

INTRODUCTION

1.1 Contexte général

1.1.1 Les pollutions d'origine anthropique

L'augmentation de l'acidité et de la disponibilité en azote dans les différents compartiments des écosystèmes est reconnue parmi les changements environnementaux globaux, au même titre que le changement climatique et le changement en l'occupation du sol (Vitousek, 1994). L'acidité et la disponibilité en azote de plusieurs régions dans le monde ont augmenté en raison de la production d'énergie et d'aliments pour soutenir la croissance de la population mondiale (**Fig. 1-1** ; Galloway, 1995; Dentener *et al.*, 2006a). Ces modifications sont liées à l'altération anthropique des cycles naturels du soufre (S) et de l'azote (N) dans les écosystèmes (Vitousek, 1994; de Vries *et al.*, 2007; Galloway *et al.*, 2008; Peñuelas *et al.*, 2012). Ces cycles biogéochimiques ont été, à leur tour, modifiés par la pollution agricole due à l'intensification de l'agriculture ainsi que par l'augmentation des dépôts de soufre et d'azote due à l'émission croissante de gaz polluants d'origine anthropique rejetés dans l'atmosphère (Aardenne *et al.*, 2001; Erisman *et al.*, 2008; Galloway *et al.*, 2008; Bobbink *et al.*, 2010).

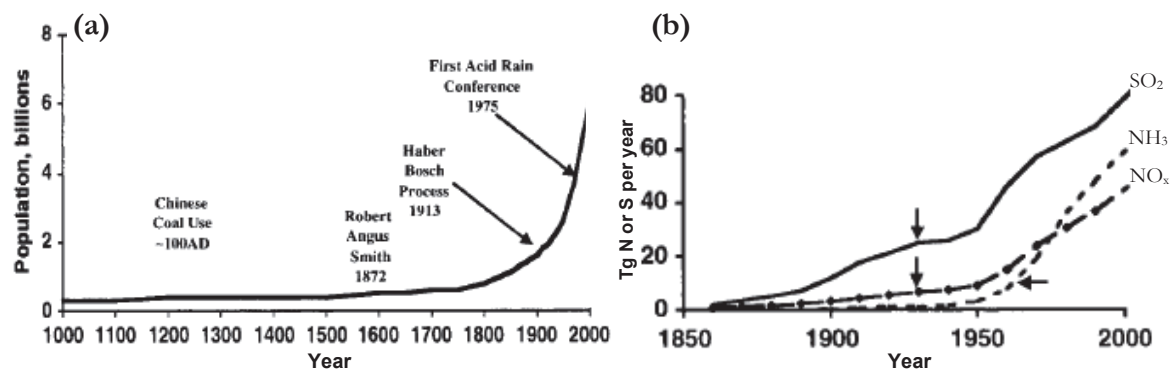


Figure 1-1 Évolutions des (a) de la population mondiale entre les années 1000 et 2000 et (b) émissions mondiales de NO_x, SO₂ et NH₃ entre les années 1850 et 2000. Des événements ayant marqué le secteur de la lutte contre les pollutions environnementales sont indiqués sur le graphique (a). Les flèches du graphique (b) spécifient, approximativement, l'année à partir de laquelle les émissions d'origine anthropique sont devenues égales puis supérieures aux émissions naturelles terrestres. Tg = 10¹² grammes (tiré de Galloway, 2001).

L'agriculture intensive est soutenue depuis 1913 par la synthèse artificielle via le procédé Haber-Bosch puis l'augmentation de l'utilisation d'azote réactif (**Fig. 1-1**). L'utilisation mondiale de l'engrais azoté dans le secteur agricole est passée d'une centaine de milliers de kg

d'azote par an à actuellement environ 100 Tg d'azote par an (Erisman *et al.*, 2008). Une grande partie de cet azote agricole est perdue et reste dans l'environnement, entraînant la pollution accrue de l'eau et des sols, ainsi qu'un déséquilibre au sein des gaz à effet de serre, l'augmentation des émissions d'ammoniac et de particules et des dépôts d'azote, dont les effets nocifs aboutissent à la perte de la biodiversité (Erisman *et al.*, 2008; Galloway *et al.*, 2008).

Concernant la pollution atmosphérique, le premier secteur contributeur aux émissions de dioxyde de soufre (SO₂) a été, jusqu'en 2010, la transformation d'énergie comprenant la production d'électricité et le raffinage de pétrole (51% des émissions de la France métropolitaine d'après CITEPA, 2012). Les autres secteurs émetteurs sont l'industrie manufacturière (33%), le secteur résidentiel/tertiaire (11%), les autres transports hors routier (3%), l'agriculture/sylviculture (2%) (CITEPA, 2012). Concernant les rejets de NO_x dans l'atmosphère, le transport routier a été, jusqu'en 2010, le premier secteur émetteur avec 55% des émissions de la France métropolitaine, suivi par l'industrie manufacturière avec 14% des émissions, le secteur résidentiel/tertiaire avec 10% des émissions, et le secteur de l'agriculture/sylviculture avec 9% des émissions (CITEPA, 2012). L'ammoniac (NH₃) qui est une autre source de rejet d'azote dans l'atmosphère, est très majoritairement émis par l'agriculture (97% des émissions en France métropolitaine jusqu'en 2010). Les autres sources d'émissions pour ce composé sont l'industrie manufacturière (2%) et les transports routiers (1%) (CITEPA, 2012).

Les éléments polluants peuvent être transportés sur quelques dizaines à plusieurs milliers de kilomètres (Vitousek, 1994; Bobbink *et al.*, 2010). C'est ainsi que les [dépôts acides](#) peuvent provenir de la pollution atmosphérique lointaine et affecter de vastes zones géographiques (Odén, 1976; EMEP, 2011; Sebesta *et al.*, 2011). Les dépôts acides varient à travers l'espace et le temps, et impactent le fonctionnement des écosystèmes terrestres et aquatiques. Ils sont composés des ions, gaz, et particules dérivées des émissions gazeuses de SO₂, NO_x, NH₃, ammonium (NH₄⁺) et de composés acidifiants et neutralisants (Reuss et Johnson, 1986). Ils peuvent être déposés sous forme humide (la pluie, la neige, la grêle sont autant de vecteurs des dépôts), sèche (des particules de l'air entrent en contact direct avec la végétation), ou sous forme de nuages ou de brouillards assez communs à haute altitude et près des côtes (Ulrich, 1983a; Driscoll *et al.*, 2001). On estime que 42%, 40% et 32% du NO_x, NH_y et SO_x émis respectivement au niveau mondial au début du 21^{ème} siècle se sont déposés sur la végétation naturelle (Dentener *et al.*, 2006a). Ceci révèle l'importance du transport des polluants

atmosphériques des régions agricoles et industrielles émettrices vers les écosystèmes naturels environnants (Vitousek, 1994; Dentener *et al.*, 2006a).

1.1.2 Contrôle de la pollution atmosphérique et définition de charges critiques

1.1.2.1 *Tendances des émissions et dépôts de soufre et d'azote avant et après la mise en place des accords pour contrôler la pollution atmosphérique*

Entre 1930 et 1965 les émissions mondiales de soufre et d'azote d'origine anthropique ont dépassé les émissions provenant des processus naturels (**Fig. 1-1b** ; Galloway, 2001). L'augmentation des émissions et des dépôts de SO_x, NO_x et NH₃ identifiée par R.A. Smith en Angleterre au 19^{ème} siècle, apparaît comme un problème écologique à la fin des années 1960 et début des années 1970 (Driscoll *et al.*, 2001). C'est ainsi que la pollution atmosphérique est devenue une préoccupation mondiale et demeure un problème d'actualité. La forte augmentation des émissions de soufre et d'azote et la démonstration de leurs conséquences nocives sur l'environnement et la santé humaine poussent les politiques à signer le « Clean Air Act Amendments » (CAAA) en 1970 aux États Unis ainsi que l'Accord International sur la [Pollution Atmosphérique Transfrontière](#) à Longue Distance (CLRTAP) en 1979 à Genève. Ce dernier fut ensuite complété par le Protocole de Göteborg en 1999 visant à réduire l'[acidification](#), l'[eutrophisation](#) et l'ozone troposphérique. Ces accords ont été ratifiés pour contrôler et réduire la pollution de l'air en agissant sur les sources des émissions. À partir des années 1990, les mesures mises en place semblent démontrer leur efficacité avec l'amorce d'une baisse des dépôts. Une diminution d'environ 60% et 38% (par rapport aux teneurs maximales) des dépôts de soufre et d'azote est actuellement constatée en Europe (EMEP, 2011). Malgré cette baisse, l'évolution des dépôts azotés apparaît encore instable, présentant même une tendance à la hausse d'après certaines prédictions (Galloway *et al.*, 2004; Dentener *et al.*, 2006a).

En France, l'évolution des émissions de gaz polluants a été étudiée au cours de la période 1960-2010 (Ulrich *et al.*, 1993; CITEPA, 2012). Avant 1950, de faibles émissions de composés acides ont été reportés (Dambrine *et al.*, 1995). A l'instar de ce qui a été observé à l'échelle mondiale, les pollutions atmosphériques se sont intensifiées à partir de 1950. D'après le rapport du Centre Interprofessionnel Technique d'Études de la Pollution Atmosphérique (CITEPA) sur les inventaires d'émissions des substances polluantes dans l'atmosphère, les évolutions des émissions entre 1980 et 2010 sont dans une phase de décroissance caractérisée

par une réduction (i) très forte de SO_x (92%), (ii) importante de NO_x (44%), et (iii) significative de NH_3 (10%). Par rapport aux objectifs fixés dans les divers accords et directives, la France a montré que ses objectifs de réduction d'émissions ont été atteints en 2010, sauf pour le NO_x (CITEPA, 2012). En ce qui concerne les dépôts atmosphériques de soufre et d'azote, leurs pics ont été atteints au cours des années 1970 et 1980, respectivement (**Fig. 1-2**). L'évolution de ces dépôts a suivi la tendance européenne montrant une réduction de leurs niveaux à partir des années 1980 et 1990 d'à peu près 70% et 21% pour le soufre et l'azote, respectivement, en 2010 (EMEP, 2011). Si les dépôts de soufre ont diminué fortement, retournant aux niveaux des dépôts du début du 20^{ème} siècle, ceux d'azote restent encore élevés (**Fig. 1-2**).

