

## DISCUSSION GÉNÉRALE

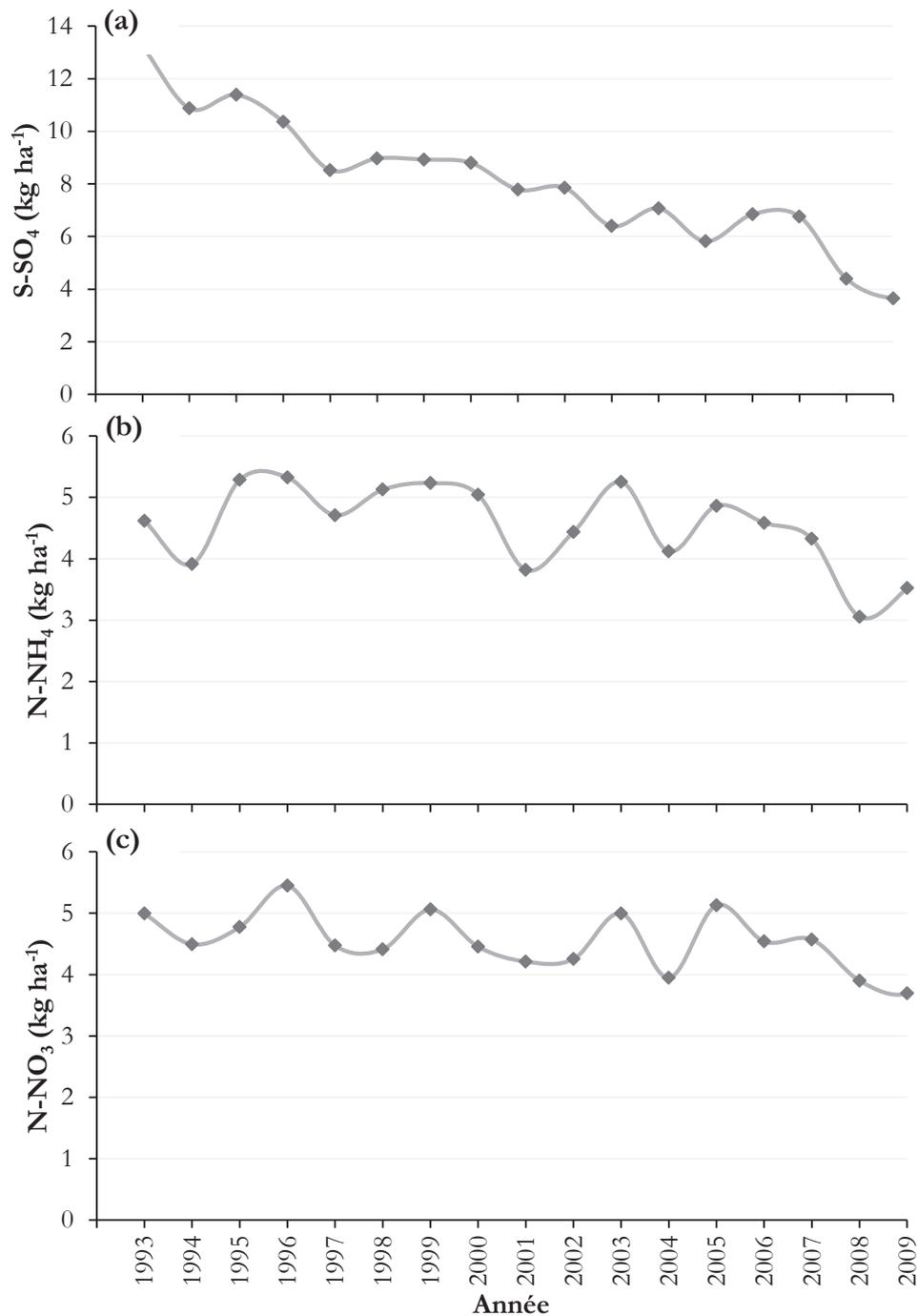
---

### 6.1 Évolution des valeurs bio-indiquées

#### 6.1.1 Comparaison aux dépôts atmosphériques mesurés

D'après les données mesurées sur les 26 sites du sous-réseau CATAENAT (**Fig. 1-6b**), des diminutions moyennes de 37% de S-SO<sub>4</sub>, de 12% de N-NH<sub>4</sub> et de 9% de N-NO<sub>3</sub> ont été observées entre 1993 et 2009 (**Fig. 6-1**). Nos résultats issus de la bio-indication semblent globalement cohérents avec cette évolution. En effet, au chapitre 3, nous avons mis en évidence un arrêt de l'acidification et même une augmentation du pH respectivement sur sols acides et basiques à partir des années 1980 (**Fig. 3-3**), qui sont tout à fait en phase avec la diminution générale des dépôts atmosphériques acidifiants observée. L'évolution favorable de la végétation vers une stabilisation voire un début de résilience vers des niveaux préindustriels met en évidence l'efficacité des politiques de réduction des émissions mises en œuvre. Au chapitre 4, l'augmentation (non significative) de la disponibilité en azote que nous avons montré entre 1997 et 2007 (années moyennes, **Fig. 4-6**) est, elle aussi, cohérente avec le niveau élevé des dépôts atmosphériques azotés, observé sur le réseau CATAENAT. Le ralentissement (voire l'arrêt ou l'inversion) futur de l'eutrophisation des écosystèmes forestiers français passera certainement par un renforcement des politiques environnementales en France dans le but de réduire le niveau encore élevé des émissions et dépôts d'azote actuel.

Il est impossible de confronter nos résultats à des évolutions anciennes de mesures de dépôts atmosphériques du fait du manque de données disponibles en France. En Angleterre, des séries temporelles plus longues des dépôts atmosphériques (couverture d'une période de 100 ans) ont permis d'établir l'importance relative des sources d'acidité dans le sol au cours du temps. C'est ainsi que Johnston *et al.* (1986) ont estimé que le pourcentage des entrées acidifiantes est passé de 26% dans les années 1860 à 80% dans les années 1980.



**Figure 6-1** Évolution moyenne des dépôts (a) de sulfate, (b) d'ammonium et (c) de nitrate mesurés sous couvert forestier entre 1993 et 2009 à partir du sous-réseau CATAENAT ( $n = 26$  placettes du réseau RENECOFOR).

### 6.1.2 Comparaison aux dépôts atmosphériques modélisés

Comme nous l'avons mentionné précédemment, la disponibilité de mesures de dépôts atmosphériques à long terme est faible (en France, aucune donnée n'est disponible avant

1990). Le moyen le plus courant pour pallier ce manque est d'utiliser des données issues de la modélisation spatio-temporelle (Croisé *et al.*, 2005; EMEP, 2011). Selon celles-ci, les dépôts atmosphériques modélisés sont passés de 445 mg S m<sup>-2</sup> et 446 mg N m<sup>-2</sup> en 1910, niveau considéré comme proche des émissions naturelles, à 1983 mg S m<sup>-2</sup> et 1515 mg N m<sup>-2</sup> au moment des pics de pollution de soufre et d'azote, respectivement, dans les années 1970 et 1980 (EMEP, 2011). Ensuite, les modèles montrent une importante diminution jusqu'en 2010 (au moins pour le soufre ; **Fig. 1-2** ; EMEP, 2011). L'évolution modélisée des dépôts atmosphériques acides (comprenant le soufre et l'azote) est cohérente avec les changements de pH bio-indiqués par la flore depuis le début du 20<sup>ème</sup> siècle. (**Fig. 3-3**). A l'inverse, les changements de disponibilité en azote du sol que nous avons déterminé par bio-indication (**Fig. 4-6**) ne correspondent pas à l'évolution des dépôts atmosphériques modélisés (**Fig. 1-2**, EMEP, 2011). En effet, au chapitre 4, nous avons mis en évidence une diminution de la quantité d'azote disponible dans le sol jusqu'en 1984 et 1997 (années moyennes), respectivement, dans les peuplements de conifères et de feuillus, opposée à l'augmentation des dépôts atmosphériques d'azote prédit par l'EMEP. Nous avons ensuite observé un accroissement de la disponibilité en azote du sol jusqu'à la période actuelle alors que les dépôts atmosphériques eutrophisants ont diminué. Il est difficile de déterminer la ou les causes d'une telle discordance mais plusieurs pistes peuvent être avancées.

Premièrement, il est vraisemblable que la modélisation réalisée par l'EMEP hors couvert forestier n'aboutisse pas à la même évolution des dépôts sous couvert forestier, alors que c'est effectivement ces derniers qui impactent directement la bio-indication que nous avons réalisé à partir de la flore forestière. L'une des preuves d'un tel problème (en gardant à l'esprit que nous comparons des valeurs modélisées à des valeurs mesurées) est visible lorsque nous confrontons l'évolution des dépôts sous couvert forestier obtenue à partir du réseau CATAENAT (**Fig. 6-1**) à celle modélisée par l'EMEP (**Fig. 1-2**) ne tenant pas compte de la présence ou non du couvert. En effet, la diminution des dépôts azotés observée sous couvert entre 1992 et 2008 est moins marquée que celle mise en évidence par l'EMEP.

Deuxièmement, il est reconnu que les forêts européennes sont en partie contraintes par les ressources disponibles du sol (Tamm, 1991). Selon cette hypothèse, on peut supposer que l'eutrophisation de cet écosystème et son effet sur la flore ne soient visibles qu'après une période d'accumulation d'azote expliquant ainsi que l'évolution bio-indiquée soit inversée ou plutôt décalée dans le temps (ce point est approfondi à la partie 6.1.5).

Troisièmement, il est possible que la réponse de la flore aux variations d'azote disponible dans le sol interagisse avec celle de l'acidité brutant ainsi la bio-indication du C:N (le problème ainsi qu'une solution technique sont discutés aux parties 6.2 et 6.4.4). Il est enfin possible que l'approche par bio-indication et/ou l'utilisation de la variable C:N ne soient pas assez adaptées ou sensibles à la mise en évidence des variations de dépôts atmosphériques d'azote dans nos analyses (ces limites potentielles sont largement discutées aux parties 6.4.3 et 6.4.4).

