

Université
de Toulouse

THÈSE

En vue de l'obtention du

DOCTORAT DE L'UNIVERSITÉ DE TOULOUSE

Délivré par :

Institut National Polytechnique de Toulouse (INP Toulouse)

Discipline ou spécialité :

Ecologie Fonctionnelle

Présentée et soutenue par :

M. SIMON RIZZETTO

le mardi 24 octobre 2017

Titre :

Prédiction de la sensibilité biogéochimique et écologique des écosystèmes forestiers français aux dépôts atmosphériques azotés dans un contexte de changement global

Ecole doctorale :

Sciences de l'Univers de l'Environnement et de l'Espace (SDUEE)

Unité de recherche :

Laboratoire Ecologie Fonctionnelle et Environnement (ECOLAB)

Directeur(s) de Thèse :

MME ANNE PROBST

M. JEAN-CLAUDE GEGOUT

Rapporteurs :

M. JEAN-LUC DUPOUEY, INRA NANCY

M. PATRICE CODDEVILLE, INSTITUT MINES-TELECOM

Membre(s) du jury :

M. JEAN-CLAUDE GEGOUT, AGROPARISTECH, Membre

M. JEAN-PAUL HETTELINGH, RIVM, Membre

Mme ANNE PROBST, CNRS TOULOUSE, Membre

Mme MYRIAM LEGAY, OFFICE NATIONAL DES FORETS, Membre

Mme SABINE SAUVAGE, CNRS TOULOUSE, Membre

« La vraie science est une ignorance qui se sait »

Michel de Montaigne

Remerciements

La thèse est une aventure. Quand elle démarre, nous n'avons qu'une vague idée de ce qui va suivre et les années qui s'ouvrent à nous sont faites d'inconnu. Quelles qu'en soient les circonstances, le début d'une thèse est un choix personnel et volontaire. Mais la volonté seule ne suffit pas à faire face à l'inconnu, il faut aussi être extrêmement bien entouré. Le rôle de l'entourage, si important soit-il, est d'autant plus noble que lui n'a, dans la plupart des cas, pas choisi de faire partie de l'aventure. C'est à mon formidable entourage, familial, amical et professionnel que je voudrais ici adresser mes plus sincères remerciements.

L'aventure a commencé quand, un an après mon arrivée à EcoLab, **Anne Probst** m'a proposé d'aller plus loin dans mon travail et de me lancer dans une thèse. Moi qui avais toujours été attiré par la recherche mais peu rassuré par le doctorat, elle a su me faire confiance et me convaincre d'entrer dans ce périple formidable d'un point de vue scientifique et humain. **Anne**, merci pour ton soutien sans faille, tes grandes qualités humaines et ta disponibilité qui font que j'ai eu avec toi un appui indéfectible, une aide permanente et un suivi dont tout doctorant peut rêver. Un grand merci pour tes conseils toujours avisés, ta patience et ta compréhension parfois mises à rude épreuve, ainsi que pour nos longues et très enrichissantes discussions scientifiques, sociétales, médicales et personnelles.

Le plus commun dans ce genre d'aventure est d'avoir un guide. J'ai eu la chance d'en avoir deux ! Je remercie **Jean-Claude Gégout** d'avoir accepté de co-encadrer ma thèse, et d'avoir assuré un suivi régulier indispensable même si pas toujours évident à distance depuis Nancy. Merci **Jean-Claude** pour ta disponibilité, le partage des données de la base EcoPlant, ta grande aide, tes conseils toujours bienveillants, ton expertise, ta gentillesse et ton appui qui ont pour moi été d'un grand soutien.

Merci à **Laurence Galsomiès** et à **l'ADEME** d'avoir financé ce projet de thèse et d'en avoir assuré le suivi jusqu'à la soutenance.

Un grand merci à l'ensemble de mon jury : **Patrice Coddeville**, **Jean-Luc Dupouey**, **Jean-Paul Hettelingh**, **Myriam Legay** et **Sabine Sauvage**, pour avoir accepté de juger mon travail et pour les discussions passionnantes que nous avons eues lors de la soutenance.

Une thèse est aussi le résultat de l'aide et du soutien scientifique de nombreuses personnes rencontrées au fil des collaborations. Je tiens ici à remercier **Salim Belyazid**, qui m'a initié au fonctionnement de ForSAFE et à la modélisation dynamique couplée grâce à nos nombreux échanges depuis la Suède et à ses venues en France. Merci **Salim** pour ton aide précieuse, ta gentillesse et nos discussions toujours très riches. Merci à **Harald Sverdrup** de l'Université de Lund en Suède pour son appui, sa grande connaissance de la modélisation et sa passion communicative pour les sciences en général. Un grand merci à **Didier Alard** et

Emmanuel Corcket de l'Université de Bordeaux pour leur expertise et leur aide importante dans le travail d'élaboration des groupes fonctionnels, partie de ma thèse dont je regrette qu'elle n'ait pu aboutir faute de temps.

Pour faire tourner les modèles, il faut des données et savoir comment les utiliser. Pour leur réactivité et leurs précieux conseils, je remercie **Manuel Nicolas** et **Sébastien Macé** de l'ONF pour l'accès aux données RENECOFOR, **Vincent Perez**, **David Thiebaut**, **Christian Piedallu**, **Ingrid Seynave** et **Bernard Jabiol** du laboratoire LERFoB de Nancy pour l'accès aux données de la base EcoPlant. Merci également à **André Pornon** et **Marion Boutin** du laboratoire EDB pour m'avoir donné la possibilité d'appliquer ma démarche au contexte des prairies d'altitude.

Pour leur soutien, leur appui et leurs conseils, je voudrais remercier mes camarades d'exploration et de modélisation des charges critiques. Leur rencontre m'a fait grandir professionnellement et leur aide a été précieuse. Merci à **Noémie Gaudio**, **Arnaud Mansat**, **Lewis Cuinet**, **Sébastien Haunold** et **Marine Pasturel** pour leur implication, les galères informatiques et tous les bons moments de travail en équipe. Un grand merci à **Émilien Kuhn**, grâce à toi les modèles de distribution tournent ! Merci pour ta patience, ta rigueur et ta disponibilité malgré ta propre thèse.

Merci aussi à **Aude Pascaud** pour nos échanges et son aide concernant les dépôts atmosphériques. Merci à **Max Posch**, **Jaap Slotweg**, **Anne-Christine Le Gall**, **Jean-Paul Hettelingh** et tous les acteurs du CCE pour nos discussions au sein de l'ICP M&M lors des appels à données.

Merci à **Jean-Luc Probst** et **Franck Gilbert**, directeurs d'EcoLab, pour leur accueil, leur appui et leur soutien.

Pour réussir une thèse, il faut aussi un soutien et un accompagnement administratif. Merci donc à **Annick** qui se met en quatre et toujours avec le sourire pour nous sauver de situations parfois périlleuses, pour son aide et son affection. Merci à **Cécile** pour les retours de mission toujours efficaces et agréables, même en ayant perdu quelques tickets.

Malgré les apparences, une thèse c'est aussi une vie sociale à l'intérieur du laboratoire. Un grand merci à tous les Ecolabiens et Ecolabiennes (qui seraient trop nombreux à citer ici !) croisés, côtoyés et appréciés pendant ces années.

Un immense merci à deux personnes très spéciales, **Marie-Jo** et **Virginie**, pour ce que vous êtes et tout ce que l'on a partagé. Sans vous rien n'aurait été pareil.

Merci à la Dream Team, **Yannick**, **Fred**, **Cathy**, **Philippe**, **Franck** et **Christophe** pour les cafés à rallonge, les envolées métaphysico-syndicalistes, la bonne humeur quotidienne et les échanges de bons procédés.

Merci à **Arnaud, Manue, Émilie** et **Elsa** pour les fou-rires, les sorties terrain, les sorties tout court et votre bonne humeur communicative.

Merci à mes colocos du 201, pour l'alternance concentration / folie et les pauses caloriques : **Élise, Grégory, Marion, Lu, Stéphane, Arlène, Jérémy et Pilar**. Mention spéciale à **Yannick** pour sa sagesse, son recul scientifique et le Kitkat-Nutella.

Enfin, merci à tous les compagnons des bureaux d'en face pour les moments partagés : **Adrien, Cyril, Sylvaine, Annabelle, Léonard, Youen, Théo, Allison, Laurent, Agathe, Vivien, les AmineS, Oussama, Antoine, Samuel, Thierry**, et tous ceux que j'oublie involontairement (ne m'en veuillez pas !).

Un grand merci aux Fifons (**Morue, Mimi, Gamin, Rafie, Jimmy, les OuzbeckS, Gol, Buch, ... et tous les autres !**), aux Toulousains (**Gleu, H, Cassou, Anglure, Vince, Brubru, Jean-Gégé, ... et tous les autres !**) et aux musiciens (**Michel, le Tjamide, Elastic band, le combÔjazz**) pour les bols d'air, les moments de détente et leur amitié sans faille. Merci à Art Blakey, Yuri Buenaventura, Stefano di battista, Nils Landgren et le Funky Style brass pour leur soutien auditif.

Merci beaucoup à **Coralie**, toujours présente, qui a vu s'enchaîner les bons moments et ceux plus difficiles, qui m'a soutenu en permanence d'un bout à l'autre de la thèse, et qui a supporté une organisation un peu spéciale du temps. C'est là que la participation involontaire à l'aventure prend tout son sens. Merci d'être là !

Pour finir, je voudrais remercier **ma famille, ma sœur, ma tante et mes parents** sans qui je ne serais pas là où j'en suis aujourd'hui. Ils m'ont appris l'honnêteté, la persévérance, l'ouverture d'esprit, la curiosité (dans le bon sens du terme !) et toutes les autres choses qui font ce que je suis. Je ne pourrai jamais assez les remercier pour tout ce qu'ils m'ont apporté. Merci d'être toujours présents, pour tout ce que vous avez fait et ce que vous continuez à faire !

Sommaire

Avant-Propos	13
Index des sigles utilisés	15
Introduction générale	17
Chapitre 1	23
Contexte et objectifs	23
1. Objets d'études.....	25
1.1. État des lieux des écosystèmes forestiers.....	25
1.2. Les dépôts atmosphériques dans les écosystèmes forestiers.....	26
1.3. Risques pour les écosystèmes	27
2. Caractérisation de la pollution atmosphérique	28
2.1. Les sources d'émissions.....	28
2.2. Le transport et la pollution longue distance	30
2.3. Émissions soufrées et azotées : situation actuelle et conséquence sur les dépôts	31
Figure 1 : Évolution des émissions soufrées et azotées en France (source : CITEPA – Format SECTEN, 2017)	31
3. Démarche et objectifs de l'étude	33
3.1. Approche de modélisation	33
3.2. Objectifs et questions posées.....	34
Chapitre 2	37
Matériel et méthodes	37
1. Modèles de charges critiques.....	40
1.1. Les charges critiques dites « classiques » pour l'azote et le soufre	41
1.2. Les modèles dynamiques	47
1.3. Modèles de végétation.....	49
2. Les sites forestiers de référence : le réseau RENECOFOR.....	59
2.1. Présentation.....	59
2.2. Choix des sites	63
2.3. Caractéristiques des sites d'étude.....	64
3. Données d'entrée pour l'application, la calibration et la validation des modèles.....	66
3.1. Données observées sur les sites du réseau RENECOFOR.....	67

3.2.	Données de base de l'IGN.....	74
3.3.	Données météorologiques : le modèle SAFRAN.....	76
3.4.	Données environnementales : « la base de données du Muséum ».....	78
3.5.	La base de données géographiques charges critiques (BDGCC).....	82
3.6.	La classification des habitats EUNIS	84
4.	Les scénarios de changement global	86
4.1.	Dépôts atmosphériques.....	87
4.2.	Changement climatique	92
Chapitre 3.....		99
Modélisation de l'impact combiné des dépôts atmosphériques azotés et du changement climatique : application sur 3 sites à l'horizon 2100.....		99
1.	Modélisation des charges critiques acides et azotées à l'état stationnaire	103
1.1.	Données d'entrée	103
1.2.	Charges critiques d'acidité.....	107
1.3.	Charges critiques d'azote eutrophisant	108
1.4.	Principales conclusions	110
2.	Modélisation dynamique de la réponse biogéochimique des sols à l'impact simultané des dépôts atmosphériques et du changement climatique	111
2.1.	Introduction	113
2.2.	Material and methods	115
2.3.	Results and discussion	125
2.4.	Conclusion	131
3.	Modélisation dynamique de la réponse écologique des écosystèmes forestiers à l'impact simultané des dépôts atmosphériques et du changement climatique.....	139
3.1.	Mise à jour de la table de végétation (TabVEG) : version adaptée aux écosystèmes forestiers français	139
3.2.	Modélisation de l'impact simultané des dépôts atmosphériques et du changement climatique sur la biodiversité végétale des écosystèmes forestiers français.	141
4.	Conclusions du chapitre	168
Chapitre 4.....		171
Spatialisation des impacts des dépôts d'azote atmosphérique et des changements climatiques : changements d'échelles, des sites au territoire		171
1.	Changement d'échelle : nouvelles données climatiques.....	174
1.1.	Données climatiques actuelles	175
1.2.	Scénarios de changement climatique.....	188

2.	Modélisation couplée de la réponse des écosystèmes aux dépôts azotés : extension de 3 à 10 sites	201
2.1.	Sélection des 10 sites et choix des espèces simulées	202
2.2.	Méthodologie de modélisation	203
2.3.	Résultats	205
3.	Modélisation couplée de la réponse des écosystèmes aux dépôts azotés : application à grande échelle	206
3.1.	Évolution du modèle ForSAFE-VEG	207
3.2.	Nouveaux modèles écologiques de distribution des espèces	209
3.3.	Conclusion	254
4.	Couplage entre le modèle ForSAFE et les modèles de distribution	255
4.1.	Variables et nécessité d'homogénéisation	255
4.2.	pH	256
4.3.	Azote	259
5.	Conclusions du chapitre	260
Chapitre 5.....		265
Modélisation spatialisée des charges critiques azotées à l'échelle du territoire : seuils de charges critiques et indices de biodiversité		265
1.	Prédiction et cartographie des charges critiques à l'état stationnaire	268
1.1.	Charges critiques dites « classiques »	269
1.2.	HSi et charges critiques de biodiversité.....	282
2.	Extension à d'autres écosystèmes forestiers	291
2.1.	Définition des écosystèmes étudiés	292
2.2.	Charges critiques à l'état stationnaire.....	293
2.3.	Charges critiques de biodiversité.....	297
2.4.	Dépassements de charges critiques.....	300
3.	Extrapolation aux milieux ouverts : exemple des prairies.....	302
3.1.	Méthodologie	303
3.2.	Résultats	308
3.3.	Discussion	311
4.	Conclusions du chapitre	313
Conclusions, perspectives		315
Bibliographie		323
Index des figures.....		343

Index des Tableaux	349
ANNEXES	353
Index des Annexes	353

Avant-Propos

Ces travaux de thèse ont été réalisés dans le cadre du projet MODYCRIN (Modélisation dynamique des charges critiques azotées et de la biodiversité pour les forêts françaises dans un contexte de changement global : apport des groupes écologiques fonctionnels), supporté et financé par l'ADEME dans le cadre du contrat n° 1362c0008. Les résultats présentés ici ont également fait l'objet de la rédaction de rapports d'avancement et d'un rapport final du projet pour le compte de l'ADEME (Probst *et al.*, 2014, Probst *et al.*, 2016, Probst *et al.*, 2017a). Toutefois, ce manuscrit présente des résultats plus détaillés en termes de méthodologie et de résultats acquis.

Ce travail de thèse a aussi été rendu possible grâce au développement d'une base de données fonctionnelle et évolutive, mené dans le cadre du projet CRITICARTO (Base de données géographique « Charges critiques » pour la France métropolitaine : acquisition, gestion des données et cartographie), relativement à la convention ADEME-CNRS sous le contrat n°1262c0031. Ce projet, réalisé en liens étroits avec le projet MODYCRIN, a également fait l'objet d'un rapport intermédiaire (Probst *et al.*, 2017b)).

Enfin, cette thèse s'insère dans les travaux du groupe de travail sur les effets (« WGE », Working Group on Effects) et de son programme de coopération intégrative « modélisation et cartographie » (ICP M&M), mis en place afin d'étudier les effets de la pollution atmosphérique transfrontalière longue-distance (LRTAP) sur les écosystèmes. Ces travaux sont placés sous l'égide de la Convention de Genève sur la pollution transfrontalière à longue-distance, ratifiée en 1979 par 46 pays dont la France.

