se portent globalement bien dans notre pays, car leurs surfaces s'étendent et qu'elles sont moins marquées que d'autres habitats par l'intensification des usages. Mais c'est probablement là la marque d'une amnésie écologique : nous avons oublié la richesse et l'originalité de ces écosystèmes historiques dont la dégradation est contingente de l'avènement des sociétés agropastorales. C'est pourquoi il est utile, dans la perspective d'une réflexion sur les enjeux de conservation de ces milieux, de s'intéresser à l'écologie historique et en particulier aux conséquences écologiques de la disparition quasi-totale des forêts anciennes de notre région. Avant de s'engager sur cette piste, nous pouvons rappeler au lecteur intéressé par ces concepts et qui souhaiterait aller plus loin, l'existence du numéro spécial de la *Revue Forestière Française* sur les forêts anciennes (2017).

Influence de l'ancienneté sur les capacités de recrutement des écosystèmes et de dispersion des espèces

D'une manière générale, il a été mis en évidence que l'ancienneté est un facteur important de structuration de la biodiversité forestière, car la rupture de l'état boisé entraîne des contraintes importantes de dispersion et de recrutement[4] qui se répercutent sur la composition et la diversité des forêts récentes.

Contraintes de dispersion

Les contraintes de dispersion sont liées au fait que de nombreuses espèces spécialistes des écosystèmes forestiers ont des capacités de dispersion très limitées. Ces caractéristiques peuvent en partie s'expliquer par le fait que l'évolution aboutit rarement à des phénotypes[5] combinant de fortes capacités de dispersion et de fortes capacités concurrentielles, en particulier chez les plantes. Dans les environnements dynamiques, dont les biomasses sont régulièrement affectées par les perturbations, les traits favorisant des capacités de dispersion importantes ont été sélectionnés au cours de l'évolution au détriment de traits adaptés à la compétition. À l'inverse, dans les environnements plus stables tels que les forêts, ce sont les traits concentrant l'utilisation des ressources dans la croissance et la tolérance aux stress environnementaux[6] qui ont eu tendance à être sélectionnés. Par ailleurs, les contraintes de dispersion sont également accentuées par la fragmentation des massifs forestiers et la disponibilité des îlots de forêts anciennes dans les paysages où les boisements récents émergent : lorsque ces forêts anciennes sont rares et fragmentées, ce qui est souvent le cas dans nos territoires de l'Ouest, les espèces qu'elles hébergent peuvent difficilement coloniser les nouveaux espaces forestiers du simple fait de leur distanciation géographique.

Contraintes de recrutement

Les contraintes de recrutement (liées à l'établissement durable d'une espèce dans un milieu) sont induites par les héritages légués aux forêts récentes par les usages agricoles qui précèdent l'affo-restation. Ces contraintes se traduisent essentiellement par les modifications des paramètres édaphiques[7]. Il a ainsi été montré que les forêts récentes présentaient généralement des teneurs en phosphore, en azote et en bases plus élevées que dans les forêts anciennes. L'intensité de ces modifications varie en fonction des usages et des localités et peut persister sur le très long terme, parfois même sur plusieurs siècles (Dupouey *et al.*, 2002a). En conséquence, le recrutement des espèces de forêts anciennes au sein des forêts récentes est limité du fait de ces changements des conditions environnementales léguées par les usages anciens, ce qui induit des modifications significatives de composition des faunes et des flores.

4 Le recrutement correspond au processus d'ajout de nouveaux individus d'une population ou d'espèces d'une communauté. Autrement dit, c'est le processus qui permet à un individu de se développer et de maintenir dans un écosystème.

5 Le phénotype est l'ensemble des caractères apparents d'un organisme ; diffère du génotype, l'ensemble de l'information génétique.

6 Les stress environnementaux correspondent aux contraintes externes qui limitent le taux de production des organismes, comme les excès ou les carences dans certaines ressources telles que la lumière, l'eau, les nutriments etc.

7 Édaphique : relatif au sol.

L. Morel

Talus et fossés relictuels témoignant de l'ancienne matrice bocagère sous les frondaisons d'une forêt récente. Site de Kério (Côtes-d'Armor). Juillet 2015.

Il faut toutefois être prudent dans l'interprétation de ces constats, car il est délicat d'identifier dans quelle mesure ces différences sont une cause ou une conséquence des anciens usages : les déforestations passées ont principalement été effectuées sur les sols les plus riches, de sorte que les forêts anciennes restantes sont plus fréquentes sur les sols les moins productifs, généralement acides et pauvres en nutriments (Bergès & Dupouey, 2017).

L'arbre ne fait pas la forêt : biodiversité comparée des forêts anciennes et des forêts récentes

En Bretagne, comme souvent ailleurs, la flore des forêts anciennes est unique

Du fait de ces contraintes, la composition floristique des forêts récentes diffère, parfois fortement, de celle des forêts anciennes. Dans le cas de la flore vasculaire en Europe par exemple, près de 30 % des espèces forestières sont qualifiées d'espèces de forêts anciennes, c'est-à-dire qu'elles y sont statistiquement plus fréquentes qu'en forêts récentes (et où elles ne sont pas nécessairement absentes). Pour les forêts némorales[8] de plaine européennes et métropolitaines, plusieurs listes ont été publiées. Le lecteur intéressé pourra se référer aux listes de Hermy *et al.* (1999), Dupouey *et al.* (2002b), Naman *et al.* (2013), ou encore Bergès *et al.* (2016) qui proposent également une liste d'espèces indicatrices des forêts récentes.

Plus récemment, plusieurs auteurs ont proposé des listes à portée régionale pour tenir compte de la variabilité biogéographique (voir Bergès & Dupouey, 2017). Dans le cas du Massif armoricain, il n'existe pas – à notre connaissance – de liste spécifique. Quelques travaux préliminaires ont toutefois été menés récemment (IGN, 2018 ; Morel, 2018). Les résultats mettent en évidence une nette différentiation de la composition des communautés végétales entre les deux catégories de forêts : les flores des forêts anciennes et des forêts récentes présentent des combinaisons d'espèces spécifiques, soulignant ainsi la singularité – et par conséquent le caractère patrimonial particulier – de la flore des forêts anciennes [Fig. 3a].