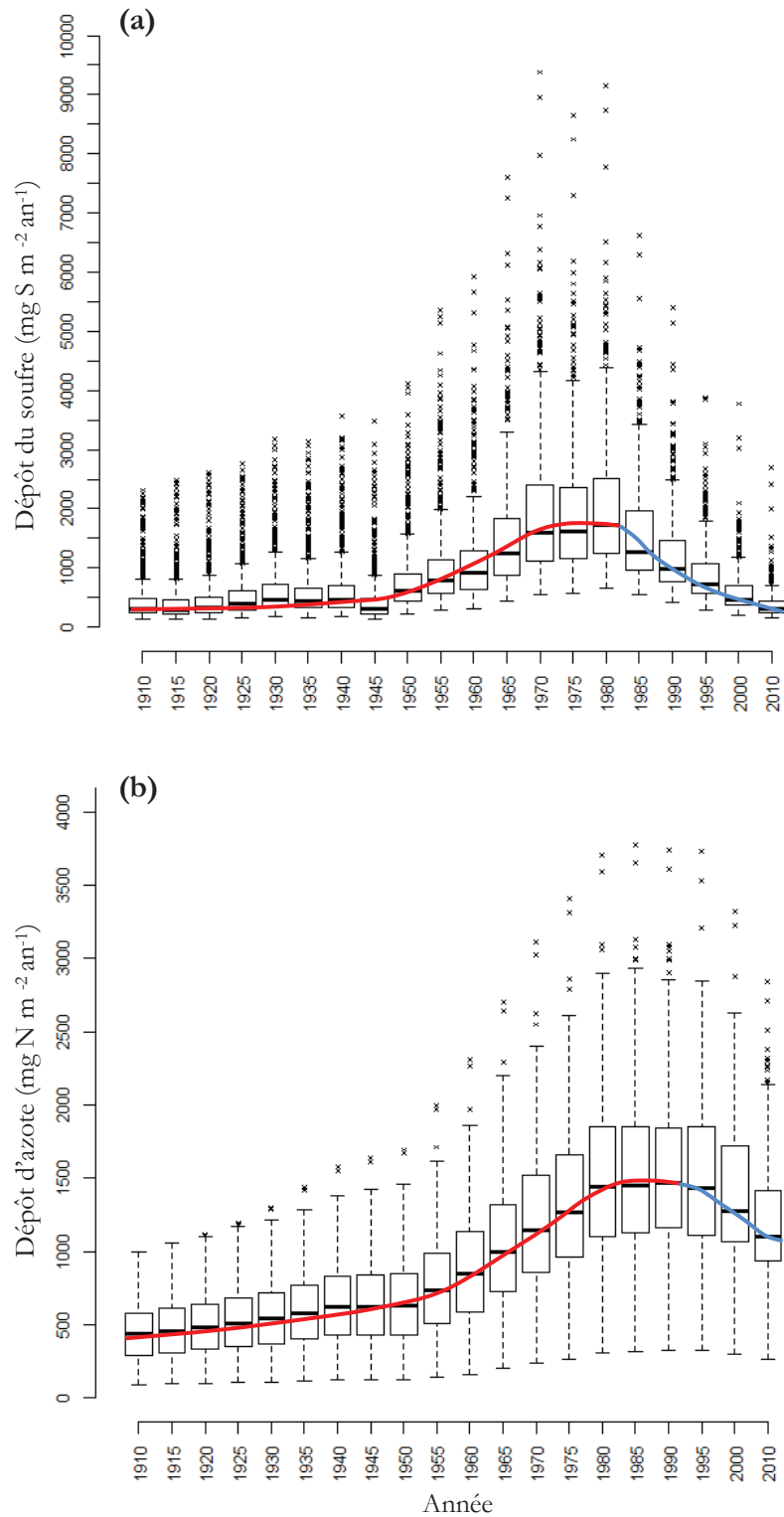


Figure 1-2 Évolution des dépôts **(a)** de soufre et **(b)** d'azote (réduit et oxydé) en France au cours du 20^{ème} siècle et début du 21^{ème} siècle. En rouge, les tendances des dépôts à la hausse atteignent leurs pics au cours des années 1970 et 1980, respectivement, pour le soufre et l'azote. En bleu, les tendances des dépôts à la baisse à partir des années 1980 et 1990, respectivement, pour le soufre et l'azote. Source de données: European Monitoring and Evaluation Programme (données issues de la modélisation, EMEP, 2011).

1.1.2.2 La définition des charges critiques des écosystèmes : une approche pour contrôler la pollution

Les charges critiques représentent un concept trouvant son origine en Scandinavie en 1986 lors d'une réunion du Conseil Nordique et qui a aidé les gouvernements européens à faire des progrès vers la réduction des entrées de soufre et d'azote dans des écosystèmes sensibles (Bobbink *et al.*, 2010). Les charges critiques ou seuils d'effets sont définis comme une estimation quantitative d'une exposition à un ou plusieurs polluants sous laquelle ne se produisent pas d'effets nocifs sur des éléments sensibles de l'environnement (Nilsson et Grennfelt, 1988). La préoccupation concernant les effets à long terme des dépôts élevés d'azote sur la santé humaine, celle des forêts, la qualité de l'eau, ainsi que le besoin d'une appréciation scientifique des niveaux de pollution tolérables pour les êtres humains et les écosystèmes ont conduit à la signature d'un protocole entre les États-Unis et la Communauté Européenne. Le but de ce protocole est de compléter les conventions pour la réduction des émissions atmosphériques déjà existantes et d'établir les charges critiques de soufre et d'azote tolérées par les écosystèmes sensibles (<http://www.unece.org>). C'est ainsi que le concept de charge critique a été adopté dans le cadre des activités de recherche des pays qui ont signé et ratifié la Convention de Genève (Galsomies et Probst, 2006).

Bien qu'il existe des limites méthodologiques et des incertitudes scientifiques dans les méthodes utilisées pour calculer les charges critiques empiriques, le dépassement de ces valeurs est clairement lié à la vulnérabilité des écosystèmes et des organismes vivants les composant partout dans le monde ainsi qu'à la diminution de la richesse en espèces végétales dans plusieurs écosystèmes (Bouwman *et al.*, 2002; Dentener *et al.*, 2006a; Bobbink *et al.*, 2010). Jusqu'à la fin des années 1990, malgré la réduction des dépôts atmosphériques, les charges critiques en soufre et azote étaient toujours dépassées (Blake *et al.*, 1999). En France, les charges critiques actuelles modélisées de soufre et d'azote en forêt varient avec la qualité des sols : de moins de 200 à plus de 1500 eq ha⁻¹ an⁻¹ (c.-à-d. de moins de 2.8 à plus de 21 kg ha⁻¹ an⁻¹). Les régions des Landes, des Vosges, des Alpes ainsi que quelques zones du Massif Central ont été signalées comme les plus sensibles à l'acidification et à l'eutrophisation (**Fig. 1-3a, b**; Probst et Leguédois, 2008). La quasi totalité du territoire, sauf les régions de Bretagne et du Nord-Pas-de-Calais, n'excède pas le niveau de la charge critique pour le soufre (**Fig. 1-3c**). A l'inverse seules certaines zones au sud-ouest de la France et la vallée de la Rhône ont été signalées sans dépassement de la charge critique pour l'azote (**Fig. 1-3d**) (données issues de la modélisation, Hettelingh *et al.*, 2008).

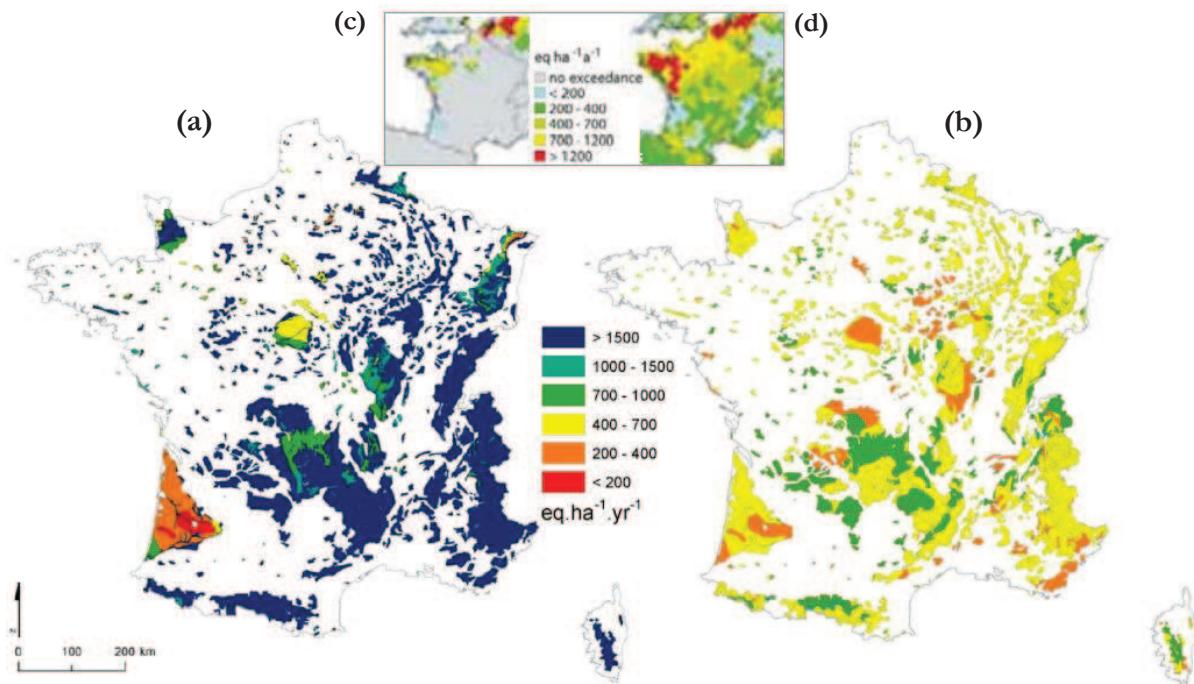


Figure 1-3 Cartes des charges critiques **(a)** du soufre et **(b)** d'azote issues de la modélisation à l'échelle du territoire français métropolitain (tiré de Probst et Leguédois, 2008). L'encadré en haut montre les zones à risque **(c)** sur le plan de l'acidification dues aux dépassements des charges critiques pour le soufre, et **(d)** sur le plan de l'eutrophisation dues aux dépassements des charges critiques pour l'azote, en fonction des dépôts modélisés pour l'année 2010 (tiré de Hettelingh *et al.*, 2008).

