescens</i> (L.) P.Beauv., 1812	ara	NS	NS	20	5	7	7	1	6	3	11	12	5	3
<i>Trigonella gladiata</i> Steven ex M.Bieb., 1808	NS	NS	DEF	18	7	0	2	9	16	1	1	7	11	0
<i>Trinia glauca</i> (L.) Dumort., 1827	NS	past*	DEF*	24	4	7	7	6	10	11	3	11	12	1
<i>Trifolium pratense</i> L., 1753	NS	for*	RF*	53	17	28	7	1	18	15	20	45	6	2
<i>Trifolium scabrum</i> L., 1753	NS	NS	NS	35	9	10	11	5	14	8	13	19	13	3
<i>Trifolium stellatum</i> L., 1753	NA	NA	NA	19	3	8	7	1	4	7	8	11	7	1
<i>Tulipa sylvestris</i> L., 1753	NS	ara*	NS	17	4	4	5	4	8	3	6	8	5	4
<i>Ulmus minor</i> Mill., 1768	ara	NS	RF	76	13	41	20	2	15	27	34	54	16	6
<i>Urtica dioica</i> L., 1753	ara*	NS	NS	23	3	12	7	1	4	2	17	15	4	4
<i>Valantia muralis</i> L., 1753	for	past	DEF*	31	7	9	4	11	18	4	9	16	14	1
<i>Valeriana tuberosa</i> L., 1753	for*	past*	DEF*	77	21	12	15	29	50	25	2	33	44	0
<i>Veronica arvensis</i> L., 1753	ara	ara*	NS	55	17	15	17	6	23	11	21	32	14	9
<i>Veronica persica</i> Poir., 1808	NS	NS	NS	29	6	11	11	1	7	11	11	17	8	4
<i>Verbascum sinuatum</i> L., 1753	NS	ara	VRF	55	14	17	23	1	15	19	21	31	14	10
<i>Verbena officinalis</i> L., 1753	NS	NS	NS	24	7	10	6	1	8	8	8	17	4	3
<i>Viburnum lantana</i> L., 1753	for*	for*	AF*	152	66	63	18	5	71	46	35	129	21	2
<i>Viburnum tinus</i> L., 1753	ara	NS	NS	39	10	18	10	1	11	9	19	28	9	2
<i>Vicia sepium</i> L., 1753	NA	NA	NA	33	23	9	1	0	23	5	5	32	1	0
<i>Viola alba</i> Besser, 1809	for*	for*	AF*	47	23	20	1	3	26	12	9	43	4	0
<i>Viola kitaibeliana</i> Schult., 1819	NA	NA	NA	19	1	8	10	0	1	10	8	9	9	1

X. Annexes

Species name	1860 LU	1958 LU	Temporal continuity	occurrence	freq.AF	freq.RF	freq.VRF	freq.DEF	freq.1860.for	freq.1860.past	freq.1860.ara	freq.1958.for	freq.1958.past	freq.1958.ara
<i>Vulpia ciliata</i> Dumort., 1824	NS	past*	DEF*	40	6	12	17	5	11	11	18	18	17	5
<i>Vulpia unilateralis</i> (L.) Stace, 1978	NS	past	NS	32	7	9	13	3	10	10	12	16	13	3
<i>Xeranthemum inapertum</i> (L.) Mill., 1768	NS	past*	VRF*	45	8	9	16	12	20	16	9	17	25	3

Annexe 35. Effect of forest temporal continuity and past land use on plant communities in the meso- and supramediterranean ranges

The Mediterranean region is divided into different vegetation ranges. In France, the thermomediterranean and mesomediterranean constitute the most meridional ranges, the driest and hottest, characterised by sclerophyllous evergreen trees. The supramediterranean and mountainous Mediterranean ranges are characterised by deciduous and coniferous trees adapted to cold winters. Therefore, the supramediterranean and the mountainous Mediterranean ranges constitute a blurred transition with temperate and mountainous forests, respectively (Quézel and Médail, 2003). Current dominant tree species interact with past land use to explain the composition of understory vegetation (Bergès *et al.* 2017). Therefore, we can suppose that the effect of past land uses on forest ecosystems might interact with the climatic conditions and therefore the dominant tree species of forests, and might differ from a vegetation range to another.

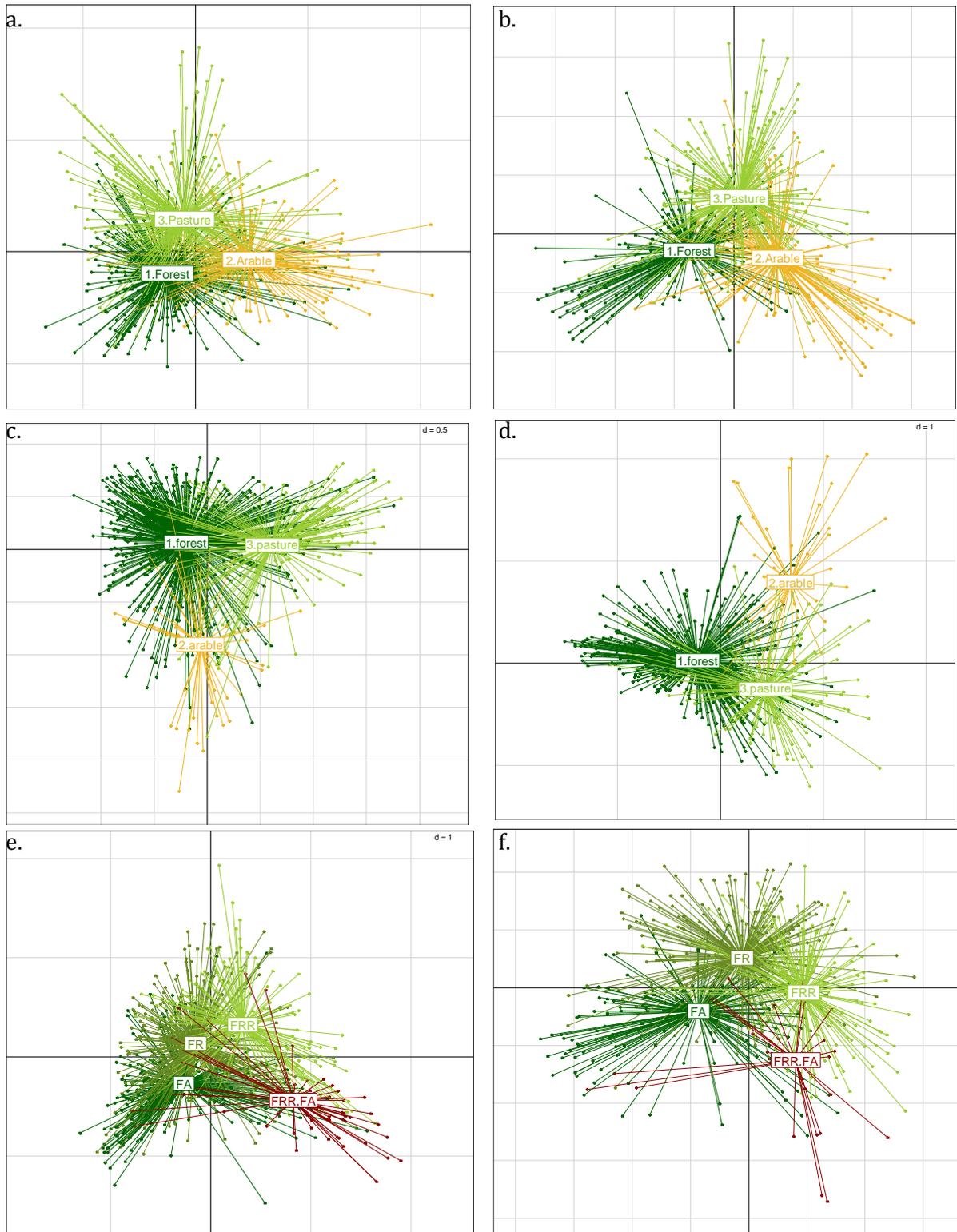
In the PNRL, *Q. ilex* and *P. halepensis* characterise the mesomediterranean zone, while the supramediterranean zone is the domain of *Q. pubescens*. The Mediterranean mountain zone is very scarce, found in the upper part of the Luberon massif and is mostly characterised by beech stands (Varese, 1990).

To compare the effect of forest history between the different vegetation ranges, we performed the same analyses on two additional sub-samples: plots located in the mesomediterranean (401 species in 793 plots) and plots located in the supramediterranean or the mountainous Mediterranean (418 species in 616 plots).

The results for the two sub-samples were the same as for the whole dataset (CCA and logistic regressions). For each category, plant species response in the mesomediterranean and the supramediterranean subsamples were consistent with the whole dataset (see table below).

References

- Bergès, L., Feiss, T., Avon, C., Martin, H., Rochel, X., Dauffy-Richard, E., Cordonnier, T., Dupouey, J.-L., 2017. Response of understory plant communities and traits to past land use and coniferous plantation. *Applied Vegetation Science* 20, 468-481.
- Quézel, P., Médail, F., 2003. *Ecologie et biogéographie des forêts du bassin méditerranéen*. Elsevier.
- Varese, P., 1990. Pré-étude en vue d'une typologie des stations forestières du Luberon. In: *Parc Naturel Régional du Luberon*, Apt, p. 141.