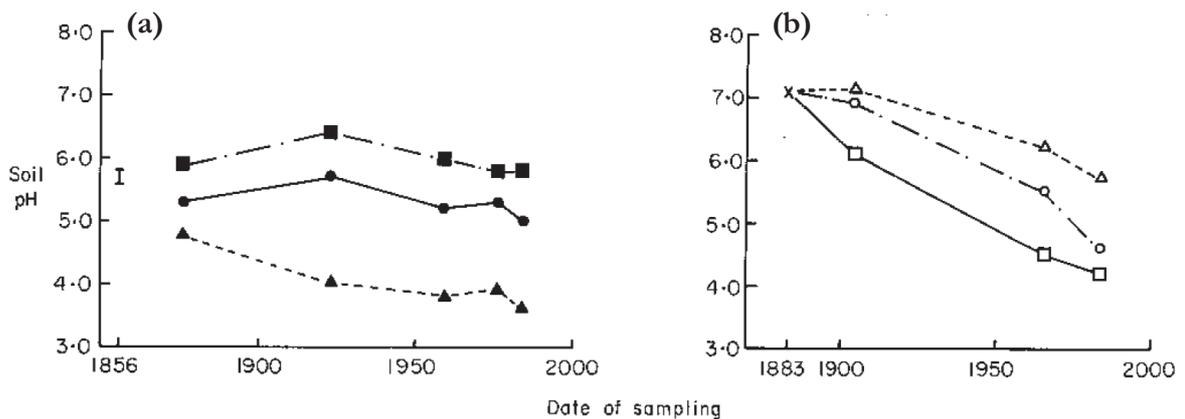
Sur le plan spatial, nos résultats ne semblent pas cohérents avec les données modélisées de l'EMEP (**Table 3-3**). D'après le modèle de l'EMEP (Simpson *et al.*, 2003), les niveaux les plus bas de dépôts et de leur changement seraient principalement répartis dans le sud de la France alors que leur niveau maximum toucherait la moitié nord du territoire métropolitain. Cette tendance spatiale n'est pas retrouvée dans les changements d'acidité des sols obtenus par l'analyse des cortèges floristiques (chapitre 3). Ce manque de relation observée peut être en partie expliqué par la différence de résolution spatiale des approches. En effet, le modèle de l'EMEP vise à reproduire l'évolution passée des dépôts atmosphériques à l'échelle de l'Europe, soit à une résolution spatiale grossière de 50 x 50 km ne permettant pas d'atteindre la résolution locale des changements de pH du sol que nous avons bio-indiqués à partir de la flore présente sur des placettes de 400 m<sup>2</sup>. De plus, comme nous l'avons soulevé précédemment, les prédictions du modèle de l'EMEP restent générales, ne tenant pas compte des caractéristiques de l'écosystème forestier (essentiellement, la présence d'un couvert). Comme nous l'avons enfin indiqué dans le paragraphe précédent, il existe des limites à la bio-indication qui peuvent restreindre le suivi spatio-temporel des changements de pH induits par les dépôts atmosphériques (e.g. la réactivité de la flore face au changement environnemental peut être plus ou moins rapide). Il est enfin possible que le modèle de l'EMEP soit en partie erroné.

Lorsque nous avons confronté nos résultats à une source de données plus en accord avec la résolution spatiale de nos prédictions (i.e. la répartition spatiale des dépôts bruts modélisés pour la France à une résolution de 10 x 10 km ; Croisé *et al.*, 2005), nous avons observé une amélioration sensible de la cohérence spatiale entre les dépôts modélisés et l'évolution des valeurs bio-indiquées. Des particularités spatiales mises en évidence dans nos résultats ont également été soulignées par Croisé et ses collaborateurs pour les périodes 1993-1998 et 1999-2004. Par exemple, dans le Massif Central et les Cévennes où les dépôts acidifiants sont élevés et la zone méditerranéenne où les dépôts sont faibles (**Fig. 2-4**), nous avons observé, respectivement, une acidification et une augmentation du pH des sols via la bio-indication

(Fig. 3-4). De plus, le Massif Central, la région des Alpes du Nord et les Pyrénées signalés comme des zones à dépôts azotés élevés (Fig. 2-4) révèlent toutes une augmentation de disponibilité en azote dans le sol à partir de la composition des communautés végétales (Fig. 4-7).

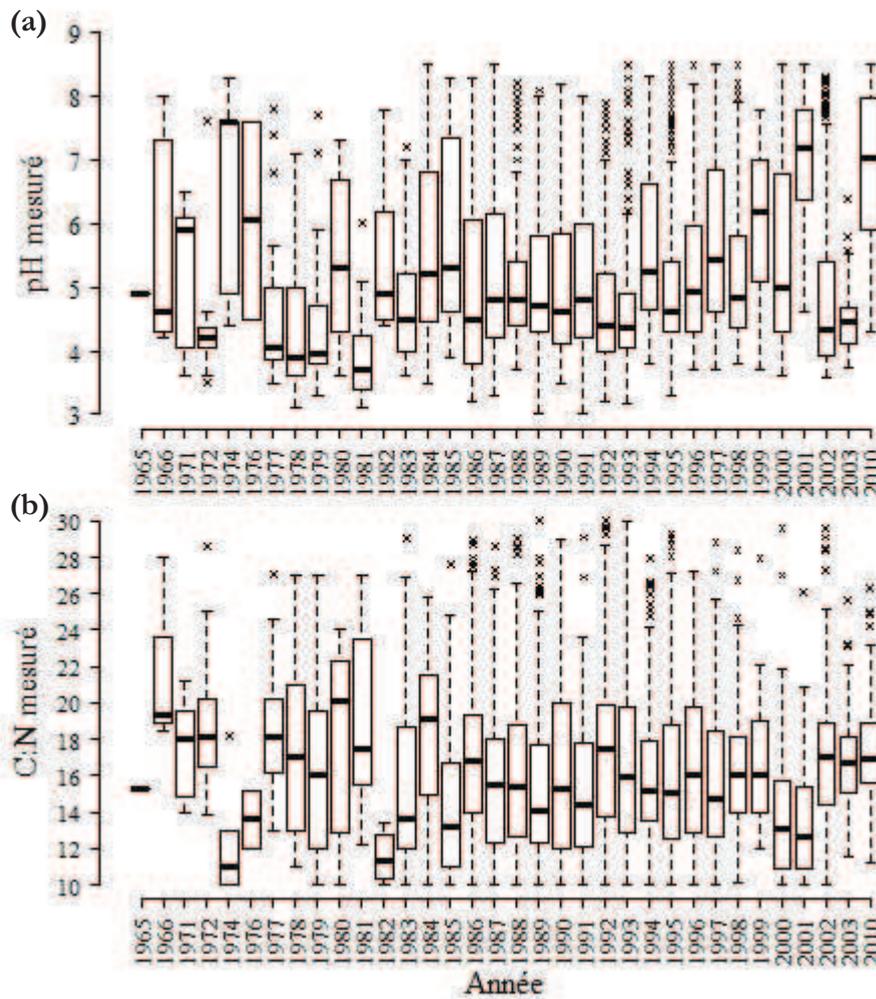
### 6.1.3 Comparaison aux mesures de pH et C:N du sol

Les mesures directes des paramètres du sol, tels que le pH et le C:N, sont importantes pour déterminer leurs évolutions. Cependant, peu d'études ont pu remonter loin dans les temps pour reconstruire les tendances à long terme et définir l'effet de la pollution atmosphérique (cf. Johnston *et al.*, 1986; Blake *et al.*, 1999). En Angleterre, une série de données mesurées sur quelques sites a permis d'évaluer l'influence des différents amendements sur le pH du sol (Fig. 6-2a) ainsi que les changements de pH du sol en milieu naturel depuis le 19<sup>ème</sup> siècle (Fig. 6-2b) en réponse aux dépôts atmosphériques (Johnston *et al.*, 1986). Une acidification du sol très nette est visible au cours du siècle écoulé, plus marquée dans l'horizon supérieur du sol, stimulée par l'apport d'ammonium et détectable même dans la placette n'ayant subi aucune fertilisation. En France, une évaluation des tendances à long terme à partir de mesures de pH et C:N n'est pas faisable du fait que les premières données mesurées ont été collectées dans les années 1960 (Fig. 6-3) et que la plupart des mesures ont été réalisées à partir des années 1990 (Fig. 6-4).

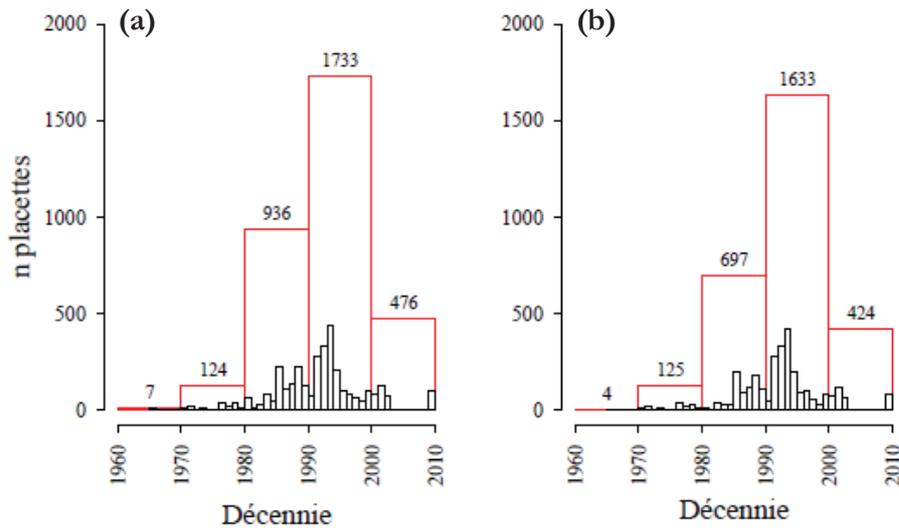


**Figure 6-2** Évolution du pH du sol (a) de l'horizon de surface (0-23 cm) dans l'aire expérimentale de Park Grass suivant différents amendements (● non fertilisé ; ▲ apport d'ammonium-N<sub>2</sub>PKNaMg ; ■ apport de nitrate-N<sub>2</sub>PKNaMg ; et (b) des trois horizons d'un même sol dans l'espace naturel de Geescroft (suivi réalisé sans traitement ; □ 0-23 cm ; Δ 23-46 cm ; ○ 46-69 cm) (tiré de Johnston *et al.*, 1986).

L'utilisation de méthodes alternatives telles que la bio-indication se basant, entre autre, sur ces mesures permet de compléter les séries temporelles, et dans notre cas sur une durée de l'ordre du siècle (chapitres 3 et 4). Les résultats du pH obtenus au chapitre 3 sont cohérents avec les évolutions de pH que Johnston *et al.* (1986) ont observé jusqu'aux années 1980. En effet, une acidification des sols forestiers français a été bio-indiquée jusqu'à cette époque. Puis dans les forêts de milieu acide un arrêt de l'acidification est observé jusqu'à nos jours, et même une remontée du pH sur sol non-acide à partir des années 1990 (**Fig. 3-3**). Cependant, dans des régions comme la Flandre en Belgique où la pollution atmosphérique, principalement azotée, a augmenté après les années 1980, une acidification continue des sols a été signalée jusqu'aux années 2000 (De Schrijver *et al.*, 2006). Plus récemment, des études basées sur des données mesurées ont montré une tendance à l'augmentation du pH liée à la diminution des dépôts soufrés. Le niveau des changements qui y sont reportés sont similaires aux nôtres (Emmett *et al.*, 2010; Kirk *et al.*, 2010; Vanguelova *et al.*, 2010; Benham *et al.*, 2012) et confirment la remontée du pH que nous avons détectée dans les forêts françaises se développant sur substrat non-acide. Ceux-ci contrastent avec les résultats signalés par Yang *et al.* (2012) dans les prairies du nord de la Chine. Malgré le contenu élevé en carbonates des sols tamponnant l'effet acidifiant des dépôts, une baisse du pH a été observée entre les années 1980 et 2000. L'est de l'Asie est une des régions au monde où les dépôts atmosphériques de soufre et d'azote sont en augmentation (Dentener *et al.*, 2006b) ce qui peut expliquer les tendances observées. Concernant l'eutrophisation, nos résultats concordent avec ceux d'études expérimentales ou basées sur des mesures ayant montré une augmentation de l'azote disponible dans les sols due aux apports importants d'azote (Evans *et al.*, 2006; Nave *et al.*, 2009). À l'inverse, une étude menée dans un site de l'*Environmental Change Network* au sud de l'Angleterre basée sur l'échantillonnage répété des sols a montré que le C:N a augmenté entre 1994 et 2009 (Benham *et al.*, 2012). Le pH du sol avait diminué au cours de cette période, ce qui peut avoir réduit l'activité microbienne conduisant à une décomposition et minéralisation de la matière organique réduites (Benham *et al.*, 2012). La diversité des résultats présentés ici démontre que l'évolution de l'acidité et de la disponibilité en azote des sols, ainsi que son effet sur la végétation et plus largement sur les écosystèmes, est difficilement généralisable du fait de la grande hétérogénéité des réponses suivant les propriétés du sol et les conditions environnementales, ainsi que la forte variabilité spatiale de la nature et de l'évolution temporelle des pollutions.