1.2 Effets de la pollution atmosphérique d'origine anthropique sur les sols et la végétation

Les pluies acides, l'acidification des sols et des eaux douces ressenties en Europe, principalement en Scandinavie, et aux États-Unis (Odén, 1976; Tamm, 1976; van Breemen *et al.*, 1982; Evans, 1984; Oppenheimer *et al.*, 1985; Driscoll *et al.*, 2001) ainsi que la [saturation en azote](#) des écosystèmes, principalement observée aux États-Unis (Aber *et al.*, 1989; Aber *et al.*, 1998), sont le résultat de la pollution atmosphérique. Des remaniements des communautés végétales ont été aussi constatés à cause des dépôts atmosphériques acidifiants (Falkengren-Grerup, 1986; McGovern *et al.*, 2011). L'impact des dépôts acidifiants et eutrophisants sur les sols et la composition d'espèces dans les écosystèmes est devenu une préoccupation majeure à la fin des années 1960 et début des 1970 (Reuss et Johnson, 1986; Aber *et al.*, 1998; Driscoll *et al.*, 2001; Galloway, 2001; Bobbink *et al.*, 2010).

En fonction des caractéristiques intrinsèques des différents écosystèmes (tels que les tourbières, les marais, les prairies, les landes, les forêts), les dépôts atmosphériques peuvent

représenter une menace à impact variable (Bobbink *et al.*, 1998). Les prairies, les zones humides et les forêts à caractère acide et faiblement tamponnées des zones tempérées sont reconnues comme les écosystèmes les plus sensibles aux effets acidifiants et eutrophisants de la pollution atmosphérique.

1.2.1 L'acidification

Tant le soufre que l'azote sont porteurs d'acidité (Dentener *et al.*, 2006a). Cette dernière est déterminée par la concentration en protons hydrogène (H^+) présente dans les systèmes, réagissant avec des substances contenues dans l'eau et le sol via la solubilisation de métaux, dissociation des acides organiques et aussi intervenant dans le fonctionnement biologique de nombreux organismes (Le Gall, 2004). L'acidité se mesure à l'aide de l'échelle des [pH](#). Le pH du sol est un facteur déterminant de la structure et du fonctionnement des écosystèmes, et tout changement de pH peut avoir des effets significatifs sur ceux-ci (Kirk *et al.*, 2010). À partir d'un certain seuil d'acidité, un milieu a tendance à devenir oxydant et moins propice au développement d'organismes vivants (Le Gall, 2004).

1.2.1.1 *Impacts de l'acidification sur les sols*

La majorité des sols sont naturellement acides du fait de la nature de la roche (les roches siliceuses ont tendance à produire des sols acides) ainsi que de la production et de la décomposition de la matière organique. Les activités humaines ont contribué à rendre les sols encore plus acides (Galloway, 2001). La gestion forestière, par la fertilisation ou le prélèvement des rémanents modifie l'équilibre nutritionnel des sols forestiers (Tamm, 1976; Ulrich et Matzner, 1986; Blanco *et al.*, 2012). À plus large échelle, la récente acidification d'origine anthropique, survenue depuis le début des émissions industrielles il y a plus de 100 ans, a largement renforcé la perte de la capacité des sols à neutraliser des acides (Baker *et al.*, 1991). Les dépôts de soufre et d'azote participent à l'acidification des sols (**Fig. 1-4**). Leurs impacts sur la chimie des solutions du sol se manifestent principalement par une baisse du pH, une augmentation des concentrations de Al^{3+} , SO_4 et NO_3 (de Vries *et al.*, 1995), ainsi que par le lessivage des cations basiques : potassium [K], magnésium [Mg] et calcium [Ca] (Ulrich, 1983b; Reuss et Johnson, 1986; Aber *et al.*, 1989). Les changements du pH du sol et du contenu de cations basiques peuvent varier selon les sites, du fait de la teneur en matière organique, du pH initial et du [pouvoir tampon](#) potentiel du sol (Ulrich, 1983a; Bobbink *et al.*, 1998; Phoenix *et al.*, 2012). Les sols à faible concentration en carbonates (i.e. des sols acides) sont notamment

plus sensibles à des chutes plus importantes de pH que ceux riches en carbonates. De même, l'acidification du sol peut varier suivant la profondeur du sol considérée et en fonction de la forme chimique des dépôts de soufre ou d'azote (Blake *et al.*, 1999; De Schrijver *et al.*, 2006; Benham *et al.*, 2012).

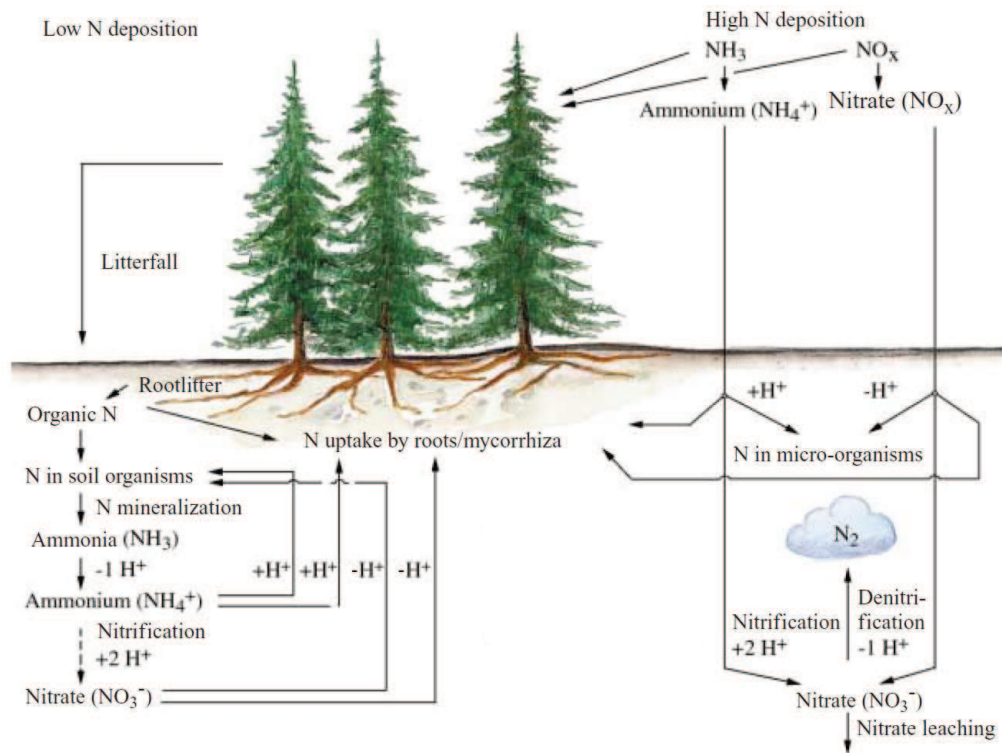


Figure 1-4 Effets du cycle de l'azote sur l'acidification du sol pour des niveaux bas et élevés des dépôts azotés. « +1 H⁺ » signifie qu'une unité d'ions hydrogène est libérée et « -1 H⁺ » signifie qu'une unité d'ions hydrogène est consommée par unité d'azote transformée. Chaque unité d'azote absorbée par les racines des plantes et stockée dans la biomasse de la plante est accompagnée par l'absorption de cations basiques contribuant également à l'acidification du sol. Le bilan de ce système à l'échelle de l'écosystème forestier révèle que la nitrification de l'ion ammonium issue des dépôts azotés ou de la minéralisation de la matière organique, favorise l'acidification des sols, tandis que la transformation des nitrates (e.g. par dénitrification) contrebalance l'acidification. Notons que le système a tendance à s'acidifier que ce soit sous l'effet des entrées naturelles ou anthropiques d'azote (tiré de Näsholm et Persson, 2000).