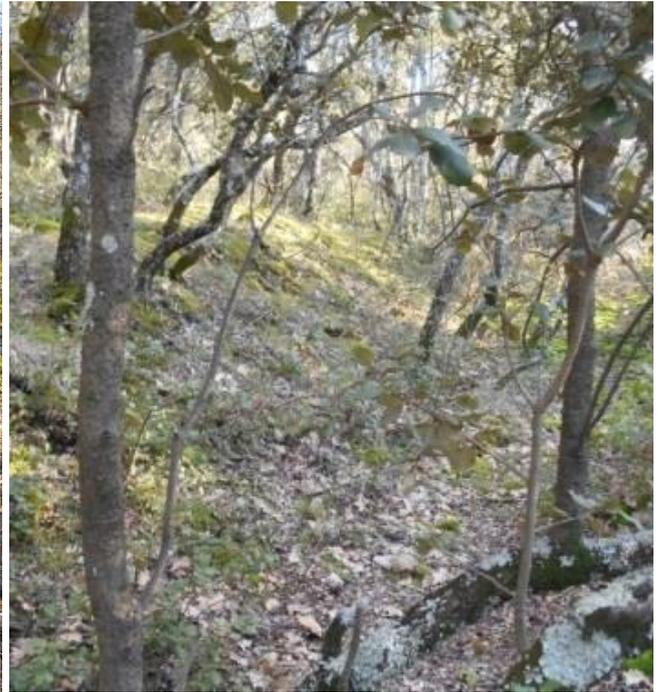
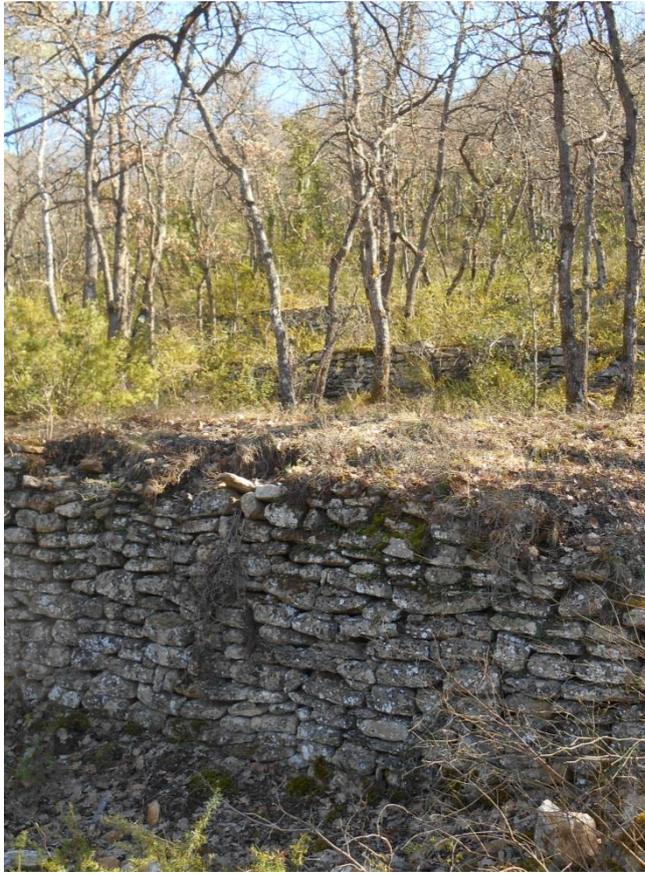


First CCA factorial map of plant communities of the mesomediterranean according to (a) 1860 land use, (c) 1958 land use (e) temporal continuity and of plant communities of the supramediterranean according to (b) 1860 land use, (d) 1958 land use (f) temporal continuity.

X. Annexes

	Whole dataset	Mesomediterranean	Supramediterranean
	<i>473 species</i>	<i>401 species</i>	<i>418 species</i>
	<i>442 species analysed</i>	<i>354 species analysed</i>	<i>350 species analysed</i>
1860 land use			
N° of species responding + SITE	208 (47%) (81 (18%))	129 (36%) (55 (16%))	93 (27%) (44 (13%))
forest (+local variables)	58 (34)	37 (20)	36 (23)
arable (+local variables)	99 (18)	65 (23)	31 (8)
pasture (+local variables)	51 (29)	27 (12)	26 (13)
1958 land use			
N° of species responding + SITE	246 (56%) (160 (36%))	165 (47%) (95 (27%))	130 (37%) (72 (21%))
forest (+local variables)	78 (58)	48 (28)	46 (26)
arable (+local variables)	69 (32)	48 (28)	32 (13)
pasture (+local variables)	99 (70)	69 (39)	52 (33)
Temporal continuity			
N° of species responding + SITE	258 (58%) (147 (33%))	152 (43%) (85 (24%))	125 (36%) (72 (21%))
AF (+local variables)	57 (43)	32 (26)	38 (24)
RF (+local variables)	37 (15)	21 (5)	15 (8)
VRF (+local variables)	77 (31)	40 (21)	26 (7)
DEF (+local variables)	87 (58)	59 (33)	46 (33)

Annexe 36 (Appendix A1). *In situ* past land use remnants



Terrace
(Very good
state)

Terrace
(Poor state)

Small
stone pile

No terrace
or stone
pile

Large
stone pile

Annexe 37 (Appendix A2). Ecological differences within paired plots (ancient (AF) *versus* recent forest (RF))

The variability of environmental conditions and landscape variables within paired plots was analysed using linear mixed-effect model and the R package nlme (Pinheiro *et al.* 2017) for quantitative variables and with a Chi-square test for dominant tree species. The table provides means and p values. Slope, distance from open habitat edge and longitude significantly differed within paired plots. The absence of difference between paired plots otherwise proved that our sampling plan respected homogeneous environmental conditions within each pair of plots.

	AF	RF	<i>p</i> values
Local variables			
Elevation (m)	422	421	0.9
Slope (%)	12.7	11.5	0.01 *
Northness	-0.16	-0.22	0.4
Canopy cover (%)	41.9	43.1	0.6
Dominant tree height (m)	11	11.5	0.2
Tree species richness	3.9	4.1	0.3
Tree density (nb ha ⁻¹)	2490	2636	0.4
Basal area (m ² ha ⁻¹)	22.6	22.6	1
Dominant tree species	-	-	1
Landscape variables			
Habitat patch area (ha)	725	728	0.3
Distance from edge (m)	192	162	0.03 *

Reference

Pinheiro J, Bates D, DebRoy S, Sarkar D, Team RC (2017) nlme: Linear and Nonlinear Mixed Effects Models., R package version 3.1-131

Annexe 38 (Appendix A3). Correlation matrix of explanatory variables

Correlation between two quantitative predictors was tested with a Spearman test, and correlation between one quantitative and one categorical predictor was based on a linear regression. Correlations between qualitative variables were tested with a Chi-square test.

The following table gives R values (either directly collected from the Spearman test or square-root transformation of the R^2) for correlations between quantitative predictors or between quantitative and qualitative predictors, and p -values of the Chi-square test for correlations between qualitative predictors. Significant correlations are shown in bold ($R > 0.6$ and p -value < 0.05).

	Longitude	Latitude	Elevation	Slope	Northness	Eastness	Canopy cover	Tree height	Tree density	Basal area	No tree species	Dist. to edge	Habitat area	Dominant tree species	Map-based PLU	<i>In situ</i> PLU remnants
Longitude	1.00															
Latitude	-0.13	1.00														
Elevation	0.57	0.33	1.00													
Slope	0.23	-0.26	-0.01	1.00												
Northness	0.03	-0.28	-0.40	0.34	1.00											
Eastness	0.17	0.04	0.11	-0.03	-0.08	1.00										
Canopy cover	0.10	0.08	0.00	-0.13	0.25	-0.12	1.00									
Tree height	0.03	-0.43	-0.31	0.19	0.21	-0.11	0.29	1.00								
Tree density	0.05	0.24	0.18	-0.14	-0.11	-0.05	-0.12	-0.55	1.00							
Basal area	0.00	-0.09	-0.02	-0.07	0.02	-0.23	0.53	0.44	-0.20	1.00						
No tree species	0.08	0.10	0.03	0.23	0.26	0.01	0.20	0.08	0.10	0.09	1.00					
Dist. to edge	0.14	0.15	0.34	0.05	-0.24	0.15	-0.35	-0.30	0.19	-0.30	-0.14	1.00				
Habitat area	0.14	0.40	0.67	-0.13	-0.55	0.00	-0.14	-0.22	0.05	-0.08	-0.17	0.42	1.00			
Dominant tree species	0.30	0.39	0.21	0.23	0.26	-0.07	0.41	0.67	0.66	0.28	0.17	0.35	0.21	0		
Map-based PLU	0.35	-0.14	0.26	0.04	0.06	-0.11	-0.14	0.07	-0.12	0.03	-0.11	0.17	-0.14	1 ns	0	
<i>In situ</i> PLU remnants	0.11	0.28	0.20	0.45	0.17	0.21	0.27	0.14	0.06	-0.10	0.15	0.11	0.31	0.002 **	<0.0001 ***	0

Dominant tree height and tree density significantly varied among dominant tree species ($R = 0.67$ and 0.66 respectively): *P. halepensis* stands were higher compared to *Q. pubescens* and *Q. ilex* stands while tree density was higher in *Q. ilex* stands compared to *P. halepensis* and *Q. pubescens* stands. Habitat area increased with elevation ($R = 0.67$). Correlations between dominant tree species and *in situ* PLU remnants are discussed appendix A4.

Annexe 39 (Appendix A4). Taking into account environmental conditions

The effect of past land use on current understory vegetation may be difficult to highlight because species composition is also controlled by environmental conditions (microclimate, soil fertility and water availability, etc.), current landscape composition and forest patch spatial configuration (*e.g.* Kopecky and Vojta 2009). We accounted for current environmental conditions to avoid confounding their effect with that of PLU on current soils and vegetation. First, we tested the relation between environmental variables and the two historical variables (map-based PLU and *in situ* PLU remnants). Environmental variables significantly related to these two historical variables (slope, canopy cover and dominant tree species) are presented in the main text. In this appendix, we present the relations of the other environmental variables with map-based PLU and *in situ* PLU remnants separately (Table A4-2), and of all environmental variables and the combination of map-based PLU and *in situ* PLU remnants (Table A4-3).

For each dependant variable, we then selected the environmental conditions that have a significant effect to construct complete models (Table A4-1).

Table A4-1. Environmental conditions that were used to create complete models for soil physicol-chemical properties and vegetation diversity indices

	Environmental conditions that have a significant effect
C org	<i>Dominant tree species + longitude + latitude + dominant tree height + tree density + distance from edge</i>
C/N	<i>Dominant tree species + northness + latitude + basal area</i>
pH	<i>Dominant tree species + elevation + latitude + tree density + distance from edge</i>
P acid	<i>none</i>
P basic	<i>Dominant tree species + slope + latitude + habitat patch area</i>
Active limestone	<i>Dominant tree species + slope</i>
Sand	<i>Elevation + latitude + dominant tree height + distance from edge + habitat patch area</i>
Coarse fragment	<i>Dominant tree species + canopy cover + latitude + dominant tree height + tree density + basal area</i>
Soil depth	<i>Dominant tree species + slope + elevation + canopy cover + northness + dominant tree height + basal area + tree density + habitat patch area</i>
Humus depth	<i>Slope + canopy cover</i>
S	<i>Dominant tree species + slope</i>
simp	<i>Slope</i>
J	<i>Dominant tree species + slope + eastness</i>
RDA	<i>Slope + soil depth + pH + sand content</i>

When taking into account site conditions, the effect of map-based PLU and *in situ* PLU remnants remained significant, except for coarse fragment content. The effect of *in situ* PLU remnants

remained significant in the additive model, except for organic carbon content. The effect of map-based PLU on species richness was no longer significant while the effect of *in situ* PLU remnant became less significant (Table A4-4).