8 Némorale : caractérise les zones où croissent les forêts caducifoliées ; la zone némorale est ainsi située entre la zone boréale (forêts de résineux) et la zone méditerranéenne (forêts sclérophylles).

L. Morel

Ancienne parcelle agricole en cours de boisement ; Plancoët (Côtes-d'Armor), mai 2010. Les espèces pré-forestières telles ici les saules (*Salix atrocinerea*) sont abondantes dans cette phase d'installation.

Dans cet objectif, nous avons cherché à évaluer la diversité potentielle (aussi appelée diversité sombre ou *dark diversity*) des communautés de plantes et d'araignées des différents sites échantillonnés, c'est-à-dire l'ensemble des espèces localement absentes qui pourraient – compte-tenu de conditions environnementales favorables – être recrutées au sein de la communauté étudiée. Parmi les différentes méthodes disponibles pour identifier la diversité sombre, l'une des plus efficaces consiste à analyser les co-occurrences des espèces au sein de vastes jeux de données. À partir de là, nous pouvons identifier quelles espèces sont régulièrement observées ensemble dans les communautés. De fait, si une ou plusieurs de ces espèces sont absentes alors que le reste du cortège avec lequel elles co-occurrent d'ordinaire est bien présent, elles sont intégrées à la diversité potentielle de la communauté.

Les résultats ont mis en évidence que près de 13 % de l'ensemble des espèces observées dans les sites étudiés sont sous-représentées dans les forêts récentes étudiées. Parmi ces espèces, 6 d'entre elles, identifiées au moins une fois comme spécialistes de forêts anciennes dans les listes disponibles, pourraient, en moyenne, être présentes dans 50 % des forêts récentes où elles sont actuellement absentes ; dans le cas des araignées, nous obtenons des résultats similaires (Morel *et al.*, 2019a). Ainsi, dans le cas des boisements récents, le crédit de colonisation des communautés que nous avons étudiées semble circonscrit à un petit nombre d'espèces, suggérant un rôle majeur des contraintes de recrutement dans l'explication des différences observées entre les deux catégories de forêts. Bien évidemment ces travaux restent exploratoires et il faut les interpréter avec prudence, en particulier dans les contextes où le déboisement des taches de forêts anciennes se poursuit car cela peut conduire à estimer le crédit de colonisation des forêts récentes dans une situation déjà déséquilibrée par la contraction d'une dette d'extinction dans les forêts anciennes (Bergès & Dupouey, 2017).

Globalement ces résultats confirment la durabilité des modifications environnementales et des changements de biodiversité induits par la rupture de la continuité de l'état boisé. La Bretagne ne

fait pas exception et il est peu probable que ces différences s'estompent avec le temps. Au contraire, dans le contexte actuel de changements globaux, elles peuvent être amenées à s'accentuer si la fragmentation et la dégradation des forêts anciennes se poursuivent.

Réflexions sur les enjeux de conservation des forêts d'Armorique

L'enjeu absolu : conserver nos forêts anciennes

Nous l'avons vu, nos forêts anciennes abritent des combinaisons d'espèces originales, fondamentalement et durablement distinctes de celles des boisements récents. À ce titre, elles constituent un patrimoine naturel, un héritage, irremplaçable. On parle de valeur de remplacement pour souligner le fait que compenser la destruction passée ou future de ces forêts est, dans bien des cas, impossible du fait de l'irréversibilité des trajectoires écosystémiques. Il ne reste presque plus rien des vastes sylves qui couvraient autrefois la Bretagne intérieure : les forêts anciennes ne représentent plus que 3,4 % de la surface des trois départements pour lesquels nous disposons de documents précis. Pour rappel, au niveau national, elles représentent en moyenne 50 % des surfaces forestières (Bergès & Dupouey, 2017), soit environ 15 % du territoire métropolitain si l'on prend comme référence le dernier minimum forestier du XIX^{e} siècle.

L'une des actions qui semblent prioritaires dans ce contexte serait de poursuivre, de formaliser et – le cas échéant – de rassembler dans un même corpus l'inventaire naturaliste de ces vestiges. Il faut rappeler les singularités biogéographique et géomorphologique de la région : nichée à l'extrémité de l'Eurasie, la Bretagne se situe à la croisée de différentes zones bioclimatiques à l'origine d'un *melting pot* chorologique[16] rare. De plus, d'un point de vue géologique, le Massif armoricain est isolé à l'échelle de l'Europe de l'Ouest car les sols de la région, résultant de la dégradation de roches plutoniques et métamorphiques, sont largement acides alors qu'aux marges du massif, les roches sédimentaires aux affinités calcaires dominent. On trouve ainsi dans notre région des écosystèmes forestiers qui – dans une certaine mesure au moins – sont uniques : les collines hyperatlantiques du Centre Bretagne dont les eaux cristallines et les chaos granitiques abritent quelques-unes des dernières populations françaises de la mulette perlière (*Margaritifera margaritifera*) et des rares hyménophylles (*Hymenophyllum tunbrigense, Hymenophyllum wilsonii*) ou du dryoptéris atlantique (*Dryopteris aemula*), les chênaies pionnières à chêne tauzin (*Quercus pyrenaica*) qui trouvent sur le sillon de Bretagne leurs stations les plus septentrionales, les hêtraies atlantiques mésotrophes à jacinthe des bois ou acidiphiles à if (*Taxus baccata*) et à houx (*Ilex aquifolium*) qui, dans les situations les plus arrosées, peuvent présenter des formes d'une esthétique rare – les Gallois parlent de forêt pluviale tempérée pour évoquer les ressemblances physionomiques de ces sylves en partie sempervirentes avec celles des régions équatoriales. Affiner les spécificités écologiques de ces habitats et les réponses locales des taxons à l'ancienneté pourrait être riche de surprises, tantôt sur la répartition de certaines espèces reliques de la reconquête postglaciaire[17], tantôt sur les abondances et la diversité génotypique de certaines populations à faible capacité de dispersion, comme c'est le cas pour plusieurs espèces de notre herpétofaune par exemple ou sur des associations interspécifiques hyperspécialisées comme celles que l'on peut trouver dans certaines fourmilières très anciennes (voir Gouraud, 2021).