Les changements des sols causés par la pollution atmosphérique ont été identifiées soit via l'utilisation directe des mesures du pH comme indicateur d'acidité (Johnston *et al.*, 1986; Blake *et al.*, 1999; De Schrijver *et al.*, 2006; Kirk *et al.*, 2010) soit à travers la flore et son caractère bio-indicateur (Thimonier *et al.*, 1994; Diekmann et Dupré, 1997)(voir partie 1.2.4.2). Des études basées sur des échantillons de sols et leurs mesures de pH ont montré une acidification des

sols au cours du temps (Falkengren-Grerup, 1986; Johnston *et al.*, 1986; Blake *et al.*, 1999). Des changements de pH variant entre -0.1 et -0.8 unités de pH ont été signalés dans des zones spécifiques, généralement très locales, au sud de la Suède, dans le massif des Carpates, et en Chine, sur des périodes couvrant entre 20 et 60 ans (Falkengren-Grerup, 1989; Sebesta *et al.*, 2011; Yang *et al.*, 2012). Exceptionnellement, la station expérimentale Rothamsted (en Angleterre) possède des échantillons et mesures des sols depuis 1883. Celles-ci ont montré que l'apport de dépôts atmosphériques acidifiants serait passé de 30% à la fin du 19^{ème} siècle à 80% vers les années 1980 (Johnston *et al.*, 1986; Blake *et al.*, 1999). Une tel accroissement a entraîné une sévère acidification des sols, de l'ordre de -2.5 et -1.0 unités du pH en forêts et prairies, respectivement (Blake *et al.*, 1999). Au Nord de la Chine une acidification des écosystèmes de prairies calcaires a été observée sur la période 1980-2000, avec une diminution moyenne du pH de -0.63 unités de pH (Yang *et al.*, 2012). De plus, un gradient décroissant d'acidification le long du profil de sol a été signalé dans différentes études, c.-à-d. que la baisse du pH dans l'horizon organo-minéral A a été plus forte que dans les horizons les plus profonds (Blake *et al.*, 1999; De Schrijver *et al.*, 2006; Hédli *et al.*, 2011). Ce gradient décroissant d'acidification est très certainement la conséquence du processus aérobie de nitrification de l'ammonium qui stimule l'acidification dans les horizons supérieurs du sol (De Schrijver *et al.*, 2006). Il démontre aussi que les dépôts d'azote sont sans doute à l'heure actuelle l'agent principal d'acidification (Dirnböck *et al.*, 2007).

1.2.1.2 Impacts de l'acidification sur la végétation

Les communautés végétales naturelles sont des entités écologiques composées de plusieurs espèces, chacune possédant des caractéristiques physiologiques et des exigences légèrement différentes (Chapin III *et al.*, 1987) sur le plan des conditions thermiques, nutritionnelles, et de la disponibilité d'eau, principalement (e.g. Chapin III *et al.*, 1987; Bertrand et Marage, 2012). L'acidité du sol joue un rôle clé dans la répartition des espèces dans les forêts tempérées (Falkengren-Grerup *et al.*, 1995). L'exposition prolongée aux dépôts acides a entraîné des dégâts dans les forêts, signalés dès les années 1970 (Tamm, 1976), et une modification de la composition de la végétation (Hédli, 2004; Sebesta *et al.*, 2011). Pour évaluer l'impact des dépôts atmosphériques, les réponses d'espèces de bryophytes (Zechmeister *et al.*, 2007), de lichens (Tamm, 1976; Power *et al.*, 2006), et d'herbacées (Nordin *et al.*, 2005; van Dobben et de Vries, 2010) ont été étudiées car elles sont considérées comme les espèces les plus sensibles aux polluants atmosphériques (Falkengren-Grerup *et al.*, 2000; Gilliam, 2007;

Phoenix *et al.*, 2012). Certaines espèces à tendances acidiphiles telles que *Galeopsis tetrahit* et *Dryopteris carthusiana* ont été signalées comme plus fréquentes dans certaines régions forestières (Thimonier *et al.*, 1992; Diekmann et Dupré, 1997), tandis que les espèces typiques de pH intermédiaire telles que *Polygonatum multiflorum* et *Galium sylvaticum* sont moins fréquentes d'après des travaux ayant étudié l'incidence des dépôts atmosphériques sur la strate herbacée (Falkengren-Grerup, 1986; Thimonier *et al.*, 1992; Thimonier *et al.*, 1994). Les effets de la pollution transfrontière sur des écosystèmes naturels éloignés des sources directes de pollution ont été observés. Dans les Carpates orientales, des dépôts de 10 et 5.6 kg ha⁻¹ an⁻¹ de soufre et d'azote, respectivement, ont été relevés en 2008. Ceux-ci étaient certainement plus élevés dans les années 1980 provoquant l'acidification des sols et en réponse à celle-ci une augmentation de la fréquence de taxons acidophiles (Sebesta *et al.*, 2011).

Les dépôts acides entraîneraient également des dommages sur les systèmes racinaires à cause de l'aluminium (Oulehle *et al.*, 2010), ainsi que la défoliation, la décoloration de feuilles (jaunissement), la diminution de la croissance, et le dépérissement des arbres en forêt (Tamm, 1976; Sverdrup et Warfvinge, 1993; Landmann et Bonneau, 1995). De plus, la forte augmentation des concentrations de NH₄⁺ (eutrophisation) couplée à une baisse du pH (acidification) pourrait agir sur la performance des espèces (Van Den Berg *et al.*, 2005) ainsi que sur la diversité de celles-ci, en spécialisant et appauvrissant la richesse spécifique des communautés (Stevens *et al.*, 2006).

1.2.2 L'eutrophisation

À partir des années 1980, les dépôts atmosphériques d'azote ont pris le pas sur les dépôts de soufre sur le plan des préoccupations environnementales (Aber *et al.*, 1989; Persson, 2000). Ces dépôts ont eu pour effet d'enrichir en nutriments azotés les écosystèmes (Falkengren-Grerup *et al.*, 2000), processus nommé eutrophisation. Si l'on se réfère au fonctionnement des écosystèmes et au cycle de l'azote, cet enrichissement aboutit à la saturation en azote lorsque la disponibilité en ammonium et nitrate excède la demande nutritionnelle totale des plantes et micro-organismes (Aber *et al.*, 1989; Aber *et al.*, 1998). Au cours du temps, l'azote a donc pu s'accumuler dans les écosystèmes de telle sorte que même des taux relativement faibles de dépôts d'azote peuvent entraîner des réponses écologiques (Phoenix *et al.*, 2012).

1.2.2.1 Impacts de l'eutrophisation sur les sols

Étant donné que les roches à l'origine de la formation des sols ne contiennent pas d'azote, l'apport de ce dernier est principalement d'origine biologique (par fixation microbienne du N_2 de l'air (Smith *et al.*, 1999), ainsi que par décomposition de la matière organique et minéralisation, nitrification, et [humification](#) (Ulrich et Matzner, 1986; Andrianarisoa, 2009). Ces transformations dans les sols fournissent une quantité d'azote disponible pour couvrir les besoins des arbres et autres plantes via leurs systèmes racinaires. À cause de la pollution atmosphérique, l'apport d'azote est plutôt d'origine atmosphérique. Les sols sont capables de retenir l'azote, ce qui constitue un service écosystémique important, limitant la pollution des écosystèmes aquatiques et des eaux souterraines (Aber *et al.*, 1993; Phoenix *et al.*, 2012). Ce stockage peut être plus élevé si l'apport en ammonium excède celui en nitrate (Aber *et al.*, 1998).

La capacité des sols forestiers en milieu tempéré à accumuler les dépôts d'azote est toutefois limitée (Aber *et al.*, 1989). La réponse de cet écosystème soumis à une saturation croissante en azote sous l'effet des dépôts atmosphériques chroniques se traduit par des étapes progressives : (i) une diminution de l'immobilisation du NO_3 par les micro-organismes du sol et un début de lessivage de ce composé, (ii) puis une production accrue de NH_4^+ et (iii) enfin une augmentation de la nitrification nette (**Fig. 1-5**, Aber *et al.*, 1989; Aber *et al.*, 1998; Emmett, 2007). La nitrification dans un peuplement saturé en azote peut être traduite par une concentration élevée en nitrates et sa perte par lessivage (Aber *et al.*, 1989; Andrianarisoa, 2009). Il est reconnu que l'augmentation du lessivage des cations des sols et des nitrates mènerait à la réduction de la fertilité du sol et à une augmentation de l'acidité (Reuss et Johnson, 1986; Aber *et al.*, 1989). Certaines régions de la Suède sont considérées comme proches de la saturation après avoir reçu des charges azotées moyennes à élevées au cours des dernières décennies (Akselsson *et al.*, 2010). De même, une étude a révélé que des forêts d'*Abies alba* du massif vosgien (nord-est de la France) ont connu une saturation en azote due aux dépôts azotés élevés à partir des années 1970 (Pinto *et al.*, 2007). Cela implique, par ailleurs, que d'autres ressources essentielles, telles que l'eau ou le phosphore, deviendront limitant pour la croissance des plantes et des micro-organismes (Aber *et al.*, 1989; Peñuelas *et al.*, 2012), et donc, une disparition du contrôle de l'azote sur la croissance des forêts cédant la place à d'autres facteurs limitant tels que la toxicité aluminique des sols et le climat (Pinto *et al.*, 2007). Le changement le plus important par rapport à un écosystème saturé en azote se situe

au niveau de son fonctionnement, il ne s'agira plus d'un puits d'azote mais plutôt d'une source nette de cet élément (Aber *et al.*, 1989).

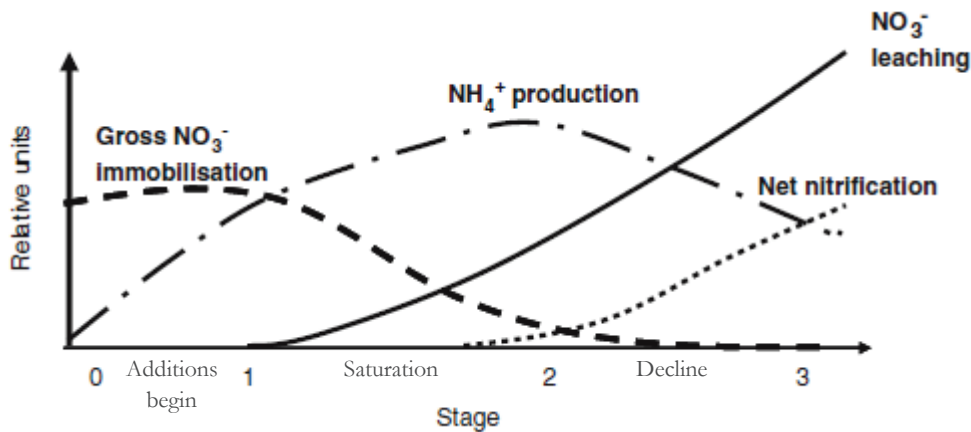


Figure 1-5 Évolution hypothétique des changements des principaux processus du cycle de l'azote en réponse à l'accumulation chronique d'azote dans les écosystèmes forestiers (décrit initialement par Aber *et al.* (1989), et revisité par Emmett 2007). Les variations relatives sont indiquées pour l'immobilisation microbienne brute du nitrate, la production d'ammonium, la nitrification nette, et lessivage des nitrates (tiré de Emmett, 2007).