However, when we took site conditions into account (slope and dominant tree species), species richness no longer responded to map-based PLU or *in situ* PLU remnants. In our study area, we found most plots on terrace in *Q. pubescens* stands, which were far richer in species than plots with other dominant tree species, and the same applied for slope (higher species richness in smoother slopes). The causal relationship might be difficult to disentangle: the higher species richness might be related to *Q. pubescens* stands and smoother slopes, but *Q. pubescens* stands can develop more easily on deep soils (Tatoni *et al.* 1994) and terraces have the advantage to smoothen slope and deepen soils (Tarolli *et al.* 2014).

References

Kopecky M, Vojta J (2009) Land use legacies in post-agricultural forests in the Doupovske Mountains, Czech Republic. *Applied Vegetation Science* 12(2):251-260

Tarolli P, Preti F, Romano N (2014) Terraced landscapes: From an old best practice to a potential hazard for soil degradation due to land abandonment. *Anthropocene* 6:10-25

Tatoni T, Magnin F, Bonin G, Vaudour J (1994) Secondary Successions on Abandoned Cultivation Terraces in Calcareous Provence .1. Vegetation and Soil. *Acta Oecologica-International Journal of Ecology* 15(4):431-447

X. Annexes

Table A4-2. Variation in local conditions according to map-based PLU (MB-PLU) and *in situ* PLU remnants (IS-PLUR). *P*-values were obtained from ANOVA tests following lme except for dominant tree species, for which they were obtained from Chi-square test.

	MB-PLU				IS-PLUR			
	Forest	Pasture	Crop	<i>p</i> value	Absence	Stone removal	Terrace	<i>p</i> value
Number of plots	50	27	23	-	65	20	15	-
Elevation (m)	421.9 ± 161.7	484.4 ± 158.6	347.3 ± 148.7	0.2 ns	415.6 ± 136.1	490.2 ± 228.4	356.2 ± 150.4	0.3 ns
Northness	-0.2 ± 0.8	-0.1 ± 0.8	-0.4 ± 0.7	0.7 ns	-0.1 ± 0.8	-0.5 ± 0.6	-0.1 ± 0.8	0.2 ns
Dominant tree height (m)	11.0 ± 5.3	10.5 ± 4.1	12.7 ± 4.8	0.1 ns	11.7 ± 5.3	9.2 ± 3.5	11.9 ± 4.2	0.06 ns
Number of tree species	3.9 ± 1.6	4.0 ± 1.5	4.2 ± 0.9	0.6 ns	4.0 ± 1.6	3.6 ± 1.2	4.5 ± 0.6	0.07 ns
Tree density (nb.ha ⁻¹)	2490 ± 1288	2754 ± 1618	2498 ± 1384	0.3 ns	2533 ± 1553	2874.5 ± 1006.5	2276 ± 1072	0.8 ns
Basal area (m ² .ha ⁻¹)	22.6 ± 8.2	21.0 ± 5.7	24.3 ± 9.4	0.5 ns	22.0 ± 8.5	23.1 ± 4.1	24.2 ± 9.5	0.3 ns
Forest patch area (ha)	30033 ± 27967	19771 ± 26568	42080 ± 25037	-	24092 ± 27642	43173 ± 23907	38259 ± 26896	0.7 ns
Habitat patch area (ha)	725.0 ± 1351.6	771.8 ± 1323.3	675.6 ± 1409.4	0.4 ns	492.4 ± 714.9	1634.6 ± 2174.7	528.3 ± 1595.8	1 ns
Distance from edge (m)	191.6 ± 115.2	188.7 ± 116.5	131.5 ± 93.0	0.07 ns	190.5 ± 126.2	164.5 ± 69.5	135.4 ± 85.8	0.3 ns

Table A4-3. Variation in local conditions according to the additive effect of map-based PLU (MB-PLU) and *in situ* PLU remnants (IS-PLUR). *P*-values were obtained from ANOVA tests following lme except for dominant tree species.

	Forest / Absence	Forest / Stone rem	Pasture / Absence	Pasture / Stone rem	Pasture / Terrace	Crop / Absence	Crop / Stone rem	Crop / Terrace	<i>MB-PLU</i> <i>p</i> value	<i>IS-PLUR</i> <i>p</i> value
Number of plots	37	13	21	4	2	7	3	13	-	-
Elevation (m)	403.0 ± 133.2	475.8 ± 222.0	459.6 ± 134.1	686.3 ± 158.4	341.0 ± 43.8	350.7 ± 136.5	291.0 ± 156.1	358.5 ± 161.9	0.5 ns	0.6 ns
Slope (%)	14.8 ± 6.3	6.5 ± 4.3	14.3 ± 6.7	4.7 ± 2.4	9.5 ± 2.0	8.6 ± 2.8	7.3 ± 7.3	11.9 ± 5.3	0.09 ns	0.006**
Northness	-0.1 ± 0.8	-0.4 ± 0.7	-0.02 ± 0.8	-0.8 ± 0.3	0.8 ± 0.0008	-0.6 ± 0.7	-0.6 ± 0.5	-0.2 ± 0.8	0.3 ns	0.1 ns
Eastness	-0.07 ± 0.6	-0.3 ± 0.5	0.03 ± 0.7	-0.5 ± 0.4	0.6 ± 0.001	0.1 ± 0.5	-0.6 ± 0.5	-0.1 ± 0.7	0.8 ns	0.2 ns
Canopy cover (%)	38.0 ± 20.4	53.1 ± 11.1	40.7 ± 18.3	55.0 ± 12.9	40.0 ± 0.0	35.7 ± 25.7	50.0 ± 17.3	46.2 ± 16.6	0.8 ns	0.009**
Dominant tree height (m)	11.6 ± 5.8	9.1 ± 3.0	11.6 ± 4.0	6.8 ± 1.9	7.9 ± 1.4	12.2 ± 6.6	15.3 ± 2.1	12.6 ± 4.1	0.6 ns	0.3 ns
Number of tree species	4.0 ± 1.6	3.5 ± 1.5	4.1 ± 1.7	3.3 ± 0.5	4.5 ± 0.7	3.4 ± 1.1	4.3 ± 0.6	4.5 ± 0.7	0.7 ns	0.1 ns
Tree density (nb.ha ⁻¹)	2364 ± 1356	2846 ± 1036	2672 ± 1766	3280 ± 1116	2557 ± 792	3006 ± 1945	2458 ± 851	2233 ± 1128	0.4 ns	0.8 ns
Basal area (m ² .ha ⁻¹)	22.4 ± 9.3	23.2 ± 4.1	21.0 ± 6.3	22.2 ± 4.2	19.2 ± 3.4	23.3 ± 10.7	24.2 ± 5.7	24.9 ± 10.0	0.7 ns	0.4 ns
Dominant tree species	<i>P. hal</i>	<i>Q. pub</i>	-	<i>Q. pub</i>	-	-	<i>Q. ilex</i>	<i>Q. pub</i>	-	-
Forest patch area (ha)	26519 ± 28143	40037 ± 25907	17018 ± 25680	43282 ± 26676	1656 ± 1511	32487 ± 30100	56620 ± 0	43891 ± 24210	-	-
Habitat patch area (ha)	439.7 ± 683.0	1536.8 ± 2257.2	483.3 ± 673.7	2654.2 ± 2546.1	35.4 ± 15.1	798.5 ± 1006.4	698.7 ± 1086.2	604.1 ± 1710.1	0.4 ns	1 ns
Distance from edge (m)	202.3 ± 126.6	161.4 ± 69.1	181.9 ± 120.7	206.3 ± 79.3	224.7 ± 195.4	153.8 ± 150.4	121.8 ± 39.2	121.7 ± 62.2	0.2 ns	0.7 ns

X. Annexes

Table A4-4. Variation in soil physico-chemical properties, plant diversity indices (mean and standard deviation) and plant species composition (RDA) according to map-based PLU (MB-PLU), *in situ* PLU remnants (IS-PLUR) and the additive effect of map-based PLU (MB-PLU) and *in situ* PLU remnants (IS-PLUR) when taking site conditions into account. *P*-values were obtained from ANOVA tests following lme.

