
Cadre théorique de la bio-indication des conditions du sol par la flore

1.3.1 L'interaction espèces-environnement abordée à travers la niche écologique

Les dépôts acides et azotés ont modifié les conditions des milieux et ces changements ont entraîné des déplacements d'espèces végétales. Ceux-ci sont explicables dans le cadre théorique de la niche écologique formalisée en 1957 par Hutchinson. Toutefois les premières perspectives d'une telle théorie ont été développée par Grinnell (1917), qui considère que des

conditions environnementales particulières sont nécessaires au développement d'une espèce. En 1927, Elton définit la niche écologique de manière plus fonctionnelle, c'est-à-dire en tenant compte de la place de l'espèce dans son environnement (e.g. producteur primaire, secondaire et prédateur). On se retrouve ainsi avec une dualité de la définition de la niche : dans la première (celle de Grinnell) l'environnement biotique et abiotique influencent la présence de l'espèce, dans la seconde (celle d'Elton) c'est l'espèce et ses fonctions qui influencent l'environnement et donc les espèces qui coexistent dans les écosystèmes. Cette dualité est à l'origine de la confusion qui règne encore aujourd'hui autour de ce concept.

En 1957, Hutchinson formalise le concept de la niche qu'il décrit comme un hyper volume à n dimensions, où n représente les facteurs limitant (biotiques ou abiotiques) ou les ressources pour une espèce (Hutchinson, 1957). Une formalisation qui se rapproche plus de l'idée proposée par Grinnell que celle d'Elton. Hutchinson distingue deux types de niche écologique : (i) la niche fondamentale qui correspond à l'ensemble des conditions abiotiques permettant à l'espèce de croître, se reproduire, et exister indéfiniment, et (ii) la niche réalisée qui considère en plus les interactions interspécifiques (négative : prédation, compétition ; positive : mutualisme et facilitation). *In situ*, c'est celle-ci que l'on peut observer. D'autres théories ont participé au débat autour de la pertinence du concept de niche écologique comme celle basée sur le concept de la métapopulation ou « *source-sink theory* » qui soutient que la migration d'individus d'une population source (défini comme une population où le taux de croissance de la population est supérieur à 0) peut maintenir à elle seule les populations des puits (défini comme une population où le taux de croissance de la population est inférieur à 0) (Pulliam, 1988; Pulliam, 2000), ou encore la théorie neutre ou « *unified neutral theory of biodiversity and biogeography* » de Hubbell (2001) qui considère que c'est la similarité, et non les différences, entre espèces qui explique la diversité et la composition des communautés. Cette dernière est souvent considérée comme l'hypothèse nulle du concept de niche écologique.

Relation entre la niche écologique et la distribution des espèces _____

La distribution observée d'une espèce correspond à la portion de territoire occupée par l'ensemble des populations de cette espèce dans la zone étudiée. Les facteurs environnementaux modulant la distribution des espèces varient suivant l'échelle considérée (Pearson et Dawson, 2003). C'est ainsi que les facteurs climatiques (température, précipitation) et géologiques (roche mère, composition lithologique) sont plus importants à large échelle, tandis que les processus d'interactions (dispersion, parasitisme), les facteurs liés aux ressources

consommables (lumière, eau, nutriments) ainsi que la physiographie du milieu (pente, exposition) sont considérés aux échelles locales et régionales (Guisan et Zimmermann, 2000; Willis et Whittaker, 2002; Pearson et Dawson, 2003).

Pour déterminer les habitats favorables à la survie des populations d'une espèce via l'identification de ses besoins environnementaux, des approches de modélisation de la distribution de l'espèce (en anglais *species distribution models*, SDMs) sont utilisées : approche corrélative et mécaniste (Guisan et Zimmermann, 2000; Pearson et Dawson, 2003; Kearney, 2006; Soberón et Nakamura, 2009). Dans l'approche corrélative (la seule abordée ici car elle est (i) la plus proche des méthodes employées dans ce travail de thèse et (ii) la plus couramment utilisée) les observations *in situ* de l'espèce et les conditions environnementales (principalement abiotiques) sont reliées via des modèles statistiques. Cette relation statistique est projetée au sein des régions pour lesquelles les données spatiales sont disponibles afin de prédire les zones de forte probabilité d'occurrence de l'espèce (Peterson *et al.*, 2002; Raxworthy *et al.*, 2003; Thuiller, 2003; Bertrand *et al.*, 2012). Ces modèles prédictifs basés sur des jeux de données de terrain prédisent ce que l'on peut considérer comme une estimation de la niche écologique réalisée (Guisan et Zimmermann, 2000; Austin, 2002).