La disponibilité en azote est souvent mesurée par différents paramètres biogéochimiques tels que le rapport carbone organique sur azote total du sol (C:N), le taux de nitrification, le rapport $\text{NH}_4^+:\text{NO}_3^-$ (Aber *et al.*, 1989; Emmett, 2007; Andrianarisoa *et al.*, 2009). Elle est aussi indirectement déterminée par des indicateurs des besoins nutritionnels des plantes (valeur indicatrice N, Ellenberg *et al.*, 1992; valeurs indicatrices du C:N, Gégout *et al.*, 2005). Le rapport C:N du sol est considéré comme un indicateur de la quantité d'azote minéral qui est disponible pour l'absorption et le lessivage (Gundersen *et al.*, 1998; Emmett, 2007; Nave *et al.*, 2009), ainsi que comme un paramètre important des modèles de la chimie du sol (Emmett, 2007). De plus, il montre une bonne corrélation avec le pourcentage de nitrification (Andrianarisoa *et al.*, 2009), et est une variable qui fournit des informations sur l'évolution relative de stockage de carbone et d'azote dans les sols (Nave *et al.*, 2009; Emmett *et al.*, 2010). D'après Andrianarisoa *et al.* (2009), le C:N du sol est fortement lié à la composition des communautés végétales. Par conséquent, le rapport C:N reflète les conditions du climat, la productivité et la composition des espèces (Adams *et al.*, 2004). En revanche, le C:N du sol a été aussi signalé comme un mauvais indicateur de la disponibilité accrue en azote qui entraîne des changements dans la richesse et/ou composition d'espèces (Stevens *et al.*, 2004; Emmett *et al.*, 2010), et du taux de dépôt atmosphérique (Stevens *et al.*, 2011b). Ces déficiences sont probablement dus au retard dans les changements du C:N du sol au fur et à mesure que les

dépôts d'azote augmentent (Emmett, 2007), et/ou à la variabilité du contenu en matière organique des sols (Stevens *et al.*, 2004).

1.2.2.2 Impacts de l'eutrophisation sur la végétation

L'azote est un nutriment dont les plantes ont besoin en grande quantité, et dans de nombreux écosystèmes, tels que les forêts tempérées, sa disponibilité est normalement un facteur limitant pour la production végétale (Tamm, 1991; Högberg *et al.*, 2000). C'est à cause de la disponibilité accrue en azote durant les dernières décennies que les espèces résidentes adaptées à une sévère limitation de ce nutriment ont été remplacées par d'autres qui sont plus compétitives face à la haute disponibilité en azote (Bertills et Näsholm, 2000). Ainsi, comme l'ont signalé différentes études, les communautés végétales d'Europe et d'Amérique du Nord ont pu être remaniées vers des communautés typiques de conditions à haute disponibilité en azote (Thimonier *et al.*, 1994; McNulty *et al.*, 1996; Bobbink *et al.*, 1998). Des espèces à caractère nitrophile telles que *Rubus idaeus*, *Epilobium angustifolium*, *Urtica dioica*, ont tendance à être plus fréquentes dans les forêts européennes, ainsi que d'autres un peu moins exigeantes au niveau nutritionnel que les trois premières telles que *Lamium galeobdolon* et *Geum urbanum*, comme l'ont montré des études en Allemagne, au Pays Bas, en Suède, Écosse, France, et Ukraine (Falkengren-Grerup, 1986; Thimonier *et al.*, 1992; Diekmann et Dupré, 1997; Pitcairn *et al.*, 1998; Sebesta *et al.*, 2011). Les seuils d'effet pour les dépôts azotés varient entre 5 et 15 kg ha⁻¹ an⁻¹ dans les prairies et entre 7 et 20 kg ha⁻¹ an⁻¹ dans les forêts. Même dans les écosystèmes où les dépôts azotés ont été historiquement faibles (5-10 kg N ha⁻¹ an⁻¹), comme en Europe du Nord, leur augmentation au fil du temps a entraîné des changements dans la diversité végétale, ainsi que dans le fonctionnement des écosystèmes (Brunet *et al.*, 1998; Falkengren-Grerup *et al.*, 2000; Akselsson *et al.*, 2010; Bobbink *et al.*, 2010; Stevens *et al.*, 2010). Le fort déclin de richesse spécifique en lichens et bryophytes causé par de faibles doses cumulées d'azote conforte l'hypothèse que des changements importants de composition en espèces peuvent se produire dès le début de la séquence de saturation en azote (Emmett, 2007; Bobbink *et al.*, 2010; Phoenix *et al.*, 2012). Stevens *et al.* (2004) ont estimé la disparition d'une espèce par quadrat (de 4 m²) tous les 2.5 kg N ha⁻¹ an⁻¹ de dépôts d'azote dans des prairies acides de Grande Bretagne. De plus, l'appauvrissement en espèces des communautés végétales à long terme, voire l'extinction des espèces locales (McClellan *et al.*, 2011; Bahr *et al.*, 2012), l'homogénéisation des communautés (Hülber *et al.*, 2008; Keith *et al.*, 2009), et une augmentation de la sensibilité aux stress abiotiques et biotiques tels que le gel, la sécheresse et

les infestations d'insectes ou parasites (Krupa, 2003; Strengbom *et al.*, 2003; Bobbink *et al.*, 2010) ont été aussi mis en évidence comme des conséquences vraisemblables d'une disponibilité accrue en nutriments. Cette diminution de la diversité des espèces végétales dans les forêts tempérées des États-Unis et d'Europe due aux dépôts atmosphériques d'azote est cohérente avec l'hypothèse d'homogénéité en azote (en anglais *nitrogen homogeneity hypothesis*) de Gilliam (2006). Celle-ci prédit une perte de la biodiversité de la végétation de sous-bois dans les écosystèmes forestiers qui ont subi une augmentation chronique de dépôts azotés due à une diminution de la haute hétérogénéité spatiale naturelle de la disponibilité en azote dans le sol. Cette dernière contribue au maintien de la haute diversité des espèces de sous-bois (Gilliam, 2006). De même, la couverture des espèces de sous-bois peuvent être affectées par des taux de charges d'azote relativement bas (5- 10 kg N ha⁻¹ an⁻¹, ou encore 3-5 kg N ha⁻¹ an⁻¹) si les apports d'azote se poursuivent pendant assez longtemps (Bobbink *et al.*, 2010; Phoenix *et al.*, 2012). À l'inverse, les sites qui ont historiquement subi l'addition de charge azotée à des taux élevés (c.-à-d. ~20 kg N ha⁻¹ an⁻¹) peuvent déjà avoir perdu leurs espèces les plus sensibles et apparaissent de ce fait moins sensibles aux apports actuels d'azote (Gilliam, 2006; Emmett, 2007; Phoenix *et al.*, 2012). La réduction des dépôts d'azote à partir des années 1990 n'a encore pas permis d'observer un recouvrement de l'effet de l'eutrophisation sur les écosystèmes, le niveau d'azote restant encore élevé (Nordin *et al.*, 2005; Vanguelova *et al.*, 2010; Pihl Karlsson *et al.*, 2011).

1.2.3 L'acidification et l'eutrophisation en France : leurs impacts sur les écosystèmes forestiers

Alors que de nombreuses études réalisées dans la région nord-est de la France indiquent que les dépôts acides ont profondément modifié les propriétés chimiques des sols, des eaux, le cycle des éléments nutritifs, et la dynamique de la végétation dans les écosystèmes forestiers (e.g. Thimonier *et al.*, 1992; Dambrine *et al.*, 1995; Landmann et Bonneau, 1995; Probst *et al.*, 1999; van der Heijden *et al.*, 2011), peu d'informations sont disponibles sur le reste du territoire (Landmann, 1995). Les études réalisées sur le massif vosgien ont montré que l'acidité des sols et des cours d'eau des bassins granitiques à faible contenu en [bases](#) a augmenté, tandis que les réserves en cations basiques ont diminué, acidifiant ainsi les écosystèmes sous l'effet des dépôts atmosphériques principalement (Probst *et al.*, 1992; Dambrine *et al.*, 1998). Une diminution du pH des sols déjà acides (Δ moyenne = -0.07 unités du pH), un stockage d'azote dans l'horizon supérieur du sol et une diminution du rapport C:N

ont aussi été observés (Probst *et al.*, 1999). Thimonier *et al.* (2000) ont également montré d'importantes pertes en Ca, Mg, K échangeables sur une période de 20 ans dans des peuplements de feuillus du nord-est de la France. Les changements d'acidité des sols forestiers ont été eux aussi étudiés à partir de la flore sur une période de 20 ans et des analyses diachroniques qui portent sur quatre massifs forestiers du nord-est de la France (**Table 1-1**). Pour pallier au manque (au moins partiellement) d'observations dans les autres régions françaises, l'approche modélisatrice a été utilisée (Party *et al.*, 2001; Probst et Leguédois, 2008). La modélisation des charges critiques ou des dépôts atmosphériques, a permis de souligner l'effet probable des pollutions pour plusieurs régions de France : les Ardennes, l'Alsace, la Moselle, l'est du Massif Central, les Landes, le sud-ouest de l'Île de France, la Bretagne, la Normandie, le rebord ouest du Massif Central, les Pyrénées (Croisé *et al.*, 2005; Probst et Leguédois, 2008). Moncoulon *et al.* (2007) ont montré, par l'utilisation du modèle dynamique 'Soil Acidification in Forest Ecosystems-SAFE' (Warfvinge *et al.*, 1993), que les charges critiques acides ont été dépassées à plusieurs reprises entre 1880 et 2010 dans le bassin parisien, les Vosges et les Landes.