Index des sigles utilisés

AAE : Areal Average Estimation method

APB : Arrêté de Protection de Biotope

BDGCC : Base de Données Géographiques de Charges Critiques

BIOS : réserve de BIOSphère

BS : Saturation en bases

CATAENAT : Charge Acide Totale d'origine Atmosphérique dans les Écosystèmes NATurels Terrestres

CCE : Centre de Coordination sur les Effets

CEC : Capacité d'Echanges Cationiques

CITEPA : Centre Interprofessionnel Technique d'Études de la Pollution Atmosphérique

CLRTAP : Convention on Long Range Transboundary Air Pollution

CNRM : Centre National de Recherches Météorologiques

COP : Conférence des Parties

DAA : Dépôts Atmosphériques Azotés

EMEP : Cooperative programme for monitoring and evaluation of the long-range transmissions of air pollutants in Europe

EUNIS : EUropean Nature Information System

GDD : Growth Degree Days

GIEC : Groupe Intergouvernemental d'Études sur le Climat

GRÉCO : Grande Région Écologique

ICP : International Cooperative Programme

IFN : Inventaire Forestier National

IGN : Institut National de l'information Géographique et Forestière (ex IFN)

INPN : Inventaire National du Patrimoine Naturel

IPSL : Institut Pierre-Simon Laplace

ISBA : Interaction Sol-Biosphère-Atmosphère

LPO : Ligue pour la Protection des Oiseaux

MNT : Modèle Numérique de Terrain

MODCOU : Modèle hydrogéologique

ONF : Office National des Forêts

pH : potentiel hydrogène

PFN : Point Focal National

PIC M&C : Programme de Coopération International de modélisation et cartographie (ICP M&M en anglais)

PN : Parc National

PNR : Parc Naturel Régional

RBD : Réserve Biologique Dirigée

RBI : Réserve Biologique Intégrale

RCP : Representative Concentration Pathway

RENECOFOR : Réseau National de suivi des ÉCOsystèmes FORestiers

RGE : Référentiel Géographique à Grande Échelle

RNN : Réserve Naturelle Nationale

RNR : Réserve Naturelle Régionale

SAFRAN : Système d'Analyse Fournissant des Renseignements Adaptés à la Nivologie

SDM : Species Distribution Models

SIG : Système d'Information Géographique

SMB : Steady state Mass Balance model

SRES : Special Report on Emission Scenario

ZICO : Zone d'Importance pour la Conservation des Oiseaux

ZNIEFF : Zone Naturelle d'Intérêt Écologique, Faunistique et Floristique

Introduction générale

Depuis la fin du XIX^e siècle, les activités anthropiques conduisent à l'augmentation des émissions d'azote et de soufre dans l'atmosphère, entraînant via leur dépôt une accentuation de l'acidification et de l'eutrophisation des écosystèmes, notamment terrestres (Galloway *et al.*, 2003a; de Vries *et al.*, 2007b; de Schrijver *et al.*, 2008b). Les dépôts atmosphériques, connus pour avoir des effets négatifs notables sur le fonctionnement des écosystèmes, impactent le compartiment du sol en influençant sa biogéochimie, l'équilibre des éléments nutritifs et, par voie de conséquence, la croissance des espèces végétales, la biodiversité forestière, et plus globalement l'état de santé des forêts (Belyazid *et al.*, 2006b; Jonard *et al.*, 2012a).

Les émissions d'azote dans l'atmosphère, ses dépôts et les effets qui en découlent sur les écosystèmes, sont devenus durant les dernières décennies d'un intérêt primordial en recherche (Bobbink *et al.*, 2010a; van Dobben and de Vries, 2010b). Par conséquent, les effets potentiels des dépôts azotés sur les écosystèmes sont bien documentés. Il a par exemple été montré qu'un apport excédentaire d'azote dans un écosystème terrestre, forestier ou prairial, engendrait des modifications au niveau de la richesse spécifique (Stevens *et al.* 2004) et de la composition de la communauté végétale (Krupa 2003; Bobbink *et al.* 2010), impactant directement la biodiversité végétale.

Outre les dépôts atmosphériques soufrés et azotés, il est aujourd'hui avéré que les changements climatiques globaux ont un impact sur les écosystèmes à l'échelle planétaire (Cha, 1997; Pearson and Dawson, 2003; Thuiller *et al.*, 2005, 2008; Ge *et al.*, 2010). Le climat joue un rôle important en influant sur les forêts directement via les changements de régimes de précipitations et de température, ou indirectement en agissant sur la vitesse et le taux de décomposition de la matière organique et, par voie de conséquence, sur la teneur en azote du sol (Butler *et al.* 2012; Guntiñas *et al.* 2012). Les effets des dépôts de polluants atmosphériques et du changement climatique sur les écosystèmes forestiers doivent donc si possible être considérés de manière conjointe.

Dans le but de limiter la pollution atmosphérique transfrontalière longue distance, l'Europe a décidé de mener un effort global impliquant une grande majorité de pays européens. La Convention de Genève signée en 1979 sous les auspices de la Commission Économique Européenne de l'Organisation des Nations Unies (CEE-ONU) a été signée par 34 pays dont la France (aujourd'hui 46 pays). Les stratégies de réduction des émissions de polluants prônées par la Convention sont basées sur la prise en compte de leurs effets indésirables sur la santé humaine, les monuments historiques et les écosystèmes. Les protocoles d'application de la Convention retiennent une approche par l'intermédiaire de valeurs de «charges critiques» afin de déterminer les effets sur les écosystèmes. La charge critique correspond à « la valeur d'exposition à un ou plusieurs contaminants en dessous de laquelle des effets significatifs indésirables sur des composantes sensibles de l'écosystème n'apparaissent pas,

en l'état actuel des connaissances » (Nilsson and Grennfelt, 1988). Ces charges critiques permettent d'estimer la sensibilité des écosystèmes en termes de dépôt maximal acceptable pour un polluant donné. Dans le cadre de la Convention, les charges critiques pour les différents polluants atmosphériques considérés sont régulièrement évaluées et cartographiées pour chacun des pays signataires, et les modèles utilisés implémentés.

Plusieurs méthodologies de modélisation sont envisageables afin de calculer ces charges critiques et d'estimer la sensibilité des écosystèmes.

Le premier type de modélisation repose sur l'utilisation de modèles empiriques et à l'état stationnaire permettant une estimation de ces effets d'un point de vue biogéochimique (Sverdrup and De Vries, 1994; Aherne and Farrell, 2002). La méthode empirique repose sur le principe de bilans de flux d'azote transitant par les écosystèmes. Le modèle SMB (Simple Mass Balance) est utilisé pour calculer des valeurs de charges critiques de soufre, d'azote (acidifiant et eutrophisant), ainsi que des valeurs de charges critiques de biodiversité (Posch *et al.*, 2015). Cependant, un décalage entre les prédictions du modèle empirique et celles du modèle à l'état stationnaire impose l'exploration d'une troisième voie de modélisation.

La végétation est, au même titre que la biogéochimie, impactée par les changements globaux (Lenoir *et al.*, 2010; Stevens *et al.*, 2010, 2011; Bertrand *et al.*, 2011). Il est donc intéressant de considérer l'intégration d'un volet écologique dans la modélisation. Cependant, la majorité des travaux menés sur la végétation analysent uniquement l'effet des dépôts, ou l'effet du changement climatique sur l'évolution de la composition floristique. Une approche basée sur une modélisation dynamique couplée biogéochimique – écologique, permettant d'intégrer l'effet simultané des dépôts et du changement climatique, constitue une alternative très intéressante à la modélisation à l'état stationnaire (de Vries *et al.*, 2010; Probst, Obeidy, *et al.*, 2015). Le principe de cette approche revient à considérer que les dépôts azotés et le climat modifient les caractéristiques biogéochimiques du sol, engendrant des changements en cascade au niveau des espèces végétales qui se développent dans l'écosystème considéré.

Le principal objectif de ce travail consiste à prédire sur le long terme les effets combinés de la pollution atmosphérique azotée et du changement climatique sur les écosystèmes forestiers. Une grande partie de ce travail a donc particulièrement été focalisée sur le lien entre les modifications biogéochimiques engendrées par les dépôts atmosphériques et leur effet sur la végétation forestière. Pour cela, l'évolution modélisée de la biogéochimie des sols a été couplée à des modèles liant la distribution des espèces végétales au climat et aux propriétés des sols. L'objectif de ce couplage consiste à reproduire l'évolution passée et prédire pour le 21^{ème} siècle l'évolution future des sols et de la biodiversité végétale en contexte forestier tempéré. Les besoins en modèles couplés robustes ont dans un premier temps conduit à une calibration de la méthodologie de modélisation à l'échelle de sites connus, permettant une

calibration et une validation des modèles biogéochimique et écologique. La mise en œuvre du modèle couplé biogéochimique-écologique a dans un premier temps été envisagée à l'échelle de sites pour assurer sa calibration et sa validation, avant d'envisager son extrapolation à l'échelle de territoires et d'écosystèmes.

La mise œuvre d'une méthode de modélisation permettant l'estimation de la sensibilité des écosystèmes et des charges critiques à grande échelle, qu'elle soit stationnaire ou dynamique, requiert le respect d'une succession d'étapes indispensables, telles que la calibration et la validation des modèles utilisés dans les conditions de l'étude. La construction de cette thèse, aussi bien dans son déroulement que dans sa rédaction, suit le fil conducteur du développement de la modélisation : depuis la définition et la recherche des données d'entrée nécessaires aux modèles, jusqu'à l'obtention des résultats finaux. Le choix de présenter en détail l'ensemble des étapes nécessaires à la modélisation a été fait pour cette thèse notamment pour assurer une reprise et/ou une reproductibilité de ce travail dans les développements futurs de la thématique abordée. Une rédaction complète et détaillée du chapitre « Matériel et méthodes » a été réalisée pour permettre au lecteur de balayer dans un premier temps l'ensemble des modèles et des données utilisés dans ce travail. De même, un soin particulier a été porté à la justification et à l'analyse de l'ensemble des données intégrées aux modèles et ce, tout au long des chapitres.

L'articulation de la thèse autour de ce fil conducteur constitué par la modélisation et ses contraintes doit permettre de faciliter la compréhension du travail réalisé qui articule modèles, thématiques, sources de données et échelles de travail.

Le présent manuscrit est composé de cinq chapitres. Le premier chapitre présente le contexte de l'étude, les objectifs recherchés ainsi que les principales problématiques qui se posent dans le cadre d'une modélisation des charges critiques à grande échelle. Le deuxième chapitre présente les méthodes de modélisation appliquées dans ce travail, ainsi que les outils et sources de données utilisés pour les mettre en œuvre.

Le chapitre 3 présente les étapes de calibration et de validation du modèle couplé biogéochimique – écologique ForSAFE-VEG, appliqué à l'échelle de trois sites bien instrumentés du réseau RENECOFOR. L'objectif de cette calibration sera de simuler l'évolution sur le long terme de la biogéochimie du sol d'une part, et l'évolution en cascade de la réponse de la végétation d'autre part, en lien avec les différents scénarios de dépôts et de changement climatique testés. L'application du modèle couplé à trois sites bien instrumentés permettra une calibration robuste du modèle couplé, dont les résultats seront comparés à ceux obtenus par modélisation à l'état stationnaire.

Le chapitre 4 prépare l'extrapolation à grande échelle de la modélisation à l'état stationnaire et de la modélisation dynamique couplée, en détaillant les sources de données disponibles pour étendre le champ d'application des modèles. Il a pour objectif le développement de modèles de distribution d'espèces combinant des variables édaphiques, climatiques, énergétiques et de nutrition qui permettront de s'affranchir de certains problèmes de calibration rencontrés avec d'autres modèles écologiques. Une des applications possibles de ces modèles sera de prédire la composition en espèces oligotrophes sur des sites à faible teneur en azote et sensibles aux dépôts atmosphériques.

Enfin, les différents modèles sont mis en œuvre à grande échelle au sein du chapitre 5, pour évaluer les charges critiques, les indices de qualité des habitats, et de sensibilité des écosystèmes.

L'ensemble de ce travail s'inscrit dans le cadre de projets menés par le point focal national (PFN) français, en charge de la modélisation et de la cartographie des charges critiques pour la France au sein du groupe de travail sur les effets (WGE) de la pollution atmosphérique du PIC M&C (Programme de Coopération Internationale de Modélisation et Cartographie, ICP-M&M en anglais). Le PIC M&C a en effet pour but de coordonner les travaux des différents pays européens pour développer de façon concertée les modèles et élaborer des cartes à l'échelle européenne illustrant l'évolution des charges critiques azotées sur les territoires nationaux. Les projets concernant les charges critiques portés par le CNRS et soutenus par l'ADEME ont donc un rayonnement international tant d'un point de vue fondamental que dans l'application concrète aux enjeux de réduction des émissions de polluants atmosphériques.

Chapitre 1

Contexte et objectifs

Cette étude a pour objet l'étude de l'évolution des écosystèmes forestiers et de leur dynamique dans un contexte de changements globaux de types physico-chimiques. Elle s'attachera plus particulièrement à analyser leurs réponses biogéochimique et écologique sous l'influence d'apports atmosphériques soufrés et azotés couplés au changement climatique.

1. Objets d'études

1.1. État des lieux des écosystèmes forestiers

Les forêts françaises sont dans leur grande majorité exploitées depuis des siècles. Les écosystèmes forestiers français peuvent donc être qualifiés de « semi-naturels ». Après des siècles de diminution, la superficie de la forêt française, dont le minimum avoisinant les 9 millions d'hectares fut atteint en 1830, a depuis lors presque doublé (Rousseau, 1990; Cinotti, 1996; Koerner *et al.*, 2000) pour atteindre aujourd'hui 16.7 millions d'hectares (IGN, 2017). Ce regain de superficie depuis 1830 peut être expliqué par deux facteurs principaux (Cinotti, 1996) :

- la diminution progressive de l'intensité d'exploitation des surfaces forestières, liée d'une part à la substitution du bois par des combustibles fossiles lors de la révolution industrielle (Viney, 1977), et d'autre part au recul de la construction navale en bois ;
- la baisse de la pression foncière sur les forêts en partie causée par une déprise agricole. Celle-ci est due aux pertes démographiques du XIX^{ème} siècle, à un exode rural, et à une amélioration du rendement des cultures nécessitant alors moins de terres.

Une partie des forêts françaises est donc issue d'une recolonisation naturelle ou de plantations réalisées sur d'anciennes terres agricoles, dont beaucoup ont été subventionnées par le Fond forestier national (Ranger *et al.*, 2000; Dupouey *et al.*, 2007). Les sols de ces boisements sont modifiés de façon pérenne, et gardent une trace sur le long terme de leur ancien usage agricole (Koerner *et al.*, 1997). Ils apparaissent en effet enrichis en phosphore et en calcium par rapport aux sols de forêts très anciennes, ces derniers étant relativement plus pauvres que des sols agricoles comparables (Ranger *et al.*, 2000). C'est également le cas pour l'azote, puisque d'anciennes terres agricoles des Vosges présentent un taux de nitrification plus élevé que des sols analogues jamais mis en culture (Jussy, 1998).

Mis à part le cas particulier des boisements sur d'anciens sols agricoles, les écosystèmes forestiers, dont le fonctionnement est proche d'un écosystème naturel, sont rarement

amendés. Les seuls apports extérieurs en ions et en molécules chimiques sont issus des retombées atmosphériques (Ranger *et al.*, 2005).

1.2. Les dépôts atmosphériques dans les écosystèmes forestiers

Les dépôts atmosphériques constituent le flux d'entrée le plus important de nombreux éléments dans les écosystèmes forestiers (Bartoli, 1986). En raison de leurs faibles intrants, les écosystèmes forestiers sont donc sensibles à une évolution des apports atmosphériques. Depuis la fin des années 1980 et les phénomènes de pluies acides à l'origine du dépérissement de nombreux peuplements (Schulze, 1989; Landmann and Bonneau, 2012), les bilans de flux d'éléments dans les écosystèmes ont été largement étudiés. Alors que les apports acidifiants ont diminué sur les écosystèmes terrestres en Europe et dans l'hémisphère nord (Cooper and Jenkins, 2003), les apports d'azote ne montrent pas de réduction significative (Wright *et al.*, 2001). Les forêts européennes reçoivent ainsi une quantité variable d'azote déposé par l'intermédiaire des pluviollessivats, oscillant entre 1 kg N.ha⁻¹.an⁻¹ et 70 kg N.ha⁻¹.an⁻¹ (Dise, Matzner and Forsius, 1998).

Les bilans minéraux à l'échelle des écosystèmes forestiers ont été largement étudiés, de manière à connaître les cycles des éléments majeurs en nutriments (Bartoli, 1986; Probst *et al.*, 1992; Ranger, 2001). Dans le cas de l'azote, le bilan de fertilité minérale s'écrit comme la somme des entrées et des sorties de l'écosystème. Les entrées sont constituées des apports atmosphériques totaux, de l'altération des minéraux du sol, de la fixation de l'azote atmosphériques, et de la présence d'amendements ou de fertilisants le cas échéant. Les sorties concernent les exportations lors des récoltes, les pertes par drainage, la dénitrification de l'azote (Probst *et al.*, 1992; Ranger *et al.*, 2000).

L'augmentation des dépôts azotés sur les écosystèmes engendre une augmentation de la quantité d'azote inorganique disponible dans les couches supérieures du sol. Cet accroissement apparaît à court terme, excepté sur les tourbières, marais et bas-marais. Cette augmentation de la quantité d'azote disponible conduit progressivement à une augmentation de la croissance et de la production de biomasse par les plantes, principalement dans les zones d'ordinaire pauvres en azote. L'augmentation de la production annuelle d'une litière présentant de fortes concentrations en azote conduit alors à l'accroissement progressif du processus de minéralisation de l'azote, aboutissant lui aussi à une hausse de la croissance des plantes. Ce cycle illustre parfaitement l'impact en cascade de l'azote sur le fonctionnement des écosystèmes. Dans ce cas, les effets de l'azote sur la croissance des plantes peuvent être considérés comme positifs, puisqu'un taux de minéralisation plus élevé de l'azote peut conduire à un taux de prélèvement accru par les plantes. Ce constat est toutefois à nuancer en fonction des conditions de nutrition rencontrées sur l'écosystème, et du cortège floristique qui le caractérise.

1.3. Risques pour les écosystèmes

L'azote est l'élément limitant de la croissance des espèces végétales dans de nombreux écosystèmes naturels et semi-naturels terrestres, et plus particulièrement dans le cas de conditions oligotrophes ou mésotrophes (Bobbink and Hettelingh, 2011). Cependant, dans le cas où les apports en azote inorganiques sont très élevés, la capacité d'assimilation d'azote par l'écosystème est dépassée (Aber *et al.*, 1995). Ainsi, les apports en azote réactif, par l'intermédiaire des dépôts atmosphériques, peuvent potentiellement participer à une réduction de la richesse spécifique en favorisant des espèces nitrophiles (Stevens *et al.*, 2004). De fait, des études ont montré une augmentation de la présence d'espèces nitrophiles, conjointement à un déclin d'espèces oligotrophes, sur des tourbières, prairies et forêts européennes depuis la fin des années 1950 (Bobbink *et al.*, 1998; Lee and Caporn, 1998; Diekmann and Lawesson, 1999)

Les écosystèmes soumis à des dépôts azotés intermédiaires sont susceptibles de ne pas développer de symptômes de dépérissement. Cependant, le cycle de l'azote interne à l'écosystème peut potentiellement être modifié et conduire à une élévation du taux de nitrification important à l'origine d'une hausse de la quantité de nitrates dans les eaux de ruissellement et dans la solution du sol (Aber *et al.*, 1995). Les dommages subis par les écosystèmes en raison d'excès d'azote chroniques peuvent s'apparenter à un déséquilibre des flux de nutriments, une eutrophisation des eaux de ruissellement, ainsi qu'une acidification des sols et un dépérissement des peuplements forestiers (Nihlgaard, 1985; Van Breemen and Van Dijk, 1988).