1.3.2.1 Conservation de la niche ou de la distribution chez les plantes

Une grande partie de la théorie de l'écologie des communautés a été construite autour de l'idée que la présence d'une espèce dans une zone donnée indique que celle-ci est adaptée aux conditions locales. Face aux changements des conditions environnementales y compris des sols, deux types de réponses sont possibles chez les espèces végétales (cf. Bertrand, 2012) :

- (i) La conservation de la distribution de l'espèce, c.-à-d. persister pour rester dans son aire de distribution géographique en adaptant ses exigences écologiques aux nouvelles conditions environnementales par modification de la niche.
- (ii) La conservation de la niche écologique de l'espèce, c.-à-d. conserver ses exigences écologiques en suivant la redistribution spatiale des conditions environnementales nécessaires au développement de l'espèce (ce qui implique un changement de distribution par migration).

La conservation de la distribution implique des stratégies liées à la génétique et aux caractéristiques phénotypiques :

L'**adaptation génétique** peut refléter une adaptation évolutive de l'espèce face aux changements environnementaux, et est liée à la modification du génotype de l'espèce (Taylor, 1978; Jump et Peñuelas, 2005). C'est un processus basé sur la sélection où les individus les mieux adaptés aux conditions environnementales à un instant t ont un avantage reproducteur qui leur permet de maximiser le transfert de leurs gènes aux générations futures. Du fait de la rapidité à laquelle les changements environnementaux se sont opérés, surtout dans la deuxième moitié du 20^{ème} siècle, il est peu probable que les espèces végétales disposent de suffisamment de temps pour s'adapter génétiquement. De plus, le système génétique des plantes est vraisemblablement trop stable pour qu'une adaptation génétique se produise rapidement (Bradshaw et Hardwick, 1989).

La **plasticité phénotypique** est liée à la variabilité des traits de vie biologiques des individus d'une même espèce. Pour un trait de vie particulier, la variabilité morphologique ou physiologique observée entre les individus de la même espèce permet à certains d'entre eux de faire face à des variations rapides de leur environnement. La plasticité phénotypique peut permettre aux plantes d'utiliser des stratégies d'évitement vis-à-vis de facteurs de stress (Stanton *et al.*, 2000) ou de la distribution hétérogène d'un polluant, par exemple les racines vont éviter les horizons du sol où les polluants sont retenus (Dickinson *et al.*, 1991). Même si les plantes possèdent la capacité potentielle de répondre phénotypiquement au stress, le temps dont elles ont besoin pour le faire peut compromettre cette capacité (Dickinson *et al.*, 1991).

La conservation de la niche est étroitement liée aux capacités de dispersion et d'installation des espèces qui vont déterminer leur vitesse de migration et leur capacité à suivre spatialement les changements environnementaux :

La **migration** chez les végétaux implique un processus de dispersion des graines et d'installation des populations dans des situations devenues plus favorables au-delà de la limite de l'aire de répartition de l'espèce. Le succès de cette migration dépend des caractéristiques biologiques des espèces telles que la fécondité, la viabilité des graines, la croissance des jeunes semis et la nature des mécanismes de dispersion. La capacité des espèces à suivre les changements environnementaux par migration est modulée principalement par (i) la distance de dispersion des graines, (ii) le *turnover* générationnel

(les espèces à courte durée de vie mettront moins de temps à se reproduire et donc à migrer) et (iii) la structure spatiale des conditions environnementales, par exemple, la qualité des sols varie plus localement que le climat, et de leurs changements au cours du temps (Pearson et Dawson, 2003; Lenoir, 2009; Bertrand, 2012; Bertrand *et al.*, 2012).