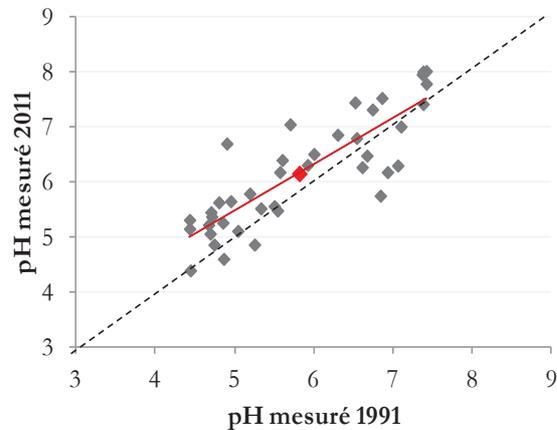
**Figure 6-3** Boîte à moustache des mesure de **(a)** pH et **(b)** de C:N au cours du temps et disponible dans nos données. Les bases de données ayant des mesures de pH ou de C:N sont : EcoPlant (1965-2010,  $n_{\text{pH}} = 2854$  placettes,  $n_{\text{C:N}} = 2483$  placettes) et le réseau 16 x 16 km (1989/2004,  $n_{\text{pH}} = 422$  placettes,  $n_{\text{C:N}} = 400$  placettes). Les mesures ont été réalisées sur des placettes temporaires (principalement pour EcoPlant) qui ne permettent pas d'interpréter les variations temporelles comme une réelle évolution ou tendance (la variation et la représentativité spatiales des relevés ne sont pas contrôlées).



**Figure 6-4** Distribution du nombre de placettes possédant des mesures **(a)** de pH et **(b)** de C:N dans les bases de données (utilisées aux chapitres 3 et 4) au cours du temps. L'histogramme noir illustre le nombre annuel de placettes ayant de mesures entre 1960 et 2010. L'histogramme rouge indique le nombre de placettes ayant de mesures par décennie. Les nombres sur les barres correspondent au nombre total de placettes par décennie.

À l'échelle locale (chapitre 5) l'établissement des placettes floristiques dans la forêt de Villey-Le-Sec en 1972 (Becker, 1979) et leur ré-échantillonnage en 1991 (Thimonier *et al.*, 1994) et 2011 (Riofrío-Dillon *et al.*, 2013) ont permis un suivi de la flore mais aussi des conditions d'acidité du sol puisque des mesures de pH ont été réalisées lors des campagnes de 1991 et 2011 (**Table 2-1**). Thimonier *et al.* (1994) ont montré une acidification et eutrophisation simultanées de la flore entre 1972 et 1991. Nos résultats mettent ensuite en évidence une remontée du pH entre 1991 et 2011 d'après les données mesurées ( $\Delta$  moyen de pH =  $0.34 \pm 0.56$  unités de pH ;  $n = 40$  placettes, **Fig. 6-5**) et bio-indiquées ( $\Delta$  moyen de  $R_E = 0.09 \pm 0.33$  unités de pH, non significatif ;  $n = 40$  placettes). L'évolution des conditions d'acidité concorde avec la tendance signalée au chapitre 3 à partir des années 1980, portant sur une échelle spatiale globale, d'une acidification des sols s'atténuant (Riofrío-Dillon *et al.*, 2012). Les sols de la forêt de Villey-Le-Sec semblent donc se rétablir des effets historiques des dépôts acidifiants. Concernant l'évolution de la disponibilité en azote, nous avons observé une nette accélération de l'eutrophisation des sols à partir des valeurs indicatrices d'Ellenberg entre 1991 et 2011 (+0.06 sur le gradient N d'Ellenberg entre 1972 et 1991 contre +0.2 entre 1991 et 2011 ; **Table 5-3**). Bien qu'il nous soit impossible de confronter cette évolution à une variation des mesures réelles (seulement collectées en 2011), nous remarquons qu'à partir d'un indicateur différent (utilisation des valeurs indicatrices d'Ellenberg) à celui utilisé au chapitre 4 (bio-

indication à partir d'un modèle WA-PLS), nous mettons également en évidence une augmentation de la disponibilité en azote à partir des années 1990.



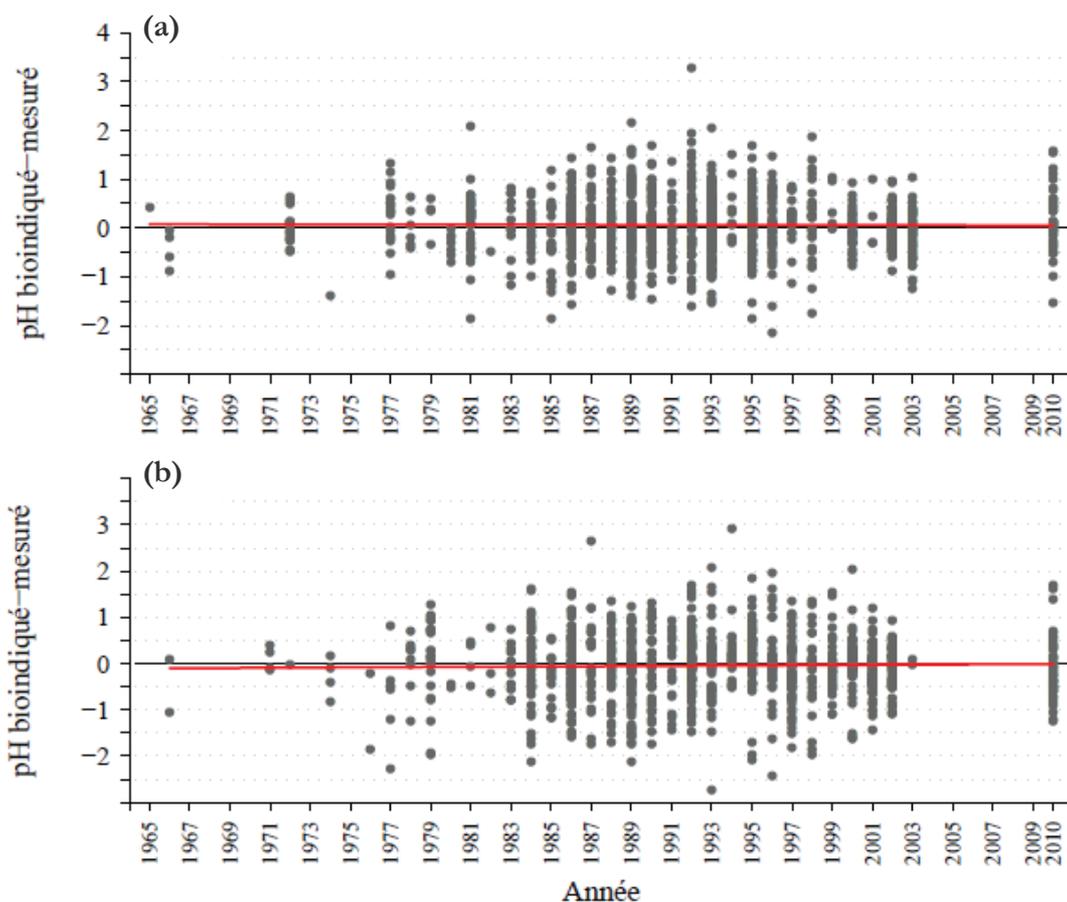
**Figure 6-5** Relation entre le pH mesuré lors des campagnes de 1991 et 2011 ( $n = 40$ ). Le point rouge indique les valeurs moyennes du pH en 1991 et 2011. Le trait rouge représente la relation linéaire entre le pH mesuré en 1991 et le pH mesuré en 2011. Le trait pointillé montre la relation  $y = x$ .

#### 6.1.4 D'une période courte de mesures vers une période longue de valeurs bio-indiquées, quel est le niveau de confiance ?

L'évaluation du niveau de confiance de la bio-indication du pH et du C:N du sol au cours de la période 1910-2010 a été un enjeu important de ce travail de thèse. Tout d'abord, nous rappelons que notre travail repose sur l'hypothèse selon laquelle les espèces forestières herbacées conservent leur niche édaphique et modifient sans délai leur distribution face aux changements des conditions du sol. Pour montrer la pertinence de notre hypothèse, nous avons analysé les résidus entre les valeurs de pH et C:N bio-indiquées et celles mesurées au cours de la période où ces dernières étaient disponibles, soit 1965-2010. Nous avons voulu vérifier qu'aucun biais temporel n'était présent entre la bio-indication et les valeurs mesurées d'acidité et de disponibilité en azote du sol. Sur le plan écologique un tel biais serait révélateur de l'occurrence d'adaptations évolutives chez les espèces, soit dans le cas présent une réponse adaptative des espèces à une acidification et eutrophisation prolongée (principalement) via modification de leur niche écologique impactant directement leur tolérance et survie dans le milieu. Si cette hypothèse était vérifiée, nous devrions observer que tout ou partie des espèces deviennent plus acidiphiles et nitrophiles. Un tel changement se traduirait par un décalage progressif entre les mesures et les valeurs bio-indiquées au cours du temps, où la bio-

indication surestimerait les valeurs d'acidité et de disponibilité en azote réelles sur les périodes anciennes.

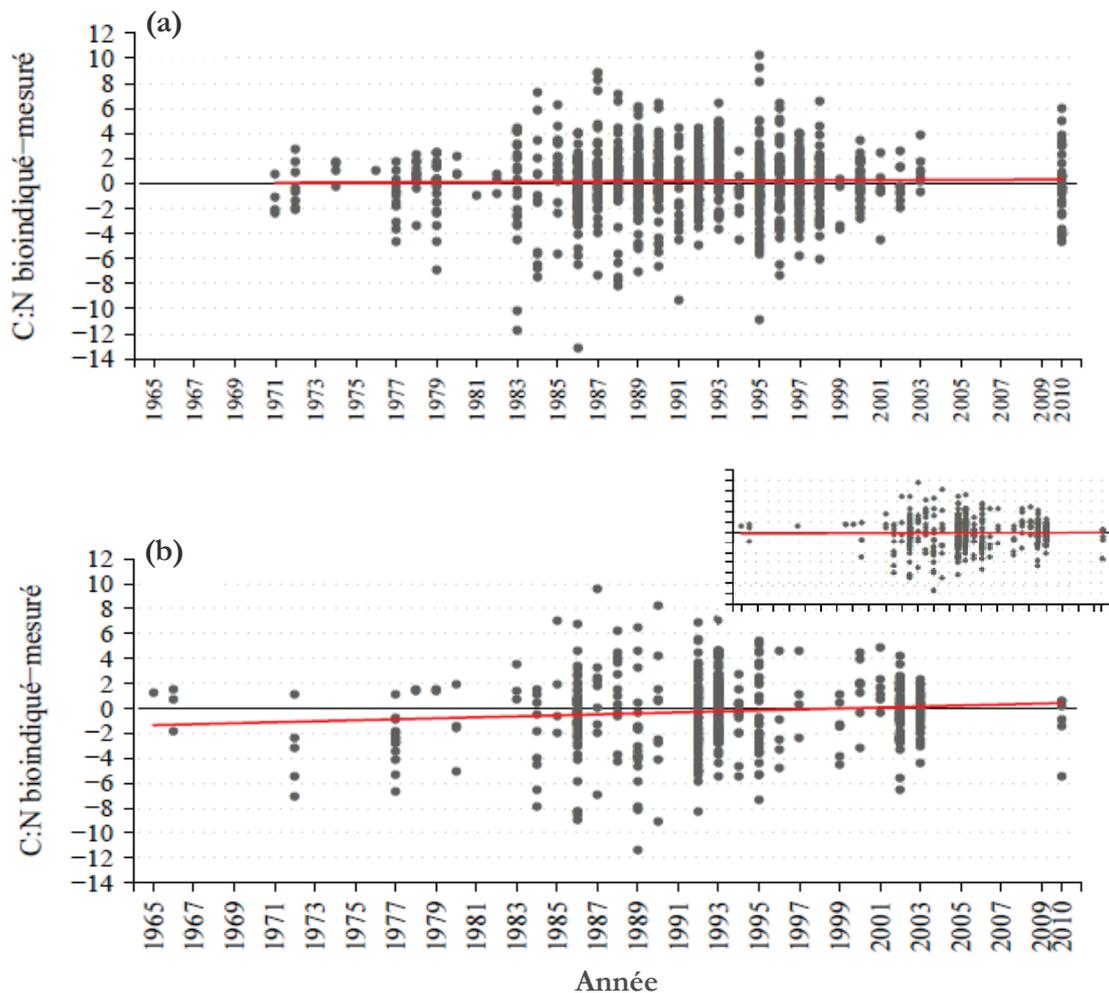
Nous avons constaté l'absence de corrélation entre les résidus de pH (pH bio-indiqué – pH mesuré) et le temps pour les zones forestières acides ( $R^2 = 0$  ;  $P = 0.832$  ; **Fig. 6-6a**) et non-acides ( $R^2 = 0$  ;  $P = 0.468$  ; **Fig. 6-6b**).