	Forest / Absence	Forest / Stone rem	Pasture / Absence	Pasture / Stone rem	Pasture / Terrace	Crop / Absence	Crop / Stone rem	Crop / Terrace	MB-PLU p value (+ SITE)	IS-PLUR p value (+ SITE)	MB-PLU p value (+ SITE + IS-PLUR)	IS-PLUR p value (+ SITE + MB-PLU)
Number of plots	37	13	21	4	2	7	3	13	-	-	-	-
C org	42.0 ± 17.7	51.5 ± 34.7	44.3 ± 25.9	59.0 ± 27.4	24.7 ± 5.6	58.7 ± 35.8	33.5 ± 19.4	29.4 ± 9.9	0.2 ns	0.02 *	0.6 ns	0.06 ns
C/N	17.9 ± 2.5	16.8 ± 1.8	18.0 ± 2.1	16.3 ± 2.2	15.2 ± 0.1	20.5 ± 4.8	16.7 ± 0.9	16.0 ± 1.8	0.6 ns	0.01 *	0.5 ns	0.008 **
pH	7.9 ± 0.4	7.8 ± 0.3	7.8 ± 0.5	7.8 ± 0.2	7.9 ± 0.4	8.1 ± 0.2	7.9 ± 0.3	8.2 ± 0.2	0.02 *	0.01 *	0.3 ns	0.2 ns
P acid	0.005 ± 0.01	0.01 ± 0.02	0.002 ± 0.006	0.03 ± 0.05	0.007 ± 0.009	0.006 ± 0.01	0.004 ± 0.006	0.004 ± 0.007	-	-	-	-
P basic	0.03 ± 0.02	0.07 ± 0.06	0.03 ± 0.02	0.1 ± 0.1	0.03 ± 0.02	0.04 ± 0.06	0.02 ± 0.006	0.03 ± 0.07	0.7 ns	0.8 ns	0.6 ns	0.8 ns
Active limestone	4.6 ± 6.0	1.7 ± 2.3	4.2 ± 7.3	1.5 ± 1.7	1.7 ± 2.3	3.5 ± 2.7	3.6 ± 3.2	6.5 ± 4.9	0.07 ns	0.01 *	0.6 ns	0.1 ns
Sand	31.7 ± 18.5	29.2 ± 18.8	22.5 ± 13.9	22.0 ± 25.0	27.6 ± 3.5	27.2 ± 16.3	43.4 ± 23.9	37.9 ± 18.3	0.3 ns	0.7 ns	0.3 ns	0.8 ns
Coarse fragment	40.6 ± 21.4	45.8 ± 24.8	42.7 ± 27.1	58.7 ± 27.9	35.2 ± 18.4	60.9 ± 19.4	35.1 ± 30.8	24.1 ± 18.1	0.7 ns	0.06 ns	0.3 ns	0.02 *
Soil depth	32.9 ± 18.6	23.8 ± 5.0	30.0 ± 16.8	18.7 ± 3.2	34.0 ± 12.7	26.3 ± 11.9	19.8 ± 5.5	54.8 ± 21.1	0.0002 ***	<0.0001 ***	0.6 ns	0.0006 ***
Humus depth	4.3 ± 2.2	3.6 ± 1.5	4.1 ± 2.0	4.9 ± 2.0	1.5 ± 0.0	3.5 ± 1.5	4.3 ± 0.4	4.2 ± 1.4	1 ns	0.8 ns	0.7 ns	0.5 ns
S	37.9 ± 13.1	43.6 ± 11.9	39.7 ± 12.0	51.8 ± 12.3	56.5 ± 9.2	36.4 ± 13.6	45.3 ± 5.7	48.8 ± 16.6	0.08 ns	0.06 ns	0.6 ns	0.4 ns
Simpson	0.78 ± 0.1	0.79 ± 0.1	0.80 ± 0.1	0.87 ± 0.04	0.89 ± 0.05	0.81 ± 0.07	0.87 ± 0.03	0.82 ± 0.16	0.4 ns	0.4 ns	0.7 ns	0.8 ns
J	0.65 ± 0.1	0.66 ± 0.1	0.65 ± 0.1	0.70 ± 0.09	0.73 ± 0.1	0.67 ± 0.1	0.73 ± 0.07	0.68 ± 1	0.7 ns	0.7 ns	1 ns	0.8 ns
RDA	-	-	-	-	-	-	-	-	0.2 ns	0.004 **	0.07 ns	0.002 **

Annexe 40 (Appendix A5). List of species recorded during field survey and analysed

The table below provides the list of species recorded in the field and used for composition and trait analyses (first 153 species of the table: species identified at least at the species level and occurring in more than five plots) or for diversity indices calculation (all 363 taxa). We used name codes (name.code) in the RDA analysis (Figures 2 and 3 of the publication).

“name.Taxref.8” are the names given by the eighth French national taxonomic reference (<https://inpn.mnhn.fr/programme/referentiel-taxonomique-taxref>). The table also provides occurrences of each species in the whole sample (occ, over 100 plots), in plots with differing map-based PLU (occ.forest; occ.pasture; occ.crop) and in plots with differing *in situ* PLU remnants (occ.absence, occ.stone.rem, occ.terrace).

Species name	occ	occ.forest	occ.pasture	occ.crop	occ.absence	occ.stone.re m	occ.terrace
Species used for composition and trait analyses							
<i>Acer campestre</i> L., 1753	7	3	3	1	4	2	1
<i>Acer monspessulanum</i> L., 1753	13	5	4	4	7	3	3
<i>Acer opalus</i> Mill., 1768	6	3	2	1	2	3	1
<i>Achnatherum bromoides</i> (L.) P.Beauv., 1812	6	3	2	1	4	0	2
<i>Amelanchier ovalis</i> Medik., 1793	63	33	19	11	45	10	8
<i>Anthericum liliago</i> L., 1753	7	1	6	0	6	1	0
<i>Anthyllis vulneraria subsp. rubriflora</i> Arcang., 1882	8	2	3	3	3	3	2
<i>Aphyllanthes monspeliensis</i> L., 1753	72	33	24	15	46	15	11
<i>Arabis planisiliqua</i> (Pers.) Rchb., 1838	28	14	8	6	13	10	5
<i>Arenaria serpyllifolia</i> L., 1753	8	4	2	2	6	1	1
<i>Argyrolobium zanonii</i> (Turra) P.W.Ball, 1968	49	24	10	15	31	11	7
<i>Aristolochia pistolochia</i>	20	8	9	3	16	2	2
<i>Asparagus acutifolius</i> L., 1753	32	17	5	10	24	5	3
<i>Asperula cynanchica</i> L., 1753	19	11	6	2	14	4	1
<i>Astragalus monspessulanus</i> L., 1753	11	3	4	4	7	0	4
<i>Biscutella laevigata</i> L., 1771	16	7	3	6	8	4	4
<i>Bituminaria bituminosa</i> (L.) C.H.Stirt., 1981	33	17	1	15	17	8	8
<i>Brachypodium phoenicoides</i> (L.) Roem. & Schult., 1817	48	22	14	12	28	9	11
<i>Brachypodium retusum</i> (Pers.) P.Beauv., 1812	33	21	8	4	28	5	0
<i>Brachypodium sylvaticum</i> (Huds.) P.Beauv., 1812	5	2	2	1	4	0	1
<i>Bromopsis erecta</i> (Huds.) Fourr., 1869	26	11	9	6	13	7	6
<i>Bupleurum rigidum</i> L., 1753	7	2	2	3	3	2	2
<i>Buxus sempervirens</i> L., 1753	47	26	11	10	31	9	7
<i>Campanula glomerata</i> L., 1753	11	4	6	1	6	4	1
<i>Campanula rapunculus</i> L., 1753	15	7	2	6	4	6	5
<i>Carex flacca</i> Schreb., 1771	11	5	3	3	7	1	3
<i>Carex halleriana</i> Asso, 1779	83	44	22	17	52	17	14
<i>Carex humilis</i> Leyss., 1758	12	7	5	0	11	1	0
<i>Carlina vulgaris</i> L., 1753	16	6	6	4	9	4	3
<i>Catananche caerulea</i> L., 1753	8	5	2	1	4	3	1
<i>Catapodium rigidum</i> (L.) C.E.Hubb., 1953	7	2	3	2	5	1	1
<i>Celtis australis</i> L., 1753	7	4	1	2	6	0	1
<i>Cephalanthera damasonium</i> (Mill.) Druce, 1906	15	7	5	3	8	4	3
<i>Cephalanthera rubra</i> (L.) Rich., 1817	34	14	10	10	17	8	9

X. Annexes

Species name	occ	occ.forest	occ.pasture	occ.crop	occ.absence	occ.stone.re m	occ.terrace
<i>Cervaria rivini</i> Gaertn., 1788	6	3	2	1	4	1	1
<i>Cistus albidus</i> L., 1753	17	8	3	6	11	0	6
<i>Cistus salviifolius</i> L., 1753	8	6	2	0	7	0	1
<i>Clematis flammula</i> L., 1753	54	23	12	19	30	11	13
<i>Coris monspeliensis</i> L., 1753	14	7	4	3	12	1	1
<i>Cornus mas</i> L., 1753	7	3	2	2	4	2	1
<i>Cornus sanguinea</i> L., 1753	24	10	8	6	14	4	6
<i>Coronilla minima</i> L., 1756	16	7	4	5	6	5	5
<i>Crataegus monogyna</i> Jacq., 1775	52	24	16	12	25	14	13
<i>Cytisophyllum sessilifolium</i> (L.) O.Lang, 1843	30	16	10	4	19	9	2
<i>Dactylis glomerata</i> L., 1753	16	7	1	8	7	4	5
<i>Dianthus longicaulis</i> Ten., 1819	15	5	5	5	7	5	3
<i>Dianthus scaber</i> Chaix, 1785	5	4	1	0	2	2	1
<i>Dorycnium hirsutum</i> (L.) Ser., 1825	19	9	4	6	8	5	6
<i>Dorycnium pentaphyllum</i> Scop., 1772	44	21	9	14	27	7	10
<i>Echinops ritro</i> L., 1753	8	3	2	3	2	3	3
<i>Epipactis helleborine</i> (L.) Crantz, 1769	17	8	3	6	7	3	7
<i>Epipactis microphylla</i> (Ehrh.) Sw., 1800	7	4	1	2	4	1	2
<i>Eryngium campestre</i> L., 1753	23	10	6	7	11	6	6
<i>Erysimum nevadense</i> Reut., 1855	9	4	2	3	5	4	0
<i>Euphorbia cyparissias</i> L., 1753	31	12	12	7	17	7	7
<i>Euphorbia serrata</i> L., 1753	17	6	4	7	7	3	7
<i>Festuca cinerea</i> Vill., 1786	7	4	2	1	6	0	1
<i>Festuca ovina</i> L., 1753	72	35	21	16	44	19	9
<i>Festuca rubra</i> L., 1753	23	11	7	5	14	4	5
<i>Fumana ericoides</i> (Cav.) Gand., 1883	44	21	11	12	31	7	6
<i>Fumana procumbens</i> (Dunal) Gren. & Godr., 1847	7	2	4	1	2	3	2
<i>Galatella sedifolia</i> (L.) Greuter, 2003	5	3	0	2	2	1	2
<i>Galium corrudifolium</i> Vill., 1779	15	8	3	4	9	4	2
<i>Galium obliquum</i> Vill., 1785	43	22	13	8	22	15	6
<i>Galium timeroyi</i> Jord., 1846	13	7	4	2	10	2	1
<i>Genista cinerea</i> (Vill.) DC., 1805	9	4	3	2	2	5	2
<i>Genista hispanica</i> L., 1753	27	15	9	3	15	8	4
<i>Genista pilosa</i> L., 1753	46	21	18	7	34	6	6
<i>Geranium purpureum</i> Vill., 1786	15	8	3	4	8	6	1
<i>Hedera helix</i> L., 1753	47	21	11	15	25	10	12
<i>Helianthemum canum</i> (L.) Baumg., 1816	22	10	8	4	7	10	5
<i>Helichrysum stoechas</i> (L.) Moench, 1794	15	5	2	8	9	4	2
<i>Helictochloa bromoides</i> (Gouan) Romero Zarco, 2011	34	13	8	13	22	5	7
<i>Hieracium glaucinum</i> Jord., 1848	78	39	19	20	47	16	15
<i>Himantoglossum robertianum</i> (Loisel.) P.Delforge, 1999	7	4	0	3	3	2	2
<i>Hippocrepis comosa</i> L., 1753	29	15	7	7	12	11	6
<i>Hippocrepis emerus</i> (L.) Lassen, 1989	27	15	5	7	19	3	5
<i>Juniperus communis</i> L., 1753	50	25	11	14	24	14	12
<i>Juniperus oxycedrus</i> L., 1753	60	30	15	15	45	8	7
<i>Juniperus phoenicea</i> L., 1753	6	4	0	2	3	2	1
<i>Knautia collina</i> Jord., 1848	19	9	8	2	12	5	2
<i>Lactuca perennis</i> L., 1753	6	4	0	2	2	4	0
<i>Lavandula angustifolia</i> Mill., 1768	11	5	5	1	7	3	1
<i>Lavandula latifolia</i> Medik., 1784	11	4	4	3	8	1	2
<i>Leontodon crispus</i> Vill., 1779	8	3	2	3	3	2	3
<i>Ligustrum vulgare</i> L., 1753	22	7	8	7	13	2	7
<i>Limodorum abortivum</i> (L.) Sw., 1799	11	6	0	5	6	2	3
<i>Linum suffruticosum</i> L., 1753	6	2	3	1	3	1	2