L'autre action qui semble incontournable lorsque l'on convoque l'écologie historique pour nous éclairer sur la valeur patrimoniale de nos forêts anciennes, c'est, bien évidemment, la délicate question de la préservation, stricte et durable, de ces habitats. Nos forêts sont protégées, du moins d'un point de vue foncier, par le régime forestier : une parcelle dont le couvert forestier a plus 30 ans ne peut être déboisé sans compensation. Mais, à la lumière de ce qui vient d'être précisé,

16 Chorologie : étude de la répartition géographique des espèces.

17 Une récente étude entomologique portant sur les forêts bretonnes et menée par le GRETIA (2017) a mis en évidence la présence exclusive de certaines espèces relictuelles – des coléoptères saproxyliques notamment – dans quelques-uns des massifs forestiers anciens de la région.

L. Morel

Mousses épiphytes dans la buxaie subspontanée de Coat-an-Noz (Côtes-d'Armor), juillet 2014. On distingue en arrière-plan l'abondance d'autres essences sempervirentes (l'if et le houx notamment).

on peut se demander si des mesures encore plus coercitives ne seraient pas plus adaptées aux enjeux de conservation des forêts anciennes de la région. La compensation, par reboisement d'anciennes terres agricoles par exemple, même si elle concerne des surfaces parfois triplées, reste inefficace. Ainsi, dans une revue éditée par une association de protection de la nature, nous pouvons réfléchir à la nécessité d'un moratoire en faveur de la conservation durable et inaliénable des derniers bastions bretons où les faunes et les flores véritablement sylvatiques se maintiennent.

De même, une autre implication de ces constats concerne les stratégies déployées dans la région pour favoriser la reconquête de la biodiversité. L'intégration des critères d'ancienneté pourrait être utile dans le cadre de la définition des trames vertes et bleues (TVB) ou de la stratégie nationale pour les aires protégées (SNAP). Dans cette perspective, rappelons que très peu de forêts de la région bénéficient d'une protection stricte (Ouisse, 2021) où les écosystèmes sont laissés en libre évolution, comme c'est de plus en plus le cas chez nos voisins européens. Or, une telle politique permettrait d'augmenter l'offre d'habitat pour les nombreuses espèces attachées aux peuplements matures, voire sénescents, qui sont rarissimes dans la région. La maturité est l'autre grande qualité à prendre en compte pour penser la conservation des forêts (Cateau *et al.*, 2015). C'est elle qui permet à ces écosystèmes d'atteindre des niveaux de biodiversité et de naturalité exceptionnels : on trouve dans ces milieux certaines de nos espèces les plus singulières, caractérisées par des cycles de vie très long et qui, par définition, ne peuvent coloniser les forêts qu'après des siècles de maturation sylvigénétiques. Or, nous avons tendance à oublier que nos forêts, y compris anciennes, sont globalement très dégradées : les siècles d'exploitations intensives – la surexploitation des ressources, l'usage des charbonnières, l'exportation des bois, les travaux du sol, l'enrésinement, les coupes rases ou l'utilisation de pesticides – ont conduit à la raréfaction et/ou à l'extinction locale de nombreuses espèces. Nous manquons d'archives et de recherches en archéoécologie pour véritablement mesurer l'impact de ces usages passés sur la faune et la flore forestière régionale. Toutefois, quelques travaux récents portant sur la distribution des espèces peuvent nous éclairer sur ces questions. Perrein (2012) note ainsi que les bois et les forêts sont parmi les habitats qui ont perdu le plus d'espèces de papillons diurnes au cours des dernières décennies dans le sud du Massif armoricain : bacchante (*Lopinga achine*), grand-nègre des bois

(*Minois dryas*), moyen nacré (*Fabriciana adippe*), sylvandre (*Hipparchia fagi*) ou encore grand-collier argenté (*Boloria euphrosyne*) sont aujourd'hui éteints dans notre région. Plusieurs autres espèces forestières sont en régression (Perrein, 2012 ; Buord *et al.*, 2017). De même, la faune saproxylique de nos forêts est très appauvrie si on la compare à d'autres régions de plaine métropolitaine. Certaines de ces espèces les plus emblématiques, telles le pique-prune ou le grand capricorne, y sont si rares que le cœur de leurs populations bretonnes s'est déplacé vers le bocage où elles ont trouvé dans les trognes un refuge leur permettant d'assurer leur cycle de vie (Courtial, 2017).

À plus forte raison, nous avons perdu toutes ces grandes espèces qui, comme l'a évoqué le peintre-naturaliste Robert Hainard à propos des sangliers, *donne[nt] [à la forêt] une vie animale à l'échelle de ses arbres* : les grands prédateurs et la grande faune herbivore bien évidemment, mais également d'autres espèces aux mœurs plus discrètes ; c'est le cas par exemple de l'aigle botté (*Hieraaetus pennatus* ; Recorbet, 1992), du chat forestier (*Felis silvestris* ; GMB, 2017)[18] ou du sonneur à ventre jaune (*Bombina variegata* ; Grosselet *et al.*, 2011), tous trois disparus au cours du XIX[e] siècle et encore présents dans d'autres régions de France[19]. Même si la reconstitution complète de ces biocénoses semble encore difficile dans le contexte densément peuplé de la Bretagne contemporaine, il est important de conserver ces références du passé, d'une part car ces espèces n'ont pas disparu partout et la restauration de leurs populations reste possible, au moins dans certains territoires, mais surtout à titre de mémoire pour ne pas oublier le potentiel d'accueil du vivant de la vieille Europe. À ce titre, nous ne pouvons que conseiller la lecture de l'ouvrage de Stéphane Durand (2018) qui décrit avec

L. Morel

Peuplement très mature d'une chênaie-tillaie pluri-centenaire dans le parc national de Białowieża en Pologne, mai 2015. On remarque le diamètre exceptionnel de certains arbres, ainsi que l'omniprésence des bois morts, sur pied comme au sol.