Il a été montré que les dépôts atmosphériques azotés constituent aujourd'hui une menace majeure pour les écosystèmes (Sala *et al.*, 2000), notamment via leur influence sur la richesse spécifique (Thimonier *et al.*, 1992; Stevens *et al.*, 2004) et la composition des communautés végétales (Krupa, 2003; Gilliam, 2006; Bobbink *et al.*, 2010), impactant ainsi directement la biodiversité végétale.

Des modifications du fonctionnement des écosystèmes forestiers ont également été observées en lien avec le changement climatique. Des changements de biodiversité, ainsi qu'un impact des élévations de température sur la croissance et la productivité des plantes ont pu être reliés au changement climatique (Lenoir *et al.*, 2010; Bertrand *et al.*, 2011; Crabbe *et al.*, 2016).

Enfin, une conjonction des effets des dépôts atmosphériques et du changement climatique sur les écosystèmes est également à l'origine de perturbations, notamment observées sur la biogéochimie du sol, sur le fonctionnement et l'équilibre des grands cycles biogéochimiques, et par voie de conséquence sur la diversité spécifique (Rustad *et al.*, 2001; Butler *et al.*, 2012; Guntiñas *et al.*, 2012).

Les dépôts atmosphériques et le changement climatique influent donc de manière indépendante ou combinée sur le fonctionnement des écosystèmes.

2. Caractérisation de la pollution atmosphérique

2.1. Les sources d'émissions

Les contaminants chimiques présents dans les retombées atmosphériques influant sur le fonctionnement des écosystèmes se présentent sous la forme de particules et de molécules émises dans l'atmosphère par des sources d'émission variées. Les éléments chimiques émis directement par les sources sont qualifiés de « primaires ». Ils peuvent, au gré de processus physico-chimiques dans l'atmosphère, être à l'origine de la formation de contaminants dits « secondaires ». Dans les deux cas, ces contaminants peuvent être transportés sur de plus ou moins longues distances par le biais des courants de circulation atmosphériques, jusqu'à leur déposition sous forme de retombées sèches ou humides.

Les sources d'émissions peuvent être distinguées en deux grands types que sont les sources naturelles et les sources anthropiques. Cependant, certaines sources dites naturelles peuvent voir leurs émissions influencées par les activités anthropiques. La séparation entre les deux s'avère donc parfois délicate.

Lors des inventaires d'émissions, la quantité de substances chimiques émises est estimée par secteur d'activité, pour une période et une zone géographique données. Ces inventaires d'émissions doivent nécessairement considérer l'ensemble des types de sources, et respecter une méthodologie harmonisée et documentée pour permettre une comparabilité des résultats. Ils peuvent être réalisés à différentes échelles spatiales (mondiale, nationale ou régionale). En France, le CITEPA (Centre Interprofessionnel Technique d'Études de la Pollution Atmosphérique) est l'organisme en charge de ces inventaires. Le format de restitution des émissions de type SECTEN (Secteurs Économiques et Énergie) permet une identification aisée des acteurs socio-économiques sur les évolutions des émissions par secteur d'activité.

2.1.1 Sources anthropiques

Les contaminants responsables de processus d'acidification et d'eutrophisation sur les écosystèmes correspondent aux émissions dans l'atmosphère de molécules de type SO_2 , NO_x et NH_3 . A l'échelle globale, les émissions anthropiques de SO_2 et NO_x sont principalement

issues de la combustion des énergies fossiles (charbon, gaz naturel, pétrole) et de la combustion de biomasse dans le cas du chauffage domestique par exemple (CITEPA, 2017). A l'échelle mondiale, les émissions de SO₂, maximales dans les années 1970, ont entamé une diminution depuis les années 2000. Les émissions de NH₃ sont quant à elles principalement liées à l'agriculture et à l'élevage.

Cependant, une augmentation potentielle des dépôts azotés pourrait voir le jour dans un futur proche, en lien avec l'accroissement de la population mondiale conduisant à une augmentation de la demande en nourriture et en énergies fossiles (Tilman *et al.*, 2002; Dentener *et al.*, 2006)

2.1.2 Sources naturelles

Les sources non-anthropiques, dites naturelles, correspondent aux apports biogéniques, marins, terrigènes, volcaniques et dus à la foudre. Différents groupes de sources biogéniques peuvent être distingués (Simpson *et al.*, 1999). En, premier lieu, les sols engendrent des émissions de gaz azotés (NO, N₂ et N₂O) (Levine *et al.*, 1996; Galy-Lacaux *et al.*, 2008) et soufrés via des processus microbiens (Williams *et al.*, 1992; Bouwman *et al.*, 1995). Les cours d'eau et océans engendrent des émissions de gaz soufrés principalement sous forme de diméthylsulfure et d'ammoniac. Les apports biologiques concernent aussi les ions utilisés dans les processus physiologiques, en particulier les ions K⁺ et Mg²⁺.

Les émissions d'origine océanique sont constituées d'une précipitation d'ions en fonction de l'humidité de l'air. Ces ions (Cl⁻, Na⁺, Mg²⁺, Ca²⁺, K⁺ et SO₄²⁻) (Finlayson-Pitts and Pitts, 1986), entrant dans la composition chimique des embruns marins peuvent également rester en phase liquide (Sigg *et al.*, 1994).

Les apports terrigènes concernent des particules issues de l'érosion éolienne de la croûte continentale dépourvue de couverture végétale. Les principales zones de génération de poussières sont les zones arides et semi-arides. Les poussières générées dans ces zones (Sahara par exemple) sont susceptibles d'être transportées sur de longues distances, puisqu'elles atteignent régulièrement l'Europe (Rogora *et al.*, 2004).

L'activité volcanique est quant à elle à l'origine de l'émission d'une quantité importante de particules dans l'atmosphère, ainsi que de gaz soufrés et chlorés.

L'activité électrique liée aux orages produit enfin des gaz azotés de type NO_x.

2.2. Le transport et la pollution longue distance

Les substances polluantes émises dans l'atmosphère sont soumises aux courants et à la turbulence atmosphérique, pouvant entraîner leur dispersion sur de longues distances. Lorsque la circulation atmosphérique n'est pas active, les concentrations ambiantes locales en polluants augmentent rapidement à l'échelle locale. Différents facteurs peuvent affecter la dispersion des polluants (Pascaud, 2013) :

- la réactivité et la solubilité du polluant,
- le type et les caractéristiques des sources,
- la topographie et les caractéristiques structurelles des paysages,
- le climat et la météorologie.

Les émissions en provenance de grandes installations de combustion, ou bien de sources plus modestes mais plus nombreuses (ex. : les sources résidentielles), engendrent des impacts sur des zones éloignées des points d'émissions. Les caractéristiques du relief environnant les sources, comme la présence d'un massif montagneux, auront des effets sur la dispersion des polluants et vont déterminer leurs distributions spatiales et temporelles. La météorologie locale est également capable de provoquer des changements très importants de concentrations ambiantes en polluants comme par exemple les zones d'inversion thermique où les polluants s'accumulent.

Les variations spatiales et temporelles des concentrations de polluants atmosphériques sont multi-influencées. Les causes de modifications de leur concentration dans les couches de l'atmosphère peuvent être la variabilité des sources émettrices, les taux de conversion issus de réactions chimiques dans l'atmosphère, la météorologie et les processus de déposition. Les composés azotés sous forme oxydée sont transportés sur de plus longues distances que les composés sous forme réduite. L'ordre de grandeur des distances de transport pour le NO_x et les particules fines submicroniques est de 75 à 1000 km, et de 20 à 100 km pour le NH_3 en phase gazeuse.

Les retombées de polluants atmosphériques sur les surfaces peuvent se faire sous la forme de retombées humides, qui concernent les processus de précipitations liquides totales par lesquels les contaminants sont transférés de l'air à la surface terrestre : pluie, neige, grêle, rosée ou brouillard.

Les dépôts secs concernent les processus par lesquels les polluants sont transférés, sous forme gazeuse et particulaire, de l'air à la surface terrestre, à la végétation ou à toute autre surface sans intervention des précipitations liquides totales.

2.3. Émissions soufrées et azotées : situation actuelle et conséquence sur les dépôts

En France, les émissions de dépôts atmosphériques sont mesurées et analysées par le CITEPA. La figure 1 présente l'évolution des émissions anthropiques en SO₂, NO_x et NH₃ depuis la fin des années 60 et 80, en fonction des différents secteurs d'activité émetteurs de ce genre de contaminants.

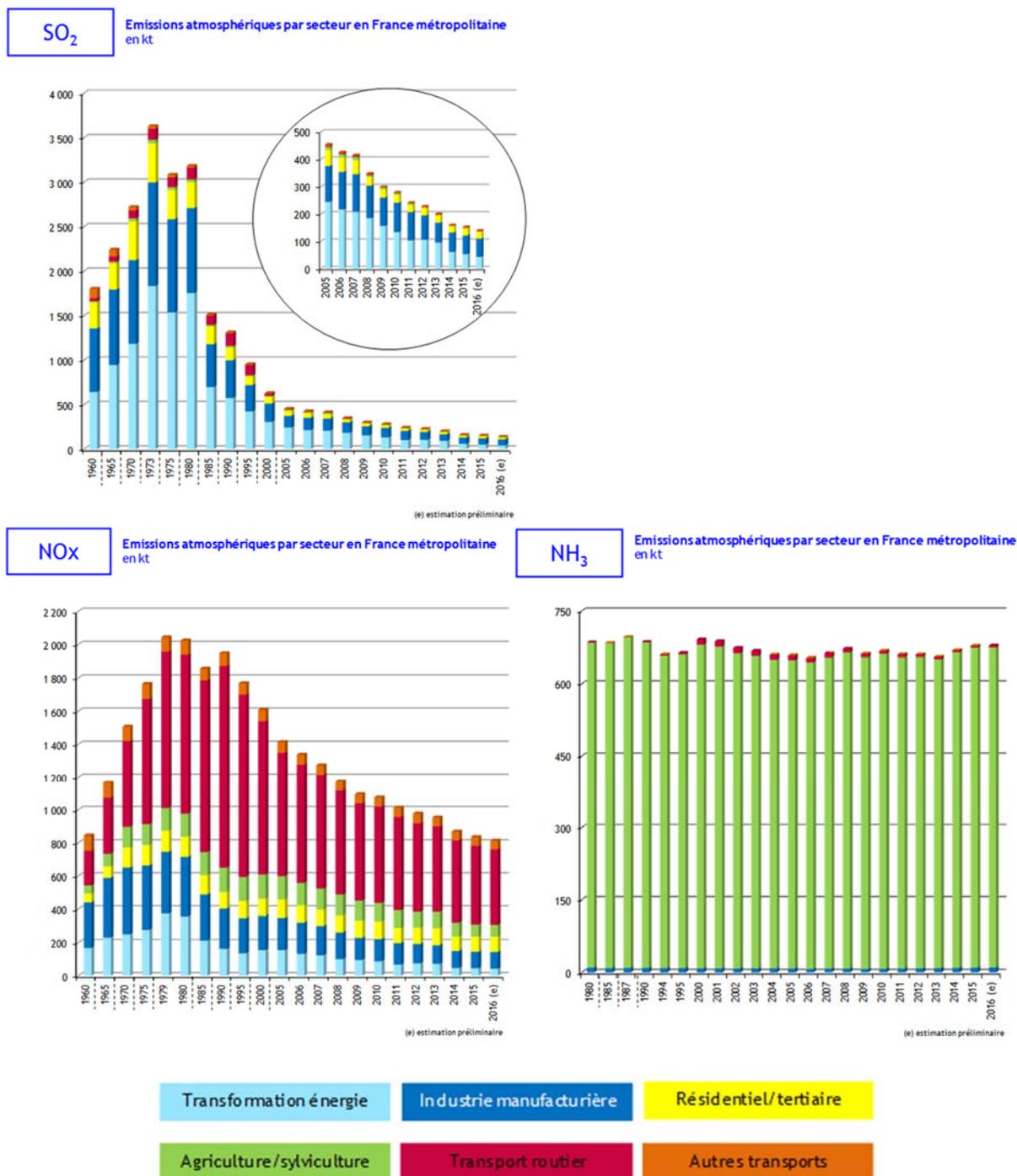


Figure 1 : Évolution des émissions soufrées et azotées en France (source : CITEPA – Format SECTEN, 2017)

L'analyse de ces graphiques montre des évolutions différentes entre les émissions de soufre et les émissions azotées. Si les émissions de soufre ont été réduites de plus de 90% entre 1975 et aujourd'hui, cette diminution d'émission n'est que de l'ordre de 60% pour les NO_x. La différence entre les deux peut être attribuée au plus grand nombre de formes prises par l'azote dans l'atmosphère, et à la complexité de son cycle puisqu'il interagit avec tous les compartiments de l'écosystème (ex. sol, plantes, micro-organismes) (Galloway *et al.*, 2008). Des émissions secondaires liées à des processus physico-chimiques plus nombreux et variés sont ainsi à l'origine d'une plus grande diversité de molécules azotées émises. La réduction de ces émissions, en comparaison avec celles du soufre, s'avère donc beaucoup plus complexe.

Les émissions de NH₃, dont la source d'émission principale est l'agriculture est l'élevage, n'ont au contraire des deux autres que très peu diminué. Il est même possible de constater qu'elles sont restées constantes au fil des années. La cause de cette stabilité peut être rattachée aux habitudes et pratiques de production agricole, ancrées dans les mentalités, et extrêmement difficiles à faire changer.

Les taux de déposition en azote observés en Europe de l'ouest sont parmi les plus élevés au monde (Galloway *et al.*, 2008). Même si de légères baisses de dépôts ont pu être observées dans certaines régions depuis quelques années (Fagerli and Aas, 2008), ils restent cependant élevés dans beaucoup d'autre régions, entraînant un dépassement des charges critiques dans plusieurs parties de l'Europe (Galloway *et al.*, 2008).

En ce qui concerne le soufre, son taux de déposition a augmenté à partir de la fin du XIX^{ème} siècle jusqu'à connaître un pic en 1980. Depuis lors, des mesures de restriction des émissions prises à l'échelle de l'Europe lors des accords d'Helsinki (1985) ou Oslo (1994) ont permis réduire de près de 60% les émissions de soufre en Europe entre 1980 et 1997 (Simpson *et al.*, 1999; Stern, 2005).

3. Démarche et objectifs de l'étude

3.1. Approche de modélisation

Le concept de charges critiques d'acidité est apparu au cours des années 1980, à la suite de la signature de la convention de Genève en 1979 (CLRTAP). Appliqué à des sites généralement placés sous couvert forestier (Probst *et al.*, 1990; Kurz *et al.*, 2001; Party *et al.*, 2001b), ce concept est également utilisé pour l'étude de milieux ouverts tels que les écosystèmes prairiaux, et permet de disposer d'une information simple et quantitative sur le seuil maximal de polluants acceptable par l'écosystème (Li and McNulty, 2007). La définition générale de la charge critique, acceptée et reconnue dans la littérature est celle proposée par Nilsson et Grennfelt (1988). La charge critique correspond alors à « la valeur quantitative d'exposition d'un écosystème à un ou plusieurs contaminants, en dessous de laquelle aucun effet significatif indésirable n'apparaît sur une composante sensible de l'écosystème, en l'état actuel des connaissances ».

Les charges critiques permettent ainsi une estimation de la sensibilité des écosystèmes, en termes de dépôt maximal acceptable, vis-à-vis d'un contaminant donné. Dans le cadre de la convention, les charges critiques pour les différents polluants atmosphériques considérés sont régulièrement évaluées et cartographiées par chacun des pays signataires. Comme montré plus haut, les émissions et dépôts atmosphériques d'azote sont devenus d'importance primordiale durant les dernières décennies en raison de ses multiples sources, de sa spéciation, de la complexité de son cycle et de sa faculté à interagir dans et avec tous les compartiments d'un écosystème (sol, plantes, micro-organismes, ...) (Bobbink *et al.*, 2010; van Dobben and de Vries, 2010). Il a de plus été montré que les dépôts atmosphériques azotés impactent directement la biodiversité végétale (Stevens *et al.*, 2010), ce qui en fait aujourd'hui une menace majeure pour les écosystèmes (Sala *et al.*, 2000). Malgré les mesures de réduction des émissions atmosphériques d'azote prises et ratifiées dans le cadre de la convention de Genève de 1979, ces émissions (et par voie de conséquence les dépôts atmosphériques) n'ont pu être réduites dans les mêmes proportions que celles du soufre.

En effet, les dépôts atmosphériques de soufre, dont les conséquences les plus importantes dans les années 70, 80 et 90 se sont manifestées sous la forme de pluies acides et d'une acidification majeure des écosystèmes (Thimonier *et al.*, 1994; Party, 1999; Hettelingh *et al.*, 2007), ont quant à eux pu être réduits de manière importante suite à ces mesures de réduction des émissions.

De ce fait, ce travail portera principalement sur l'étude et la modélisation des charges critiques azotées à l'échelle des écosystèmes forestiers français, et dans une moindre mesure sur

l'impact des charges critiques de soufre. L'azote et le soufre sont deux éléments qui jouent un rôle important dans les processus d'acidification et d'eutrophisation des milieux, dont les charges critiques permettent de déterminer le seuil maximal de dépôt supporté par un écosystème donné.

3.2. Objectifs et questions posées

Ce projet de thèse s'inscrit complètement dans ce contexte de modélisation et de cartographie des charges critiques et de l'impact des dépôts azotés sur les écosystèmes forestiers à l'échelle européenne. Il est réalisé au sein du PFN français, en relation directe et soutenue avec l'ensemble des autres pays formant le groupe de travail sur les effets, et participant aux appels à données annuels du CCE.