X. Annexes

Species name	occ	occ.forest	occ.pasture	occ.crop	occ.absence	occ.stone.re m	occ.terrace
<i>Lonicera etrusca</i> Santi, 1795	75	37	20	18	43	17	15
<i>Lonicera implexa</i> Aiton, 1789	43	22	8	13	30	6	7
<i>Lonicera xylosteum</i> L., 1753	5	3	2	0	4	1	0
<i>Lotus corniculatus</i> subsp. <i>delortii</i> (F.W.Schultz) Nyman, 1878	24	10	8	6	10	7	7
<i>Medicago lupulina</i> L., 1753	11	4	3	4	3	3	5
<i>Medicago minima</i> (L.) L., 1754	9	4	1	4	5	3	1
<i>Melica ciliata</i> L., 1753	7	4	1	2	5	1	1
<i>Melittis melissophyllum</i> L., 1753	10	4	5	1	7	2	1
<i>Myosotis arvensis</i> Hill, 1764	5	4	1	0	3	2	0
<i>Odontites viscosus</i> (L.) Clairv., 1811	11	6	4	1	5	4	2
<i>Ononis minutissima</i> L., 1753	64	34	11	19	39	15	10
<i>Ononis pusilla</i> L., 1759	10	4	4	2	3	4	3
<i>Osyris alba</i> L., 1753	34	16	6	12	18	3	13
<i>Phillyrea angustifolia</i> L., 1753	29	14	10	5	23	3	3
Group <i>Phillyrea latifolia</i> L., 1753 / <i>Phillyrea media</i> L., 1759	35	17	9	9	24	5	6
<i>Picris hieracioides</i> L., 1753	15	8	2	5	8	3	4
<i>Pilosella officinarum</i> F.W.Schultz & Sch.Bip., 1862	18	10	4	4	7	7	4
<i>Pinus halepensis</i> Mill., 1768	54	28	12	14	42	6	6
<i>Pinus sylvestris</i> L., 1753	6	3	2	1	2	3	1
<i>Pistacia terebinthus</i> L., 1753	31	15	6	10	18	8	5
<i>Poa compressa</i> L., 1753	5	2	1	2	1	2	2
<i>Poa pratensis</i> L., 1753	5	2	0	3	1	2	2
<i>Polygala comosa</i> Schkuhr, 1796	5	3	2	0	3	1	1
<i>Polypodium cambricum</i> L., 1753	5	3	1	1	2	3	0
<i>Potentilla tabernaemontani</i> Asch., 1891	15	9	6	0	10	4	1
<i>Poterium sanguisorba</i> L., 1753	12	5	5	2	9	3	0
<i>Poterium verrucosum</i> Link ex G.Don, 1832	5	1	3	1	3	1	1
<i>Prunus avium</i> (L.) L., 1755	18	8	6	4	8	5	5
<i>Prunus mahaleb</i> L., 1753	18	7	6	5	10	6	2
<i>Prunus spinosa</i> L., 1753	27	10	12	5	15	6	6
<i>Quercus coccifera</i> L., 1753	29	16	7	6	23	2	4
<i>Quercus ilex</i> L., 1753	91	45	24	22	60	17	14
<i>Quercus pubescens</i> Willd., 1805	93	46	25	22	59	19	15
<i>Ranunculus bulbosus</i> L., 1753	8	3	4	1	4	3	1
<i>Rhamnus alaternus</i> L., 1753	57	30	11	16	41	8	8
<i>Rhamnus saxatilis</i> Jacq., 1762	47	17	19	11	27	13	7
<i>Rhaponticum coniferum</i> (L.) Greuter, 2003	23	8	8	7	16	3	4
<i>Rosa agrestis</i> Savi, 1798	28	12	8	8	14	8	6
<i>Rosa canina</i> L., 1753	30	13	12	5	18	6	6
Group <i>Rosa spinosissima</i> L., 1753 / <i>Rosa spinosissima</i> subsp. <i>myriacantha</i> (DC.) C.Vicioso	6	3	2	1	5	0	1
<i>Rosmarinus officinalis</i> L., 1753	24	13	5	6	20	1	3
<i>Rubus ulmifolius</i> Schott, 1818	21	7	8	6	14	1	6
<i>Rumex intermedius</i> DC., 1815	14	7	2	5	5	5	4
<i>Ruscus aculeatus</i> L., 1753	41	24	8	9	29	5	7
<i>Saponaria ocyroides</i> L., 1753	8	5	2	1	5	1	2
<i>Satureja montana</i> L., 1753	9	4	2	3	2	5	2
<i>Sedum ochroleucum</i> Chaix, 1785	6	4	1	1	3	2	1
<i>Sedum sediforme</i> (Jacq.) Pau, 1909	10	4	3	3	4	4	2
<i>Silene italica</i> (L.) Pers., 1805	36	20	9	7	18	13	5
<i>Smilax aspera</i> L., 1753	6	2	1	3	3	0	3
<i>Solidago virgaurea</i> L., 1753	8	4	2	2	4	2	2
<i>Sorbus aria</i> (L.) Crantz, 1763	23	11	8	4	9	10	4
<i>Sorbus domestica</i> L., 1753	16	6	7	3	11	2	3

X. Annexes

Species name	occ	occ.forest	occ.pasture	occ.crop	occ.absence	occ.stone.re m	occ.terrace
<i>Sorbus torminalis</i> (L.) Crantz, 1763	6	2	3	1	5	0	1
<i>Spartium junceum</i> L., 1753	7	4	0	3	3	2	2
<i>Staelina dubia</i> L., 1753	44	18	14	12	31	6	7
<i>Tanacetum corymbosum</i> (L.) Sch.Bip., 1844	6	3	3	0	6	0	0
<i>Teucrium chamaedrys</i> L., 1753	64	32	19	13	39	14	11
<i>Teucrium montanum</i> L., 1753	24	12	9	3	13	8	3
<i>Teucrium polium</i> L., 1753	25	11	8	6	17	5	3
<i>Thesium humifusum</i> DC., 1815	9	4	3	2	1	5	3
<i>Thymus vulgaris</i> L., 1753	70	32	20	18	42	17	11
<i>Trisetum flavescens</i> (L.) P.Beauv., 1812	6	2	2	2	3	1	2
<i>Viburnum lantana</i> L., 1753	24	11	10	3	14	6	4
<i>Viburnum tinus</i> L., 1753	13	8	2	3	9	1	3
Taxa used only for diversity indices calculation							
<i>Acer pseudoplatanus</i> L., 1753	2	1	1	0	2	0	0
<i>Achillea millefolium</i> L., 1753	1	1	0	0	1	0	0
<i>Agrimonia eupatoria</i> L., 1753	2	1	0	1	1	0	1
<i>Alyssum alyssoides</i> (L.) L., 1759	2	1	1	0	1	1	0
<i>Anemone hepatica</i> L., 1753	4	3	1	0	4	0	0
<i>Anisantha madritensis</i> (L.) Nevski, 1934	1	1	0	0	1	0	0
<i>Anisantha sterilis</i> (L.) Nevski, 1934	2	1	1	0	1	1	0
<i>Arceuthobium oxycedri</i> (DC.) M.Bieb., 1819	1	1	0	0	1	0	0
<i>Asparagus tenuifolius</i> Lam., 1783	3	2	1	0	2	1	0
<i>Asphodelus macrocarpus</i> Parl., 1857	1	0	1	0	0	1	0
<i>Asplenium adiantum-nigrum</i> L., 1753	4	3	1	0	4	0	0
<i>Asplenium onopteris</i> L., 1753	1	1	0	0	1	0	0
<i>Asplenium trichomanes</i> L., 1753	1	1	0	0	1	0	0
<i>Asteraceae</i> Bercht. & J.Presl, 1820	1	0	1	0	1	0	0
<i>Astragalus incanus</i> L., 1759	2	1	1	0	1	1	0
<i>Avena barbata</i> Pott ex Link, 1799	1	1	0	0	1	0	0
<i>Avena</i> L., 1753	1	0	0	1	1	0	0
<i>Betonica officinalis</i> L., 1753	4	3	1	0	3	1	0
<i>Blackstonia perfoliata</i> (L.) Huds., 1762	2	0	0	2	0	0	2
<i>Bombycilaena erecta</i> (L.) Smoljan., 1955	1	1	0	0	1	0	0
<i>Bothriochloa ischaemum</i> (L.) Keng, 1936	1	0	1	0	1	0	0
<i>Brachypodium rupestre</i> (Host) Roem. & Schult., 1817	1	0	1	0	1	0	0
<i>Bromus</i> L., 1753	2	0	1	1	1	1	0
<i>Bromus squarrosus</i> L., 1753	1	1	0	0	1	0	0
<i>Buglossoides purpureoacerulea</i> (L.) I.M.Johnst., 1954	3	2	1	0	3	0	0
<i>Bupleurum baldense</i> Turra, 1764	2	1	0	1	2	0	0
<i>Campanula</i> L., 1753	2	1	0	1	0	1	1
<i>Cardamine hirsuta</i> L., 1753	1	0	0	1	0	1	0
<i>Cardamine</i> L., 1753	1	1	0	0	1	0	0
<i>Carlina acanthifolia</i> All., 1773	1	1	0	0	0	1	0
<i>Carthamus lanatus</i> L., 1753	2	1	1	0	1	1	0
<i>Castanea sativa</i> Mill., 1768	1	1	0	0	0	1	0
<i>Cedrus atlantica</i> (Manetti ex Endl.) Carrière, 1855	3	3	0	0	1	2	0
<i>Centaurea</i> L., 1753	1	0	0	1	0	0	1
<i>Centaurea paniculata</i> L. subsp. <i>paniculata</i>	3	0	2	1	2	0	1
<i>Centaurium erythraea</i> Rafn, 1800	1	0	1	0	1	0	0
<i>Centranthus calcitrapae</i> (L.) Duf., 1811	2	1	1	0	2	0	0
<i>Cephalanthera longifolia</i> (L.) Fritsch, 1888	3	2	1	0	3	0	0
<i>Cephalaria leucantha</i> (L.) Schrad. ex Roem. & Schult., 1818	2	1	0	1	1	1	0
<i>Cerastium</i> L., 1753	1	0	1	0	0	1	0
<i>Cerastium semidecandrum</i> L., 1753	1	0	0	1	1	0	0