**Figure 6-6** Évolution des résidus de pH (pH bio-indiqué – pH mesuré) et le temps dans le jeu de données de calibration pour **(a)** les zones forestières acides ( $R^2 = 0$  ;  $P = 0.832$  ;  $n = 1277$  placettes) et **(b)** les zones forestières non-acides ( $R^2 = 0$  ;  $P = 0.468$  ;  $n = 1050$  placettes). Le trait rouge représente la relation linéaire entretenue entre les résidus de pH et le temps.

Dans les cas de la variable C:N, nous avons constaté une absence de relation entre les valeurs résiduelles (C:N bio-indiqué – C:N mesuré) et le temps pour les forêts de feuillus ( $R^2 = 0$  ;  $P = 0.552$  ; **Fig. 6-7a**). Pour les forêts de conifères, nous avons mis en évidence l'existence d'une relation faible mais significative entre les résidus de C:N et le temps ( $R^2 = 0.01$  ;  $P < 0.05$  ; **Fig. 6-7b**). Cependant, nous avons remarqué ce qu'on a appelé un effet « étude » dans la tendance. En effet, les placettes de l'étude de Penel (1979) relevées en 1972 et 1977 dans le

massif Vosgien ( $n = 18$  placettes) contribuent à la relation existante entre les résidus et le temps. Avec cette étude, la pente de cette relation est significative ( $a = 0.0395$ ,  $P < 0.05$ ), tandis qu'en son absence la pente et la relation deviennent non significatives ( $a = 0.0056$ ,  $P = 0.7905$ ; **Fig. 6-7b encadré haut**). Cela signifie par conséquent que le biais temporel à première vue mis en évidence dans les forêts de conifères n'est que la conséquence de conditions particulières observées sur une étude dont le faible poids dans nos résultats n'est pas de nature à fausser nos prédictions portant sur plus de 100 000 relevés.



**Figure 6-7** Évolution des résidus de C:N (C:N bio-indiqué – C:N mesuré) au cours du temps pour **(a)** les forêts de feuillus ( $R^2 = 0$ ;  $P = 0.552$ ;  $n = 1039$  placettes) et **(b)** les forêts de conifères ( $R^2 = 0.01$ ;  $P = 0.035$ ;  $n = 467$  placettes). Le trait rouge représente la relation linéaire entretenue entre les résidus de C:N et le temps. L'encadré en haut à droite de **(b)** montre la relation entre les résidus de C:N et les temps lorsque les relevés de Penel (1979) ne sont pas pris en compte ( $R^2 = 0$ ;  $P = 0.7905$ ;  $n = 449$  plots).

Nous avons également vérifié la constance des résidus au cours du temps afin d'écartier toute structure temporelle de l'incertitude de nos prédictions qui pourrait être préjudiciable à

L'application des modèles de bio-indication développés aux chapitres 3 et 4 sur de long pas de temps. Nous avons observé qu'il n'existe pas de variations importantes de l'erreur de bio-indication entre les décennies analysées tant pour le pH que pour le C:N (**Table 6-1**).

**Table 6-1** Erreur moyenne des prédictions (RMSE) entre les valeurs mesurées et bio-indiquées de **(a)** pH en zones acides et non-acides et **(b)** de C:N en forêts de conifères et de feuillus par décennie.

<b>(a)</b>				<b>(b)</b>			
	Décennie	<i>n</i> placettes	RMSE		Décennie	<i>n</i> placettes	RMSE
Acide	1960	5	0.512	Conifères	1960	4	1.398
	1970	48	0.539		1970	23	3.274
	1980	437	0.594		1980	112	3.724
	1990	580	0.624		1990	226	2.951
	2000	207	0.467		2000	102	2.071
Non-acide	1960	2	0.732	Feuillus	1960	0	-
	1970	48	0.836		1970	63	1.974
	1980	327	0.737		1980	373	2.852
	1990	449	0.727		1990	513	2.484
	2000	224	0.542		2000	90	2.097

L'ensemble de ces résultats indique une stabilité des résidus de pH et de C:N bio-indiqués pendant une période de 46 années. Aucune preuve notable de l'effet d'une possible adaptation des espèces sur la qualité de nos prédictions n'a donc été observée. Considérant que de forts changements de niveau de pollution atmosphérique ont été observés durant cette période (**Fig. 1-2**), il est probable que les mêmes relations s'appliquent au cours de l'ensemble de la période 1910-2010, et donc que la fonction de transfert utilisée pour la bio-indication y soit applicable.

#### 6.1.5 La réponse de la flore aux conditions changeantes du sol est-elle décalée ?

Un décalage temporaire entre mesures (estimation des conditions au moment de la prise de données) et valeurs bio-indiquées (estimation des conditions antérieures à celles de la mesure) traduit un retard de la réponse de la flore aux changements de conditions de sols. À l'inverse une réaction rapide de la flore ne doit conduire à aucun décalage entre les mesures et les valeurs bio-indiquées (**Fig. 1-8**). Au cours de la période pour laquelle les mesures et les valeurs bio-indiquées de pH et C:N étaient disponibles (1965-2010), aucun décalage systématique n'a été observé. Il est vraisemblable que le délai de réponse de la flore aux

changements d'acidité et de disponibilité en azote des sols soit relativement faible car les écarts entre les mesures et les valeurs bio-indiquées restent constants et centrés sur zéro malgré de gros changements des niveaux de pollution au cours de la période 1960-2010 (**Figs. 6-6, 6-7**). De plus, nous avons observé une bonne cohérence entre l'évolution de pH et C:N bio-indiqués et celle des dépôts atmosphériques observés (partie 6.1.1) et modélisés (seulement pour le pH ; partie 6.1.2) ainsi qu'avec les tendances des conditions de sol mesurées par d'autres travaux (partie 6.1.3). Des études expérimentales ont montré que la flore répondait à peu près dans les 5 ans à la variation des conditions d'acidité (Fehlen et Picard, 1994; Hallbäck et Zhang, 1998; Dulière *et al.*, 1999; Spiegelberger *et al.*, 2006) et de nutrition azotée du sol (Turkington *et al.*, 1998; Zechmeister *et al.*, 2007; Johansson *et al.*, 2012). Cela signifie que la flore répond à court terme aux variations d'acidité et de disponibilité en azote du sol, dans des délais qui semblent inférieurs à la résolution temporelle des chroniques présentées.

Bien que de nombreuses preuves semblent montrer que la réponse de la flore aux perturbations du sol soit assez réactive, nous avons toutefois pu mettre en évidence des différences d'évolution de pH bio-indiquées selon la nature du substrat (chapitre 3). En effet, nous avons montré que sur substrat acide la flore forestière répondait plus rapidement aux changements d'acidité du sol que sur substrat non-acide (**Fig. 3-3**). Nous pensons que la différence de propriétés géochimiques entre les substrats acide et non-acide est une explication pertinente à ce remaniement décalé des communautés végétales en milieu non-acide (Ulrich, 1983b; Kirk *et al.*, 2010). Nous considérons que la baisse du pH a été plus précoce en milieu acide (entre 1933 et 1984, années moyennes) que dans les zones non-acides (significative entre 1984 et 1997, années moyennes) car ces dernières ont une charge en cations basiques élevée (notamment en carbonates) conférant à ces sols un pouvoir tampon élevé retardant ainsi sa réponse aux dépôts acides (Ulrich, 1983b). Celui-ci aurait participé à la stabilité de la composition floristique des communautés herbacées, jusqu'à ce qu'il s'affaiblisse et que l'acidification se manifeste. De plus, le pic de dépôts azotés a été observé dans les années 1980 en France (**Fig. 1-2**). On pourrait donc penser que l'effet couplé des dépôts d'azote élevés et la haute nitrification ayant lieu dans les zones non-acides (Horswill *et al.*, 2008) pourrait expliquer l'acidification décalée de celles-ci en comparaison avec celle observée en zones acides.

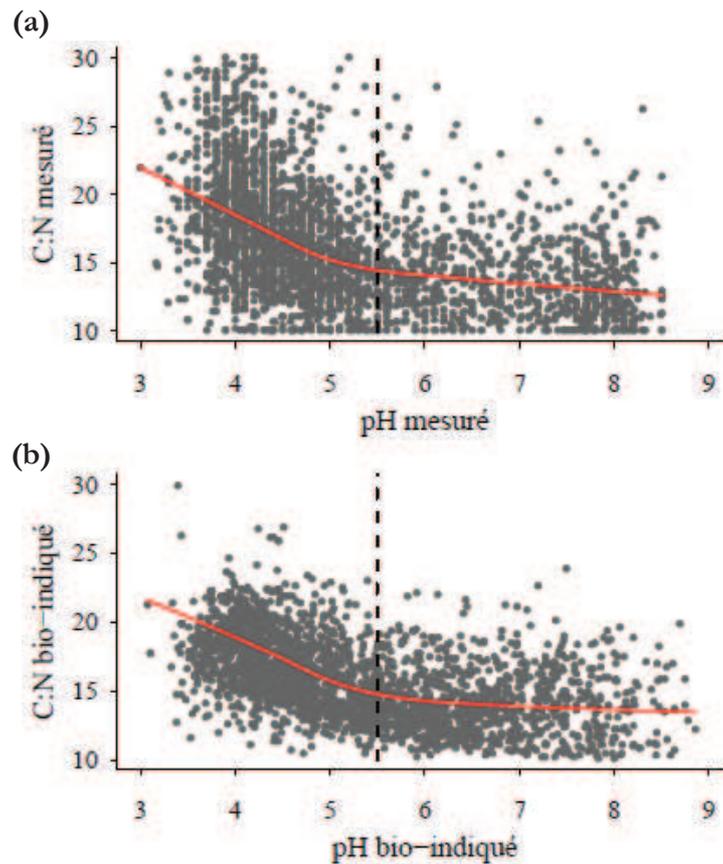
Bien que nous ayons montré que l'évolution du C:N bio-indiquée était globalement en phase avec celle des dépôts atmosphériques d'azote mesurés sur le réseau CATAENAT à partir de

1993 (partie 6.1.1), elle le semble beaucoup moins lorsque nous la confrontons à l'évolution à long terme des dépôts modélisés par l'EMEP. En effet, un décalage sur le long terme de l'effet eutrophisant des dépôts atmosphériques azotés sur la flore semble possible dans ce cas. Alors que les dépôts d'azote n'ont cessé d'augmenter (principalement à partir de 1950), la bio-indication du C:N a révélé une nette diminution de la disponibilité en azote pour la flore jusqu'en 1984 et 1997 (années moyennes), respectivement, dans les peuplements de conifères et feuillus (**Fig. 4-6**). Une explication au décalage à long terme de l'évolution du C:N bio-indiqué pourrait être liée à l'effet du niveau d'acidité des sols sur la quantité d'azote mobilisable par les plantes (effet détaillé dans la partie suivante) ainsi qu'au vieillissement/développement des forêts.