Afin de répondre aux objectifs de résultats établis par le CCE, et dans le but de prédire au mieux l'évolution des écosystèmes forestiers français en réponse aux dépôts atmosphériques azotés dans un contexte de changement climatique, ce travail s'est attaché à mettre en œuvre une méthodologie de modélisation couplée dynamique des charges critiques d'acidité, d'eutrophisation et de biodiversité à grande échelle. Deux grands types de modélisation ont ainsi été développés, calibrés et testés sur des écosystèmes forestiers :

- une modélisation à l'état stationnaire à l'aide d'un modèle dédié
- une modélisation dynamique à l'aide d'un modèle couplé

L'adaptation et la calibration de ces modèles aux conditions pédoclimatiques françaises a nécessité plusieurs phases de tests, d'abord à l'échelle de sites forestiers connus, puis à l'échelle d'écosystèmes distribués sur l'ensemble du territoire.

Le développement de modèles de distribution d'espèces à large échelle a permis d'adapter un principe de modélisation déjà existant, dans le but de modéliser au mieux la réponse des écosystèmes aux changements globaux.

Les principaux objectifs de ce travail concernent donc la possibilité de modéliser, avec la plus grande précision possible, la réponse des écosystèmes forestiers français à des variations de conditions environnementales dans un contexte de changement global. Pour ce faire, la modélisation à l'état stationnaire et la modélisation dynamique, utilisées lors de ce travail, doivent être calibrées et validées sur les sites et écosystèmes d'étude. L'extrapolation de ces méthodes de modélisation, permettant un changement d'échelle des sites aux écosystèmes, constitue l'objectif principal de ce travail, puisqu'il garantit la possibilité de modéliser et cartographier les charges critiques et la réponse des écosystèmes à l'échelle de la France.

Ce travail propose de répondre aux problématiques suivantes :

- Est-il possible de simuler la réponse biogéochimique et écologique d'écosystèmes forestiers à une combinaison de scénarios de dépôts atmosphériques et de changement climatique sur le long terme ?
- Quelle méthode utiliser pour réaliser le changement d'échelle et passer des sites aux écosystèmes forestiers à l'échelle du territoire ?
- Quels sont les impacts combinés des dépôts atmosphériques et du changement climatique sur la biogéochimie et l'écologie des écosystèmes ?
- Quels risques pour les écosystèmes ?

Chapitre 2

Matériel et méthodes

La complexité des cycles biochimiques de l'azote, ainsi que son importance dans l'équilibre de fonctionnement de la plupart des systèmes vivants, imposent une compréhension la plus précise possible des mécanismes en jeu. Or, l'explication de nombreux phénomènes/processus/mécanismes régissant le monde du vivant est permise, dans une grande majorité des cas, grâce à des observations expérimentales ou *in situ*. L'analyse répétée dans le temps et l'espace de relations « cause – conséquence » peut en effet permettre de comprendre le déroulement des phénomènes naturels majeurs. Malheureusement, bien que fiables et nécessaires, l'observation et l'expérimentation directes ne sont pas toujours suffisantes ou envisageables pour expliquer certains phénomènes complexes se déroulant et n'étant détectable que sur des échelles de temps longues. L'apport de la modélisation s'avère alors important pour permettre d'estimer certains résultats. C'est le cas pour notre approche. Les cycles naturels de l'azote, et l'ampleur des phénomènes en jeu entre l'émission d'une molécule chimique et la réponse biogéochimique et écologique d'un écosystème à des dépôts atmosphériques d'azote, font des modèles des outils très utiles pour permettre d'estimer à long terme l'impact de ces dépôts.

L'objectif de ce chapitre est de présenter les méthodes mises en œuvre afin d'étudier l'impact des dépôts atmosphériques azotés sur le fonctionnement des écosystèmes forestiers français. Notre démarche étant basée sur l'utilisation de la modélisation, la première partie de ce chapitre s'attachera à présenter les différents types de modèles ayant été utilisés pour notre approche. Cette présentation permettra en particulier de distinguer les modèles de type stationnaire des modèles dynamiques, lesquels présentent l'avantage de prédire l'évolution d'un phénomène de manière continue dans le temps, et d'intégrer en permanence l'impact du changement de conditions initiales sur les résultats de simulation obtenus.

Ces modèles nécessitent pour fonctionner un nombre important de données d'entrée plus ou moins complexes, permettant la mise en œuvre des simulations. Dans le domaine de l'écologie forestière, ces données concernent aussi bien le compartiment sol que l'ensemble des caractéristiques phytoécologiques des écosystèmes, l'autécologie des espèces végétales, et toutes les informations relatives au climat, à la pollution atmosphérique et à la gestion forestière. Elles doivent également être disponibles dans le champ d'application du modèle. C'est pourquoi nous nous sommes appuyés dans cette étude sur un réseau de placettes extrêmement bien suivies et instrumentées, permettant d'accéder à l'ensemble des données d'entrée nécessaires à l'application des modèles. La majeure partie des variables est mesurée sur les placettes permanentes composant le réseau RENECOFOR géré par l'ONF. Afin de compléter ce premier jeu de variables, des données supplémentaires en provenance de sources différentes (IGN, Météo France, Muséum...) ont également été compilées et utilisées. La présentation détaillée des sites d'études appartenant au réseau RENECOFOR fait l'objet de la deuxième partie de ce chapitre. Quant à la troisième partie, elle s'attachera à présenter et à détailler l'ensemble des données utilisées lors des exercices de modélisation réalisés, ainsi que leurs différentes sources de provenance et méthodes d'acquisition.

Enfin, un des grands intérêts des modèles réside dans leur capacité à intégrer différents scénarios d'évolution des conditions environnementales lors de l'estimation de la réponse des écosystèmes. Dans notre cas, la capacité de réponse des espèces végétales aux futures quantités d'azote atmosphérique déposées a été testée à travers l'intégration de deux scénarios de dépôt : un premier scénario « optimiste » anticipant une diminution des quantités d'azote atmosphérique déposées grâce à la mise en œuvre et au respect de mesures contraignantes de limitation des émissions ; et un second scénario plus « pessimiste » dans lequel les quantités d'azote déposées seraient seulement stabilisées dans un futur proche, et avoisineraient les quantités déposées que l'on connaît actuellement. Des scénarios de changement climatique calculés à l'échelle régionale par des modèles français et européens ont aussi été inclus dans cette étude. Ces modèles (de type RCP), nommés RCP2.6, RCP4.5 et RCP8.5, ont permis de tester différentes évolutions de température, résultant de trois forçages radiatifs, respectivement égaux à 2.6, 4.5 et 8.5 W.m⁻². La dernière partie de ce chapitre sera consacrée à la présentation détaillée de ces scénarios, et à la présentation de leur intégration au sein du modèle global pour en définir et modifier les conditions environnementales d'application.

1. Modèles de charges critiques

La réponse aux principales questions posées dans cette thèse, présentées au sein du chapitre précédent, nécessite l'analyse et la compréhension des effets du phénomène global couramment nommé « pollution atmosphérique » sur les écosystèmes. Cette étape passe par l'utilisation de modèles permettant d'estimer la valeur des « charges critiques » (Nilsson and Grennfelt, 1988), déterminée par la sensibilité des écosystèmes. Ce travail est par conséquent organisé autour d'un outil apte à quantifier la sensibilité des écosystèmes, sur lequel reposent l'ensemble des raisonnements et méthodes mis en œuvre.

Deux types de charges critiques sont de nos jours utilisés afin de quantifier les effets à long terme de la pollution atmosphérique sur les écosystèmes. Le premier d'entre eux, le plus ancien (Sverdrup and De Vries, 1994; Bobbink and Roelofs, 1995; Bobbink and Hettelingh, 2011) dénommé « charges critiques classiques », est relatif à des modèles stationnaires et concerne les charges critiques d'acidité et d'azote eutrophisant (désignées par CL_{acid} dans la suite de ce manuscrit). Le second, dont l'utilisation est plus récente (Posch *et al.*, 2011) est relatif à des modèles dynamiques combinant des processus biogéochimiques à des processus plus écologiques de manière à donner plus d'importance à des indicateurs biologiques (comme les espèces végétales) et à leurs caractéristiques. Il s'agit alors du concept de « charges critiques de biodiversité » (désignées ci-après par CL_{bdiv} dans la suite de ce manuscrit).

Ces deux types de modèles d'approche des charges critiques sont détaillés dans les deux parties de ce premier paragraphe.

1.1. Les charges critiques dites « classiques » pour l'azote et le soufre

L'estimation et la modélisation des charges critiques dites classiques peuvent s'effectuer, dans un premier temps, à l'aide d'un modèle stationnaire utilisant des équations de bilan de masse simples.

1.1.1 Le modèle stationnaire SMB

Le modèle SMB (pour Steady state Mass Balance model) est un modèle stationnaire de calcul et d'évaluation des charges critiques. Il est très largement utilisé en Europe et considéré comme le modèle de référence dans le cadre de la Convention de Genève sur la pollution transfrontalière longue distance (LRTAP : Long-Range Transboundary Air Pollution) (Sverdrup and De Vries, 1994; Posch *et al.*, 1995). Il a été établi à l'origine pour l'estimation des charges critiques d'acidité principalement liées au soufre pour les écosystèmes forestiers sur sols et roches silicatées acides, mais peut être appliqué à tous les types d'écosystèmes par intégration de critères chimiques et de limites adéquats. Il est basé sur une limite critique de concentration. SMB est un modèle à un seul compartiment, dans lequel le sol est traité comme s'il était composé d'une seule et même couche homogène. De plus, la profondeur de sol considérée dans le modèle est équivalente à une profondeur théorique de prospection racinaire (i.e. 20 cm).

Cette simplification permet de négliger les effets des cycles de nutriments, et de s'intéresser principalement au prélèvement net de nutriments nécessaires à la croissance des plantes (CLRTAP, 2004).

Comme tout modèle stationnaire, le modèle SMB nécessite pour fonctionner des variables d'entrée dont les valeurs sont obtenues en prenant la moyenne sur le long terme des mesures issues d'études réalisées aux échelles nationale et régionale, ou sur des sites ponctuels (Kurz *et al.*, 2001). Dans un contexte d'étude dont l'objet central est l'écosystème forestier, l'utilisation de moyennes sur le long terme renvoie en réalité à des périodes dont la durée est de l'ordre de la centaine d'années, ce qui correspond environ à la durée d'une rotation en sylviculture (en fonction des essences). De plus, le raisonnement à long terme permet de s'affranchir de variations climatiques à court terme tels que certains événements épisodiques ou saisonniers, puisqu'ils sont supposés être implicitement pris en compte lors du l'établissement de moyennes. Enfin, les processus d'interactions au sein de l'écosystème tels

que la compétition inter-espèces, l'effet du gibier ou les perturbations biologiques et sanitaires ne sont pas pris en compte dans ce modèle (CLRTAP, 2004).

La finalité principale du modèle SMB est le calcul des seuils de dépôts maximums garantissant l'intégrité de l'écosystème en fonction de ses caractéristiques, au-dessous desquels aucun effet néfaste sur les composantes sensibles des écosystèmes n'apparaît. Ces charges critiques sont établies par une succession d'équations détaillées, ainsi que l'ensemble des méthodes de calcul utilisées, au sein du Mapping Manual édité par le centre de coordination sur les effets (CCE), et élaborées de façon concertée par les groupes d'experts de chaque pays impliqués dans le cadre de la convention. Ainsi, un modèle commun faisant consensus est utilisé, et appliqué aux écosystèmes propres à chaque pays. Les données d'entrée nécessaires à la mise en place de ces bilans globaux sont les paramètres écosystémiques caractérisant le site ou la zone étudiée.

Plusieurs auteurs ont déjà présenté et détaillé les méthodes utilisées pour comprendre et déterminer les charges critiques d'acidité et d'azote eutrophisant à l'état stationnaire dans la littérature (Sverdrup and De Vries, 1994; Posch *et al.*, 1995; Aherne and Farrell, 2002; CLRTAP, 2004). Des travaux basés sur l'utilisation du modèle SMB ont également permis d'estimer la valeur des charges critiques dites "classiques" sur les écosystèmes forestiers français (Party *et al.*, 2001a; Moncoulon *et al.*, 2004, 2007). Une brève description des équations les plus importantes et des points clés permettant la compréhension de ce modèle sera donc réalisée dans ce chapitre.

Principe général

Le principe de la modélisation à l'état stationnaire repose sur l'établissement de bilans de masse relatifs aux flux d'eau et de matière. Ces bilans sont supposés être à l'équilibre entre les flux d'entrées (dépôts atmosphériques) et de sorties (lessivage et prélèvements par la biomasse) de l'écosystème. L'équation simplifiée (entrées = séquestration + sorties) du bilan d'azote dans le compartiment du sol de l'écosystème considéré prend la forme suivante (Équation 1).

$$N_{\text{dep}} = N_i + N_u + N_{de} + N_{le} \quad (\text{Éq. 1})$$

avec N_{dep} la quantité totale d'azote déposée, N_i la part d'azote immobilisée sur le long-terme par la matière organique du sol, N_u la quantité nette d'azote exportée par prélèvement de biomasse (végétale ou animale), N_{de} le flux d'azote dénitrifié en direction de l'atmosphère, N_{le} la quantité d'azote lessivé au-dessous de la zone de prospection racinaire.

Charges critiques d'acidité

Les charges critiques d'acidité sont définies par trois variables, que sont la charge critique maximale pour le soufre ($CL_{\max}(S)$), la charge critique maximale pour l'azote ($CL_{\max}(N)$), et la charge critique minimale pour l'azote $CL_{\min}(N)$, atteinte lorsque la quantité d'azote déposée est inférieure à l'ensemble des puits d'azote.

La *charge critique maximale de soufre* $CL_{\max}(S)$ correspond à la charge critique d'acidité en considérant un dépôt d'azote nul, c'est-à-dire lorsque seul le soufre contribue au processus d'acidification. Elle est définie afin de prendre en compte les éventuels effets tampon sur les dépôts et les prélèvements de cations basiques de la croissance de la végétation (Équation 2).

$$CL_{\max}(S) = BC_w - ANC_{le,crit} + Bc_{dep} - Bc_u \quad (\text{Éq. 2})$$

BC_w la quantité de cations (Na compris) libérée par le processus d'altération ; Bc_{dep} les dépôts totaux (sec + humide) annuels de cations basiques non marins ($Bc = Ca + Mg + K$) ; Bc_u le prélèvement net annuel de cations basiques et $ANC_{le,crit}$ le flux drainé de capacité à neutraliser les acides (Acid Neutralizing Capacity) critique, définie comme la différence entre la somme des cations basiques et la somme des anions acides. Les suffixes *dep*, *w*, *u* désignent le dépôt (« deposition »), l'altération (« weathering ») et le prélèvement (« uptake ») des cations, respectivement.

La *charge critique maximale en azote* $CL_{\max}(N)$ correspond à la charge critique d'acidité lorsqu'on considère que seul l'azote entre en compte dans le processus d'acidification (c'est-à-dire lorsque l'apport en soufre est considéré comme nul) (Posch *et al.*, 1995; CLRTAP, 2004). Le modèle de charge critique maximal en azote est équivalent à celui du soufre, mais tient compte dans ce cas des processus de prélèvement et d'immobilisation d'azote. L'équation de la charge critique maximale en azote acidifiant est de la forme suivante (Équation 3) :

$$CL_{\max}(N) = CL_{\max}(S) + CL_{\min}(N) \quad (\text{Éq. 3})$$

$$\text{où } CL_{\min}(N) = N_u + N_i$$

avec N_u la quantité nette d'azote prélevée annuellement par la végétation, N_i la quantité d'azote immobilisé annuellement dans le sol. Ces deux grandeurs sont indépendantes des dépôts atmosphériques azotés, et uniquement dues aux processus de séquestration et d'utilisation de l'azote par l'écosystème.

Le calcul des charges critiques maximales d'acidité pour le soufre et l'azote nécessitent, comme montré par les équations 2 et 3, de disposer d'une estimation des paramètres relatifs : aux dépôts, à la lixiviation, au prélèvement des cations basiques ; au prélèvement et à l'immobilisation de l'azote dans le sol ; ainsi qu'à la valeur critique de la capacité à neutraliser

les acides ($ANC_{le,crit}$). Les équations et le détail de ces paramètres ont largement été décrits dans la littérature, et particulièrement au sein du Mapping Manual (CLRTAP, 2004). Ils ne seront donc pas représentés ici.

Les charges critiques d'acidité peuvent ainsi être représentées graphiquement (Figure 2).

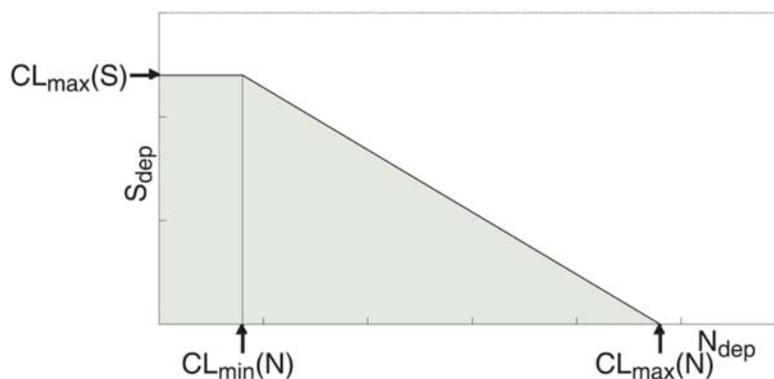


Figure 2 : Fonction de la charge critique en soufre et azote acidifiant. L'aire sous la courbe marque la présence des couples de valeurs de S et N déposés dont résulte une ANC supérieure à l'ANC critique, à l'origine d'un non dépassement de la charge critique. Les couples (S,N) situés en dehors de l'aire grisée sont responsables d'un dépassement de la charge critique, à l'origine d'impacts néfastes pour l'écosystème

Charges critiques en azote eutrophisant

Contrairement aux charges critiques d'acidité, la charge critique en azote eutrophisant est définie par une seule variable ($CL_{nut}(N)$) (Posch *et al.*, 2001). Elle s'exprime sous la forme suivante (Équation 4) :

$$CL_{nut}(N) = N_i + N_u + \frac{N_{le(acc)}}{1 - f_{de}} \quad (\text{Éq. 4})$$

avec $0 \leq f_{de} < 1$ la fraction d'azote dénitrifié caractéristique de chaque site.