L'eutrophisation, agissant simultanément avec l'acidification dans certains cas, est considérée comme le facteur « moteur » des changements de végétation et de l'état nutritionnel des forêts en France (Thimonier *et al.*, 1992; Thimonier *et al.*, 1994). Une augmentation de la fréquence des plantes ayant des exigences élevées en nutriments a été observée sur la période 1970-1990. Il a été aussi observé la régression d'espèces peu exigeantes en azote comme *Hypericum pulcrum*, *Veronica officinalis*, *Deschampsia flexuosa*, *Calluna vulgaris* (Thimonier, 1994). Parmi les espèces dont la fréquence a augmenté, Andrianarisoa *et al.* (2009) ont montré que certaines indiquaient un pourcentage de nitrification élevé (*Fissidens taxifolius*, *Circaea lutetiana*, *Potentilla sterilis*, *Stachys sylvatica*, *Scrophularia nodosa*, *Ajuga reptans*, *Brachypodium sylvaticum*, *Carex flacca*, *Geum urbanum*, *Ranunculus ficaria*) alors que d'autres traduisaient une minéralisation potentielle nette d'azote élevée (*Carex pilulifera*, *Sambucus racemosa* et *Rubus idaeus*). Ces résultats confirment l'eutrophisation des hêtraies du nord-est de la France. Les changements de composition d'espèces et l'érosion de la biodiversité observés seraient aussi en partie liés à la gestion forestière (Thimonier *et al.*, 1992; Decocq *et al.*, 2005; Van Calster *et al.*, 2008).

Table 1-1 Description des massifs forestiers français où les phénomènes d'acidification et/ou eutrophisation en conséquence des dépôts atmosphériques ont été étudiés à partir des communautés végétales.

Massif forestier	Localisation	Dates d'échantillonnage	n	Surface (ha)	Type de données	Étude
Forêt d'Amance	À l'est de Nancy	1971, 1990	221	1000	- Relevés floristiques - Échantillons de sol (horizon A)	Thimonier <i>et al.</i> , 1992
Villey-Le-Sec	À l'ouest de Nancy	1972, 1991	47	350	- Mesure du pH du sol - Relevés floristiques - Échantillons de sol (horizon A), uniquement en 1991	Thimonier <i>et al.</i> , 1994
Forêts sur Rhétien	Entre Mirecourt et Lamarche	1969, 1992	53	10 000	- Relevés floristiques - Échantillons de sol - Mesure des paramètres du sol: pH, teneur en N, C, Ca, Mg, K, CEC, uniquement en 1992	Thimonier, 1994
Hétraies du nord-est *	Départements de Meuse, Haute Marne, Côte d'Or, Meurthe-et-Moselle, Vosges, Bas-Rhin	1970, 1991	100	-	- Relevés floristiques - Échantillons de sol (horizon A1) - Mesure des paramètres du sol: pH, teneur en N, C, Ca, Mg, K, CEC.	Thimonier <i>et al.</i> , 2000
Thiérasche	Au nord-est du département d'Aisne	Entre 1839 et 1958, 2005	-	167300	- Relevés floristiques	Van Calster <i>et al.</i> , 2008

= nombre cumulé de placettes échantillonnées sur les deux campagnes de terrain.

* Les hétraies du nord-est ont été subdivisées en: hétraies de l'Argonne, des plateaux calcaires, du plateau lorrain, des collines sous-vosgiennes et des Basses-Vosges sur grès triasique, de moyenne altitude (entre 500 et 900 m d'altitude) sur le socle rocheux cristallin, et sommitales des Vosges (entre 900 et 1250 m d'altitude) sur le socle rocheux cristallin des Hautes-Vosges.

1.2.4 Le suivi des phénomènes d'acidification et d'eutrophisation

1.2.4.1 *À travers des réseaux de surveillance*

Le suivi à long terme des mécanismes qui affectent la santé des écosystèmes, comme la pollution atmosphérique, est particulièrement difficile à cause de la quantité limitée des données disponibles comprenant des mesures physico-chimiques du sol (Dengler *et al.*, 2011). À ma connaissance, les sites de mesure *Park Grass Experiment* et *Geescroft Wilderness* au sein de la station expérimentale Rothamsted, au sud-est de l'Angleterre, sont les plus anciens d'Europe. Ils ont été respectivement mis en place en 1856 et 1883 (<http://www.rothamsted.ac.uk/>). Aux États-Unis, la forêt expérimentale Hubbard Brook a été mise en place en 1955 à l'Est du pays (<http://www.hubbardbrook.org>). En Scandinavie et Grande-Bretagne, des réseaux de plus de 60 et 17 stations de mesures ont respectivement vu le jour vers la fin des années 1950. Leurs objectifs (entre autre) sont les mesures de la chimie des sols et des pluies, ainsi que la modélisation de la distribution spatiale de l'acidité des précipitations et des dépôts atmosphériques et la caractérisation de ses possibles effets dans les composants de l'environnement : eaux, sols, végétation (Barrett et Brodin, 1955; vu en Mészáros, 1981). En Grande-Bretagne, le réseau *'Countryside Survey'* est composé d'environ 600 sites couvrant l'ensemble du territoire à une résolution d'1 km² (<http://www.countrysidesurvey.org.uk/home>). Des campagnes d'échantillonnage ont été effectuées à des intervalles de temps réguliers depuis 1978. Jusqu'à présent cinq campagnes ont été effectuées : 1978, 1984, 1990, 1997, 2007. Le *'Countryside Survey'* fournit des données de suivi de l'état ou la «santé» des écosystèmes semi-naturels de Grande-Bretagne au cours du temps incluant des analyses de sols réalisées en laboratoire et des inventaires de végétation. Dans le cas de la France, aucun des réseaux existants n'est réellement apte à remonter de longs pas de temps et donc à détecter des changements historiques au sein des écosystèmes car ils ont été mis en place assez tardivement. Le réseau de surveillance de la chimie des précipitations et des dépôts humides et totaux MERA (MEsure des Retombées Atmosphériques) a démarré en 1990 avec 13 stations réparties en milieu rural sur le territoire national (**Fig. 1-6a**; Ulrich *et al.*, 1993). Le réseau RENECOFOR (REseau National de suivi à long terme des ECOsystèmes FORestiers) a été mis en place en 1992, avec pour objectif principal d'analyser l'impact des dépôts atmosphériques sur les écosystèmes forestiers. Des mesures des dépôts atmosphériques hors couvert et sous couvert forestier sont collectées dans 26 stations réparties sur l'ensemble de la France, dans son sous-réseau CATAENAT (Charge

Acide Totale d'origine Atmosphérique sur les Ecosystèmes NATurels Terrestres) (**Fig. 1-6b**; Ulrich *et al.*, 1993). Il existe aussi le réseau 16 x 16 km ou Réseau européen de niveau 1 couvrant tous les pays européens dont la France, et qui a été mis en place en 1989 par le Programme International d'évaluation et de suivi des effets de la pollution atmosphérique en forêt (ICP-Forests) (**Fig. 1-6c**; Badeau et Landmann, 1996). Malgré le peu de recul dont ils disposent, ces réseaux de surveillance sont intéressants car ils permettent le suivi des conditions environnementales (e.g. atmosphériques et édaphiques) à partir de placettes permanentes, et sont donc très utiles pour en déduire des évolutions temporelles (Bussotti et Ferretti, 1998). Même si leurs stations sont bien réparties sur le territoire français métropolitain (**Fig. 1-6**), ils ne sont pas représentatifs de la diversité des milieux. Pour le territoire français l'information est donc devenue disponible seulement vers la fin des années 1980, date à laquelle les dépôts de soufre avaient déjà commencé à diminuer (**Fig. 1-2**; EMEP, 2011) en réponse aux accords et actions de prévention et de limitation des émissions des gaz polluants de la Convention de Genève de 1979.

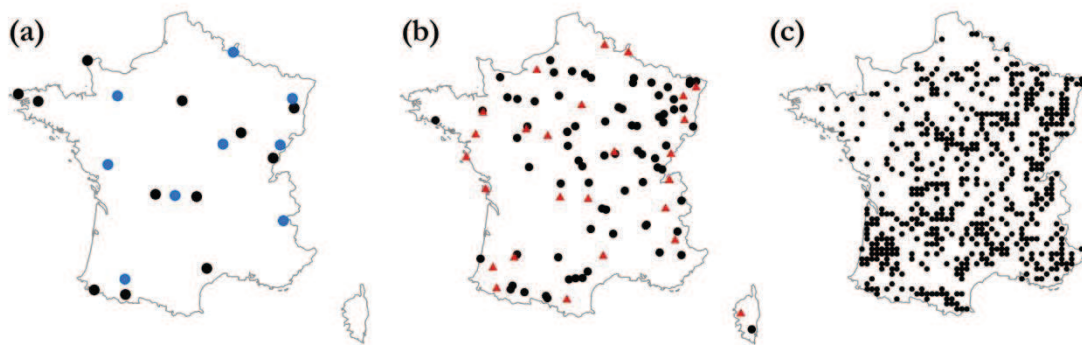


Figure 1-6 Réseaux de surveillance mis en place en France : **(a)** réseau MERA à partir de 1990 ($n = 21$ placettes totales dont 9 placettes seulement opèrent encore aujourd'hui (cercles bleus)), **(b)** réseau RENECOFOR à partir de 1992 ($n = 102$ placettes totales dont 26 placettes (triangles rouges) forment le sous-réseau CATAENAT), et **(c)** réseau 16 x 16 km à partir de 1989 ($n = 542$ placettes).