18 Si la présence du chat forestier en Bretagne à l'époque moderne est bel et bien attestée, la date exacte de sa disparition reste encore incertaine.

19 Il est à noter qu'attribuer la disparition d'une espèce d'un territoire à une cause unique, telle la destruction-dégradation des habitats, est délicate. Il est ainsi probable que les cas listés ici résultent aussi de l'action d'autres facteurs, comme le changement climatique, qui peut avoir une influence significative sur les rétractations des aires de distribution des espèces, en particulier dans les territoires situés en marge de répartition des populations. Toutefois, pour les auteurs des références citées, les perturbations anthropiques restent des facteurs majeurs de régression de ces espèces forestières (dégradation des habitats, prélèvement…).

précision la richesse passée de nos écosystèmes. Quoiqu'il en soit, on voit là, à travers ces exemples, tout l'intérêt qu'il y aurait à laisser mûrir certaines de nos forêts anciennes en créant des réserves biologiques intégrales.

Enfin, en parallèle à ces politiques qui resteront – si elles voient le jour – marginales, le réalisme s'impose : il est également envisageable de mieux intégrer la question de l'ancienneté et de la maturité dans les pratiques sylvicoles. En ce sens, il faut souligner l'importance des efforts qui ont été réalisés par les forestiers, dans les forêts domaniales mais également aussi dans les forêts privées au cours des dernières décennies. Le développement des îlots de sénescence[20], le maintien d'un stock de bois mort, le cloisonnement des travaux limitant les impacts sur les sols, la réduction des coupes rases et des surfaces enrésinées, le recours de plus en plus courant à la régénération naturelle sont autant de pratiques plus compatibles avec la conservation de la biodiversité forestière (de Beaulieu, 2021). Et cela fonctionne : à titre d'exemple, l'état des populations d'oiseaux est meilleur dans les milieux forestiers que dans les autres habitats soumis à des contraintes anthropiques de production. Ainsi, si la forêt armoricaine a perdu certains de ses représentants, d'autres ont pu, comme ailleurs, la (re)coloniser, comme par exemple l'iconique pic noir (*Dryocopus martius*) ou le rare autour des palombes (*Accipiter gentilis* ; GOB, 2012 ; Cozic *et al.*, 2018). Mais, ces pratiques ne sont pas encore systématiques dans tous les massifs, notamment dans le cas des forêts privés. Il serait donc utile de généraliser ces savoir-faire, un peu comme cela a été proposé en Belgique dans un contexte similaire à la Bretagne, où les forêts anciennes sont devenues rarissimes (Bergès & Dupouey, 2017). Enfin, à l'heure où la demande en bois explose, il serait bon de rappeler qu'il sera difficile de mettre en œuvre l'adage pour le moins schizophrénique évoqué lors du Grenelle de l'environnement « *produire plus en protégeant mieux* ». Nous ne pouvons demander à nos forêts et à nos forestiers de réduire l'âge d'exploitabilité des peuplements et, dans le même temps, de rendre encore plus compatible l'exploitation de la forêt avec la riche biodiversité qui y est associée. Au contraire, nous devrions pleinement accepter la vocation multiple des forêts publiques en assumant de perdre en productivité ce que nous gagnons en patrimonialité et en altérité. Sur le plan économique, le manque à gagner induit par un tel plan de conservation de nos forêts pourrait être efficacement contrebalancé par le développement du tourisme vert régional (Cochet & Durand, 2018) et la recréation d'espaces de production sylvicole dans les espaces ruraux, à partir du bocage notamment (*L'Arbre indispensable*, 2016).

Les forêts récentes, une opportunité pour la reconquête de la biodiversité forestière en Bretagne

Les forêts récentes présentent, en Bretagne comme souvent ailleurs, des cortèges d'espèces globalement moins spécialisées et à tendance plus ubiquistes que ceux observés en forêts anciennes. En conséquence, il est courant de considérer les friches et les forêts récentes comme des habitats de moindre intérêt patrimonial et d'admettre plus facilement leur destruction, par une remise en culture ou par une conduite sylvicole intensive de type enrésinement. À ce titre, un exemple récent de destruction-conversion de jeunes forêts-friches littorales en Bretagne Sud (Moëlan-sur-Mer) a bénéficié d'une large couverture médiatique durant l'année 2020[21]. Le projet propose de réinvestir d'importantes surfaces de terres abandonnées pour y développer une agriculture de qualité, biologique et locale. L'expérience est ainsi très observée dans la région et plusieurs acteurs des politiques publiques se sont positionnés pour encourager et développer de telles initiatives. Il est donc possible que cette expérience ne reste pas localisée mais constitue la première phase d'un projet plus important, d'où l'intérêt de l'évoquer ici. Bien évidemment, on ne peut que reconnaître le caractère vertueux d'une démarche proposant une alternative au modèle agricole intensif. Et ce d'autant

20 Les îlots de sénescence sont de petits peuplements laissés en libre évolution et conservés jusqu'à l'effondrement des arbres et la reprise du cycle sylvigénétique. En ce sens, ils sont bien plus intéressants du point de vue écologique que les îlots de vieillissement où les arbres ne sont conservés que provisoirement.

21 Cf. *Agriculture : des friches qui valent de l'or*, France 3, 24-02-2020.

plus qu'à Moëlan-sur-Mer, les porteurs du projet ont été soucieux de préserver des espaces naturels pour permettre le maintien de la biodiversité du territoire[22]. Mais, malgré tout, nous pouvons remarquer qu'il est plus facile actuellement de détruire des forêts en devenir que de questionner l'usage de nos terres agricoles[23]. Ces forêts récentes, souvent exemptes de valeurs patrimoniales au sens règlementaire, ne bénéficient pas du même cadre de protection législatif que leurs homologues anciens protégés par le régime forestier. Pourtant, dans le contexte que nous avons décrit précédemment, préparer l'avenir en favorisant le retour de nos sylves pourrait être un choix de société pertinent.