X. Annexes

Species name	occ	occ.forest	occ.pasture	occ.crop	occ.absence	occ.stone.re m	occ.terrace
<i>Cirsium acaulon</i> (L.) Scop., 1769	1	1	0	0	0	1	0
<i>Clematis vitalba</i> L., 1753	2	0	1	1	1	0	1
<i>Clinopodium nepeta</i> (L.) Kuntze, 1891	1	0	0	1	0	0	1
<i>Clinopodium vulgare</i> L., 1753	2	1	1	0	2	0	0
<i>Colutea arborescens</i> L., 1753	1	1	0	0	1	0	0
<i>Convolvulus cantabrica</i> L., 1753	3	1	0	2	0	2	1
<i>Coronilla scorpioides</i> (L.) W.D.J.Koch, 1837	3	1	0	2	1	0	2
<i>Coronilla varia</i> L., 1753	3	2	0	1	2	1	0
<i>Cotinus coggygria</i> Scop., 1771	4	3	1	0	3	1	0
<i>Cotoneaster x intermedius</i> (Lecoq & Lamotte) H.J.Coste, 1923	1	0	0	1	1	0	0
<i>Crepis foetida</i> L., 1753	2	2	0	0	2	0	0
<i>Crepis</i> L., 1753	2	0	1	1	2	0	0
<i>Crocus versicolor</i> Ker Gawl., 1808	3	2	1	0	1	2	0
<i>Crucianella angustifolia</i> L., 1753	1	1	0	0	0	1	0
<i>Crucianella latifolia</i> L., 1753	1	1	0	0	1	0	0
<i>Crupina vulgaris</i> Cass., 1817	2	1	0	1	2	0	0
<i>Daphne laureola</i> L., 1753	3	1	1	1	0	2	1
<i>Daucus carota</i> L., 1753	1	0	0	1	0	0	1
<i>Digitalis lutea</i> L., 1753	1	0	1	0	1	0	0
<i>Dioscorea communis</i> (L.) Caddick & Wilkin, 2002	2	1	1	0	2	0	0
<i>Elytrigia</i> Desv., 1810	3	1	1	1	0	2	1
<i>Epipactis muelleri</i> Godfery, 1921	3	1	0	2	0	1	2
<i>Epipactis</i> Zinn, 1757	22	10	7	5	11	8	3
<i>Erigeron acris</i> L., 1753	1	0	0	1	0	0	1
<i>Erigeron</i> L., 1753	2	2	0	0	2	0	0
<i>Erodium</i> L'Hér., 1789	1	0	0	1	1	0	0
<i>Euphorbia characias</i> L., 1753	3	3	0	0	2	1	0
<i>Euphorbia dulcis</i> L., 1753	2	1	1	0	2	0	0
<i>Euphorbia</i> L., 1753	1	1	0	0	0	1	0
<i>Euphorbia seguieriana</i> Neck., 1770	1	1	0	0	0	1	0
<i>Festuca</i> L., 1753	4	2	0	2	1	1	2
<i>Fragaria</i> L., 1753	1	0	1	0	1	0	0
<i>Fraxinus angustifolia</i> Vahl, 1804	1	1	0	0	1	0	0
<i>Fraxinus ornus</i> L., 1753	2	1	0	1	1	0	1
<i>Fritillaria involucrata</i> All., 1789	1	0	1	0	1	0	0
<i>Galium</i> L., 1753	17	10	6	1	10	6	1
<i>Galium lucidum</i> All., 1773	4	1	2	1	4	0	0
<i>Galium parisiense</i> L., 1753	4	2	1	1	2	1	1
<i>Genista germanica</i> L., 1753	1	0	1	0	1	0	0
<i>Geranium molle</i> L., 1753	1	1	0	0	1	0	0
<i>Gymnadenia</i> R.Br., 1813	1	0	1	0	1	0	0
<i>Helianthemum nummularium</i> (L.) Mill., 1768	4	2	1	1	2	0	2
<i>Helleborus foetidus</i> L., 1753	3	1	2	0	3	0	0
<i>Himantoglossum hircinum</i> (L.) Spreng., 1826	1	1	0	0	1	0	0
<i>Hypericum montanum</i> L., 1755	1	0	1	0	1	0	0
<i>Hypericum perforatum</i> L., 1753	2	1	0	1	0	1	1
<i>Hypochaeris maculata</i> L., 1753	1	0	1	0	1	0	0
<i>Hypochaeris radicata</i> L., 1753	1	0	0	1	1	0	0
<i>Inula bifrons</i> (L.)	2	0	1	1	0	1	1
<i>Inula conyza</i> DC., 1836	3	1	1	1	1	1	1
<i>Inula montana</i> L., 1753	3	1	1	1	1	2	0
<i>Inula salicina</i> L., 1753	1	0	1	0	1	0	0
<i>Jasminum fruticans</i> L., 1753	2	1	0	1	2	0	0
<i>Juglans regia</i> L., 1753	1	0	1	0	0	0	1

X. Annexes

Species name	occ	occ.forest	occ.pasture	occ.crop	occ.absence	occ.stone.re m	occ.terrace
<i>Koeleria pyramidata</i> (Lam.) P.Beauv., 1812	1	0	0	1	0	0	1
<i>Koeleria vallesiana</i> (Honck.) Gaudin, 1808	4	2	1	1	3	0	1
<i>Lactuca serriola</i> L., 1756	1	0	1	0	1	0	0
<i>Laserpitium gallicum</i> L., 1753	1	0	1	0	0	1	0
<i>Lathyrus aphaca</i> L., 1753	1	0	1	0	0	0	1
<i>Lathyrus</i> L., 1753	1	0	1	0	0	1	0
<i>Lathyrus latifolius</i> L., 1753	2	1	0	1	1	0	1
<i>Lathyrus niger</i> (L.) Bernh., 1800	1	0	1	0	1	0	0
<i>Lathyrus pratensis</i> L., 1753	1	0	1	0	1	0	0
<i>Lathyrus setifolius</i> L., 1753	1	1	0	0	1	0	0
<i>Lathyrus sphaericus</i> Retz., 1783	2	0	1	1	1	1	0
<i>Lathyrus tuberosus</i> L., 1753	1	0	1	0	1	0	0
<i>Legousia hybrida</i> (L.) Delarbre, 1800	1	0	0	1	1	0	0
<i>Lens nigricans</i> (M.Bieb.) Godr., 1843	2	1	1	0	0	2	0
<i>Linaria repens</i> (L.) Mill., 1768	1	0	0	1	1	0	0
<i>Linaria supina</i> (L.) Chaz., 1790	1	1	0	0	1	0	0
<i>Luzula forsteri</i> (Sm.) DC., 1806	1	0	1	0	1	0	0
<i>Lysimachia linum-stellatum</i> L., 1753	1	1	0	0	1	0	0
<i>Medicago coronata</i> (L.) Bartal., 1776	2	0	0	2	2	0	0
<i>Medicago</i> L., 1753	1	1	0	0	1	0	0
<i>Medicago monspeliaca</i> (L.) Trautv., 1841	1	0	0	1	1	0	0
<i>Medicago rigidula</i> (L.) All., 1785	1	0	0	1	0	0	1
<i>Melampyrum catalaunicum</i> Freyn, 1884	2	1	1	0	2	0	0
<i>Melampyrum cristatum</i> L., 1753	1	0	1	0	1	0	0
<i>Melilotus officinalis</i> (L.) Lam., 1779	2	1	0	1	0	1	1
<i>Mercurialis perennis</i> L., 1753	2	1	1	0	1	1	0
<i>Microthlaspi perfoliatum</i> (L.) F.K.Mey., 1973	4	0	3	1	3	1	0
<i>Minuartia hybrida</i> (Vill.) Schischk., 1936	4	1	1	2	2	1	1
<i>Monotropa hypopitys</i> L., 1753	1	1	0	0	1	0	0
<i>Muscari neglectum</i> Guss. ex Ten., 1842	1	1	0	0	1	0	0
<i>Neottia nidus-avis</i> (L.) Rich., 1817	2	2	0	0	2	0	0
<i>Odontites luteus</i> (L.) Clairv., 1811	4	0	1	3	1	1	2
<i>Olea europaea</i> L., 1753	4	1	0	3	2	1	1
<i>Onobrychis saxatilis</i> (L.) Lam., 1779	2	1	0	1	1	0	1
<i>Onobrychis supina</i> (Chaix ex Vill.) DC., 1805	4	2	1	1	1	1	2
<i>Ononis natrix</i> L., 1753	2	1	0	1	0	1	1
<i>Ononis spinosa</i> L., 1753	4	1	1	2	1	1	2
<i>Ophrys</i> L., 1753	1	0	0	1	0	0	1
<i>Orchidaceae</i> Juss., 1789	3	1	1	1	2	0	1
<i>Ornithogalum umbellatum</i> L., 1753	2	1	1	0	2	0	0
<i>Orobanche alba</i> Stephan ex Willd., 1800	2	2	0	0	2	0	0
<i>Phleum pratense</i> L., 1753	4	2	0	2	1	1	2
<i>Phyteuma orbiculare</i> L., 1753	2	1	1	0	0	2	0
<i>Picris</i> L., 1753	2	1	1	0	2	0	0
<i>Pilosella</i> Hill, 1756	11	4	3	4	7	2	2
<i>Pimpinella saxifraga</i> L., 1753	2	1	0	1	0	1	1
<i>Pinus nigra</i> Arnold, 1785	3	1	1	1	1	1	1
<i>Plantago sempervirens</i> Crantz, 1766	1	0	0	1	0	0	1
<i>Platanthera</i> Rich., 1817	2	1	1	0	0	2	0
<i>Poa nemoralis</i> L., 1753	2	0	2	0	2	0	0
<i>Poa trivialis</i> L., 1753	1	0	0	1	0	1	0
<i>Poaceae</i> Barnhart, 1895	1	1	0	0	1	0	0
<i>Polygala</i> L., 1753	6	2	4	0	3	3	0
<i>Polygonatum odoratum</i> (Mill.) Druce, 1906	4	2	2	0	4	0	0