L'estimation de $CL_{nut}(N)$ nécessite la définition d'une valeur limite acceptable pour la lixiviation de l'azote ($N_{le(acc)}$). Ce flux dépend de la nature de l'élément sensible de l'écosystème devant être protégé, et des effets néfastes qui doivent être évités. Il peut être calculé à l'aide de l'équation 5, ou estimé à l'aide d'observations *in situ* (Tableau I).

$$N_{le(acc)} = Q \cdot [N]_{acc} \quad (\text{Éq. 5})$$

avec Q le drainage percolant dans la zone de prospection racinaire (exprimé en $\text{m}^3 \cdot \text{ha}^{-1} \cdot \text{yr}^{-1}$), et $[N]_{acc}$ la concentration acceptable en azote (exprimée en $\text{eq} \cdot \text{m}^{-3}$), appelée limite critique. $N_{le(acc)}$ est exprimé en $\text{eq} \cdot \text{ha}^{-1} \cdot \text{yr}^{-1}$.

Des séries d'observations réalisées sur le long-terme à l'échelle de sites ou de bassins versants permettent d'estimer des valeurs moyennes annuelles de limite acceptable. Ces observations doivent refléter les conditions rencontrées sur des écosystèmes les moins influencés et les plus « naturels » possibles, pour pouvoir être appliquées à l'estimation de charges critiques telles que définies par la CLRTAP. En l'absence de données nationales suffisantes pour établir des moyennes mensuelles sur le long-terme, des valeurs mesurées et compilées à l'échelle de l'Europe pour différents écosystèmes à travers différentes études après avis d'experts peuvent être utilisées. Ces valeurs sont compilées au sein du Mapping Manual (CLRTAP, 2016), et dans le Tableau I.

Tableau I : valeurs de référence acceptables de lixiviation de l'azote selon la nature des écosystèmes. Données compilées à l'échelle de l'Europe, extrait du Mapping Manual (CLRTAP, 2004)

Écosystème	$N_{le(acc)}$ ($\text{kg-N} \cdot \text{ha}^{-1} \cdot \text{yr}^{-1}$)
Landes et tourbières boréales et tempérées	0 - 0.5
Forêts gérées de résineux	0.5 - 1.0
Plantations intensives de résineux	1 - 3
Forêts feuillues tempérées	2 - 4
Prairies tempérées	1 - 3
Forêts méditerranéennes	1 - 2

Dépassements de charges critiques

Les charges critiques évaluent la sensibilité d'un écosystème donné vis-à-vis de l'acidification et de l'eutrophisation, mais il est important d'évaluer les risques encourus vis-à-vis des dépôts actuels, passés ou à venir.

Le calcul des dépassements de charges critiques, aussi nommé « exceedance », est défini comme la quantité d'un polluant présente au-delà d'une limite standard ou acceptable (Sverdrup and De Vries, 1994). Le concept de dépassement et la méthodologie employée pour en calculer la valeur sont présentés dans le chapitre VII du Mapping Manual (CLRTAP, 2015). Les charges critiques sont estimées afin de caractériser la sensibilité d'un écosystème à la concentration ou au dépôt d'un polluant. Si la charge critique relative à un polluant calculée à un endroit donné, est inférieure à la quantité de ce polluant déposée au même endroit, la charge critique est alors dépassée et cette différence est nommée dépassement (ou « exceedance » en anglais).

Elle se calcule donc à partir de l'équation 6 suivante pour un polluant X (Sverdrup and De Vries, 1994; Posch, 2002) :

$$Ex(X_{dep}) = X_{dep} - CL(X) \quad (\text{Éq. 6})$$

avec : - X_{dep} : dépôts mesurés ($\text{kg}\cdot\text{ha}^{-1}\cdot\text{an}^{-1}$)
- $CL(X)$ charge critique en X

La variable Ex peut prendre une valeur négative, nulle ou positive. Moins que l'intensité du dépassement, sa seule caractérisation est importante afin de savoir si effectivement, l'écosystème est menacé par des dépôts de polluants dont la quantité est supérieure à sa charge critique propre. Le calcul du dépassement peut alors être exprimé sous la forme suivante (Équation 7) (CLRTAP, 2015) :

$$Ex(X_{dep}) = \max \{0, X_{dep} - CL(X)\} \quad (\text{Éq. 7})$$

Les dépassements diffèrent des charges critiques dans le sens où leur valeur est entièrement dépendante de la période et de l'instant auxquels ils sont calculés. On ne peut donc pas attribuer de manière pérenne une valeur de dépassement à un type d'écosystème (Moncoulon *et al.*, 2004, 2007). Ces valeurs sont valables pour la période de temps concernée, durant laquelle les dépôts ont été mesurés.

1.1.2 Le modèle empirique pour l'azote eutrophisant

Une estimation de la quantité d'azote eutrophisant maximale acceptable par l'écosystème peut également être obtenue expérimentalement. On parle alors de *charge critique empirique*.

Des apports contrôlés en azote ont été effectués sur des écosystèmes spécifiques, ainsi que sur des mésocosmes placés sous conditions contrôlées proches des conditions *in situ*, de manière à quantifier les charges critiques de manière empirique. Seules des études d'au minimum deux ans portant sur des traitements azotés indépendants ont été utilisées. Les charges critiques empiriques sont alors déterminées à partir de l'observation de changements statistiquement et biologiquement significatifs sur la structure et le fonctionnement de l'écosystème, et plus particulièrement sur la composition, la diversité et l'abondance spécifique, ainsi que sur les taux de prélèvement, de minéralisation et de décomposition de l'azote dans le sol. Elles sont compilées dans des bases de données (Bobbink and Roelofs, 1995; Party *et al.*, 2001b; Achermann and Bobbink, 2003; CLRTAP, 2016), et sont disponibles pour tous les grands types d'habitats semi-naturels (habitats côtiers, toundras, prairies, forêts...) (Bobbink and Hettelingh, 2011).

La comparaison entre les deux variables $CL_{nut}(N)$ et $CL_{emp}(N)$ permet d'établir la charge critique en azote eutrophisant « réelle », c'est-à-dire acceptée comme telle dans toute la communauté scientifique. Notée $CL_{eut}(N)$, elle correspond au minimum entre $CL_{nut}(N)$ et $CL_{emp}(N)$ (Équation 8) :

$$CL_{eut}(N) = \min(CL_{nut}(N), CL_{emp}(N)) \quad (\text{Éq. 8})$$

avec $CL_{nut}(N)$ la charge critique en azote eutrophisant, et $CL_{emp}(N)$ la charge critique empirique (CLRTAP, 2016).

1.2. Les modèles dynamiques

1.2.1 Modèles biogéochimiques

Le modèle ForSAFE est né de l'amélioration du modèle forestier de croissance PnET et de sa fusion (Aber and Federer, 1992; Aber *et al.*, 1997) avec le modèle de biogéochimie du sol SAFE (Warfvinge *et al.*, 1993). C'est un modèle mécaniste intégrant des sous-modèles simulant les cycles de l'azote et du carbone, ainsi que des scénarios de croissance des peuplements forestiers soumis à une gestion avec objectifs de production (Sverdrup *et al.*, 2005).

La spécificité de ForSAFE est qu'il intègre trois grands cycles d'énergie et de matière en un seul modèle (Belyazid *et al.*, 2006) :

- un cycle biologique, dans lequel sont notamment inclus les processus agissant sur la croissance des arbres en feuilles, bois et racines
- un cycle biochimique, comprenant notamment les processus de prélèvement, de décomposition de la litière, de minéralisation et de dynamique des nutriments du sol, traités sur le court terme. Le prélèvement d'éléments minéraux est contrôlé par les besoins des espèces ligneuses. La décomposition de la litière est gérée par un module travaillant avec quatre classes dépendant de l'intensité de décomposition de la matière, dont les principaux activateurs sont la température du sol, l'humidité, le pH du sol, la concentration en cations basiques et la teneur en aluminium
- un cycle géochimique, prenant en compte d'une part l'apport des dépôts atmosphériques de soufre, d'azote, de chlorures et de cations basiques, et d'autre part la libération d'éléments minéraux du sol par les processus d'altération.

Il combine également quatre modules de calcul (Wallman *et al.*, 2005) liés à l'hydrologie, à la chimie du sol et ses processus d'altération des minéraux, à la décomposition de la matière organique, ainsi qu'à la croissance des arbres et à la production forestière (Sverdrup *et al.*,

2007). Il permet d'estimer, à l'échelle des sites d'étude, les changements dus à des modifications des conditions environnementales de l'habitat causées par des processus biogéochimiques. Ainsi, dans le but de synthétiser de manière intégrée les effets d'un système de stress multiples, le modèle ForSAFE simule de manière conjointe la réponse des écosystèmes au changement climatique, à l'acidification des sols et à l'eutrophisation. Les principaux résultats obtenus portent sur l'évolution de la concentration en cations basiques, de la saturation en bases, du pH, et des cycles de l'azote et du carbone dans le sol et la solution du sol (Sverdrup *et al.*, 2008). La figure 3, issue de (Wallman *et al.*, 2005; Belyazid, 2006; Belyazid *et al.*, 2011) présente l'organisation globale du modèle biogéochimique ForSAFE.

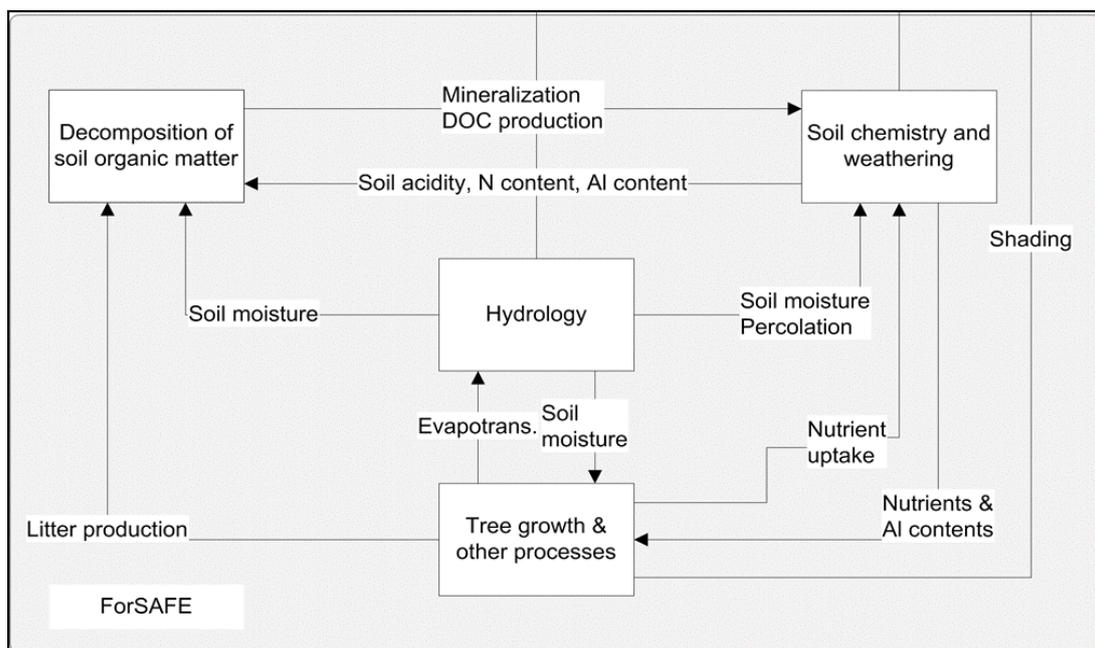


Figure 3 : Organisation du modèle dynamique biogéochimique ForSAFE

Les données d'entrée nécessaires au fonctionnement du modèle sont relatives aux thématiques abordées par les quatre modules de calcul. Elles concernent la pédologie et les caractéristiques du sol, les conditions climatiques sur le site d'étude, l'évolution des dépôts atmosphériques (en soufre et en azote, principalement), le taux d'altération des minéraux, le prélèvement d'éléments par la végétation, et l'historique du type de gestion forestière appliqué sur le site depuis l'installation d'un couvert boisé. De plus, plusieurs paramètres, relatifs aux caractéristiques de l'essence ligneuse dominante du peuplement (capacité photosynthétique, utilisation de l'eau, allocation du carbone, de l'azote et des cations basiques), sont également nécessaires. Un jeu complet de paramètres existe déjà pour les essences feuillues en général et pour les conifères (Aber *et al.*, 1995, 1997).

A l'échelle de la placette forestière, les données obtenues en sortie du modèle sont simulées aux pas de temps annuel et mensuel. Les sorties simulées à l'échelle annuelle concernent :

- l'allocation des éléments majeurs (carbone, azote, cations basiques) dans les différents compartiments des arbres (feuillage, bois, racines),
- le prélèvement de ces éléments pour la croissance du peuplement,
- l'interception de l'eau et de la lumière par le peuplement,
- les teneurs en azote et en cations basiques du feuillage,
- l'altération des cations basiques,
- les teneurs en azote et carbone organiques dans le sol et le bois mort.

A l'échelle mensuelle, les sorties du modèle concernent :

- les caractéristiques de la solution pour chaque horizon de sol,
- la biomasse ligneuse,
- la surface foliaire et la photosynthèse,
- l'humidité du sol,
- l'évaporation et la percolation de l'eau.

Le modèle biogéochimique ForSAFE simule l'évolution de la réponse biogéochimique de l'écosystème à des changements de conditions environnementales, quel que soit le nombre de couches de sol spécifié. Cependant, en configuration par défaut, quatre horizons sont considérés : un horizon organique et trois horizons minéraux. Couplées à un modèle de végétation (présenté ci-après), les sorties biogéochimiques du modèle ForSAFE permettent aussi de simuler la réponse des écosystèmes à des modifications des conditions environnementales du point de vue de la végétation (composition, croissance). Les résultats de ces simulations d'ordre écologique permettent alors le calcul de charges critiques de biodiversité.

1.3. Modèles de végétation

Les modèles de végétation les plus courants utilisent des données d'entrée relatives aux paramètres du sol pour calculer la probabilité de présence ou bien l'abondance relative des espèces végétales étudiées, en fonction des cas. Ces modèles de type « écologique » sont généralement couplés à un modèle biogéochimique produisant les données édaphiques. Les trois modèles de type « écologique » utilisés lors de ces travaux sont présentés ci-après.

1.3.1 Le modèle VEG

Le modèle VEG est un module de calcul capable d'estimer la composition floristique de la strate herbacée à l'aide des conditions écologiques d'un site renseignées en entrée (Belyazid *et al.*, 2011). Il permet également de simuler des changements de composition floristique dans les communautés végétales forestières de sous-étage, en réponse à des changements globaux appliqués de manière simultanée (Sverdrup *et al.*, 2007), et peut être utilisé pour calculer des valeurs de charges critiques azotées (Belyazid *et al.*, 2011; McDonnell *et al.*, 2014; Sverdrup and Belyazid, 2015).

Pour ce faire, VEG utilise trois types de données en entrée :

- les conditions écologiques du site dont la composition floristique doit être estimée (humidité du sol, température de l'air, quantité de lumière arrivant jusqu'au sol ...)
- la composition chimique de la solution du sol et son pH, simulés en fonction des conditions climatiques et environnementales du site par le modèle biogéochimique ForSAFE
- les traits écologiques définissant la niche écologique d'un grand nombre d'espèces végétales, calibrées à dire d'expert pour les grands facteurs environnementaux (acidité, concentration en azote dans la solution du sol, température de l'air, précipitations, intensité lumineuse).

Une liste de 415 espèces communes, représentatives des écosystèmes européens, a été caractérisée pour l'ensemble des paramètres définissant leur niche écologique. Cette caractérisation a été établie par des experts et archivée sous forme d'une table de végétation. La France, via son NFC, a été à l'initiative de la construction de cette table (Bortoluzzi, Belyazid, *et al.*, 2010; Bortoluzzi, Mansat, *et al.*, 2010) avec l'aide d'écologues français et suédois et des modélisateurs suédois (Gaudio *et al.*, 2013) (Gaudio *et al.*, 2013), et dont les détails sont décrits dans (Probst, Rizzetto, *et al.*, 2015).

A partir de ces données, le modèle estime la l'abondance relative de chaque espèce en évaluant si les conditions rencontrées sur le site permettent à chacune d'elle de s'y installer. La fonction de réponse de chaque espèce, calibrée à dire d'experts, fournit ainsi une abondance relative dont la valeur est comprise entre 0 et 1. Elle est calculée à partir du produit des abondances dérivées des conditions de nutrition, des conditions climatiques, et des stratégies de l'espèce (Équation 9) (Sverdrup *et al.*, 2005) :

$$S = f(\text{Acidité}) * f(\text{Azote}) * f(\text{Eau}) * f(\text{Temp.}) * f(\text{Lumière}) * f(\text{Abroutissement}) * f(\text{Vent})$$

(Eq. 9)

avec $f(\text{Acidité})$ la fonction de réponse à l'acidité du sol, $f(\text{Azote})$ la fonction de réponse à l'azote, $f(\text{Eau})$ la fonction de réponse à l'humidité du sol, $f(\text{Temp.})$ l'effet de la température, $f(\text{Lumière})$ la réponse à la quantité de lumière arrivant jusqu'au sol, $f(\text{Abroutissement})$ l'effet

de l'abroustissement par les herbivores, et $f(Vent)$ l'effet mécanique du vent à l'origine de dégâts.

La dominance de chaque espèce est ensuite ajustée par le modèle à partir de la capacité de colonisation de l'espèce, de sa profondeur de prospection racinaire, de sa hauteur d'ombrage. Elle permet alors d'intégrer dans le modèle un effet compétition entre les différentes espèces potentiellement présentes sur le site, afin de disposer d'abondances relatives.

Intégré au modèle biogéochimique ForSAFE, le module VEG permet donc de simuler de manière simultanée les changements observés dans la composition floristique des placettes et la croissance des essences forestières, en réponse au changement climatique, à l'acidification des sols et au processus d'eutrophisation des milieux (Sverdrup *et al.*, 2007). L'obtention de la valeur d'abondance relative des espèces peut également être obtenue à partir d'autres modèles de végétation.