## 6.2 Effet de l'interaction entre l'acidité et la disponibilité en azote des sols sur leurs évolutions bio-indiquées

Une augmentation de la disponibilité en azote (indiquée par une baisse de C:N) dans le sol était attendue en réponse à l'augmentation des dépôts d'azote observée au cours du 20<sup>ème</sup> siècle à l'échelle de la France. À l'inverse, nous avons obtenu un résultat étonnant : une augmentation du C:N indiquant une baisse de l'azote disponible dans les sols des forêts de conifères et de feuillus, respectivement, jusqu'en 1984 et 1997 (années moyennes), suivie d'une eutrophisation tardive de la flore depuis 1997 (année moyenne) soit une quinzaine d'années après le pic des dépôts atmosphériques azotés. Un tel décalage pourrait être lié aux changements d'acidité des sols qui déséquilibrent les conditions nutritionnelles (Ulrich et Matzner, 1986). L'acidification des sols des forêts françaises constatée jusqu'aux années 1980-1990 (chapitre 3) a en effet pu entraîner des changements majeurs dans les cycles des nutriments (cf. Johnston *et al.*, 1986; Emmett, 2007; Blanco *et al.*, 2012). À partir des données mesurées et bio-indiquées nous avons mis en évidence une relation négative entre le pH et le C:N du sol (**Fig. 6-8**), preuve que ces deux variables interagissent (cf. Stevens *et al.*, 2011b). Cependant la relation n'est pas uniforme. Lorsque le pH est inférieur à environ 5.5 cette relation négative est marquée ( $R^2 = 0.10$ ,  $P < 0.001$ ) tandis qu'à pH supérieur à 5.5 (environ) la relation disparaît ( $R^2 = 0$  ;  $P = 0.564$ ) (cf. Härdtle *et al.*, 2004). Une telle relation signifie que sur substrat acide les valeurs de pH et C:N sont liés, impliquant qu'une acidification supplémentaire de ces sols induit une réduction d'azote disponible par principalement l'inhibition des communautés microbiennes et des décomposeurs qui aboutit à la diminution de la décomposition et de la minéralisation de la matière organique et à l'accumulation de

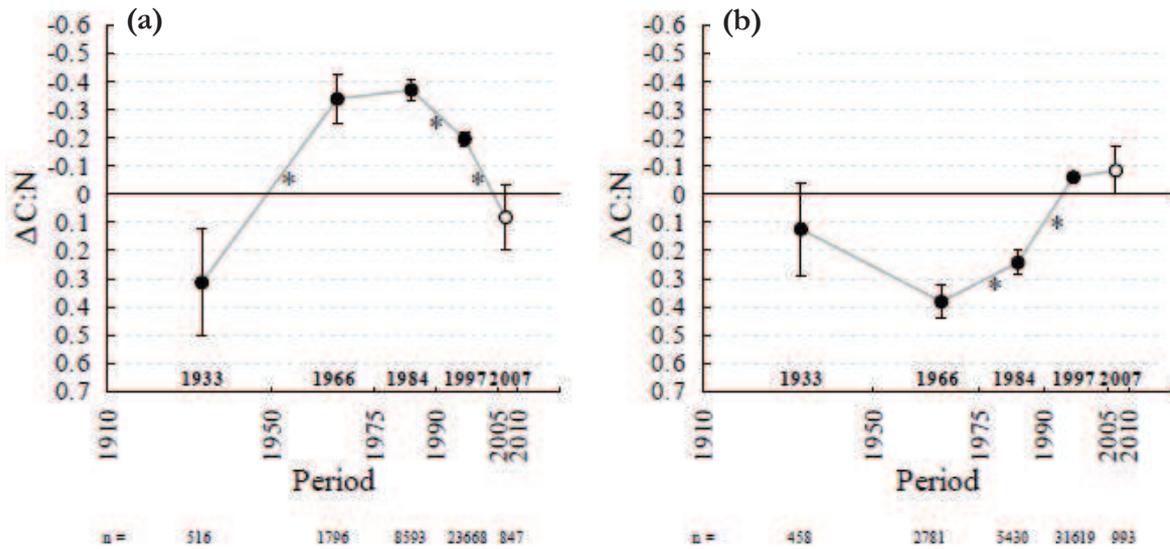
litière (Baath *et al.*, 1980; Benham *et al.*, 2012). Elle induit aussi une diminution de la capacité d'échange cationique, du taux de saturation ainsi qu'un relargage des cations basiques du sol (Ulrich, 1983b; Blanco *et al.*, 2012). Ceux-ci participent à une diminution de la quantité d'azote disponible pouvant être stockée dans les sols et donc à une réduction des éléments nutritifs (e.g. N) directement mobilisables par les plantes (Blanco *et al.*, 2012).



**Figure 6-8** Relation entre le pH le C:N (a) mesurés et (b) bio-indiqués du sol ( $n = 2718$ ). La courbe rouge montre la tendance des relations. Le trait pointillé indique le point d'inflexion de la courbe (pH  $\approx$  5.5).

De plus, le déséquilibre des nutriments, induit par l'acidification, a pu conduire à des changements dans la composition floristique (Thimonier *et al.*, 1994; Maskell *et al.*, 2010), surclassant ainsi le seul effet d'apports d'azote dans les écosystèmes forestiers français (au moins sur sol acide comme le montre la **figure 6-8**). Un tel processus est d'autant plus vraisemblable que l'effet cumulé de pollutions soufrées et azotées participe l'acidification des sols (Reuss et Johnson, 1986; De Schrijver, 2007). L'efficacité de ce processus dans nos données est partiellement vérifiable par la comparaison des évolutions des changements d'acidité et de la disponibilité en azote obtenues par bio-indication sur substrat acide (partiellement car une corrélation entre des tendances n'est pas forcément une preuve

suffisante pour déterminer si effectivement les variables interagissent sur le plan temporel). Les évolutions présentées aux **figures 3-3** et **6-9** semblent corroborer une telle hypothèse, au moins sur les périodes les plus anciennes. En effet, sur substrat acide (qui nous intéresse particulièrement ici), nous avons observé une augmentation du C:N bio-indiqué jusqu'en 1966 (année moyenne) semblable à l'évolution de l'acidification mise en évidence par bio-indication sur la même période. Selon ce scénario le signal de l'effet de l'eutrophisation sur la flore serait devenu identifiable dans les zones forestières acides à partir de 1984 (année moyenne), c.-à-d. à partir de l'entrée dans une période de stabilité de pH (soit d'arrêt de l'acidification). Il est toutefois difficile de conclure à ce stade sans analyse complémentaire car sur sol non-acide, nous observons également une concordance entre l'augmentation du C:N bio-indiqué et l'acidification entre 1966 et 1984 (années moyennes) alors que pH et C:N ne sont normalement pas reliés sur un tel substrat (**Fig. 6-8**). À la **table 6-2** nous avons synthétisé l'effet, vraisemblable (mais qu'il nous est impossible de totalement vérifier), de l'évolution des dépôts acidifiants et eutrophisants (analysés de manière indépendante et combinée) sur le C:N du sol au cours du temps.



**Figure 6-9** Comparaison des changements de la disponibilité en azote ( $\Delta C:N = C:N_{reference} - C:N_{former}$ ) dans les sols forestiers français entre 1910 et 2010, retracés à partir du caractère bio-indicateur des communautés d'espèces herbacées sur substrat **(a)** acide et **(b)** non-acide. Les cercles représentent les valeurs moyennes des changements de C:N estimées à partir des paires de relevés disponibles pour chacune des périodes. Les barres d'erreur représentent l'écart-type de la moyenne. Les points noirs indiquent les changements de C:N significatifs dans une période *per se* ( $P < 0.05$ ). Les astérisques indiquent des changements significatifs de C:N entre périodes successives ( $P < 0.05$ ). Le test non-paramétrique de Wilcoxon a été appliqué. Le nombre de placettes ( $n$ ) analysées pour chaque période dans les zones acides et non-acides est affiché en dessous de l'axe des abscisses.

**Table 6-2** Schéma synthétique de l'effet indépendant et combiné de l'évolution des dépôts atmosphériques acidifiants et eutrophisants sur le C:N bio-indiqué des sols forestiers. La grosseur des cercles représente la quantité des dépôts à un instant  $t$  alors que l'orientation des flèches précise la nature de leurs effets sur la flore.

	1970	1990	2000
Dépôts acides	●	●	○
Effet sur le C:N	↗	↗	→
Dépôts azotés	○	●	●
Effet sur le C:N	→	↘	↘
Bilan des effets des dépôts acidifiants et eutrophisants sur le C:N	↗	→	↘

### 6.3 Effet des autres facteurs sur la flore : climat, gestion et vieillissement des peuplements vs. acidification et eutrophisation

Le changement climatique, l'eutrophisation, ainsi que l'acidification et le changement du type de gestion des écosystèmes font partie des changements globaux conduisant principalement le remaniement de la végétation (Brunet *et al.*, 1996; Decocq *et al.*, 2005; Van Calster *et al.*, 2007; Archaux *et al.*, 2009; Naaf et Wulf, 2011; Bertrand, 2012; Verheyen *et al.*, 2012) et l'érosion de la diversité végétale (Sala *et al.*, 2000; Baeten *et al.*, 2009). Même si le poids respectif de chaque facteur reste encore peu connu et que leur identification est toujours problématique (Emmett, 2007; Verheyen *et al.*, 2012), certaines études ont déterminé à partir des comparaisons spatio-temporelles la contribution des différents facteurs aux changements observés dans les écosystèmes (Duprè *et al.*, 2010; Stevens *et al.*, 2011a; Bertrand, 2012; Verheyen *et al.*, 2012). L'étude présentée au chapitre 5, nous a permis de tester à l'échelle locale les principaux facteurs susceptibles d'avoir contribué aux changements de flore. L'analyse de la composition floristique en lien avec les conditions changeantes de l'environnement nous a permis de mettre en évidence le rôle majeur de l'excès de nutriments dans le remaniement des communautés végétales de la forêt de Villey-Le-Sec, qui plus est en tenant compte de l'impact du climat, de la gestion forestière et de leurs changements respectifs sur ce processus.