Dans cette perspective, certains résultats des investigations que nous avons menées en Bretagne apportent des éléments qui peuvent éclairer notre compréhension du rôle que pourraient jouer ces forêts-friches dans la restauration-conservation de la biodiversité forestière régionale. Ainsi, au-delà des différences de composition en espèces, nous avons mis en évidence que, globalement, les communautés de plantes et d'arthropodes des forêts récentes étudiées présentent une structure fonctionnelle assez similaire à celle des communautés observées dans les forêts anciennes [Figs. 3c, 3d]. En d'autres termes, si les espèces ne sont pas systématiquement les mêmes, les caractéristiques morphologiques, écologiques, physiologiques ou phénologiques restent *globalement* inchangées ; ce qui sous-entend un fonctionnement global de l'écosystème, en termes de productivité, de complexité trophique ou de capacité à résister aux perturbations par exemple, assez proche entre les deux catégories de forêts. De la même manière, les niveaux de diversité, de rareté ou de spécialisation fonctionnelle présentent des valeurs très proches de celles obtenues pour les forêts anciennes, voire supérieures comme c'est le cas pour la diversité phylogénétique[24] des communautés de plantes (Morel *et al.*, 2019b).

Plusieurs hypothèses complémentaires peuvent expliquer ce constat d'une convergence fonctionnelle relativement rapide (en moins d'un siècle) entre les forêts anciennes et récentes étudiées ici. Ainsi, et dans une certaine mesure au moins, ce constat peut être le signe de la dégradation des forêts anciennes de notre région. Globalement appauvries par des siècles d'exploitation et de fragmentation, ces forêts sont probablement, sur le plan fonctionnel, assez proches des premiers stades de maturation sylvigénétique, et par conséquent, de certains boisements spontanés qui témoigneraient de fortes capacités de résilience[25]. Il faut en effet noter que les boisements récents intégrés dans l'étude ont émergé avant la mécanisation agricole et l'introduction de la chimie. Par conséquent, ils ne sont probablement pas représentatifs de toutes les situations de déprise agricole sur le territoire breton et certainement pas des boisements plus récents, apparus après des décennies de conduites intensives. Enfin, ces convergences peuvent aussi s'expliquer par le fait que les espèces des stades pré-forestiers – qui, par définition, sont en dette d'extinction – viennent enrichir les communautés des forêts récentes et ainsi contrebalancer la faible représentativité des espèces véritablement sylvatiques. Mais globalement, ces résultats illustrent que les forêts récentes ne sont pas condamnées à n'être que des avatars appauvris des forêts anciennes. Elles participent à l'enrichissement global de la diversité biologique régionale en devenant le lieu d'expression de communautés écologiques singulières, rarement observées par le passé : la levée des contraintes édaphiques dans ces sols à l'origine souvent acides, permet le recrutement et la coexistence de nombreuses espèces,

22 Les porteurs du projet ont sollicité différentes structures naturalistes, dont Bretagne Vivante, pour définir les parcelles à défricher en limitant la destruction des secteurs les plus riches et les plus originaux en termes de biodiversité. En 2020, sur les 350 hectares de terres identifiées comme « incultes », 120 ont été défrichés. L'expérience devrait toutefois se poursuivre (*cf. La reconquête des friches littorales se poursuit à Moëlan*, Le Télégramme, 27-09-2020)

23 Ce questionnement n'en est pas moins conduit par certaines structures, comme Bretagne Vivante ou Terre de liens.

24 La diversité phylogénétique s'intéresse aux lignées évolutives ; elle permet ainsi de mesurer la part d'histoire évolutive contenue dans les communautés, ce qui est une composante écologique importante en conservation.

25 Au regard, bien évidemment, des traits inclus dans l'analyse. Il n'est pas exclu qu'en sélectionnant d'autres dimensions de la structure fonctionnelle des communautés, les résultats diffèrent, a minima concernant certaines composantes écologiques des écosystèmes forestiers.

ce qui induit des relations de compétition interspécifique exacerbées et aboutit à des situations très contrastées entre les différentes parcelles d'un même lieu (Morel, 2018). On parle de dérive écologique : ici, telle espèce primo-arrivante a été favorisée et a colonisé le sous-bois ; là, à proximité de la première parcelle, c'est telle autre espèce qui a bénéficié de la contingence pour s'établir durablement. Voilà donc ce que ces forêts-friches ont à nous offrir : de la surprise et de la diversité globale, à défaut d'être locale.

Par ailleurs, ces espaces sont, par définition, des terres abandonnées. De fait, ils représentent des lieux de quiétude à même de satisfaire certaines de nos espèces les moins anthropophiles. Ce n'est donc pas un hasard si c'est par ces lieux que les espèces les plus emblématiques de la faune européenne reviennent (Cochet & Durand, 2018). La cigogne noire (*Ciconia nigra*), le chat forestier[26], le loup gris (*Canis lupus*), ou le balbuzard pêcheur (*Pandion haliaetus*) sont aux portes du massif Armoricain. Protéger quelques-unes de ces jeunes forêts est la meilleure garantie de voir (re)venir spontanément ces espèces charismatiques dont certaines sont de véritables ingénieurs de l'environnement et peuvent conduire à des transformations écologiques en cascade riches de surprises et d'enseignements.

Et ce n'est pas tout. En cherchant à répondre aux questions soulevées par les importants changements d'usage des terres dont nous sommes témoins en Europe[27], un nombre croissant de travaux menés récemment ont souligné les multiples intérêts qu'il y aurait à protéger ces forêts en devenir : elles peuvent contribuer, gratuitement, sans aucune intervention, à stocker les excédents de carbone générés par nos sociétés hyper-industrialisées, à améliorer la qualité de l'air et la circulation de l'eau limitant ainsi sécheresses et inondations, à recapitaliser le stock de bois, à renouveler la richesse de nos sols, à embellir nos paysages et, bien évidemment, à favoriser le déplacement des espèces et ainsi la reconquête des territoires par la biodiversité (Pereira & Navarro, 2013).