1.2.4.2 À partir de la flore

1.2.4.2.1 L'utilisation de la bio-indication

D'après le concept de la niche écologique, les conditions environnementales sont connues pour déterminer, au moins en partie (d'autres facteurs y contribuent tel que la dispersion, la fragmentation spatiale de l'habitat, les interactions biotiques, et la gestion

humaine notamment ; e.g. Marage *et al.* (2008), Normand *et al.* (2011), Bertrand (2012), Meier *et al.* (2012), Wisz *et al.* (2013)) la distribution géographique des espèces et leur assemblages dans les communautés (Hutchinson, 1957; Chase et Leibold, 2003; Bertrand et Marage, 2012). C'est sur cette base de déterminisme environnemental des espèces que la bio-indication a été développée (e.g. Diekmann, 2003). Ainsi, des valeurs indicatrices d'espèces ont été estimées à dire d'expert (Landolt, 1977; Ellenberg *et al.*, 1992) ou calculées en modélisant leur niche écologique (Braak et Dame, 1989; ter Braak *et al.*, 1993; Gégout *et al.*, 2003). Celles-ci sont déclinées pour chaque espèce et correspondent aux valeurs d'un gradient environnemental reflétant la préférence de chaque espèce vis-à-vis de ce gradient. Elles permettent notamment de reconstruire ou estimer les conditions environnementales locales en calculant par exemple la moyenne des valeurs indicatrices d'une communauté d'espèces observées sur une placette (Diekmann, 2003). Les valeurs indicatrices sont aussi utiles pour la caractérisation écologique des communautés végétales et la typologie des stations forestières (de Tillesse et Devillez, 1995; Dzwonko, 2001; Gégout et Krizova, 2003; Coudun et Gégout, 2005), ainsi que pour l'évaluation du remaniement des communautés végétales induit par les pollutions (Diekmann et Dupré, 1997; Smart *et al.*, 2003; Hülber *et al.*, 2008; Van Landuyt *et al.*, 2008; Keith *et al.*, 2009). Les valeurs indicatrices des conditions nutritionnelles et d'acidité du sol ont été souvent utilisées pour indiquer l'évolution des milieux (semi-) naturels et définir l'impact des dépôts sur la flore et le sol (Thimonier *et al.*, 1992; Andrianarisoa *et al.*, 2009; Duprè *et al.*, 2010; Stevens *et al.*, 2010; Sebesta *et al.*, 2011; Verheyen *et al.*, 2012). L'utilisation de la flore comme un outil de suivi au même titre que les réseaux de mesures est une approche largement exploitée en Europe. D'après une recherche dans le moteur de recherche bibliographique *Web of Science*, 429 études (entre 1979 and 2013, utilisation du mot clé « bioindication ») ont utilisé la bio-indication par la flore pour évaluer les conditions des milieux (par exemple, parmi les études trouvées on compte Ellenberg *et al.*, 1992; Thimonier *et al.*, 1994; Diekmann et Dupré, 1997; Diekmann et Falkengren-Grerup, 1998; Falkengren-Grerup, 1998; Diekmann *et al.*, 1999; Lawesson et Mark, 2000; Diekmann, 2003; Smart *et al.*, 2003; Coudun et Gégout, 2005; Wamelink *et al.*, 2005; Chytrý *et al.*, 2009; Duprè *et al.*, 2010; Stevens *et al.*, 2010; Bertrand *et al.*, 2011b; McClean *et al.*, 2011; McGovern *et al.*, 2011; Sebesta *et al.*, 2011; Verheyen *et al.*, 2012; Payne *et al.*, 2013).

Puisque la majorité de la biodiversité végétale de la forêt tempérée est représentée par la végétation herbacée et que celle-ci est sensible aux changements environnementaux sur de larges échelles temporelles et spatiales, la végétation peut être considérée comme un bon

indicateur des conditions environnementales (Dupouey *et al.*, 1999). Sa dynamique sur le long terme peut refléter l'état des forêts et l'évolution de plusieurs paramètres clés des écosystèmes tels que le niveau de nutrition en azote, l'acidité du sol, le bilan hydrique (liste non exhaustive) (Thimonier *et al.*, 1992; Cluzeau *et al.*, 2001; Gilliam, 2007). Bobbink *et al.* (1998) suggèrent que la composition des communautés herbacées est affectée même à des charges d'azote faibles (5-10 kg ha⁻¹ an⁻¹) mettant ainsi en évidence leur sensibilité aux dépôts atmosphériques et autres pollutions connus pour modifier les propriétés nutritionnelles des sols. Pour ces raisons, de nombreuses études ont utilisé, et continuent d'utiliser, la flore de sous-bois comme bio-indicateur des phénomènes d'acidification et d'eutrophisation des écosystèmes (Diekmann et Dupré, 1997; Baeten *et al.*, 2009; Van Den Berg *et al.*, 2011; Thimonier *et al.*, 2012).

1.2.4.2.2 L'utilisation des approches observationnelle et expérimentale

L'absence de relevés permanents sur de long pas de temps nécessite d'avoir recours à des comparaisons spatiales ou temporelles. Les réponses de la végétation et du sol aux dépôts atmosphériques ont ainsi été déterminées le long de gradients de dépôts, c'est-à-dire par comparaison spatiale (Smart *et al.*, 2003; Dupré *et al.*, 2010; Stevens *et al.*, 2011a), ou via le suivi de placettes permanentes ou semi-permanentes, c'est-à-dire par comparaison temporelle, mais dans ce cas à des échelles locales à régionales et/ou sur un nombre réduit d'observations (Diekmann *et al.*, 1999; Hédl, 2004; McGovern *et al.*, 2013). La comparaison spatiale est basée sur le fait que la dimension spatiale peut se substituer à la dimension temporelle car elle couvre une gamme large de dépôts comparable à celle que les écosystèmes peuvent expérimenter au cours du temps. En d'autres termes, il est supposé que ce que l'on observe sur un gradient spatial de dépôts équivaut à ce que l'on observera au fil du temps à un endroit donné. Par exemple, Stevens *et al.* (2011a) ont étudié les changements de la végétation à partir de 153 relevés répartis sur la région biogéographique atlantique européenne (qui comprend l'Irlande, la Grande-Bretagne, l'île de Man, la France, la Belgique, les Pays-Bas, l'Allemagne, la Norvège, le Danemark et la Suède) entre 2002 et 2007. Le suivi des placettes consiste lui en une analyse historique qui compare les conditions biotiques et/ou abiotiques de placettes (semi-) permanentes, c.-à-d. en l'observation et la prise de données répétées dans le temps sur un même réseau de placettes. Pour détecter de possibles changements dans les écosystèmes et déterminer les facteurs environnementaux qui les influencent, la plupart des études ont comparé deux campagnes de terrain. Par exemple, Baeten *et al.* (2009) ont étudié les changements dans la composition de la strate herbacée dans une forêt mélangée couvrant une aire de 13 km² en Belgique entre 1954 et 2000 ($n = 20$ relevés). Sebesta *et al.* (2011) ont évalué

les changements de la végétation dans des forêts naturelles couvrant une aire de 90 km² dans les montagnes des Carpates d'Ukraine entre 1938 et 1997/2006 ($n = 141$ relevés). De même, Falkengren-Grerup et Eriksson (1990) ont conclu que la disponibilité élevée en azote a fortement influencé la composition herbacée de 19 placettes forestières échantillonnées en 1947/52 et 1988 dans le sud de la Suède. Dans des forêts du nord-est de la République Tchèque couvrant une aire de 276 km², Hédli (2004) a ré-échantillonné 22 relevés en 1998, établis originellement en 1941, lui permettant la mise en évidence de changements de végétation et des conditions du milieu dus, entre autre, aux dépôts atmosphériques. Les résultats obtenus à partir de ces deux types d'étude et protocoles ont contribué à démontrer le remaniement des communautés végétales vers des assemblages de plantes nitrophiles et/ou tolérant l'acidité sous l'effet des dépôts atmosphériques (Falkengren-Grerup et Eriksson, 1990; Stevens *et al.*, 2004; Van Landuyt *et al.*, 2008; Thimonier *et al.*, 2012).

D'autres études, cette fois expérimentales, basées sur la réponse de la flore au chaulage, à la fertilisation ou à l'acidification confirment aussi la réponse des plantes aux changements des conditions du sol. Ces études expérimentales montrent également que la réponse de la végétation a lieu à peu près dans les cinq ans qui suivent les traitements (Fehlen et Picard, 1994; Hallbäck et Zhang, 1998; Dulière *et al.*, 1999; Spiegelberger *et al.*, 2006). Certains cas ont montré que les espèces réagissent à l'augmentation du pH du sol de manière semblable en condition expérimentale et *in situ* (Falkengren-Grerup et Tyler, 1993).

1.2.4.3 Une question d'échelle : les étendues spatio-temporelles d'analyse

Malgré l'évolution lente des sols et de la végétation forestière, les effets de la pollution atmosphérique sur les forêts peuvent être visibles après quelques mois ou années suivant les dépôts. A l'inverse, les premiers signes de recouvrement de la végétation après un épisode de pollution peuvent n'être visibles qu'après quelques années ou décennies suivant la diminution des dépôts (**Fig. 1-7**, Galloway, 2001). Cette différence d'échelle temporelle dans la réponse de la végétation souligne l'importance de remonter loin dans le temps pour retracer l'évolution la plus complète possible des conditions environnementales du milieu qui ont pu impacter les espèces. Si les changements temporels de composition des espèces sont étudiés sur des périodes de temps relativement courtes, les tendances observées risquent de ne pas être claires (Thimonier *et al.*, 2011; Thimonier *et al.*, 2012). D'autre part, et comme détaillé précédemment, la plupart des études ayant indiqué l'eutrophisation et/ou l'acidification des sols, et/ou des changements de la composition floristique vers des communautés à caractère acidiphile et/ou

nitrophile dus à la pollution atmosphérique ont analysé de longs pas de temps (entre 20 et 60 ans). Ils se sont toutefois concentrés sur un nombre faible de répétitions et/ou des aires géographiques restreintes : placettes de surveillance, bassin versants, massif forestiers isolés ou aires spécifiques (Johnston *et al.*, 1986; Thimonier *et al.*, 1994; Dambrine *et al.*, 1998; Hédél, 2004; McGovern *et al.*, 2011; van der Heijden *et al.*, 2011). Bien que ces études aient fortement contribué à la compréhension des facteurs impactant les conditions biotiques et abiotiques des écosystèmes à l'échelle locale, l'analyse temporelle à large échelle des effets des dépôts atmosphériques reste peu abordée.