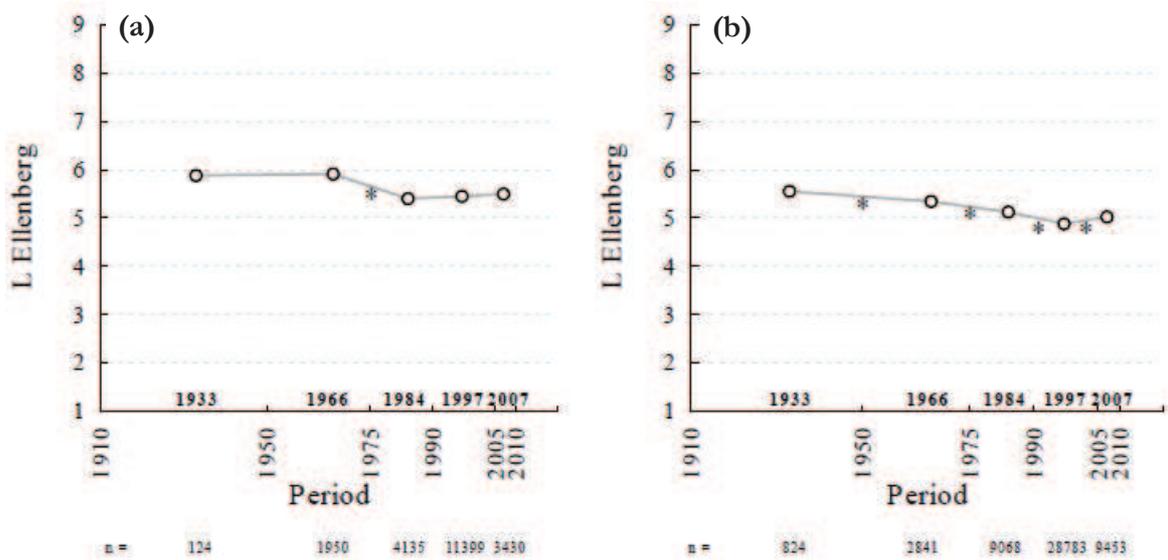
#### 6.3.1 Les effets de la gestion sylvicole et du vieillissement des peuplements

Les changements de la gestion forestière et d'occupation du sol, ainsi que l'acidification du sol sont connus pour avoir impacté la répartition des espèces herbacées forestières (Gilliam, 2007). Dans le nord-est de la France, le travail de Thimonier (1994) a montré que la sylviculture aurait participé au remaniement de la flore des forêts au début des années 1990, bien que le rôle majeur des dépôts atmosphériques dans ce processus ait été souligné (Thimonier, 1994). Au chapitre 5, nous avons utilisé la variation de l'indice de lumière d'Ellenberg (L) comme un indicateur global des perturbations naturelles ou anthropiques (tempête et gestion sylvicole révélé par l'ouverture du peuplement) et du vieillissement des peuplements (révélé par la fermeture du peuplement). Nous avons ainsi montré qu'à l'échelle de la forêt de Villey-Le-Sec, cet indice et celui de la disponibilité en azote sont ceux qui changent les plus entre les trois dates comparées (**Table 5-3**), révélant que la fermeture du milieu (cohérente avec un vieillissement normal du peuplement) et l'augmentation de la disponibilité en azote dans le sol (principalement à partir de 1991) ont impacté la flore. Dans une étude réalisée sur plusieurs forêts d'Europe, des changements semblables de composition

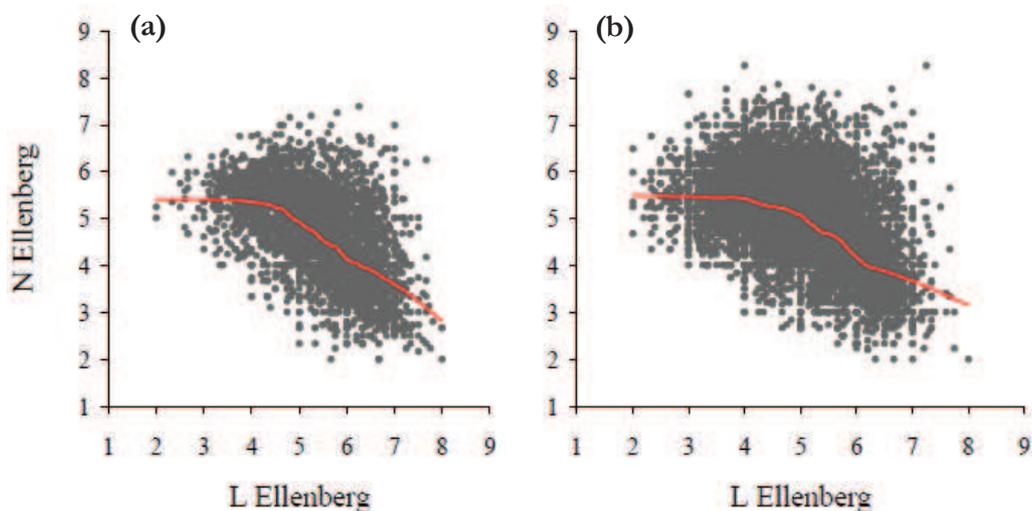
floristique (vers une prédominance d'espèces à haute demande nutritive et plus tolérantes à l'ombre) ont été observés. Toutefois, à la différence de nos résultats présentés au chapitre 5, les auteurs ont associé un tel changement à la diminution de l'intensité de la gestion qui aurait entraîné des changements dans la canopée (espèces à litière plus facilement décomposée et canopée plus dense), plus qu'aux dépôts azotés (Verheyen *et al.*, 2012). Dans notre cas, le fait que le poids estimé des changements de disponibilité en azote soit supérieur à celui des modifications de lumière sur la composition des communautés herbacées (**Table 5-2 ; Fig. 5-3**), nous pousse à considérer que, dans la forêt de Villey-Le-Sec, l'apport croissant de litière en lien avec la fermeture du milieu n'est pas suffisante pour expliquer les changements de flore observés. De ce fait, l'accumulation des dépôts azotés y jouent très probablement un rôle important. Notre interprétation est aussi celle proposée par Thimonier *et al.* (1994) lors de l'analyse des deux premières campagnes d'inventaire réalisées dans la forêt de Villey-Le-Sec.

Afin de voir quel pourrait être l'impact du vieillissement sur nos résultats obtenus à large échelle spatiale, nous avons reconstruit l'évolution de l'indice L d'Ellenberg dans les forêts françaises de conifères et de feuillus au cours du 20<sup>ème</sup> siècle (**Fig. 6-10**). L'évolution que nous avons obtenue est cohérente avec celle que nous avons pu observer à l'échelle de la forêt de Villey-le-Sec (chapitre 5), soit une diminution de la lumière disponible pour les plantes du sous-bois que nous interprétons comme le signe d'une gestion sylvicole française basée principalement sur la capitalisation sur pied et donc globalement sur le vieillissement des peuplements forestiers. Parallèlement, nous avons observé une relation décroissante entre les indices N et L d'Ellenberg (**Fig. 6-11**). Si celle-ci peut expliquer l'augmentation de la disponibilité en azote combinée à la diminution de lumière à l'intérieur du peuplement observées entre 1972 et 2011 dans la forêt de Villey-Le-Sec (**Table 5-3**), elle est totalement contraire à l'évolution de la disponibilité en azote reportée au chapitre 4 à l'échelle du territoire forestier français (**Fig. 4-6**). En effet, la disponibilité en azote (mise en évidence par le suivi spatio-temporel des valeurs de C:N bio-indiquées) diminue jusqu'en 1984 et 1997, respectivement, pour les peuplements de conifères et de feuillus, alors que la luminosité dans les peuplements diminue elle aussi. Toutefois, à partir des années 2000, l'amélioration des conditions d'acidité et le niveau élevé des dépôts azotés combinés à l'augmentation (présumée) des dépôts de litière en lien avec le vieillissement des peuplements pourraient être une explication raisonnable à l'eutrophisation observée des forêts sur cette période. Bien qu'il soit extrêmement difficile de le vérifier avec l'approche utilisée, il est également intéressant d'observer un arrêt de la diminution de la disponibilité en azote entre 1966 et 1984 (années

moyennes ; avant une nouvelle baisse) dans les peuplements feuillus alors qu'au cours de cette même période la diminution se renforce dans les peuplements de conifères (**Fig. 4-6**). Considérant que la composition des espèces arborées est en partie contrôlée par la gestion sylvicole, cette différence pourrait s'avérer être le signe d'un impact de la sylviculture sur la disponibilité en azote des sols forestiers, où la litière des feuillus moins acidifiante et plus riche en azote que celle de conifères (McNulty *et al.*, 1991) participerait (entre autres facteurs) à une mobilisation plus rapide de l'azote pour la flore qu'en peuplement de conifères.



**Figure 6-10** Evolution des conditions de lumière à l'intérieur des peuplements **(a)** de conifères et **(b)** des feuillus français entre 1910 et 2010 estimée à partir de l'indicateur de lumière (L) d'Ellenberg. Les cercles représentent les valeurs moyennes de L estimées à partir de la flore observée sur les relevés de chacune des périodes. Les astérisques indiquent la signification statistique de la différence des valeurs de L entre les périodes ( $P < 0.05$ ). Le test non-paramétrique de Wilcoxon a été utilisé. Le nombre de placettes ( $n$ ) analysé pour chaque période est noté en dessous de l'axe des abscisses.



**Figure 6-11** Relation entre les valeurs bio-indiquées de lumière (L) et de disponibilité en azote (N) d'Ellenberg dans les peuplements forestiers **(a)** de conifères ( $n = 3378$ ) et **(b)** de feuillus ( $n = 9156$ ) pour la période 2005-2010. Le trait rouge (*smooth curve*) représente la tendance de la relation entre les conditions lumineuses et de disponibilité en azote bio-indiquées.

### 6.3.2 Les effets du changement climatique

Le changement climatique est le phénomène actuellement le plus étudié parmi ceux qualifiés de changements globaux. À large échelle, le climat détermine la distribution des espèces et la composition des cortèges floristiques (Pearson et Dawson, 2003; Siefert *et al.*, 2012). Bertrand *et al.* (2011b) ont démontré que la flore forestière est soumise à une dette climatique en lien avec son incapacité à compenser totalement la hausse brutale des températures (**Annexe 1**). Cependant, les plantes répondent à d'autres changements environnementaux globaux étant donné le caractère multidimensionnel de la niche écologique (Vitousek *et al.*, 1997b; Bertrand, 2012). Ainsi, une récente étude a montré que le remaniement des communautés végétales forestières de plaine en réponse au réchauffement climatique actuel était modulé par d'autres changements écologiques et environnementaux parmi lesquels nous trouvons le changement de tolérance thermique dans les communautés, les évolutions des conditions lumineuses dans les peuplements forestiers et de la disponibilité en azote du sol entre 1965 et 2008 (Bertrand, 2012). Cela prouve donc que la réponse de la flore à l'évolution des conditions édaphiques observées au cours des 100 dernières années a très certainement interagit avec celle du climat. Si on se réfère aux résultats de Bertrand (2012), la récente eutrophisation des écosystèmes forestiers aurait favorisé le remaniement des communautés végétales herbacées vers des assemblages mieux adaptés au réchauffement climatique. Toutefois, il est difficile de déterminer précisément de quelle manière le changement climatique a pu interagir dans la réponse de la flore aux variations d'acidité et de disponibilité en azote que nous avons mise en évidence à large échelle (chapitres 3 et 4).