L'hypothèse sous-jacente de la modélisation de la niche écologique, et précisément dans le transfert des prédictions de la niche dans l'espace ou dans le temps, est que les niches sont conservées (Soberón et Nakamura, 2009). Les niches des espèces semblent évoluer assez lentement dans les lignées (Soberón et Nakamura, 2009) comme l'ont montré des études sur l'évolution conservatrice des niches écologiques (Peterson *et al.*, 1999), et sur la capacité de prédire le potentiel géographique des invasions d'espèces (Dirnböck *et al.*, 2003). La perte de biodiversité en réponse aux dépôts atmosphériques constitue une autre preuve du changement lent (ou même nul) de la niche écologique des espèces face aux nouvelles conditions environnementales (Stevens *et al.*, 2004; Gaudnik *et al.*, 2011; McClean *et al.*, 2011).

1.3.3 L'état du sol dérivé de l'autécologie des espèces

Si les caractéristiques physico-chimiques d'une aire géographique n'autorisent le développement que d'un groupement phytosociologique particulier, l'inverse montre que l'étude phytosociologique peut aboutir à évaluer directement certaines des caractéristiques physico-chimiques qui déterminent les qualités trophiques d'un sol (de Tillesse et Devillez, 1995). La bio-indication peut être définie comme l'utilisation des réponses spécifiques des organismes à leur environnement (Diekmann, 2003). Sans mesures anciennes des facteurs environnementaux, la bio-indication est fréquemment utilisée pour estimer les conditions environnementales et retracer ou prédire leurs changements (c.f. ter Braak et van Dam, 1989; Birks *et al.*, 1990; Brady *et al.*, 2010). Le but de son utilisation est d'estimer une variable environnementale que l'on a pas mesuré sur le terrain car elle est difficile à évaluer, coûteuse ou peu fiable (cf. Diekmann *et al.*, 1999). L'utilisation de la bio-indication repose sur l'hypothèse que les espèces répondent immédiatement et sans frein de migration aux changements environnementaux, c'est-à-dire se place dans une stratégie de conservation de la niche (décrite ci-dessus). Cette méthode sera donc fiable si la composition d'espèces évolue de manière réactive au fur et à mesure que changent les conditions de milieu, c'est-à-dire que le

changement de flore opère sans décalage temporel (**Fig. 1-8**). Cette réponse rapide des espèces est à la base du reflet fidèle de l'état de l'environnement par la bio-indication.

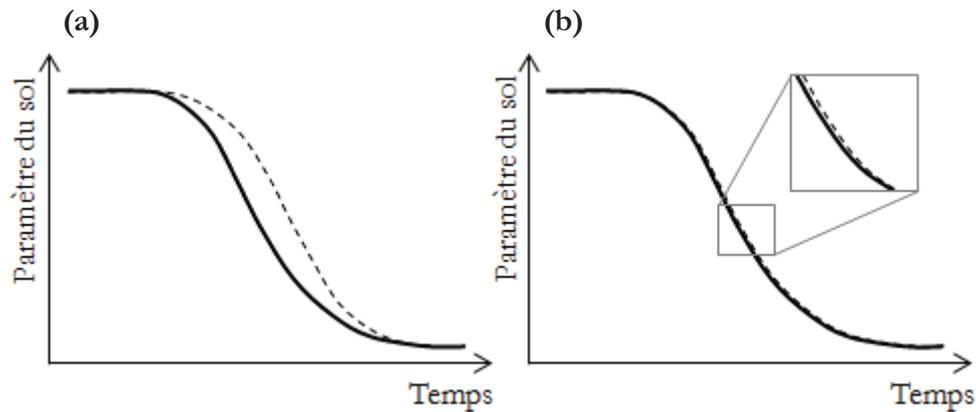


Figure 1-8 Représentation schématique de l'évolution d'un paramètre du sol (par exemple le pH) au cours du temps sous l'hypothèse d'une réponse **(a)** décalée et **(b)** non décalée entre les valeurs mesurées et bio-indiquées (traits pleins et pointillés, respectivement).