Ainsi, si la question de la biodiversité est importante, elle n'est pas la seule à devoir être prise en compte lorsque l'on pense la restauration des forêts dans un territoire. Tout au moins, il faudrait éviter l'écueil de rechercher dans ces espaces les mêmes attributs patrimoniaux des habitats qui sont d'ordinaire considérés comme des priorités de conservation ; c'est un biais de confirmation. Si l'on cherche les caractéristiques de l'ancienneté dans les boisements récents ou les manifestations de la rareté biologique et de l'hétérogénéité des habitats caractéristique des paysages ruraux, nous nous condamnons à ne voir les forêts récentes que comme des écosystèmes dégradés, aux biocénoses banales et de moindre intérêt. Ces milieux ont autre chose à offrir et il faut chercher leur valeur dans la déshérence, la spontanéité des processus et l'altérité qui sont les qualités fondamentales des espaces libres, dé-domestiqués. C'est l'idée que portent les notions de féralité[28], de nouveaux écosystèmes et de ré-ensauvagement. En ce sens, ils constituent d'intéressants outils conceptuels pour (re)penser la conservation, complémentaires des approches plus traditionnelles qui visent le maintien ou la restauration d'états de référence bien définis par des métriques précises de structure et de composition des communautés. Nous l'avons vu : dans une certaine mesure au moins, les écosystèmes secondaires présentent indubitablement les marques des usages anciens et, par conséquent, ne peuvent pleinement recouvrer les états des écosystèmes préexistants. Dans ces conditions, il peut être intéressant de se décentrer des références historiques et/ou patrimoniales pour rechercher en priorité ce que ces forêts

26 La présence récente du chat forestier dans l'ouest a été attesté en 2008 (Les Naturalistes Angevins, 2009).

27 Les surfaces concernées par ces changements d'usages des terres sont considérables. Au niveau européen, les estimations oscillent entre 160 000 et 300 000 km^2 de terres potentiellement abandonnées en 2030 par rapport aux années 2000 (Schnitzler & Génot, 2012).

28 Le concept de féralité est issu de l'adjectif français *féral* qui se dit d'un animal anciennement domestiqué ou issu de sélection génétique en élevage, revenu à l'état sauvage et adapté à son nouveau milieu naturel. L'extension de ce concept aux écosystèmes est une proposition relativement récente (2009-2013) faite par différents écologues anglo-saxons (Emma Marris et George Monbiot) et français (Annik Schnitzler et Jean-Claude Génot) qui vise à faire reconnaître que, malgré une forte empreinte humaine passée, les écosystèmes dé-domestiqués et laissés en libre évolution peuvent recouvrir une forme d'autonomie de processus digne d'intérêt dans une logique de préservation de la nature.

ont d'original plutôt que se concentrer sur ce qu'elles ont en moins. Il y a là d'intéressantes recherches à mener, collectivement et de manière pluridisciplinaire, en particulier sur notre territoire armoricain où la déprise agricole peut être, dans certains secteurs, très importante (Preux *et al.*, 2019).

Bien évidemment, ces propositions conceptuelles ne sont pas exemptes de limites et de critiques (Barraud *et al.*, 2019). Les références historiques restent nécessaires pour hiérarchiser la valeur de conservation des écosystèmes ; sans cela, nous n'aurions plus de *garde-fou* pour éviter une anthropisation globalisée de la biosphère. De plus, il est parfois tout aussi pertinent et intéressant sur le plan écologique de souhaiter le maintien de zones ouvertes, qui sont aussi un biopatrimoine à préserver, telles les landes armoricaines ou les prairies humides dont il ne reste plus que de rares vestiges hérités des sociétés rurales préindustrielles.

Mais il faut arrêter de voir l'afforestation systématiquement comme une dégradation et inverser la représentation de la déshérence : dans nos territoires hyperanthropisés, la déprise agricole est une chance, une opportunité historique de retrouver des paysages riches, au plus noble sens du terme. Et ce d'autant plus que les surfaces aujourd'hui abandonnées sont telles (plus de 3 800 ha chaque année en Bretagne[29]) que les enjeux de conservation des écosystèmes historiques et féraux ne sont pas toujours spatialement congruents, et par conséquent, en conflit. De nombreuses initiatives, très récentes, en Europe et en France, témoignent de la faisabilité de tels projets de territoire et de l'intérêt croissant qu'ils suscitent chez les citoyens. Les acquisitions et les legs de sites abandonnés se multiplient (voir Cochet & Kremer-Cochet, 2020), des démarches de labellisation et de patrimonialisation se formalisent[30], la pensée du sauvage évolue, structurée autour

L. Morel

Ruine de l'ancien village de Guillerien situé dans le camp militaire de Saint-Cyr Coëtquidan (Morbihan), octobre 2015. Abandonné entre 1906 et 1911 lors de la création du camp, ce site constitue l'un des plus grands massifs de boisements féraux de la région (± 4 000 ha).

29 Ce qui, en un peu plus de 30 ans (1980-2014), a conduit à une extension des surfaces forestières de 132 000 ha (IGN, 2017 : Étude de la ressource forestière des disponibilités en bois en Bretagne à l'horizon 2035).