1.3.2 Le modèle PROPS

Le modèle PROPS (Reinds *et al.*, 2014; Posch, 2016) est un modèle permettant d'estimer la probabilité de présence des espèces végétales comme une fonction de paramètres environnementaux (et plus particulièrement de paramètres climatiques et physico-chimiques du sol). Le modèle a été établi à partir de données de présence-absence d'espèces selon un principe de régression logistique. Il existe donc un décalage entre les relevés utilisés pour calibrer le modèle qui sont codés présence – absence des espèces, et le modèle en lui-même qui produit une probabilité de présence. La fonction finale calibrée par régression logistique et utilisée par PROPS fournit donc une estimation de la probabilité de présence des espèces (Reinds *et al.*, 2012, 2014), modélisée suivant l'équation 10 :

$$p = \frac{1}{1 + \exp(-z)} \quad (\text{Éq. 10})$$

où z est le polynôme suivant (Équation 11):

$$z = a_0 + \sum_{i=1}^n a_i \cdot x_i + \sum_{i=1}^n \sum_{j=1}^n a_{i,j} \cdot x_i \cdot x_j \quad (\text{Éq. 11})$$

avec $a_{i,j} = a_{j,i}$ pour tout i et j , et x_i les variables environnementales normées. Dans la dernière version actualisée de PROPS, elles sont au nombre de 5 (Posch *et al.*, 2015) :

- pH de la solution du sol
- rapport C/N dans la zone d'exploration racinaire du sol
- [N] déposée
- cumul annuel moyen de précipitations
- température moyenne annuelle

Le modèle PROPS est lié à deux bases de données, utilisées pour sa paramétrisation et sa calibration :

- la première regroupe l'occurrence des espèces sur plus de 16 000 relevés, les mesures associées d'un paramètre du sol au moins (pH, azote total contenu dans le sol, rapport C/N ou quantité de nitrates sous forme dissoute), ainsi que les valeurs de températures et de précipitations annuelles renseignées au sein d'une grille. La majorité de ces relevés se trouvent localisés en Hollande, en Autriche, en Irlande, au Danemark et au Royaume-Uni ;
- la seconde base de données regroupe les occurrences de plantes sur environ 800 000 relevés en Europe (projet EU BioScore, (Hendriks *et al.*, 2016), mais sans mesure de paramètres du sol.

PROPS est calibré et validé à partir des données contenues dans ces deux bases de données, pour les espèces dont l'occurrence est supérieure ou égale à 50 relevés. Les données relatives aux paramètres du sol, manquantes pour certains sites, sont recalculées le cas échéant à partir de la composition en espèces pour ces sites, et de courbes de réponse établies à partir des données disponibles sur l'ensemble des autres sites.

Les probabilités de présence des espèces caractérisant chaque site, estimées par le modèle PROPS, permettent le calcul des charges critiques de biodiversité et des indices de qualité d'habitats (HSi, voir § 1.3.4 p. 42) pour les sites concernés.

Bien que ce modèle soit calibré à l'échelle de l'Europe à partir de bases de données regroupant plusieurs milliers de relevés effectués dans différents pays, il n'en demeure pas moins que la grande majorité des écosystèmes considérés par PROPS sont caractéristiques du nord de l'Europe, rencontrés sous climat continental, à des latitudes élevées. Certains écosystèmes présents en France, sous climat méditerranéen en autres, ainsi que les espèces qui en sont caractéristiques, sont alors mal voire pas du tout décrits et calibrés. Une autre base de données écologiques, à l'origine d'un modèle plus adapté à l'étude des écosystèmes forestiers français a donc été analysée, après une étude initiale de faisabilité (Obeidy *et al.*, 2012).

1.3.3 La base de données EcoPlant

A l'origine, EcoPlant est une base de données phytoécologiques élaborée et mise en place par l'ENGREF de Nancy, avec pour objectif l'étude précise du caractère indicateur et de la distribution des espèces en réponse à des facteurs climatiques et édaphiques.

En intégrant une description complète de l'écosystème en plus du relevé floristique sur chaque site, EcoPlant constitue une alternative aux bases de données écologiques existantes spécialisées dans un ou deux compartiments (Gégout *et al.*, 2005). La base se compose d'un très grand nombre de relevés floristiques et écologiques distribués de manière homogène en

France, compilés à partir de sources de données telles que des réseaux de placettes, des thèses et autres catalogues de stations forestières (Gégout, 2001). Dans le cadre des projets « charges critiques » et notamment du projet VALERIANE (ANR PRIMEQUAL), cette base a été enrichie de relevés dans la région méditerranéenne, peu documentée jusqu'alors (Obeidy *et al.*, 2012). La base de données EcoPlant compte actuellement plus de 11 000 relevés issus de 181 études, équivalant chacun à une unité d'espace et de temps (Figure 4).

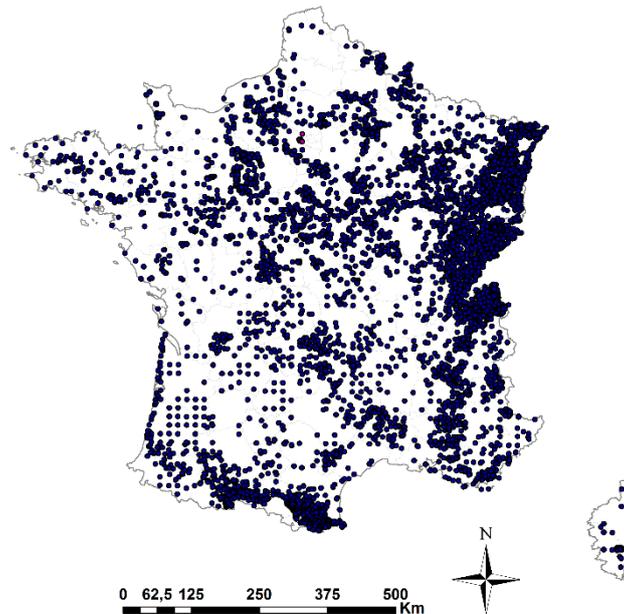


Figure 4 : distribution des sites forestiers sur lesquels ont été réalisés les relevés compilés dans EcoPlant

Les relevés floristiques, généralement réalisés sur une superficie de 400 m², sont codés en abondance / dominance à partir de l'échelle de Braun-Blanquet. Les descriptions de sol sont effectuées sur des profils entiers avec distinction des différents horizons. Les données mesurées sur le terrain concernent le type de sol, de substrat, la forme d'humus... Elles sont complétées du point de vue édaphique par des analyses d'échantillons en laboratoire (pH, C/N, concentration en cations basiques, saturation en bases ...) dans le but de mettre en relation la distribution des espèces avec ces entités. D'un point de vue climatique, les variables climatiques directes sont modélisées en fonction des besoins à partir d'un modèle numérique de terrain (MNT) géo-référencé, et de modèles météorologiques tel que le modèle AURELHY (Bénichou and Le Breton, 1987). Uniquement les variables climatiques les plus importantes (températures moyennes annuelles, cumul de précipitations, bilans hydriques ...) sont archivées dans la base (Gégout *et al.*, 2005). Seules des variables indirectes telles que l'altitude, le confinement, la pente ou l'exposition sont mesurées *in situ*.

EcoPlant permet également de développer et de calibrer des modèles de végétation capables d'estimer la probabilité de présence d'espèces végétales sur un site donné, en fonction des conditions environnementales qui y sont rencontrées (Coudun and Gégout, 2006, 2007). Par abus de langage, le terme « EcoPlant » désignera donc à la fois « la base de données » et les modèles qui seront développés à partir de ces données dans la suite de ce travail. En complément des modèles Veg (présentant un certain empirisme dû à l'avis d'expertise sur les paramètres) et PROPS (en raison de la paramétrisation réalisée à l'échelle européenne), EcoPlant (établie à l'échelle française en milieu forestier) représente donc un outil très intéressant pour estimer la réponse des espèces végétales des forêts françaises aux changements globaux, et en assurer une vision spatialisée puisque élaboré et calibré à l'échelle locale pour l'ensemble de la France.

1.3.4 Indices de biodiversité

Dans le cadre de la Convention de Genève sur la pollution transfrontalière à longue distance, une volonté importante de considérer et de lier des indicateurs de changement de biodiversité aux travaux de modélisation existants a été formulée à partir de 2007. Les membres du groupe de travail sur les effets (« WGE », Working Group on Effects) et de son programme de coopération intégrative « modélisation et cartographie » (ICP M&M), ainsi que le Centre de Coordination sur les Effets (CCE) ont alors orienté leurs travaux vers le développement de méthodes et de bases de données permettant l'estimation de charges critiques et d'indices relatifs à la diversité spécifique végétale (Slootweg *et al.*, 2014, 2015). La principale problématique concernait alors le choix d'indicateurs permettant de quantifier les changements de biodiversité, en lien avec les dépôts atmosphériques de soufre et d'azote, applicables à l'échelle de l'Europe et intégrés aux processus de modélisation déjà utilisés (Smart *et al.*, 2010; Rowe *et al.*, 2016).

La quantification de changements de biodiversité à l'aide d'indices est connue et a été largement décrite dans la bibliographie (Shannon and Weaver, 1949; Bray and Curtis, 1957; Bloom, 1981; Wolda, 1981; Chao *et al.*, 2005). Deux grands types d'indices peuvent être distingués : les indices de similarité et les indices de diversité.

- **Les indices de similarité** sont des indicateurs dont le rôle est de quantifier la « distance » séparant deux échantillons, par comparaison de leurs compositions floristiques respectives. Les deux échantillons peuvent correspondre à deux relevés différents pris à un temps t donné, ou bien à un seul et même relevé effectué à deux temps t différents. Un des indices de similarité généralement utilisé est l'indice de Czekanowski (Bray and Curtis, 1957),

également connu comme l'indice de Sørensen. Son équation de calcul est la suivante (Équation 12) :

$$CzI = 1 - \frac{\sum_{i=1}^N |X_i - Y_i|}{\sum_{i=1}^N (X_i + Y_i)} \quad (\text{Éq. 12})$$

avec X_i et Y_i l'occurrence de la i -ème espèce dans les deux échantillons comparés.

L'indice de Czekanowski est parfaitement adapté au calcul de similarité entre échantillons de petite taille, et présente l'avantage de ne pas pénaliser ou de ne pas surreprésenter les espèces non dominantes (Bloom, 1981; Wolda, 1981). La valeur de similarité fournie par cet indice appartient à l'intervalle [0 ; 1], 1 étant la valeur maximale atteinte uniquement dans le cas où les deux échantillons testés sont strictement identiques.

- **Les indices de diversité** caractérisent la diversité d'un relevé floristique pris en un lieu et à un instant donnés. Parmi les indices de diversité les plus connus et les plus utilisés figurent la richesse spécifique, l'*indice de Simpson* (qui favorise les espèces abondantes en leur donnant un poids plus important), ou encore l'*indice de Shannon* (Shannon and Weaver, 1949) qui donne plus de poids aux espèces rares. N'ayant été que très peu utilisés lors de ce travail, dans un but uniquement comparatif et de test, ces indices ne seront pas détaillés ici.

Afin de comparer, à l'échelle de l'Europe, les résultats des calculs de charges critiques et d'estimation de la biodiversité végétale obtenus sur les écosystèmes, il a été acté en 2014, au sein du groupe de travail « modélisation et cartographie », l'utilisation d'un indice commun de biodiversité (Posch *et al.*, 2015). Outre son applicabilité à l'échelle de l'Europe, l'indice de qualité des habitats (ou HSi pour « Habitat Suitability Index »), fait le lien entre la quantification de la diversité végétale d'un écosystème et l'évaluation de son état de conservation.

Le HSi est défini comme la moyenne arithmétique des probabilités de présence normalisées des espèces d'intérêt (Équation 13) :

$$HSi = \frac{1}{N} \cdot \sum_{i=1}^N \frac{p_i}{p_{i,max}} \quad (\text{Éq. 13})$$

avec N le nombre d'espèces, p_i la probabilité de présence de l'espèce i , $p_{i,max}$ la probabilité de présence maximale de l'espèce i .

Les espèces considérées dans cette équation doivent être des espèces d'intérêt, représentatives ou typiques de l'écosystème pour lequel est calculé le HSi. Les probabilités de présence des espèces sont obtenues soit à partir de bases de données d'observations, soit à l'aide de modèles. Les valeurs de HSi ainsi calculées s'échelonnent entre 0 et 1, 1 représentant l'habitat dans lequel les espèces typiques testées se retrouveraient dans des conditions environnementales optimales à leur croissance.

1.3.5 Charges critiques dites de biodiversité

En complément des indices de biodiversité qui renseignent sur la qualité d'un écosystème, les charges critiques dites « de biodiversité », concept généralisé à partir des définitions des charges critiques d'acidité et d'azote eutrophisant présentées plus haut, peuvent également être estimées. Ces charges critiques dites « de biodiversité » (critical loads for biodiversity en anglais) permettent de déterminer les doses maximales de soufre et d'azote déposées acceptables du point de vue des espèces végétales de l'écosystème, prises comme indicateur critique. Par abus de langage, ces charges critiques dites « de biodiversité » seront nommées « charges critiques de biodiversité » dans toute la suite de ce manuscrit.

Plusieurs modèles de végétation, développés et utilisés au sein d' ICP M&M (dont certains sont présentés dans les paragraphes 1.3.1 à 1.3.3. précédents, permettent de calculer les probabilités de présence des espèces nécessaires au calcul du HSi et des charges critiques de biodiversité. La figure 5 représente les isolignes des valeurs de HSi dans un plan de dépôts de N (axe des X) et S (Axe des Y) pour un écosystème donné, indiquant pour chaque quantité de dépôt l'état correspondant de l'habitat. Ces isolignes sont construites à l'aide d'un module spécifique du modèle PROPS-CLF (Posch, 2016).

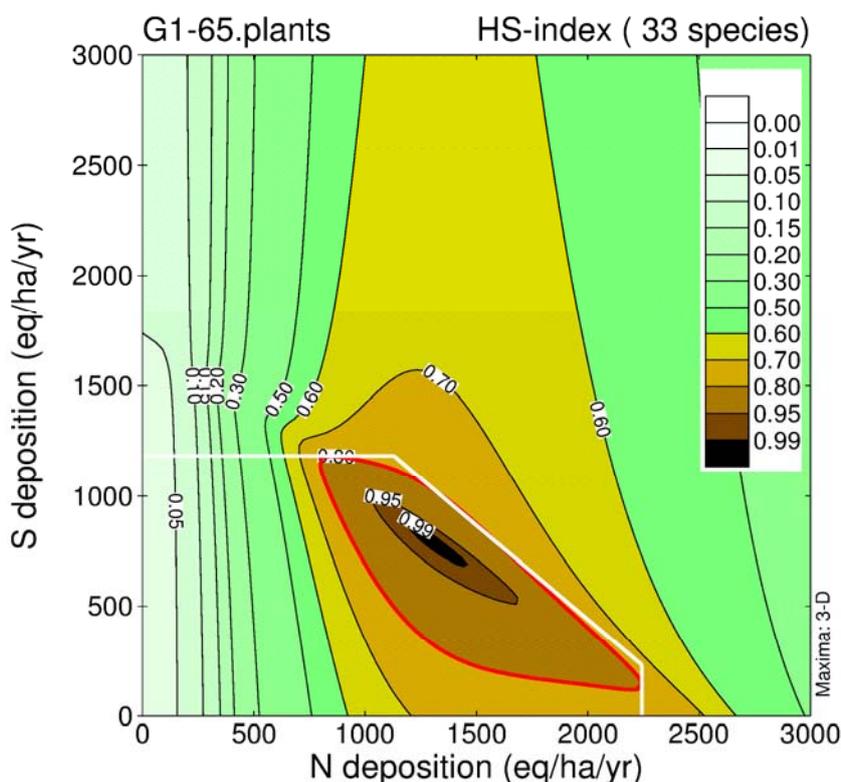


Figure 5 : isolignes de l'indice de qualité d'un habitat calculé à l'aide d'un modèle de végétation. Les valeurs de HSi ont été normalisées à 1, en les divisant par la valeur maximale de HSi calculée. La ligne rouge marque la limite fixée à 80% de la valeur du HSi. La ligne blanche marque la fonction CLF (Critical Load Function) (Posch, 2016) permettant l'estimation des charges critiques de biodiversité.

Un HSi limite de même isoligne peut être fixé, correspondant à un choix politique ou économique de l'Institution responsable du calcul, en fonction des objectifs de protection à mettre en œuvre sur l'écosystème. De cette limite découle une fonction de charges critiques d'azote et de soufre, permettant d'estimer la valeur des quatre variables qui définissent les charges critiques de biodiversité : CLN_{min} , CLS_{max} , CLN_{max} , CLS_{min} (Posch *et al.*, 2014).