La bio-indication peut être centrée sur l'espèce ou la communauté, et leur réponse aux différentes conditions environnementales. Si elle est centrée sur l'espèce, la bio-indication est basée sur l'estimation de valeurs indicatrices des espèces qui correspondent à l'optimum de présence ou de développement le long d'un gradient environnemental. Le système à dire d'expert le plus utilisé est celui d'Ellenberg. Des valeurs indicatrices d'espèces ont été établies pour la lumière (L), l'humidité du sol (F), la disponibilité en azote dans le sol (N), le pH du sol (R), la température (T), et la continentalité (K) (Landolt, 1977; Ellenberg *et al.*, 1992). Les valeurs indicatrices de L, N, R, T, K varient entre 1 et 9, et le coefficient F entre 1 et 12, où les valeurs basses indiquent une faible disponibilité du facteur analysé et les valeurs élevées indiquent une haute disponibilité du facteur. Le calcul de la valeur moyenne des valeurs indicatrices des espèces présentes dans un relevé floristique permet d'obtenir une valeur bio-indiquée qui estime les conditions environnementales du relevé. Les valeurs indicatrices calculées par la modélisation de la niche écologique des espèces peuvent correspondre à l'optimum de la présence d'une espèce déterminé à partir de sa niche écologique, c.-à-d. à la valeur du gradient d'acidité/disponibilité en azote maximisant la probabilité de prédire la présence des espèces dans les relevés floristiques (voir partie 2.4).

Si la bio-indication est centrée sur la communauté, alors elle se base sur une fonction de transfert via une approche dite inverse permettant la prédiction directe des conditions

environnementales à partir des assemblages d'espèces observés *in situ* (Braak et Juggins, 1993; ter Braak, 1995).

Une variation de la valeur bio-indiquée au cours du temps indique qu'un remaniement des communautés a eu lieu et que les nouvelles conditions du milieu ont provoqué l'extinction ou colonisation d'espèces au sein des communautés (sous réserve que la variabilité spatiale des relevés au cours du temps soit contrôlée, Bertrand *et al.*, 2011b; Bertrand, 2012). Du fait de la capacité potentielle des plantes à bio-indiquer les conditions environnementales, des changements des conditions du milieu peuvent être identifiés en utilisant les assemblages d'espèces disponibles dans une période de temps quelconque. Ce type d'approche a été utilisé pour reconstruire le pH des lacs sur plusieurs milliers d'années à partir des cortèges de diatomées, ainsi que pour reconstruire la température sur plusieurs dizaines de milliers d'années à partir du pollen, ou sur quelques décennies à partir des cortèges floristiques (Braak et Juggins, 1993; ter Braak, 1995; Birks, 1998; Bertrand *et al.*, 2011b).

1.4 Cadre de travail de la thèse

1.4.1 Objectif

Étant donnée (i) l'importance du sol et de ses paramètres physico-chimiques pour la viabilité des écosystèmes terrestres et (ii) la méconnaissance des phénomènes d'acidification et eutrophisation des sols occasionnés par les activités anthropiques, ce travail de thèse vise à comprendre comment les sols et la végétation forestière française ont répondu aux variations de pollution atmosphérique au cours du 20^{ème} siècle et au début du 21^{ème} siècle.

Les exemples concrets cités précédemment sur les réponses des sols et de la flore à la pollution atmosphérique (voir partie 1.2) mettent en évidence de nombreux manques de connaissance scientifique concernant la compréhension spatio-temporelle des processus impliqués en raison de l'absence de mesures des paramètres édaphiques à large échelle spatio-temporelle. C'est ainsi que l'objectif général de cette thèse consiste à retracer l'évolution spatio-temporelle de l'acidité et de la disponibilité en azote des sols forestiers français, à différentes échelles spatiales, au cours du 20^{ème} siècle à partir du caractère bio-indicateur de la flore.