Dans l'étude que nous avons menée à Villey-Le-Sec (la seule où nous avons étudié l'effet potentiel du climat), nous avons observé que l'évolution des valeurs bio-indiquées de température reflétaient les effets du réchauffement climatique sur la flore entre 1991 et 2011. D'après les données météorologiques de la station de Tomblaine (station la plus proche ; distance = 20 km), la température moyenne a augmenté au cours de la seconde moitié du 20<sup>ème</sup> siècle s'accéléralant à partir des années 1990 (température annuelle moyenne = 9.4°C entre 1954 et 1972, 9.7°C entre 1973 et 1991, et 10.7°C entre 1992 et 2010, données provenant de Météo-France). Nous mettons donc en évidence un effet du réchauffement climatique sur la flore de ce petit massif forestier localisé en plaine, tandis qu'à l'échelle de la France un tel effet n'a pas été observé (Bertrand *et al.*, 2011b). Dans les montagnes du Jura, Lenoir *et al.* (2010) ont signalé que la composition végétale des forêts était confrontée à des changements importants probablement liés à l'évolution climatique et à la dynamique des peuplements entre 1989 et

2007. Ils ont montré, à partir de la bio-indication, une variation vers des conditions de milieu plus chaudes et plus lumineuses par rapport aux conditions initiales qui expliqueraient l'augmentation de la fréquence des espèces thermophiles. À la différence de ce que nous constatons à Villey-Le-Sec, les changements observés de la composition végétale ne sont pas liés aux changements de disponibilité en azote qui restent stables au cours du temps (Lenoir *et al.*, 2010). D'autres études concordent avec ce que nous avons observé dans la forêt de Villey-Le-Sec indiquant qu'à l'échelle locale, l'interaction des dépôts azotés avec le climat module la composition des espèces dans les prairies acides atlantiques de France (Gaudnik *et al.*, 2011). Comme nous l'avons vu dans le paragraphe précédent, cela semble aussi se vérifier à large échelle spatiale (Bertrand, 2012), démontrant que l'interaction azote-climat peut jouer un rôle important dans le changement des communautés végétales et que le poids de ces facteurs sur les remaniements de flore diffèrent en fonction des échelles spatio-temporelles, des zones géographiques et des milieux étudiés.

## **6.4 Estimation des facteurs du sol par bio-indication**

### **6.4.1 Intérêt et pertinence globaux de la méthode de bio-indication**

Le fait que de nombreuses études ont mis en évidence des changements des conditions environnementales (à des échelles spatio-temporelles très variables) grâce au caractère bio-indicateur des espèces prouve la pertinence de cette approche ainsi que celle de la théorie de la conservation de la niche écologique chez les plantes (cf. Braak et Dame, 1989; Bertrand *et al.*, 2011b; Charru, 2012). La niche écologique, sur laquelle repose la bio-indication, apparaît donc être une base théorique robuste et fonctionnelle pour l'analyse de l'impact de changements environnementaux sur la flore. L'approche des indicateurs écologiques en représente une communément utilisée couvrant de larges niveaux d'organisation biologique, spatiale et temporelle au sein des écosystèmes (Niemi et McDonald, 2004). Certaines espèces végétales, ou groupes d'espèces indiquent, par leur présence ou absence, ou par leur vitalité, l'état sanitaire ou des conditions environnementales d'un milieu. Ainsi tout changement du milieu se reflète par un changement de fréquence (ou de vitalité) des espèces ayant un caractère bio-indicateur du facteur considéré, et spécialement celles qui sont les plus sensibles. Les plantes réagissent aux conditions des sols et le font assez vite face aux changements de leurs propriétés physico-chimiques (Falkengren-Grerup et Tyler, 1993; Fehlen et Picard, 1994; Payne *et al.*, 2012). Néanmoins dans certains cas, le remaniement des communautés d'espèces

n'opère pas aussi vite que les changements environnementaux (cf. Bertrand *et al.*, 2011b). Bien que dans cette situation la bio-indication ne permette plus une estimation précise et non biaisée des conditions environnementales étudiées, elle permet alors d'évaluer et quantifier la dynamique de la réponse des communautés aux changements environnementaux.

Les mesures des conditions environnementales (coûteuses en temps et en argent) couvrent rarement de longues périodes. Elles sont dans la plupart des cas limitées en quantité, en emprise géographique et concernent des périodes ponctuelles avant les années 1990. En France, les réseaux de surveillance (par exemple, les réseaux CATAENAT et MERA) ont été installés, seulement à partir des années 1990 et concernent un nombre restreint de placettes ( $n = 26$  pour CATAENAT et 9 pour MERA). Ce type d'observations permet d'avoir un aperçu de l'intensité des pollutions et de leurs changements sur les trois dernières décennies et sur des sites particuliers qui ne peuvent à eux seuls être représentatifs de toutes les conditions et écosystèmes rencontrés en France. La question de l'évolution des sols et de la réponse de la végétation aux dépôts atmosphériques avant 1990 restait peu explorée. Comme les résultats de cette thèse le montrent, l'utilisation du caractère bio-indicateur de la flore est une approche intéressante pour répondre (au moins en partie) à ces manques et contraintes. Cette méthode statistique se base (dans notre travail) sur l'analyse et la calibration de la relation espèce/communauté-environnement à partir d'un échantillon de relevés floristiques pour lequel des mesures de l'environnement (dans notre cas le pH et le C:N) ont été réalisées. Celle-ci est ensuite appliquée plus largement sur un échantillon d'observations floristiques pour lequel nous ne disposons pas de mesures environnementales mais qui présente l'avantage d'être composé d'un nombre important de relevés couvrant une large emprise spatiale (la totalité du territoire forestier français) -temporelle (la période 1910-2010 dans notre cas). La bio-indication a donc permis de reconstruire les conditions environnementales passées lorsque celles-ci manquaient, d'élargir la gamme des écosystèmes étudiés et de densifier la maille du territoire étudié. Plus précisément, nous avons étudié 31 972 placettes avant 1990 et 127 274 placettes après 1990 qui nous ont permis de reconstruire les conditions d'acidité et disponibilité en azote entre 1910-2010 (chapitres 3 et 4), période durant laquelle l'évolution des émissions et des dépôts atmosphériques polluants a été très contrastée. Cette utilisation de la bio-indication est aussi intéressante d'un point de vue coût-bénéfice (sur le plan financier et du temps requis) : (i) en valorisant d'importantes bases de données floristiques nationales (principalement financées par l'état) ainsi que par leur complémentarité (principal apport : EcoPlant = apport des mesures de pH et C:N ; Sophy = apport de relevés floristiques sur la

période antérieure à 1987 ; l'inventaire forestier = apport d'une grande quantité de relevés floristiques sur la période postérieure à 1987), et (ii) en nécessitant un nombre relativement limité de mesures directes de l'environnement pour la définition des valeurs indicatrices ou la calibration du modèle de bio-indication.

Notre approche pour déterminer l'évolution des changements de l'acidité et de la disponibilité en azote des sols forestiers dépend principalement de la relation entre ces conditions du sol et les espèces végétales qui structurent les communautés dans les forêts. Outre les avantages que nous avons déjà présenté, cette approche est d'autant plus pertinente dans le cadre de ce travail qu'il est reconnu que la disponibilité en nutriments (i) contraint les écosystèmes forestiers européens (Tamm, 1991), et (ii) représente une dimension importante de la niche écologique des espèces (par exemple, Bertrand et Marage, 2012) et de la composition des communautés (par exemple, Ellenberg *et al.*, 1992).

#### 6.4.2 Les techniques de bio-indication

Comme détaillé dans le chapitre 2 (voir partie 2.4), plusieurs méthodes de bio-indication ont été testées et utilisées au cours de cette thèse. Si le cadre théorique de toutes ces méthodes est la niche écologique des espèces, la manière dont les valeurs bio-indiquées sont estimées varie grandement, allant de la détermination des préférences environnementales des espèces à dire d'expert (cf. Ellenberg *et al.*, 1992), au calcul statistique et à la modélisation de la niche des espèces indépendamment les unes des autres (cf. Gégout *et al.*, 2003), ou encore à la modélisation directe de la relation existant entre la composition des communautés et l'environnement (cf. Braak et Juggins, 1993). La méthode sans doute la plus utilisée, dont nous nous sommes aussi servis au chapitre 5, est celle d'Ellenberg (e.g. Diekmann et Dupré, 1997; Hawkes *et al.*, 1997; Falkengren-Grerup et Schöttelndreier, 2004; Šamonil et Vrška, 2008; Chytrý *et al.*, 2009; entre autres). Conçue à partir de l'expertise d'écologue sur l'écologie des espèces, cette approche n'est pas strictement comparable à la méthode que nous avons utilisée aux chapitres 3 et 4 de cette thèse pour prédire les valeurs bio-indiquées du pH et C:N. En effet bien que très pratiques et utilisées, les valeurs indicatrices d'Ellenberg s'apparentent plus à des classes ou catégories de condition environnementale balayant l'ensemble des gradients considérés. Cette caractéristique limite les comparaisons avec des mesures directes de l'environnement ainsi que d'un point de vue strictement statistique ne devrait pas permettre à ces valeurs indicatrices d'être moyennées pour estimer des conditions environnementales.

Cependant elles correspondent à des gradients de disponibilité en azote, eau, lumière, acidité, humidité- difficiles à mesurer et dont les mesures sont souvent partielles et parfois peu corrélées entre elles. Cette particularité justifie leur utilisation en complément des méthodes formalisées à partir de mesures de l'environnement. Parmi les méthodes statistiques que nous avons testé, la WA-PLS a été préférée car elle est la plus performante (erreur et biais minimal, et elle présente une corrélation maximale entre les valeurs prédites et observées pour le pH) et la plus pertinente sur le plan écologique (ajustement d'un modèle à partir de la réponse des communautés aux variations de pH et C:N alors que les autres méthodes sont centrées sur le comportement propre à chaque espèce vis-à-vis de ces facteurs). Bien que la méthode comme telle ait été déjà exploitée pour bio-indiquer le climat (Pla et Catalan, 2005; Bertrand *et al.*, 2011b), le pH de l'eau (Bradshaw *et al.*, 2000) ou l'humidité du sol (Woodland *et al.*, 1998), elle est utilisée pour la première fois pour suivre l'évolution de paramètres édaphiques, ainsi que leur impact sur la végétation à large échelle spatio-temporelle.