La méthode (Posch *et al.*, 2014; Posch, 2016) permettant d'établir cette fonction et d'en dériver la valeur des charges critiques consiste à utiliser l'isoligne correspondant à la valeur limite de HSi fixée comme repère (« limite critique »), et le centroïde de la zone pour laquelle le HSi est maximal. Il est alors possible de définir des points desquels seront extraites les valeurs de charges critiques de biodiversité :

- deux points (P1 et P2, fig. 6) correspondent aux maxima d'azote et de soufre (respectivement) déposés acceptables par l'écosystème (c'est-à-dire dans la limite du seuil de HSi fixé, ici 80% du HSi maximum cf. ligne rouge)
- deux points (Q1 et Q2, fig. 6) correspondent à l'intersection de l'isoligne limite et des deux droites perpendiculaires aux axes X et Y (lignes pointillés rouges) qui passent par le centroïde où le HSi est maximum
- deux points (R1 et R2, fig. 6) qui sont les intersections entre la droite définie par les points Q1 et Q2, et les valeurs de dépôts maximum de N et S

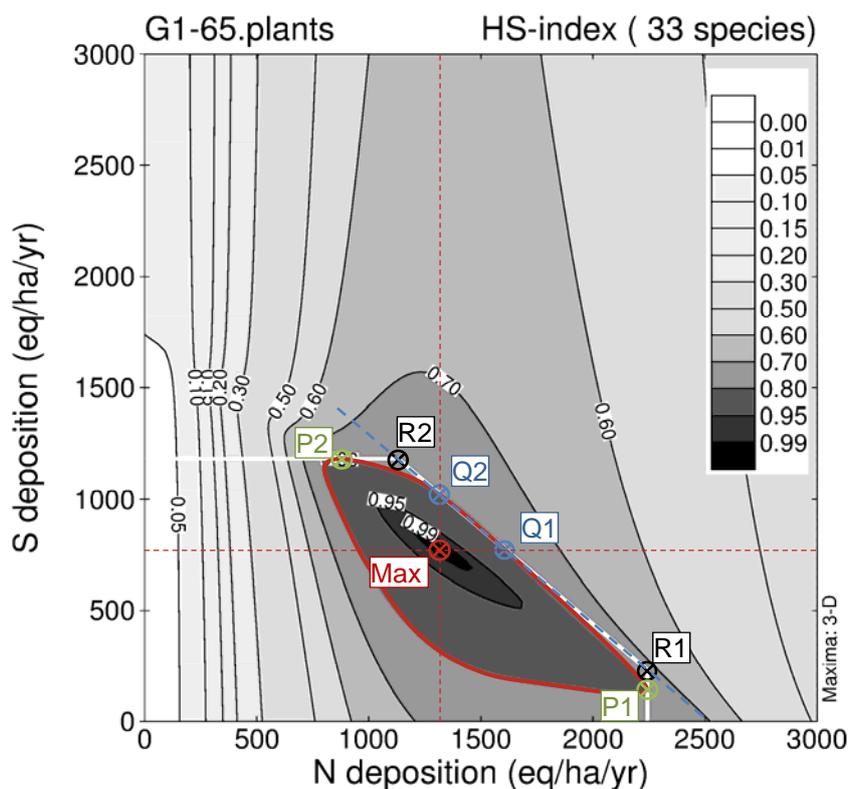


Figure 6 : Construction et distribution des points définissant les fonctions de charges critiques d'azote et de soufre (adapté de (Posch, 2016))

Les points P1 et P2 d'une part, et Q1 et Q2 d'autre part, définissent respectivement deux fonctions de charges critiques à l'azote et au soufre. La fonction de charge critique « finale », retenue dans notre étude, correspond à une combinaison de ces deux fonctions. Ce sont les points R1 et R2, qui serviront à définir les valeurs de charges critiques d'azote et de soufre, comme suit :

- CLN_{max} : valeur maximale d'azote déposé en R1 (avec $N_{dep}(R1) = N_{dep}(P1)$)
- CLS_{max} : valeur maximale de soufre déposé en R2 (avec $S_{dep}(R2) = S_{dep}(P2)$)
- CLN_{min} : valeur maximale d'azote déposé entre P2 et R2
- CLS_{min} : valeur maximale de soufre déposé entre P1 et R1

En résumé, les valeurs des quatre variables définissant les charges critiques de biodiversité peuvent être représentées comme suit (Figure 7).

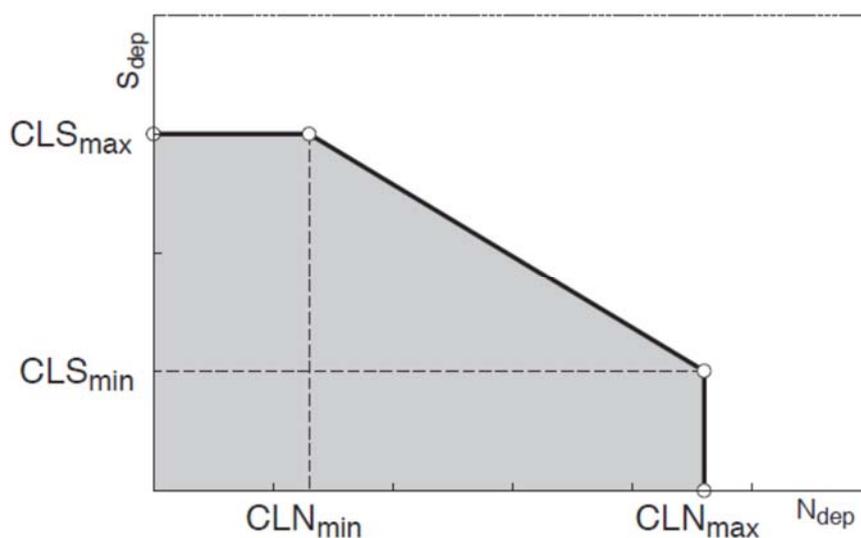


Figure 7 : représentation schématique d'une fonction de charges critiques de biodiversité, prise dans un cas général.

D'autres méthodes peuvent également être utilisées pour estimer les charges critiques de biodiversité sur un écosystème, comme par exemple la fixation de seuils de changement de biodiversité. La méthode présentée ici correspond à la norme adoptée par le groupe de travail sur les effets et qui permet de combiner les effets liés aux dépôts de soufre et d'azote. Par ailleurs, elle permet d'uniformiser et de comparer les résultats entre les différents pays européens mettant en commun leurs données. Elle sera donc utilisée dans ce travail.

L'ensemble des données nécessaires à la mise en œuvre de ces modèles est présenté dans la suite de ce chapitre.

2. Les sites forestiers de référence : le réseau RENECOFOR

L'application des modèles de charges critiques nécessite d'avoir des données de calibration et validation robustes. Ainsi, dans la mesure du possible, ils doivent être éprouvés sur des sites d'études pour lesquels on dispose de connaissances suffisantes au niveau des différents compartiments de l'écosystème. Par ailleurs, les suivis temporels de leur fonctionnement biogéochimique et environnemental intégré constituent un des aspects déterminants pour assurer une calibration et une validation adéquates. Ils permettent d'analyser avec un certain recul les résultats produits. De plus, en vue d'une extrapolation à l'échelle du territoire, leur distribution spatiale couvrant la plus grande superficie possible de la zone d'étude et ce, de manière assez régulière, est également importante pour la réussite de tout processus de modélisation. Enfin, la couverture par les sites d'étude choisis de la plus large gamme possible de gradients écologiques, géographiques et topographiques constitue un autre critère de sélection majeur.

Le travail mené ici se réfère à l'ensemble des écosystèmes forestiers français du territoire métropolitain. Dans ce contexte, l'un des rares réseaux de sites d'études en France répondant à l'ensemble des critères mentionnés ci-dessus, et présentant la plus grande disponibilité en données nécessaires à la mise en œuvre des modèles complexes utilisés, est le réseau RENECOFOR.

2.1. Présentation

Le réseau RENECOFOR (RÉseau National de suivi des ÉCOsystèmes FORestiers), créé en 1992 par l'Office National des Forêts, est un réseau de 102 placettes forestières permanentes mises en place pour une durée de 30 ans minimum (Ulrich, 1995). Il fait partie du réseau de niveau II du programme international d'évaluation et de suivi de la pollution atmosphérique (ICP Forest pour International Co-operative Programme on Assessment and Monitoring of Air Pollution Effects on Forests) qui opère, sous l'égide de la Commission Economique des Nations Unies pour l'Europe (UNECE), dans le cadre de la Convention sur la pollution atmosphérique transfrontalière à longue distance de Genève (CLRTAP, 1979). Ce programme a pour objectif de mieux comprendre les relations de causes à effets des apports atmosphériques et du changement climatique sur les écosystèmes. Le réseau RENECOFOR constitue donc la partie française d'un ensemble de 500 placettes permanentes de suivi d'écosystèmes forestiers sélectionnés installées dans 42 pays européens (source : www.icp-forests.net, novembre 2016).

Mis en place dans le contexte des pluies acides ce réseau permet à l'échelle nationale, en complément avec le réseau des correspondants observateurs et le réseau européen,

d'assurer un suivi de l'état sanitaire au sens large des forêts françaises. Il a, entre autres, pour objectifs initiaux :

- d'obtenir des informations approfondies permettant de détecter d'éventuels changements à long terme dans le fonctionnement d'une grande variété d'écosystèmes forestiers à vocation de production principalement,
- d'établir des corrélations entre variation des facteurs environnementaux et réaction des écosystèmes,
- de déterminer le niveau de charge critique en polluants susceptible d'influer négativement sur un type d'écosystème forestier donné (Ulrich and Lanier, 1996).

Ces objectifs ont été précisés en 2007, suite à son évaluation (Birost and Landmann, 2008) :

- suivre avec rigueur, de façon continue et à long terme, l'évolution d'écosystèmes forestiers, principalement à vocation de production, sous l'effet de facteurs externes, en particulier le changement climatique (fonction d'observatoire) ;
- contribuer à la détermination et à la compréhension des relations de causes à effets entre les facteurs externes et les évolutions constatées, et utiliser cette connaissance pour la prévision et l'établissement de scénarios prédictifs grâce à la modélisation ;
- s'inscrire dans le continuum des dispositifs de mesure et d'observation des écosystèmes forestiers permettant les extrapolations et généralisations nécessaires, en lien avec d'autres dispositifs ou expérimentations pertinents et en développant le partenariat ;
- éclairer le gestionnaire sur ses choix de gestion durable dans un contexte changeant et incertain.

Ce système de surveillance est géré par l'ONF, financé par l'Union Européenne (de 1991 à 2006), le ministère de l'Agriculture, de l'Agroalimentaire et de la Forêt, l'Agence de l'environnement et de la maîtrise de l'énergie (ADEME), et le Ministère de l'Ecologie, du Développement durable et de l'Energie (source : www.onf.fr, novembre 2016).

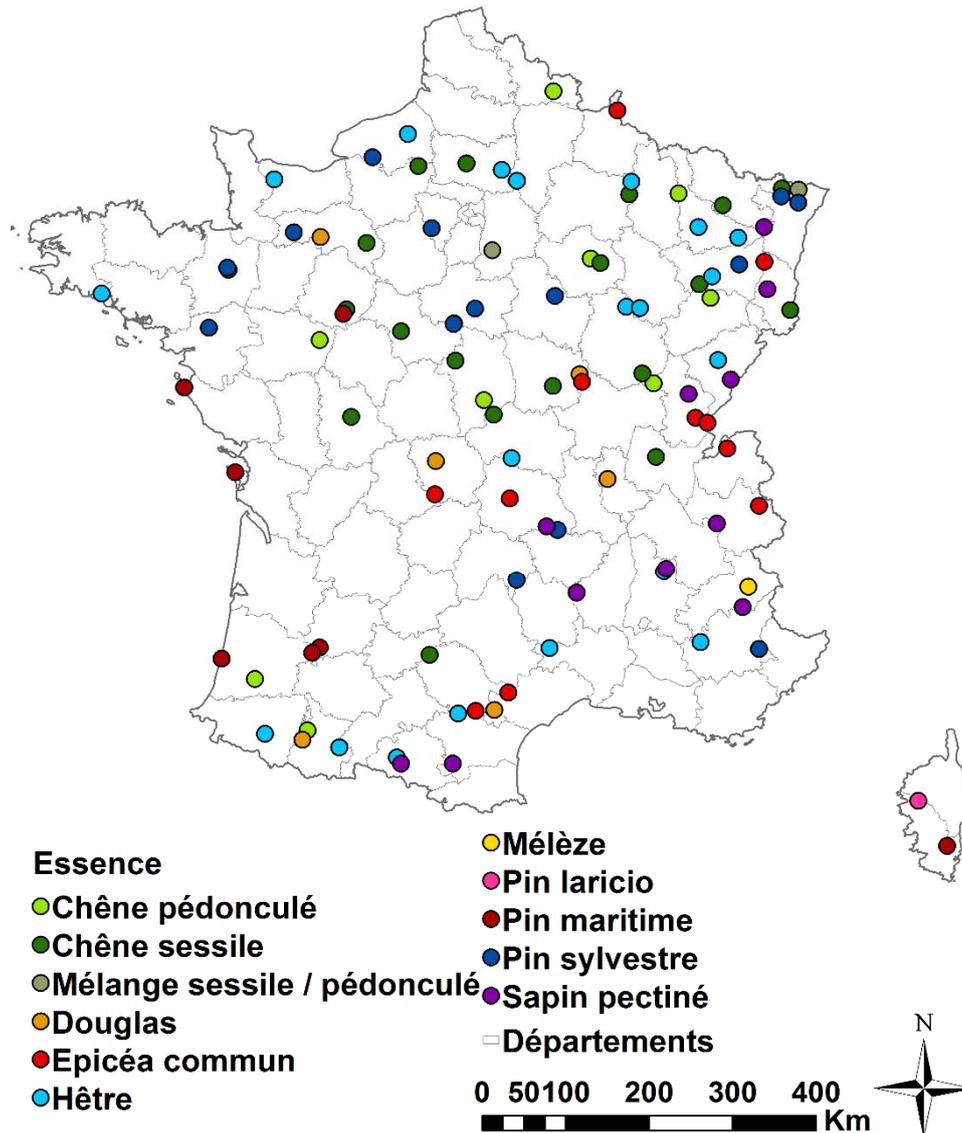


Figure 8 : Distribution des 11 principales essences forestières françaises au sein des 102 placettes du réseau RENECOFOR

Les 102 placettes permanentes sont réparties sur l'ensemble du territoire (figure 8). Elles ont été sélectionnées de manière à représenter au mieux les 10 principales essences productives en France métropolitaine, et à être aussi homogènes que possible du point de vue du type de sol et de la structure du peuplement. Chaque placette couvre une superficie de 2 ha, parmi lesquels une placette centrale clôturée de 0.5 ha contient l'ensemble des dispositifs instrumentés permettant la collecte d'informations (collecteurs divers, dispositifs de suivi dendrométrique...). Huit sous-placettes de 100 m² de surface permettent d'assurer le suivi de la composition floristique sur chaque site : quatre dans la partie centrale clôturée afin d'exclure l'effet gibier (notées F1 à F4), et quatre dans la partie en exclos (notées F5 à F8) (Archaux *et al.*, 2009). Grâce à ce haut niveau d'instrumentation, chaque placette est donc l'objet de la collecte d'un grand nombre de données. Trois niveaux de description et d'observation des

placettes existent au sein du réseau. Ces différences, qui se traduisent notamment par des variations en termes d'instrumentation, permettent de distinguer trois groupes de placettes en fonction de la nature des données qui y sont collectées (Tableau II).

Tableau II : Observations, mesures et analyses réalisées dans le cadre du réseau RENECOFOR ((Ulrich, 1995). Ce tableau présente la configuration initiale du réseau, le nombre de placettes de niveau 2 ayant diminué après 2006.

Niveau d'observation	Relevés / Observations	Placettes concernées
Niveau 1	Description générale de la station	102 placettes
	Inventaire dendrologique dans la placette centrale	
	Mesures dendrométriques	
	Dendrochronologie	
	Observations de défoliation et décoloration anormales	
	Observations de symptômes pathologiques et entomologiques	
	Phénologie du débourrement et de la chute des feuilles	
	Récolte de litière	
	Analyse foliaire	
	Description pédologique et analyse de la fertilité des sols	
	Inventaire phytoécologique	
	Observations météorologiques	
Niveau 2	Mesure des dépôts atmosphériques annuels	27 placettes
	Analyse du brouillard	
Niveau 3	Analyse des solutions de sol (20, 70 cm)	17 placettes

Les placettes de niveau 2 et 3 forment, au sein du réseau RENECOFOR, le sous-réseau CATAENAT (Charges Acides Totales d'origine Atmosphériques sur les Ecosystèmes Naturels Terrestres). A l'origine, ces 27 placettes étaient équipées pour le suivi de la composition chimique des précipitations hors et sous couvert forestier (pluiolessivats). Parmi elles, les 17 placettes de niveau 3 permettaient en plus d'échantillonner la solution du sol à 20 cm et 70 cm afin d'en analyser la composition chimique.

Suite à la réorganisation du réseau en 2008, le sous-réseau CATAENAT compte aujourd'hui 13 placettes de niveau A2 sur lesquelles est assuré le suivi des dépôts atmosphériques hors couvert, et 14 placettes de niveau A3 sur lesquelles perdurent un suivi météorologique, et la mesure des dépôts atmosphériques hors et sous couvert, de la solution de sol, de la concentration en ozone dans l'air et des symptômes d'ozone sur la végétation (Nicolas, 2015).

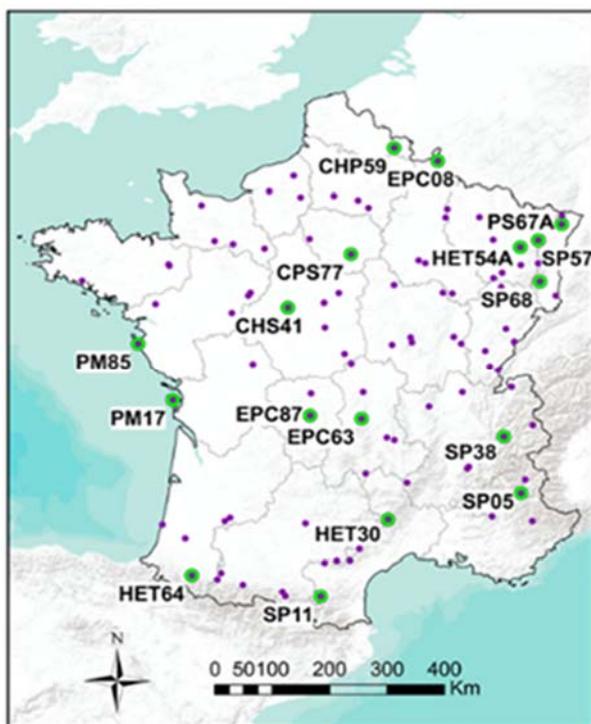
A partir de ce constat, il est plus aisé de comprendre que du niveau de classification d'un site dépend la précision de sa description et des données qui y sont acquises. L'originalité et l'importance des informations fournies par les sites du sous-réseau CATAENAT font de RENECOFOR le seul réseau de suivi de processus biogéochimiques forestiers (tels que les dépôts atmosphériques ou les flux d'éléments) sur le long terme à l'échelle nationale.

2.2. Choix des sites

La précision des données observées sur les sites du réseau et l'importante diversité de variables mesurées disponibles, en font un atout pour les travaux de modélisation et pour notre étude en particulier.