1.4.2 Hypothèses

Basés sur le fait que l'acidification et l'eutrophisation, causées par les dépôts atmosphériques de soufre et d'azote, ont modifié les caractéristiques chimiques des sols et influencé le remaniement des communautés végétales dès la révolution industrielle et plus fortement à partir des années 1950, mon travail repose sur deux hypothèses principales :

- (i) le déterminisme de la distribution des espèces par la niche écologique. Nous considérons que la présence des espèces est déterminée par leur environnement abiotique y compris les conditions du sol. Par conséquent, la relation espèce-environnement peut être utilisée de manière inverse afin de caractériser les conditions environnementales à partir des cortèges floristiques.
- (ii) La conservation de la niche écologique induisant un changement de distribution des espèces en réponse aux changements globaux récents. Dans le contexte de changement global actuel, les espèces ont deux possibilités: la conservation de leur niche ou la conservation de leur distribution. Parce que l'intensité et la rapidité des changements environnementaux ne semble guère pouvoir être amorties par les capacités évolutives des espèces végétales (essentiellement pérennes), la stratégie de conservation de la distribution de ces espèces est peu probable. Nous assumons que les espèces répondent principalement dans le court terme via des processus de colonisation locale/extinction et donc que la flore est toujours en équilibre avec le milieu.

1.4.3 Cadre théorique utilisé dans la thèse

Le cadre théorique général dans lequel nous avons travaillé pour retracer l'évolution de l'acidité et de la disponibilité en azote des sols forestiers passe, dans un premier temps, par l'hyper volume défini par Hutchison (1957). Plus particulièrement, nous nous sommes intéressés à la partie de la niche définie par les conditions édaphiques de pH et C:N. Cela signifie que la distribution que nous observons pour chaque espèce nous indique à la fois un déterminisme global vis-à-vis de chacun de ces facteurs (niche fondamentale) et un déterminisme local lié à la compétition pour certaines gammes de pH et C:N (niche réalisée). Dans un second temps, en considérant les réponses des espèces végétales face à ce déterminisme nutritionnel et en passant par des fonctions de transfert des caractéristiques de la flore vers l'état du sol (bio-indication), nous cherchons à reconstruire l'évolution des

conditions de pH et C:N du sol au cours d'une période où la pollution atmosphérique a fortement changé. Nous avons fait l'hypothèse que la réponse des assemblages d'espèces au pH et C:N du sol était capable de refléter l'évolution des conditions d'acidité et de disponibilité en azote, respectivement, en supposant que les espèces conservaient leur niche édaphique et modifiaient sans délai leurs distributions en fonction des changements des conditions du sol (Fehlen et Picard, 1994; Hallbäcken et Zhang, 1998).

1.4.4 Structure de la thèse

Après avoir détaillé le contexte, le cadre théorique, l'état de l'art, les hypothèses et les objectifs du présent travail de thèse dans une partie introductive, nous poursuivons par un second chapitre présentant les données floristiques et environnementales, produites et utilisées dans le cadre de cette thèse, ainsi que les méthodes testées et finalement employées. Les trois parties suivantes (chapitres 3, 4, et 5) regroupent les principaux résultats présentés au format d'articles scientifiques.

Le chapitre 3 aborde l'étude des changements spatio-temporels de l'acidité du sol dus aux effets des dépôts acidifiants. Nous nous sommes focalisés sur le territoire forestier français (i.e. à l'échelle globale), les 100 dernières années (i.e. à long terme), et avons utilisé le caractère bio-indicateur de la végétation spontanée pour retracer l'évolution de l'acidité des sols. Étant donné que les caractéristiques biogéochimiques des milieux peuvent varier en réponse aux dépôts atmosphériques d'origine anthropique (Kirk *et al.*, 2010; O'Sullivan *et al.*, 2011), nous avons comparé deux types de substrats, acide et non-acide. Puis nous avons confronté des relevés floristiques anciens et récents au sein du même substrat. Cette étude est centrée sur des aspects scientifiquement méconnus touchant à la réponse différentielle des milieux à l'acidification et au retour à un état moins acide des sols après la diminution récente des émissions acidifiantes. Les questions posées sont :

- (i) Dans le contexte d'une importante diminution des dépôts acidifiants de soufre et d'azote, les changements de l'acidité du sol pourraient-ils montrer une cessation de l'acidification au cours des dernières décennies ?
- (ii) Les changements spatio-temporels sont-ils liés au type de milieu (acide ou non-acide) ?