ACIDIFICATION

Increased emissions increase deposition
 Increased deposition acidifies soils
 Increased soil acidification changes forests
 Increased deposition acidifies waters
 Increased water acidification kills fish, etc.

RECOVERY

Decreased emissions decrease deposition
 Decreased deposition allows soils to recover
 Decreased deposition allows waters to recover
 Decreased deposition allows forests to recover
 Decreased water acidity allows fish to recover

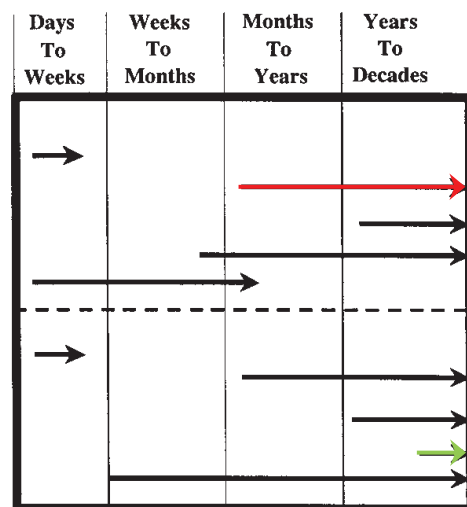


Figure 1-7 Échelles de temps de la réponse de quelques écosystèmes aux variations d'intensité des dépôts acides (tiré de Galloway, 2001).

La détection de leurs effets à large échelle est nécessaire car la pollution atmosphérique et ses conséquences écologiques opèrent aussi à des échelles nationale, régionale et/ou globale (Bouwman *et al.*, 2002; Smart *et al.*, 2003; Galloway *et al.*, 2008). Les données compilées à partir des réseaux de surveillance peuvent contribuer à déterminer l'effet des dépôts atmosphériques car elles couvrent uniformément de vastes territoires comme c'est le cas du 'Countrywide Survey' en Grande Bretagne. Parmi les études réalisées à large échelle, on compte celles réalisées le long des gradients de dépôts et celles couvrant tout un pays ou régions assez vastes, qui ont mené des évaluations sur les conditions changeantes des composants flore et sol des écosystèmes (Stevens *et al.*, 2004; Akselsson *et al.*, 2010; van Dobben et de Vries, 2010; Yang *et al.*, 2012).

1.2.5 Après 50 ans d'une période de pollution atmosphérique intense, où en est-on ?

Les programmes de contrôle d'émissions nationaux et internationaux ont conduit à d'importantes diminutions des dépôts acides, et donc à la perspective d'un recouvrement des effets de l'acidification (Skjelkvåle *et al.*, 2005; Vanguelova *et al.*, 2010). Comme indiqué précédemment les dépôts de soufre et d'azote ont diminué d'à peu près 70% et 21% entre 1990 et 2010, respectivement, en France (EMEP, 2011). Cependant, le recouvrement plausible des écosystèmes vis-à-vis le processus d'acidification conduit par la baisse des dépôts de soufre serait retardée à cause de l'accumulation historique des dépôts dans les sols conduisant à leur libération progressive vers les eaux de surface (Driscoll *et al.*, 1998) ainsi qu'en raison de la moindre diminution des dépôts azotés. Concernant ces derniers, les effets pourraient se poursuivre encore longtemps (Duprè *et al.*, 2010; Maskell *et al.*, 2010; Graf Pannatier *et al.*, 2011). Il a été suggéré que puisqu'ils doivent d'abord s'accumuler dans les sols pour que la nitrification se mette en place, l'acidification par les composés azotés n'est pas aussi directe et rapide que l'acidification par le soufre (Dise et Wright, 1995; Horswill *et al.*, 2008). De plus, l'azote déposé est d'abord retenu dans le sol, puis minéralisé à moyen ou long terme, signifiant que le sol est une source différée de nitrate, retardant ainsi les effets attendus de la réduction des dépôts (Thimonier *et al.*, 2012). Le recouvrement pourrait donc être un processus complexe, à double phase dans lequel le recouvrement chimique précède la régénération biologique (Driscoll *et al.*, 2001). Ceci signifie qu'une fois le recouvrement chimique accompli, (i) le retour d'espèces sensibles à l'acidification (qui ont pu être éliminées par ce changement) et (ii) d'un fonctionnement biologique non altéré par l'acidification seraient possibles (Skjelkvåle *et al.*, 2005; Vanguelova *et al.*, 2010; McGovern *et al.*, 2011).

Au cours de la dernière décennie, peu d'études ont montré un recouvrement des écosystèmes aquatiques ou terrestres en réponse au ralentissement présumé de l'acidification (par exemple, Skjelkvåle *et al.*, 2005; Kirk *et al.*, 2010). Des analyses basées sur des mesures de pH du sol en Angleterre et au Pays de Galles ont montré une diminution de l'acidité du sol à partir du moment où les dépôts acides ont commencé à diminuer jusqu'à nos jours (Kirk *et al.*, 2010). D'autres ont aussi indiqué que les sols semblent se rétablir des effets historiques des dépôts de soufre montrant une augmentation du pH (Power *et al.*, 2006; McGovern *et al.*, 2011). Des lacs et ruisseaux sensibles aux acides en Europe et en Amérique du Nord ont été analysés, révélant une tendance générale à des améliorations significatives de la chimie des eaux de surface acidifiées, grâce à la diminution des dépôts de soufre (Skjelkvåle *et al.*, 2005).

En ce qui concerne l'eutrophisation, quelques preuves de recouvrement des écosystèmes aquatiques ou terrestres du phénomène d'eutrophisation ont été signalées (e.g. O'Sullivan *et al.*, 2011; Dudley *et al.*, 2012). Celles-ci proviennent en partie d'études expérimentales, par exemple, O'Sullivan *et al.* (2011) ont signalé que la réduction des taux des dépôts d'azote peut inverser l'eutrophisation, même dans les sols ayant subi des taux élevés et prolongés de dépôts. Ils ont montré des signes de recouvrement dans les processus du cycle de l'azote du sol dans les années qui ont suivi la cessation des traitements. De plus, dans des lacs qui ont subi l'eutrophisation, des changements dans des communautés de plantes aquatiques en terme de richesse spécifique et équitabilité ont laissé entrevoir des signes d'un recouvrement des communautés vers l'état enregistré au début du 20^{ème} siècle (Dudley *et al.*, 2012). Des changements qui ne semblent pour l'heure pas encore perceptibles dans les communautés végétales forestières.

Tandis que les études citées montrent un recouvrement des écosystèmes vis-à-vis de la pollution atmosphérique, d'autres, au contraire, montrent encore les effets négatifs des dépôts polluants sur les sols ou la végétation. Les conditions nuisibles du sol relatives à la nutrition en magnésium et calcium et au stress dues à l'aluminium ne sont pas facilement réversibles par le dépôt décroissant de [substances acidifiantes](#) (Alewell *et al.*, 2000). La couverture végétale et l'activité microbienne réagissent beaucoup plus lentement que le pH et plus généralement la chimie du sol (Power *et al.*, 2006; McGovern *et al.*, 2011), ce qui pourrait indiquer que les effets écologiques vont persister pendant de nombreuses années après la diminution des dépôts. La minéralisation de l'azote à moyen ou long terme pourrait également expliquer pourquoi le caractère nitrophile de la végétation du sous-bois a augmenté à partir de la période où les émissions de polluants azotés atteignaient un pic et qu'un déclin relatif s'amorçait (Thimonier *et al.*, 2012).

1.3 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.

1.3.2 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.

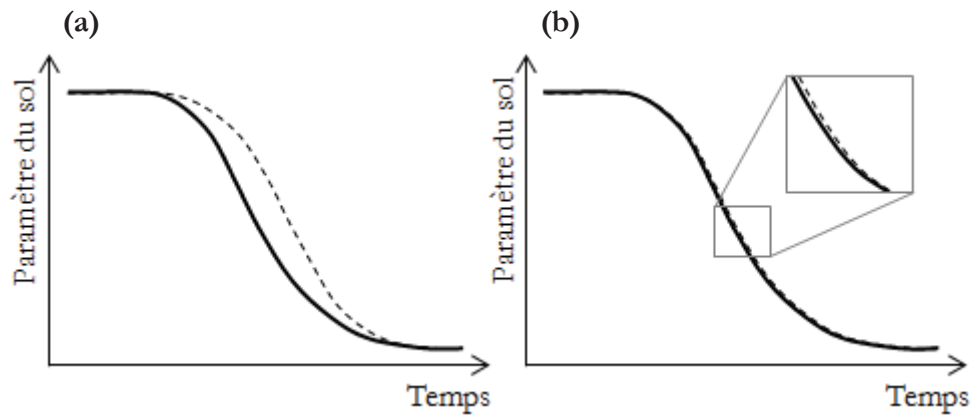


Figure 1-8 Représentation schématique de l'évolution d'un paramètre du sol (par exemple le pH) au cours du temps sous l'hypothèse d'une réponse (a) décalée et (b) non décalée entre les valeurs mesurées et bio-indiquées (traits pleins et pointillés, respectivement).

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