30 Le Conservatoire des espaces naturels de Normandie a initié en 2017 un Programme Régional d'Espaces en Libre Evolution (PRELE) ; le CRSPN de Lorraine a proposé de désigner en ZNIEFF plusieurs sites enfrichés spontanément.

de groupes de réflexion[31] et largement valorisée dans la presse scientifique et d'excellents ouvrages récents (Pettorelli *et al.*, 2019 ; Schnitzler & Génot, 2020). Même la dernière stratégie française des aires protégées (2020-2030) appelle de ses vœux la protection stricte de 10 % du territoire national en « pleine naturalité »[32]. La question est donc de savoir dans quelle mesure les bretons pourront aussi bénéficier de cette amélioration du cadre de vie, de ce retour du sauvage. Et cela nécessitera de l'engagement, car il faudra faire sens commun pour voir émerger ces initiatives par la démocratie des territoires et non par la simple évocation œcuménique d'un projet des amoureux de la nature. ■

Remerciements

De vifs remerciements aux collectivités territoriales (Région Bretagne, Départements des Côtes-d'Armor et d'Ille-et-Vilaine, Communauté de communes de Lanvollon-Plouha) qui ont soutenu financièrement le projet à l'origine des résultats présentés ici. Je tiens également à remercier chaleureusement les amis, collègues et éditeurs qui ont relu attentivement mon manuscrit et ont fait de constructives remarques : Bernard Clément, François de Beaulieu, Jean-Claude Génot, Vincent Jung, Serge Le Huitouze, Pierre Lieutaghi, Régis Morel, Annik Schnitzler et Alain Thomas. Enfin, un merci particulier à Jean-Luc Dupouey et Laurent Bergès (INRAE) pour leurs conseils, leurs autorisations à réutiliser leurs documents et leurs analyses des données cartographiques de l'IFN.

Références

BARRAUD R., ANDREU-BOUSSUT V., CHADENAS C., PORTAL C. & GUYOT S. 2019 – Ensauvagement et ré-ensauvagement de l'Europe : controverse et postures scientifiques. *Bulletin de l'association de géographes français*, n° 96-2, pp. 301-318.

BEAULIEU F. (de) 2021 – Un contrat forestier exemplaire. *Penn Ar Bed*, n° 241-242, pp. 87-89.

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. *Diversity and Distributions*, n° 22, pp. 3-16.

BERGÈS L. & DUPOUEY J.-L. 2017 – Écologie historique et ancienneté de l'état boisé : concepts, avancées et perspectives de la recherche. *Revue Forestière Française*, n° 4-5, pp. 291-295.

BUORD M., DAVID J., GARRIN M., ILIOU B., JOUANNIC J., PASCO P.-Y. & WISA S. (coords.) 2017 – *Atlas des papillons diurnes de Bretagne*. Locus Solus, Lopérec, 324 p.

CATEAU E., LARRIEU L., VALLAURI D., SAVOIE J.-M., TOUROULT J. & BRUSTEL H. 2015 – Ancienneté et maturité : deux qualités complémentaires d'un écosystème forestier. *Comptes Rendus Biologies*, n° 338, pp. 58-73.

COCHET G. & KREMER-COCHET B. 2020 – *L'Europe réensauvagée. Vers un nouveau monde*. Actes Sud, Arles, 336 p.

COCHET G. & DURAND S. 2018 – *Ré-ensauvageons la France. Plaidoyer pour une nature sauvage et libre*. Actes Sud, Arles, 167 p.

COURTIAL C. (coord.) 2017 – *Les Invertébrés des forêts bretonnes. Amélioration de l'état des connaissances, contribution à une meilleure intégration de la conservation de la biodiversité dans les pratiques des gestionnaires*. Rapport final du GRETIA pour le Conseil Régional de Bretagne et les Départements du Finistère, Morbihan, d'Ille-et-Vilaine et des Côtes d'Armor, 208 p.

COZIC E., LE CORRE Y. & LE MAO D. 2018 – L'Autour des palombes de retour dans le Finistère. *LPO Info Finistère*, n° 7, pp. 2-11.

DUPOUEY J.-L., DAMBRINE E., LAFFITE J.-D. & MOARES C. 2002a. Irreversible impact of past land use on forest soils and biodiversity. *Ecology*, n° 83, pp. 2978-2984.

DUPOUEY J.-L., SCIAMA D., KOERNER W., DAMBRINE E. & RAMEAU J.-C. 2002b – La végétation des forêts anciennes. *Revue Forestière Française*, n° 6, pp. 521-532.

DURAND S. 2018 – *20 000 ans ou la grande histoire de la nature*. Actes Sud, Arles, 239 p.

EMBERGER C., LARRIEU L. & GONIN P. 2013 – *Dix facteurs clés pour la diversité des espèces en forêt. Comprendre l'Indice de Biodiversité Potentielle (IBP).* Document technique. Paris, IDF, 56 p.

GLOAGUEN J.-C., ROZÉ F., CLÉMENT B., TOUFFET J. & FORGEARD F. 1994 – Étude des successions après abandon des pratiques culturales en Bretagne. *Acta Botanica Gallica*, n° 141, pp. 691-706.

GOURAUD C. 2021 – Les fourmis rousses des bois (*Formica rufa* Linnaeus, 1761 & *Formica polyctena* Foerster, 1850 : *Hymenoptera, Formicidae*). Écologie et enjeux de conservation en Bretagne. *Penn Ar Bed*, n° 241-242, pp. 47-58.

GROSSELET O., GOURET L. & DUSOULIER F. (coords.) 2011 – *Les amphibiens et les Reptiles de la Loire-Atlantique à l'aube du XXIe siècle : identification, distribution, conservation.* Éditions

31 Le comité français de l'UICN a constitué récemment une commission d'expert sur la Wilderness et la nature férale. Par ailleurs, plusieurs associations ont fondé en 2020 la *Coordination Libre Évolution* pour promouvoir le développement d'un réseau national de sites protégés, laissés en libre évolution (cf. « *Arrêtons de vouloir maîtriser et exploiter la totalité des espaces et des écosystèmes* », Le Monde, 08-12-2020).

32 L'ambition est bien là, même si le terme « pleine naturalité » initialement proposé a été remplacé par la formulation plus floue « sous protection forte ».

de mare en mare. Saint-Sébastien-sur-Loire, 217 p.

GROUPE MAMMALOGIQUE BRETON. 2015 – *Atlas des Mammifères de Bretagne*. Locus Solus, Lopérec, 303 p.

GROUPE ORNITHOLOGIQUE BRETON (coord.) 2012 – *Atlas des oiseaux nicheurs de Bretagne*. Groupe ornithologique breton, Bretagne Vivante-SEPNB, LPO44, Groupe d'études ornithologiques des Côtes-d'Armor. Delachaux et Niestlé, Paris, 512 p.