X. Annexes

Species name	occ	occ.forest	occ.pasture	occ.crop	occ.absence	occ.stone.re m	occ.terrace
<i>Polypodium interjectum</i> Shivas, 1961	3	2	0	1	3	0	0
<i>Polypodium vulgare</i> L., 1753	1	0	1	0	1	0	0
<i>Primula</i> L., 1753	1	0	1	0	1	0	0
<i>Prunella hyssopifolia</i> L., 1753	1	0	0	1	0	0	1
<i>Prunus</i> L., 1753	4	1	1	2	3	1	0
<i>Pulmonaria longifolia</i> (Bastard) Boreau, 1857	1	1	0	0	1	0	0
<i>Pyracantha coccinea</i> M.Roem., 1847	1	1	0	0	1	0	0
<i>Pyrus spinosa</i> Forssk., 1775	1	1	0	0	1	0	0
<i>Ranunculus acris</i> L., 1753	1	1	0	0	1	0	0
<i>Ranunculus</i> L., 1753	2	1	1	0	2	0	0
<i>Rosa</i> L., 1753	16	4	7	5	8	3	5
<i>Rubia peregrina</i> L., 1753	100	50	27	23	65	20	15
<i>Rubus canescens</i> DC., 1813	1	0	1	0	1	0	0
<i>Scabiosa triandra</i> L., 1753	4	1	2	1	1	2	1
<i>Scorzonera hispanica</i> L., 1753	2	1	0	1	1	0	1
<i>Sedum album</i> L., 1753	1	0	1	0	1	0	0
<i>Senecio gallicus</i> Vill., 1785	3	1	1	1	3	0	0
<i>Senecio</i> L., 1753	1	1	0	0	1	0	0
<i>Senecio vulgaris</i> L., 1753	1	0	1	0	1	0	0
<i>Seseli galloprovinciale</i> Reduron, 1993	1	1	0	0	1	0	0
<i>Seseli</i> L., 1753	7	3	2	2	3	2	2
<i>Seseli longifolium</i> L., 1759	1	1	0	0	1	0	0
<i>Silene paradoxa</i>	2	2	0	0	2	0	0
<i>Sonchus asper</i> (L.) Hill, 1769	1	1	0	0	1	0	0
<i>Stachys recta</i> L., 1767	4	2	1	1	1	2	1
<i>Stipa gallica</i> Celak., 1883	1	0	1	0	1	0	0
<i>Tanacetum cinerariifolium</i> (Trevir.) Sch.Bip., 1844	1	0	0	1	0	0	1
<i>Taraxacum</i> F.H.Wigg.	5	3	2	0	4	1	0
<i>Thalictrum minus</i> L., 1753	3	2	1	0	1	2	0
<i>Thymus longicaulis</i> C.Presl, 1826	4	2	1	1	1	2	1
<i>Tilia platyphyllos</i> Scop., 1771	2	1	1	0	2	0	0
<i>Torilis</i> Adans., 1763	2	1	1	0	2	0	0
<i>Torilis africana</i> var. <i>heterophylla</i> (Guss.) Reduron, 2008	2	1	0	1	1	1	0
<i>Tragopogon</i> L., 1753	1	1	0	0	0	1	0
<i>Trifolium alpestre</i>	2	0	2	0	2	0	0
<i>Trifolium arvense</i> L., 1753	2	0	1	1	0	2	0
<i>Trifolium campestre</i> Schreb., 1804	4	2	1	1	1	3	0
<i>Trifolium ochroleucon</i> Huds., 1762	1	0	1	0	1	0	0
<i>Trifolium pratense</i> L., 1753	1	1	0	0	0	1	0
<i>Trifolium stellatum</i> L., 1753	1	1	0	0	1	0	0
<i>Trigonella esculenta</i> Willd., 1809	1	0	0	1	1	0	0
<i>Ulex parviflorus</i> Pourr., 1788	2	1	1	0	2	0	0
<i>Verbascum</i> L., 1753	2	2	0	0	2	0	0
<i>Veronica arvensis</i> L., 1753	3	1	1	1	1	2	0
<i>Vicia hirsuta</i> (L.) Gray, 1821	2	1	0	1	2	0	0
<i>Vicia hybrida</i> L., 1753	1	0	0	1	1	0	0
<i>Vicia</i> L., 1753	1	1	0	0	1	0	0
<i>Vicia sativa</i> L., 1753	4	1	1	2	1	1	2
<i>Vicia tetrasperma</i> (L.) Schreb., 1771	4	1	1	2	3	1	0
<i>Vinca minor</i> L., 1753	1	0	0	1	0	0	1
<i>Vincetoxicum hirsundinaria</i> Medik., 1790	2	1	1	0	1	1	0
<i>Viola alba</i> Besser, 1809	1	1	0	0	1	0	0
<i>Viola hirta</i> L., 1753	1	1	0	0	1	0	0
<i>Viola</i> L., 1753	32	17	9	6	18	6	8

X. Annexes

Species name	occ	occ.forest	occ.pasture	occ.crop	occ.absence	occ.stone.re m	occ.terrace
<i>Viola odorata</i> L., 1753	1	1	0	0	1	0	0
<i>Viola riviniana</i> Rchb., 1823	2	1	1	0	2	0	0
<i>Vitis</i> L., 1753	1	0	0	1	1	0	0
<i>Vulpia ciliata</i> Dumort., 1824	2	1	0	1	2	0	0
<i>Vulpia unilateralis</i> (L.) Stace, 1978	1	0	0	1	1	0	0
<i>Xeranthemum inapertum</i> (L.) Mill, 1768	1	1	0	0	1	0	0
Unidentified species	1	1	0	0	1	0	0

Annexe 41 (Appendix A6). Species preferences for one or a combination of PLU, either map-based PLU (MB-PLU) or *in situ* PLU remnant (IS-PLUR).

The table provides the indicator value of a species and the associated PLU. Stars represent the level of significance (*: $p < 0.05$; **: $p < 0.01$; ***: $p < 0.001$).

	MB-PLU				IS-PLUR			
	F + Past	Pasture	Past + Arable	Arable	Abs + SR	Stone rem.	Terrace	SR + Terrace
<i>Anthericum liliago</i>		0.452 **						
<i>Arabis planisiliqua</i>								0.589 *
<i>Astragalus monspessulanus</i>							0.440 *	
<i>Bituminaria bituminosa</i>				0.654 ***				0.600 *
<i>Brachypodium retusum</i>					0.623 **			
<i>Campanula rapunculus</i>								0.544 **
<i>Cephananthera rubra</i>								0.626 *
<i>Cistus albidus</i>							0.535 **	
<i>Coronilla minima</i>								0.507 **
<i>Crataegus monogyna</i>								0.788 **
<i>Dactylis glomerata</i>				0.466 *				0.465 *
<i>Dorycnium hirsutum</i>								0.515 *
<i>Echinops ritro</i>								0.397 *
<i>Epipactis helleborine</i>							0.564 ***	
<i>Eryngium campestre</i>								0.526 *
<i>Euphorbia serrata</i>							0.561 ***	
<i>Galium obliquum</i>								0.680 *
<i>Genista cinerea</i>						0.431 *		
<i>Hedera helix</i>								0.708 **
<i>Helianthemum oelandicum</i>								0.622 **
<i>Helichrysum stoechas</i>				0.481 **				
<i>Hippocrepis comosa</i>								0.638 **
<i>Juniperus communis</i>								0.781 ***
<i>Lactuca perennis</i>						0.407 *		
<i>Ligustrum vulgare</i>			0.496 *				0.542 *	
<i>Lotus delortii</i>								0.587 ***
<i>Medicago lupulina</i>								0.457 *
<i>Ononis pusilla</i>								0.425 *
<i>Osyris alba</i>							0.749 ***	
<i>Pilosella officinarum</i>								0.520 *
<i>Polypodium cambricum</i>						0.347 *		
<i>Potentilla neumanniana</i>	0.441 *							
<i>Prunus avium</i>								0.490 *
<i>Rhamnus saxatilis</i>			0.688 **					
<i>Rumex intermedius</i>								0.473 *
<i>Satureja montana</i>								0.427 *
<i>Silene italica</i>								0.635 *
<i>Smilax aspera</i>							0.396 *	
<i>Sorbus aria</i>								0.578 **
<i>Thesium humifusum</i>								0.469 **