- (iii) Existe-t-il une régionalisation de l'acidification liée au milieu, et est-elle liée à l'évolution spatio-temporelle des dépôts atmosphériques modélisés par l'EMEP ?

Toujours à l'échelle globale et sur de longs pas de temps (1910-2010), nous avons, au chapitre 4, évalué les changements spatio-temporels de la disponibilité en azote du sol dus aux effets des dépôts azotés. De manière semblable aux méthodes qui ont été mises en place au chapitre 3, nous avons utilisé la bio-indication pour déterminer l'évolution du rapport C:N au cours du temps, et nous avons contrôlé le potentiel biais spatial lié à l'analyse de placettes temporaires. Nous avons comparé les relevés floristiques au sein du même type de peuplement en considérant que la disponibilité en azote dans un peuplement de conifères pouvait différer de celle d'un peuplement de feuillus, et que leurs réponses aux dépôts atmosphériques diffèrent (Aber *et al.*, 1998; van Dobben *et al.*, 2006; Emmett, 2007). Les questions posées sont :

- (i) Quelle est la tendance de la disponibilité en azote sur long terme dans les forêts françaises ?
- (ii) Considérant la diminution des dépôts azotés depuis les années 1980, les changements de disponibilité en azote du sol pourraient-ils refléter une diminution de l'azote disponible ?
- (iii) Les changements spatio-temporels de la disponibilité en azote sont-ils liés au type de peuplement (conifères ou feuillus) ?
- (iv) Existe-t-il une régionalisation de la disponibilité en azote liée au type de peuplement ?

Le chapitre 5 vise à évaluer les changements de végétation à l'échelle locale au cours de la période 1972-2011, d'en déterminer le ou les facteurs moteurs et la contribution des changements de propriété du sol. Cette étude est réalisée à partir de l'analyse de la composition en espèces de placettes semi-permanentes, soit une analyse diachronique. Les facteurs environnementaux entraînant probablement les changements de la végétation ont été analysés à partir des valeurs indicatrices d'Ellenberg des conditions de lumière, d'humidité, de l'état nutritionnel et de pH du sol, et de température de l'air, et leurs dynamiques et tendances temporelles déterminées. L'étude de l'effet des changements environnementaux globaux sur la végétation est généralement conduite par comparaison de deux campagnes d'observation et menée sur un nombre restreint de gradients environnementaux. Le travail réalisé ici porte sur l'analyse de trois dates d'observation de la flore (1972-1991-2011), ce qui nous permet a priori de déterminer plus précisément la dynamique des changements de végétation et

environnementaux ainsi qu'identifier la période pendant laquelle ceux-ci ont été les plus marqués. Les questions posées sont :

- (i) Un remaniement des communautés forestières peut-t-il être détecté au cours des 40 dernières années à l'échelle d'un massif forestier, c.-à-d. locale ?
- (ii) Si oui, ce remaniement est-il lié aux changements de disponibilité en azote et/ou d'acidité des sols ?
- (iii) Est-ce que d'autres facteurs, tels que le type de gestion forestière, la dynamique naturelle des forêts et/ou le climat ont-ils également pu conduire le remaniement des communautés végétales ?
- (iv) Est-ce que les trois campagnes d'observation sont suffisantes pour permettre de distinguer la période à laquelle les changements floristiques et environnementaux ont principalement eu lieu ainsi que leurs vitesses de changements au cours du temps ?

Le chapitre 6 discute les trois chapitres de résultats. Cette discussion vise à établir un bilan de la pertinence des méthodes employées et des différents résultats obtenus. Le lien entre l'évolution spatio-temporelle des valeurs bio-indiquées du pH et du rapport C:N et l'évolution des mesures des dépôts des polluants atmosphériques au cours du temps est discuté, ainsi que la relation entre l'évolution de l'acidité et de la disponibilité en azote sur le long terme. L'effet d'autres facteurs associés à la dynamique de la végétation est également abordé.

Finalement, dans le chapitre 7 les conclusions générales de ce travail sont synthétisées et des perspectives présentées.