#### 6.4.3 Les paramètres bio-indiqués : le pH et le C:N du sol

L'estimation de l'acidité des sols (pH) via la bio-indication réalisée à partir de la composition des communautés végétales teste la relation existant entre celles-ci et le gradient de pH. D'après les études expérimentales cette relation est très forte, conduisant à une forte réactivité de la flore en réponse aux changements des conditions d'acidité des sols (réponse dans les cinq ans post-traitement, Falkengren-Grerup et Tyler, 1993; Hallbäcken et Zhang, 1998; Dulière *et al.*, 1999; Spiegelberger *et al.*, 2006). Le présent travail vérifie et confirme *in situ* l'importance de cette relation comme le prouve la relative bonne performance prédictive du modèle WA-PLS utilisé pour la bio-indication ( $R^2 = 0.80$  obtenu sur un jeu de données indépendant, **Fig. 3-2**). Dans le cas de la disponibilité en azote, bien que les plantes semblent très réactives aux variations de cette ressource (e.g. Fehlen et Picard, 1994; Turkington *et al.*, 1998; Carroll *et al.*, 1999; Nordin *et al.*, 2006; Zechmeister *et al.*, 2007; Payne *et al.*, 2012), la relation obtenue entre les valeurs bio-indiquées et mesurées est assez faible ( $R^2 = 0.31$ , **Fig. 4-4**) alors que l'erreur de prédiction est la plus faible de toutes les méthodes testées (RMSE = 3.192). Cette faible valeur de l'ajustement du modèle peut être due à des mesures directes imprécises du carbone et de l'azote ou à des différences dans les horizons prélevés (cf. Härdtle *et al.*, 2004; Kristensen *et al.*, 2004; Nave *et al.*, 2009) qui peuvent affaiblir la relation entre la disponibilité en azote du sol et la composition des communautés végétales (cf. Rowe *et al.*, 2006). La validité du C:N en tant qu'indicateur de la disponibilité en azote dans les sols n'est

cependant plus à démontrer et n'est pas remise en cause ici. Andrianarisoa *et al.* (2009) ont signalé une relation entre la valeur mesurée du pourcentage de nitrification et la valeur bio-indiquée de C:N plus forte ( $R^2 = 0.66$ ) qu'avec la valeur mesurée de C:N ( $R^2 = 0.51$ ). Toutefois des travaux ont montré qu'il était plus facile de mettre en évidence des changements de flore en lien avec la fluctuation de la disponibilité en azote lorsque la variable considérée (i) était moins intégrative (e.g. ne tenant pas compte de la quantité de carbone organique présent dans le sol) et (ii) rendait mieux compte de la quantité d'azote mobilisable par les plantes (e.g. le C:N est un bon indicateur du niveau de nitrification, moins de la quantité d'azote absorbable par les plantes) que le C:N (e.g. Stevens *et al.*, 2004; Emmett *et al.*, 2010), comme peut l'être par exemple une teneur en azote du sol directement mobilisable par les végétaux.

#### 6.4.4 Les limites de la bio-indication

Même si les ajustements obtenus entre les mesures et les valeurs bio-indiquées montrent une relation étroite de la flore avec les conditions d'acidité et de disponibilité en azote, la bio-indication ne remplace pas les mesures directes. Comme Draaijers et Erisman (1995) le soutiennent, l'échantillonnage et les analyses chimiques des conditions du sol et des dépôts, ainsi que l'évaluation simultanée des composants biologiques des écosystèmes permettent une quantification précise des conditions et des apports réels des polluants dans les sols. De plus, jusqu'à présent la bio-indication à partir des espèces ou des cortèges floristiques reste (à notre connaissance) uni-variable (bien que la PLS, partie intégrante de la WA-PLS, devrait permettre de prédire plusieurs variables simultanément à partir d'un même cortège floristique ; Mevik et Wehrens, 2007). Une méthode prédisant simultanément plusieurs conditions environnementales à partir du même cortège floristique serait intéressante à développer et/ou tester, de manière à tenir compte de la colinéarité entre variables environnementales pendant la calibration. Cela permettrait alors de prédire des combinaisons de conditions environnementales propres aux différents assemblages floristiques rencontrés *in situ* en ayant un souci particulier à réduire (voire supprimer, dans le meilleur des cas) l'effet des co-variables environnementales sur les prédictions. Cela serait très appréciable dans notre travail pour différencier complètement les interactions entre l'acidité et la disponibilité en azote des sols présentes dans nos prédictions et pouvant nuire à leur exactitude.

Un autre point à considérer pouvant s'avérer limiter l'utilisation et la pertinence des méthodes de bio-indication, est le niveau de l'erreur des prédictions comparé à celui des changements

que l'on souhaite mettre en évidence. C'est lorsque l'on travaille à partir d'un nombre limité de données que ce point devient réellement problématique. Dans cette situation et principalement lorsque l'erreur des prédictions est supérieure au niveau des changements mis en évidence, il est difficile de conclure car il est impossible de déterminer si les variations des valeurs bio-indiquées au cours du temps ou dans l'espace sont induites par un réel changement écologique ou par l'erreur de prédiction. Dans ce travail, nous avons enregistré des erreurs de prédiction de l'ordre de 0.59 et 3.13 dans le jeu de données de validation, respectivement, pour le pH et le C:N. D'autre part, nous avons observé des changements de pH et C:N au cours du 20<sup>ème</sup> siècle compris entre -0.38 et 0.08 unités de pH et entre -0.57 et 0.13 unités de C:N, soit des changements inférieurs aux erreurs de prédictions respectives des valeurs de pH et C:N bio-indiquées. Le fait que nous travaillions sur de large base de données ( $n = 120\ 216$  placettes et 82 581 placettes pour le pH et C:N, respectivement) augmente la représentativité de nos résultats, diminue l'intervalle de confiance de nos prédictions et permet de distinguer des évolutions significatives entre périodes (même pour le C:N où le niveau élevé de l'erreur de bio-indication pourrait être problématique).

Une dernière incertitude possible liée à la bio-indication concerne la pertinence des échelles spatio-temporelles entre les mesures et les valeurs bio-indiquées. En effet, le pH et le C:N sont mesurés à partir d'échantillons de sol prélevés sur l'horizon A d'une fosse pédologique, soit une zone très localisée à l'intérieur de la placette utilisée pour l'inventaire floristique (réalisée sur une surface de 400 m<sup>2</sup> dans la majorité des cas). Par conséquent, la mesure de pH et de C:N peut n'être que partiellement représentative de la flore s'y développant (dans le cas d'une variation sensible de ces gradients à l'intérieur de la placette). De plus, il existe très probablement aussi une incertitude temporelle de la mesure du fait qu'elle représente l'état du sol à la date du relevé alors que la flore est représentative de conditions environnementales couvrant des pas de temps plus long. Ces deux types d'incertitudes, spatiales et temporelles, entre la chimie mesurée du sol et la flore inventoriée participent indéniablement à l'incertitude de nos prédictions lors de la bio-indication et cela sans pouvoir le quantifier ni même le contrôler en amont de nos analyses (cf. Gégout, 2006). De plus, il faut souligner que la résolution spatiale de la bio-indication (la placette) et la résolution temporelle de notre étude (comparaison de périodes pluriannuelles) sont plus en accord avec la dynamique des végétaux qu'avec la résolution ponctuelle dans le temps et l'espace obtenue par la mesure de la chimie du sol. Dès lors, seule une part de la différence entre les valeurs mesurées et bio-indiquées peut être interprétée comme de « l'erreur ». Des répétitions de mesures sur les placettes, sur

des profondeurs variant légèrement (e.g. de 3 à 20 cm) et tout au long de l'année permettraient de déterminer l'incertitude de mesure du pH et du C:N à l'échelle de la placette et simultanément d'estimer l'erreur *stricto sensu* sur les valeurs prédites par bio-indication.

#### 6.4.5 Qualité et exhaustivité des données

Comme mentionné précédemment la quantité des données floristiques que nous avons assemblée pour cette thèse est très élevée ( $n = 180\,955$  placettes) s'avérant être un facteur important de la robustesse de nos résultats. Toutefois, l'utilisation de grandes bases de données en Écologie est souvent associée à des problèmes potentiels pouvant impacter les résultats tels que l'autocorrélation spatiale ou les différences de nomenclature taxonomique. L'autocorrélation spatiale, définie comme la variation spatiale non indépendante d'une variable (Legendre et Legendre, 1998; Fortin et Dale, 2005; Dormann *et al.*, 2007), a été rencontrée lorsque les relevés provenant de Sophy, EcoPlant et l'inventaire forestier ont été assemblés. Une telle quantité de données induit indéniablement une proximité spatiale entre relevés pouvant être préjudiciable à la modélisation de la relation espèce/communauté-environnement (Dormann *et al.*, 2007). Dans notre travail, nous avons conservé les relevés distants de plus de 500 m pour constituer notre base de calibration des modèles de bio-indication utilisés aux chapitres 3 et 4. Cela a permis de diminuer le sur-échantillonnage des zones géographiques et des conditions environnementales associées afin de limiter l'autocorrélation spatiale dans les modèles utilisés. Concernant les différences taxonomiques, il est reconnu que l'utilisation non-uniforme des noms de plantes compromet l'utilité des grandes bases de données floristiques (Jansen et Dengler, 2010). Nous avons effectué une vérification et homogénéisation des noms d'espèces, sous-espèces et variétés présentes dans notre base de données à partir des nomenclatures disponibles dans le but d'améliorer la robustesse de nos analyses. Un autre problème associé à la qualité des données est l'effet de l'observateur. Étant donné la nature et l'ampleur des bases de données utilisées ici, cette difficulté nous échappe. Cependant, dans la partie de cette thèse la plus sensible à cet effet (du fait du faible nombre de données inventoriées et de l'emprise locale de l'étude), c.-à-d. l'étude réalisée dans la forêt de Villey-Le-Sec (chapitre 5), nous avons tenté au mieux de contrôler cette difficulté potentielle (au moins partiellement). La participation de deux personnes ayant contribué à la campagne de 1991, nous a permis de caler les méthodes d'échantillonnage utilisées en 2011 sur le protocole des inventaires précédents, et donc minimiser les erreurs systématiques induites par l'utilisation de protocoles différents.

Bien que la base de données utilisée aux chapitres 3 et 4 couvre une période de temps très importante, le déséquilibre spatio-temporel des données disponibles entre 1910 et 2010 est évident. Ce dernier se traduit notamment par des mesures de pH et C:N disponibles seulement à partir de 1960 (**Fig. 6-4**) pour la calibration des modèles de bio-indication ce qui correspond à la période au cours de laquelle les émissions et dépôts atmosphériques étaient importants (**Fig. 1-2**). Afin de vérifier que l'incertitude liée aux valeurs bio-indiquées n'est pas dépendante de la période (et donc de l'évolution des dépôts atmosphériques et plus largement de l'environnement), nous avons vérifié sur les données disponibles que l'écart entre les valeurs mesurées et bio-indiquées restait constante au cours du temps (voir partie 6.1.4). Cela nous a permis d'être assurés de l'absence de biais temporel dans la reconstruction des conditions d'acidité et de disponibilité en azote passées des sols forestiers à partir de la flore. Cependant, le manque de mesures directes du pH et C:N entre 1910 et 1960 ne nous permet de valider avec certitude cette absence de biais pour cette période.

Toujours en lien avec le déséquilibre spatio-temporel des données disponibles entre 1910 et 2010, nous avons dû contrôler la variabilité spatiale des relevés floristiques entre les périodes analysées afin que les évolutions de pH et de C:N bio-indiqués traduisent de réels changements temporels. Les bases de données Sophy, EcoPlant et de l'inventaire national n'ont pas été conçues pour un suivi permanent de placettes, elles reposent au contraire sur une majorité de placettes temporaires plus ou moins bien réparties sur le territoire forestier au cours du temps (**Fig. 2-2**). Étant donné qu'elles constituent la base de notre analyse pour déterminer l'évolution des changements d'acidité et de disponibilité en azote des sols forestiers français, le traitement et contrôle d'une telle variabilité spatiale s'est imposé. La méthode novatrice que nous avons proposé aux chapitre 3 et 4, reposant sur la comparaison des valeurs bio-indiquées de paires de relevés de deux périodes différentes et proches spatialement, nous a permis de gérer ce problème. La validation de la méthode réalisée à partir de points de contrôle a montré son efficacité et l'élimination de tout biais possible dû à la variabilité géographique des relevés (**Figs. 3-3, 4-6**). L'application de cette approche à de grandes bases de données couvrant une longue période et de larges étendues géographiques, semble particulièrement fiable et apte à compléter le suivi que l'on peut réaliser sur un réseau de placettes (semi-)permanentes (caractérisé par un nombre souvent limité de placettes avec des mesures directes précises mais couvrant de courtes périodes de temps).