Annexe 42 : Distance entre les placettes de forêt ancienne et de forêt récente appariées issues des relevés de terrain

site	X.FA	Y.FA	X.FR	Y.FR	Distance (m)
1	5,6567	43,6953	5,6594	43,6952	309,3
2	5,6739	43,7135	5,6739	43,7147	135,0
3	5,6520	43,7151	5,6541	43,7127	360,7
4	5,2405	43,9276	5,2432	43,9274	294,9
5	5,4668	43,7322	5,4717	43,7307	565,7
6	5,4735	43,7082	5,4788	43,7097	614,2
8	5,1144	43,9023	5,1142	43,9037	154,5
9	5,1199	43,9041	5,1210	43,9037	138,9
12	5,2618	43,9384	5,2589	43,9397	351,9
13	5,1584	43,9390	5,1582	43,9409	207,2
15	5,1376	43,8359	5,1406	43,8342	388,6
16	5,1827	43,8473	5,1811	43,8466	190,7
17	5,1923	43,8189	5,1917	43,8184	88,4
20	5,3017	43,7660	5,3011	43,7639	248,1
21	5,3346	43,7668	5,3330	43,7688	284,6
22	5,2060	43,8157	5,2106	43,8163	509,1
23	5,2208	43,8433	5,2212	43,8416	192,0
24	5,2498	43,8336	5,2509	43,8344	150,4
25	5,3566	43,8416	5,3564	43,8408	94,1
26	5,3590	43,8281	5,3640	43,8303	605,6
27	5,4066	43,7870	5,4050	43,7854	251,4
29	5,4107	43,7669	5,4199	43,7663	1032,9
30	5,4748	43,7949	5,4766	43,7977	371,3
32	5,4998	43,7970	5,4965	43,7974	364,3
34	5,5958	43,6885	5,5941	43,6884	194,9
35	5,5955	43,7284	5,5896	43,7291	660,2
36	5,5336	43,7905	5,5369	43,7907	369,2
41	5,6078	43,8101	5,6054	43,8113	296,0
43	5,6465	43,7992	5,6504	43,7994	434,1
45	5,7331	43,7459	5,7354	43,7457	260,1
46	5,6969	43,7249	5,6990	43,7239	254,2
47	5,6975	43,8050	5,6952	43,8078	406,1
48	5,7063	43,8247	5,7074	43,8237	176,6
49	5,7347	43,8287	5,7343	43,8310	254,3
53	5,8681	43,9310	5,8730	43,9287	598,5
54	5,8784	43,9487	5,8811	43,9489	308,1
55	5,2077	43,8675	5,2086	43,8684	140,8
56	5,2346	43,8505	5,2350	43,8514	114,4
59	5,3307	43,9567	5,3337	43,9550	390,0
61	5,4308	43,9544	5,4305	43,9566	255,4
62	5,4318	43,9412	5,4311	43,9397	183,4
64	5,5059	43,9224	5,5115	43,9217	617,9
65	5,5309	43,9277	5,5288	43,9264	269,7
71	5,7076	43,8483	5,7093	43,8509	345,2
73	5,7994	43,8929	5,8008	43,8909	272,7
75	5,7116	43,9764	5,7128	43,9808	502,8
76	5,7075	43,9569	5,7090	43,9556	218,5
80	5,5315	43,8970	5,5297	43,8992	312,9
81	5,4843	43,9004	5,4827	43,9015	215,0
82	5,4954	43,8834	5,4946	43,8847	165,4

Annexe 43 : Distance entre chaque placette et la plus proche lisière de forêt de différente continuité temporelle

Site	FA.FR	Nearest.diff. cont.PLU	Adjacent patch	Distance (m)	Site	FA.FR	Nearest.diff. cont.PLU	Adjacent patch	Distance (m)
1	FA	Crop	No	44,48	1	FR	Forest	Yes	117,11
2	FA	Pasture	Yes	52,75	2	FR	Forest	Yes	52,29
3	FA	Pasture	No	135,48	3	FR	Forest	Yes	77,84
4	FA	Pasture	Yes	105,61	4	FR	Forest	Yes	107,91
5	FA	Pasture	Yes	57,44	5	FR	Forest	Yes	210,13
6	FA	Crop	Yes	32,76	6	FR	Forest	Yes	162,65
8	FA	Crop	Yes	69,15	8	FR	Forest	Yes	58,78
9	FA	Crop	Yes	58,69	9	FR	Forest	Yes	38,48
12	FA	Pasture	Yes	90,10	12	FR	Forest	Yes	169,30
13	FA	Pasture	Yes	116,26	13	FR	Forest	Yes	61,50
15	FA	Crop	No	64,92	15	FR	Forest	Yes	121,51
16	FA	Crop	Yes	74,80	16	FR	Forest	Yes	47,85
17	FA	Crop	Yes	46,98	17	FR	Forest	Yes	23,87
20	FA	Vigne	No	43,67	20	FR	Forest	Yes	105,09
21	FA	Crop	Yes	90,14	21	FR	Forest	No	42,45
22	FA	Crop	No	108,02	22	FR	Forest	Yes	104,67
23	FA	Vigne	No	54,28	23	FR	Forest	Yes	64,37
24	FA	Crop	Yes	26,79	24	FR	Forest	Yes	35,87
25	FA	Pasture	Yes	36,97	25	FR	Forest	Yes	50,41
26	FA	Crop	Yes	101,43	26	FR	Forest	Yes	73,54
27	FA	Pasture	Yes	59,27	27	FR	Forest	Yes	42,25
29	FA	Crop	No	154,92	29	FR	Forest	Yes	143,67
30	FA	Pasture	No	38,86	30	FR	Forest	Yes	207,46
32	FA	Crop	Yes	91,75	32	FR	Forest	Yes	63,08
34	FA	Pasture	Yes	62,55	34	FR	Forest	Yes	78,29
35	FA	Crop	No	100,88	35	FR	Forest	Yes	316,49
36	FA	Pasture	No	36,48	36	FR	Forest	No	65,53
41	FA	Pasture	Yes	137,96	41	FR	Forest	Yes	69,60
43	FA	Pasture	Yes	67,41	43	FR	Forest	Yes	68,16
45	FA	Vigne	No	40,72	45	FR	Forest	Yes	56,73
46	FA	Crop	No	102,06	46	FR	Forest	Yes	30,56
47	FA	Crop	No	81,39	47	FR	Forest	Yes	115,79
48	FA	Pasture	Yes	48,54	48	FR	Forest	Yes	54,09
49	FA	Pasture	Yes	51,72	49	FR	Forest	Yes	138,15
53	FA	Crop	No	118,15	53	FR	Forest	Yes	311,35
54	FA	Pasture	Yes	37,38	54	FR	Forest	Yes	50,53
55	FA	Vigne	No	51,38	55	FR	Forest	Yes	48,83
56	FA	Crop	Yes	45,20	56	FR	Forest	Yes	64,15
59	FA	Crop	Yes	181,12	59	FR	Forest	Yes	119,64
61	FA	Pasture	Yes	107,03	61	FR	Forest	Yes	127,41
62	FA	Crop	Yes	104,48	62	FR	Forest	Yes	61,65
64	FA	Crop	Yes	225,10	64	FR	Forest	Yes	72,00
65	FA	Crop	No	43,89	65	FR	Forest	Yes	46,19
71	FA	Pasture	No	63,15	71	FR	Forest	Yes	66,97
73	FA	Pasture	Yes	117,31	73	FR	Forest	Yes	133,34
75	FA	Pasture	No	63,22	75	FR	Forest	Yes	42,83
76	FA	Pasture	Yes	57,89	76	FR	Forest	Yes	81,04
80	FA	Pasture	No	31,71	80	FR	Forest	Yes	80,17
81	FA	Crop	No	38,90	81	FR	Forest	Yes	34,95
82	FA	Crop	Yes	61,45	82	FR	Forest	Yes	74,39

Annexe 44. Variables décrites dans les relevés IFN

Nom	Variable	Description
TYP	Type de peuplement forestier départemental	Codification IFN (voir document cité)
TYPN	Type de peuplement forestier national	Codification IFN (voir document cité)
PRA	Catégorie de propriété	domanial, autre terrain soumis au régime forestier, privé
SFO	Structure forestière	coupe, futaie régulière, futaie irrégulière, mélange taillis et futaie, taillis simple, mélange futaie résineux et taillis
CONS	Couvert absolu libre	10 catégories selon pourcentage de recouvrement de la canopée
COMP3	Composition feuillu/conifère	coupe, feuillus purs, conifères purs, mixte à feuillus prépondérants, mixte à conifères prépondérants
ESSPRE	Essence principale du peuplement	Essence principale du peuplement (celle de la futaie dans le cas du mélange taillis-futaie) : celle ayant le couvert libre relatif le plus important
ESSPRET	Essence principale du taillis	Essence principale du taillis si le peuplement est un mélange taillis-futaie
DIFF	Condition d'exploitabilité	F : facile, M : moyennement facile, T : difficile ou très difficile
ALTI	Altitude	En mètre
EXPO	Exposition (en grade)	En grade
PENT2	Pente	En %
TOPO	Topographie	Code de position topographique 0 à 9
MASQUE	Masque	Masque opposé exprimé en %
RAYO	Indice de rayonnement	Estimé à partir de la latitude, de l'exposition et du masque opposé. 100 = terrain plat ; > 100 = fort ensoleillement ; < 100 = situation ombragée
ROCHE	Roche-mère	Codification IFN (voir document cité)
AFFR	Indice d'affleurement rocheux	Proportion en 1/10 de la surface de blocs > 20 cm affleurants
CAILL	Proportion de cailloux	Proportion dans le profil du sol, exprimée en 1/10 du volume total
TEXTG	Texture du sol	0 : horizon absent ; 1 : sableux à 9 : argileux
PROF2	Profondeur du sol	Profondeur de sondage
PCALC	Profondeur d'apparition du CaCO ₃	Profondeur d'apparition de l'effervescence
RU	Réserve utile	Indice de réserve utile en eau du sol (mm) calculé avec la formule : (10 - cailloux) * (PROF1*coefficient associé à TEXT1 + (PROF2 - PROF1)coefficient associé à TEXT2)
HUMUS	Humus	Code du type d'humus d'après le Référentiel Pédologique, 1992
TSOL	Type de sol	Code du type de sol d'après la classification des sols, CPCS, 1967

Référence

Cluzeau, C., 2001. Aide à l'utilisation des données dendro-écologiques de l'Inventaire Forestier National. In. Inventaire Forestier National, Nancy.