HERMY M., HONNAY O., FIRBANK L., GRASHOF-BOKDAM C. & LAWESSON J.E. 1999 – An ecological comparison between ancient and other forest plant species of Europe, and the implications for forest conservation. *Biological conservation*, nº 91, pp. 9-22.

HILL M., MOUNTFORD J., ROY D. & BUNCE R. 1999 – *Ellenberg's indicator values for British plants*. Institute of Terrestrial Ecology, Huntington, 46 p.

KIRBY K. & WATKINS C. 2015 – *Europe's Changing Woods and Forests: From Wildwood to Managed Landscapes*. CABI, Oxford, 363 p.

IGN. 2018 – Les forêts anciennes. États des lieux des forêts déjà présentes dans la première moitié du XIXe siècle. *L'IF*, nº 42, 16 p.

IGN. 2019 – *Mémento de l'inventaire forestier*. 36 p.

JACKSON S.T. & SAX D.F. 2010 – Balancing biodiversity in a changing environment: extinction debt, immigration credit and species turnover. *Trends in Ecology and Evolution*, nº 25, pp.153-160.

L'ARBRE INDISPENSABLE. 2016 – *Charte de L'Arbre indispensable*, 9 p.

LES NATURALISTES ANGEVINS. 2009 – *La lettre des Naturalistes Angevins*, nº 21, 6 p.

MOREL L. 2018 – *De la ruralité à la féralité : Dynamique de recomposition des facettes taxonomique, fonctionnelle et phylogénétique des communautés d'espèces lors des processus de reboisement spontanés*. Thèse de Doctorat, MNHN, 309 p.

MOREL L., BARBE L., JUNG V., CLÉMENT B., SCHNITZLER A. & YSNEL F. 2019a. Passive rewilding may (also) restore phylogenetically rich and functionally resilient forest plant communities. *Ecological Applications*, nº 30(1), e02007.

MOREL L., DUJOL B., COURTIAL C., VASSEUR M., LEROY B. & YSNEL F. 2019b. Spontaneous recovery of functional diversity and rarity of ground-living spiders shed light on the conservation importance of recent woodlands. *Biodiversity and Conservation*, nº 28, pp. 687-709.

NAMAN, S., AMANDIER, L., BEAUDESSON, P. & LAPORTE, M. 2013 – *Les plantes et l'ancienneté de l'état boisé*. Centre National de la Propriété Forestière, Paris, 32 p.

NORDÉN B., DAHLBERG A., BRANDRUD T.E., FRITZ O., EJRNAES R. & OVASKAINEN O. 2014 – Effects of ecological continuity on species richness and composition in forests and woodlands: A review. *Ecoscience*, nº 21, pp. 34-45.

OUISSE M. 2021 – Les réserves biologiques : un outil de protection et de gestion des espaces naturels communs et remarquables en forêts publiques. *Penn Ar Bed*, nº 241-242, pp. 90-98.

PEREIRA H.M. & NAVARRO L.M. (Eds.) 2015 – *Rewilding European Landscapes*. Springer, New-York, 227 p.

PERREIN C. (coord.) 2012 – *Biohistoire des papillons. Diversité et conservation des lépidoptères rhopalocères en Loire-Atlantique et en Vendée*. PUR, Rennes, 621 p.

PETERKEN G. F. 1977 – Habitat conservation priorities in British and European woodlands. *Biological Conservation*, nº 11, pp. 223-236.

PETTORELLI N., DURANT S.M. & DU TOIT J.T. (Eds.) 2019 – *Rewilding*. Cambridge University Press, Cambridge, 437 p.

PREUX T., AUGIER A., LASLIER M., DUFOUR S. & MAGUEUR A. 2019 – L'enfrichement des milieux humides en Bretagne. *Dynamique paysagère, évolution des usages, effets sur l'écologie des milieux aquatiques*. Rapport scientifique du programme ECOFRICHE phase 1, FMA, Université Rennes 2, LETG-Rennes, 128 p.

RACKAM O. 1980 – *Ancient woodland: Its history, vegetation and uses in England*. Castlepoint Press London, 624 p.

RECORBET B. (coord.) 1992 – *Les oiseaux de Loire-Atlantique du XIXe siècle à nos jours*. Groupe ornithologique de Loire-Atlantique, Nantes, 158 p.

ROSTAIN S. 2016 – *Amazonie : Un jardin sauvage ou une forêt domestiquée. Essai d'écologie historique*. Actes Sud, Errance, 280 p.

SABATINI F.M. et al. 2018 – Where are Europe's last primary forests? *Diversity and Distribution*, nº 24(10), pp. 1426-1439.

SCHNITZLER A. 2002 – *Écologie des forêts naturelles d'Europe. Biodiversité, sylvigénèse, valeur patrimoniale des forêts primaires*. Éditions Tec et Doc, Lavoisier, Paris, 271 p.

SCHNITZLER A. & GÉNOT J.-C. 2012 – *La France des friches*. Éditions Quæ, Paris, 185 p.

SCHNITZLER A. & GÉNOT J.-C. 2020 – *La nature férale ou le retour du sauvage*. Jouvence Nature, 175 p.

SPAKE R., EZARD T.H.G., MARTIN P.A., NEWTON A.C. & DONCASTER C.P. 2015 – A meta-analysis of functional group responses to forest recovery outside of the tropics. *Conservation Biology*, nº 29, pp. 1695–1703.

VALLAURI D., DUCOUSSO A., PERSUY A. & TEILLAC-DESCHAMP P. 2017 – Ancienneté : Perspectives pour la conservation des forêts. *Revue Forestière Française*, nº 4-5, pp. 560-570.

Loïs MOREL est bénévole à Bretagne Vivante, formateur en BTSA Gestion et Protection de la Nature et chercheur en écologie associé à l'Université de Rennes 1 (Unité BOREA, MNHN, Campus de Beaulieu).
morellois@hotmail.com