Un grand nombre de données d'entrée est nécessaire à la calibration et à l'utilisation du modèle dynamique ForSAFE (voir description plus haut, §1.2). La majeure partie de ces données relatives au compartiment du sol étant mesurées sur les placettes décrites au niveau 3, les sites utilisés pour la calibration et la validation du modèle ForSAFE dans le cas de notre étude sont issus du sous-réseau CATAENAT. Les dispositifs de suivi de l'évolution de la composition chimique de la solution du sol et des dépôts atmosphériques sont en particulier essentiels pour réaliser une validation des paramétrages intégrés au modèle.

De manière à travailler sur différents types d'écosystèmes, et afin de couvrir un gradient écologique aussi large que possible, la sélection des sites devait également tenir compte de leurs caractéristiques pédo-climatiques et géographiques. Notre premier choix s'est porté sur trois sites bien instrumentés, présentant un historique bien documenté, connu, et abritant des habitats différents : CHS41, EPC87 et SP57. Ces sites ont fait l'objet de différents tests préliminaires d'applicabilité de la modélisation (Bortoluzzi, Belyazid, *et al.*, 2010; Obeidy *et al.*, 2012; Probst, Obeidy, *et al.*, 2015). Un travail important de compilation de données, et d'analyse détaillée des caractéristiques de ces trois sites a permis de réaliser une première calibration du modèle ForSAFE-VEG. Dans un deuxième temps, la mise en application du modèle a été étendue à d'autres sites appartenant au sous réseau CATAENAT : CHP59, EPC08, EPC63, HET64, SP11, SP38 et SP68 (Figure 9). Cette nouvelle sélection était également conditionnée par la disponibilité de l'ensemble des données d'entrée.



Les sites sont identifiés par des lettres indiquant l'espèce arborée dominante de la placette.

CHP = *Quercus robur* L.,

CHS = *Quercus petraea* Liebl.,

CPS = mixed *Q. robur* / *Q. petraea*,

EPC = *Picea abies* (L.) Karst.,

HET = *Fagus sylvatica* L.,

PM = *Pinus pinaster* Aiton,

PS = *Pinus sylvestris* L.,

SP = *Abies alba* Mill.

Les nombres correspondent au code du département de localisation du site (Ponette et al., 1997)

Figure 9 : Carte localisant les 102 placettes (●) du réseau RENEFOFOR, les 17 placettes (●) de niveau 3 du sous-réseau CATAENAT

2.3. Caractéristiques des sites d'étude

Les caractéristiques de chacun de ces sites sont présentées dans le tableau III. Localisés sur une grande partie du territoire français, ces sites présentent tout d'abord des altitudes et des climats variés, desquels découlent plusieurs types d'habitats et de peuplements. Cinq des dix principales essences françaises rencontrées dans le réseau RENEFOFOR sont représentées dans cette sélection de dix sites : Chêne sessile (*Quercus petraea* (Mattus.) Liebl.), Chêne pédonculé (*Quercus robur* L.), Épicéa commun (*Picea abies* (L.) Karst.), Hêtre (*Fagus sylvatica* L.) et Sapin pectiné (*Abies alba* Mill.). Ces cinq essences sont les cinq essences les plus importantes en volume des forêts françaises. Elles représentent 48 % du volume de bois des forêts françaises (IGN, service de l'inventaire forestier, 2012).

Tableau III : Caractéristiques des 10 sites RENECOFOR utilisés dans la première partie de l'étude : localisation, essence principale, altitude, zone climatique (Dobremez *et al.*, 1997; Ponette *et al.*, 1997) ; précipitations annuelles, température moyenne annuelle (Peiffer *et al.*, 2008), pH_{CaCl2} (Ponette *et al.*, 1997)

Site	Département, commune	Essence principale	Altitude (m)	Zone climatique	Précipitations annuelles (mm) (1995 - 2004)	Température moyenne (°C) (1995 - 2004)	pH _{CaCl2} (0 - 20 cm)
CHP59	Nord (59), Locquignol	<i>Quercus robur</i> L.	149	Continentale	930	9,7	3,6
CHS41	Loir-et-Cher (41), Chambon sur Cisse	<i>Quercus petraea</i> (Mattus.) Liebl.	127	Atlantique	744	11,3	3,7
EPC08	Ardennes (08), Thilay	<i>Picea abies</i> (L.) Karst.	480	Continentale	1316	8,5	3,6
EPC63	Puy-de-Dôme (63), St-Gènes-Champagnelle	<i>Picea abies</i> (L.) Karst.	950	Montagne	993	7,7	4,3
EPC87	Haute-Vienne (87), Peyrat-le-Château	<i>Picea abies</i> (L.) Karst.	650	Atlantique	1332	9,5	3,7
HET64	Pyrénées-Atlantiques (64), Ance	<i>Fagus sylvatica</i> L.	400	Montagne	1350	13,2	4,2
SP11	Aude (11), Belvis	<i>Abies alba</i> Mill.	950	Montagne	1167	9,3	5,2
SP38	Isère (38), La Chapelle-du-Bard	<i>Abies alba</i> Mill.	1100	Montagne	1355	8,4	3,7
SP57	Moselle (57), Abreschviller	<i>Abies alba</i> Mill.	400	Continentale	1276	9	3,6
SP68	Haut-Rhin (68), Lautenbachzell	<i>Abies alba</i> Mill.	680	Montagne	1308	8,2	4,2

3. Données d'entrée pour l'application, la calibration et la validation des modèles

En raison de la diversité et de la complexité des modèles utilisés dans ce travail, un grand nombre de données relatives aux compartiments d'influence des écosystèmes forestiers ont été nécessaires pour permettre de répondre aux problématiques posées. La simulation et la spatialisation à large échelle de l'impact des dépôts atmosphériques azotés sur les écosystèmes constituent d'ailleurs deux des objectifs majeurs de ce travail. Pour cette raison, les données utilisées en entrée des modèles sont dans leur grande majorité géoréférencées, mesurées lors de campagnes d'échantillonnages sur des sites sélectionnés, ou bien modélisées à forte résolution sur des aires géographiques d'intérêt, à l'image des scénarios de changements globaux présentés plus haut. Une deuxième contrainte liée à l'utilisation de modèles complexes et dynamiques concerne la représentativité temporelle des données d'entrée. La durée importante des chroniques ou l'étalement des points d'échantillonnage dans le temps sont en effet primordiaux pour permettre la calibration et la validation des modèles.

Cette représentativité spatio-temporelle des données nécessaires au fonctionnement des modèles, qui ne pouvait être obtenue par la mise en place de campagne de relevés, l'a été grâce à l'utilisation de bases de données provenant de différentes sources regroupant des données spécifiques relevées sur des pas de temps longs et couvrant les zones géographiques d'application des modèles. L'ensemble des caractéristiques des données utilisées, ainsi que leurs sources, est présenté dans le paragraphe ci-dessous.

Les premières données indispensables à la modélisation concernent les caractéristiques des sites sur lesquels elle est mise en œuvre. Le modèle dynamique ForSAFE intègre en entrée, comme présenté au début de ce chapitre, des informations caractéristiques du site étudié relatives au compartiment du sol, au climat, au type de peuplement et aux dépôts atmosphériques. Un très grand nombre de ces données sont mesurées sur les placettes forestières permanentes composant le réseau RENECOFOR de l'ONF. Le fait d'utiliser des données provenant très majoritairement d'une seule et même source permet d'en garantir une certaine homogénéité.

3.1. Données observées sur les sites du réseau RENECOFOR

Les données en provenance des sites du réseau RENECOFOR sont toutes issues de campagnes de mesures réalisées sur les placettes permanentes depuis leur installation en 1992. En fonction du type de variable mesuré, la périodicité des observations varie.

- Données météorologiques

Des mesures de données météorologiques basiques sont réalisées quotidiennement aujourd'hui sur les 17 placettes de niveau 3 du sous-réseau CATAENAT décrites au niveau III. Il s'agit, entre autres, de mesures des températures minimale, maximale et moyenne (exprimées en °C), des hygrométries minimale, maximale et moyenne (en %), du cumul de précipitations (en mm), et du cumul de rayonnement global (en J.cm⁻²). La moyenne ou le cumul de ces valeurs permet alors d'obtenir des données mensuelles de températures et de précipitations.

- Dépôts atmosphériques

A l'échelle mensuelle, des mesures de dépôts atmosphériques et de pluviosité sur les 27 placettes du sous-réseau CATAENAT décrites au niveau 2 ont pour objectif de caractériser et de quantifier ces dépôts. Les dépôts totaux mesurés hors-couvert et les dépôts (ou pluviollessivats) mesurés sous-couvert forestier (figure 10) ont été collectés sur sites en suivant une fréquence hebdomadaire, puis analysés sur un échantillon mensuel établi suivant la proportion de pluviosité hebdomadaire par rapport à la pluviosité des quatre semaines de relevés. Les dépôts totaux hors couvert sont collectés à l'aide d'entonnoirs de 20 cm de diamètre munis d'un flacon en polyéthylène. Les pluviollessivats sont quant à eux recueillis à l'aide de 3 gouttières d'une surface réceptrice totale de 0,85 m² (Ulrich *et al.*, 1998). Les éléments analysés dans ces dépôts sont :

- le soufre : S-SO₄²⁻
- l'azote : N-NO₃⁻ et N-NH₄⁺
- les chlorures : Cl⁻
- les cations basiques : Ca²⁺, Mg²⁺, Na⁺, K⁺
- les ions hydrogène : H⁺

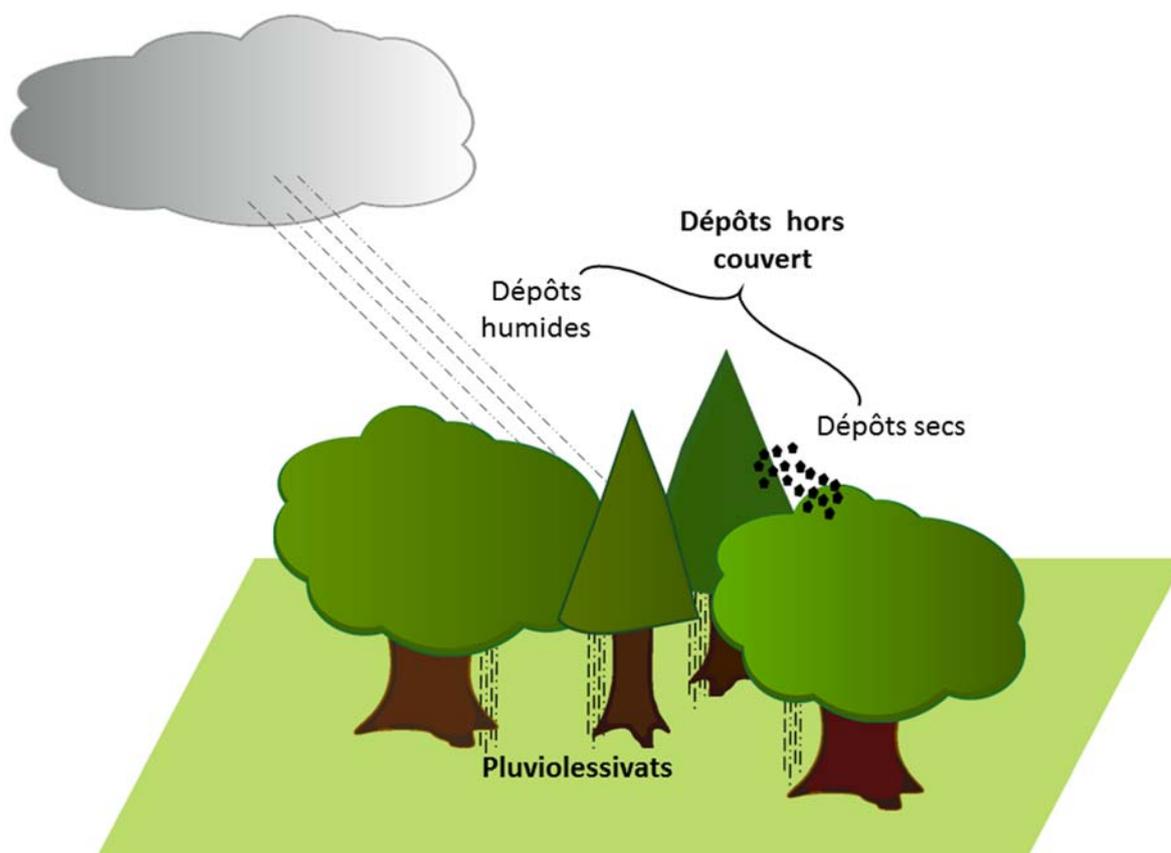


Figure 10 : Représentation schématiques des deux types de dépôts : hors-couvert (dépôts totaux = dépôts secs + dépôts humides) et sous-couvert (ou pluiolessivats).

Les données de dépôts atmosphériques utilisées en entrée du modèle ForSAFE doivent correspondre à des dépôts totaux atteignant le sol. Or il a été montré que les dépôts secs sont généralement sous-estimés dans les dépôts hors-couvert mesurés dans des collecteurs à découvert. Les pluiolessivats reflètent ainsi mieux la concentration totale des dépôts en raison de la grande surface de captation de ces dépôts secs et occultes que représente le feuillage de la canopée en forêt (Probst *et al.*, 1990, 1992; Lovett and Lindberg, 1993; Moncoulon *et al.*, 2004). Les dépôts totaux déposés sous-couvert forestier peuvent alors être estimés à partir des concentrations dans les pluiolessivats (Draaijers *et al.*, 1996). Les concentrations en éléments inertes ou conservatifs de l'atmosphère n'interagissant pas avec la canopée (i.e. les chlorures, le soufre, le sodium (Hultberg and Grennfelt, 1992)), mesurées dans les pluiolessivats, ont donc été utilisées en entrée du modèle. Pour les éléments réactifs interagissant avec la canopée (i.e. l'azote et les cations basiques hors sodium (Draaijers and Erisman, 1995)), leur concentration dans les pluiolessivats peut être enrichie ou appauvrie lors du contact avec le feuillage par récrétion ou absorption. Ainsi, outre l'apport lié au lessivage de dépôts secs lors du passage de la précipitation humide, la concentration en azote dans les pluiolessivats (que ce soit sous forme de nitrates ou d'ammonium), est fortement

impactée lors des échanges avec la canopée, principalement par absorption à la surface des feuilles (Simpson *et al.*, 2006). Les valeurs mesurées pour ces éléments dans les pluviollessivats ne reflètent alors pas uniquement celles observées dans les dépôts totaux. Ainsi, les concentrations de ces éléments dans les dépôts totaux mesurés hors-couvert ont été intégrées en entrée du modèle, suite à l'application d'une correction ayant pour objectif de prendre en compte la part sèche de ces dépôts (Gaudio *et al.*, 2013). Pour ce faire, l'hypothèse mise en place a été de considérer que la différence de concentration d'un élément neutre tel que les chlorures, observée entre les dépôts hors-couvert et les pluviollessivats, correspond à la quantité de dépôts secs effectivement déposée mais non prise en compte dans les dépôts hors-couvert. Les concentrations en éléments réactifs mesurées dans les dépôts totaux hors-couvert ont alors été corrigées par le ratio $\frac{[Cl^-]_{pluviollessivats}}{[Cl^-]_{Hors-couvert}}$. Les dépôts moyens annuels utilisés en entrée du modèle ForSAFE sont présentés pour l'ensemble des sites du réseau CATAENAT dans le tableau IV :

Tableau IV : Dépôts atmosphériques totaux moyens annuels sur la période 1993 – 2013 (cette étude) pour les 27 sites du réseau CATENAT de niveau II équivalents aux pluviollessivats (S, Cl, Na) et calculés à partir des dépôts hors couverts corrigés du rapport aux chlorures dans les dépôts hors couverts vs les pluviollessivats (N, Ca, Mg, K). Les valeurs sont exprimées en mEq.m⁻².an⁻¹

Placette	Période	S-SO ₄ ²⁻	Cl ⁻	Na ⁺	N-NO ₃ ⁻	N-NH ₄ ⁺	Ca ²⁺	Mg ²⁺	K ⁺
		Dépôts mesurés dans les pluviollessivats			Dépôts totaux hors-couvert corrigés par le rapport [Cl ⁻] _{pluviollessivats} / [Cl ⁻] _{hors-couvert}				
CHP 40	1993-2013	58,01	155,23	121,38	25,34	29,42	36,01	35,53	7,57
CHP 59	1993-2013	55,90	65,56	49,28	51,76	76,14	38,95	16,33	6,55
CHS 35	1993-2013	36,45	95,69	69,87	24,95	48,52	22,96	21,16	6,56
CHS 41	1993-2013	22,11	45,80	30,29	31,16	43,77	34,79	10,68	5,12
CPS 77	1993-2013	28,31	44,72	27,94	45,97	59,53	42,49	9,79	7,88
DOU 71	1993-2013	47,11	63,33	57,45	51,05	76,43	48,20	17,72	7,92
EPC 08	1993-2013	91,53	86,57	70,88	85,30	127,58	44,03	20,53	12,22
EPC 63	1993-2013	26,53	44,75	34,86	51,56	99,24	55,46	11,60	9,26
EPC 74	1993-2013	35,79	21,57	13,22	62,92	66,72	64,59	5,60	5,59
EPC 87	1993-2013	32,65	74,67	58,55	43,12	56,39	40,40	15,85	8,10
HET 30	1993-2013	63,58	70,30	63,11	57,14	61,23	93,49	19,46	6,46
HET 54a	1993-2013	41,01	25,10	15,91	42,06	65,41	31,38	6,70	7,35
HET 64	1993-2013	47,65	72,16	57,59	30,40	41,68	35,61	17,35	3,92
PL 20	1993-2013	70,35	303,98	264,10	41,59	37,57	112,51	77,71	14,70
PM 17	1993-2013	59,79	369,09	316,67	30,24	28,83	51,94	77,04	11,23
PM 40c	1993-2013	36,63	109,31	84,77	36,84	45,40	51,62	25,75	10,50
PM 72	1993-2013	38,04	95,19	75,69	46,70	74,82	40,20	21,44	8,17
PM 85	1993-2013	93,54	648,81	561,58	37,51	38,59	125,02	145,25	21,51
PS 44	1993-2013	55,17	223,44	185,39	33,02	57,20	33,44	47,38	10,82
PS 67a	1993-2013	37,70	30,81	20,86	59,66	72,12	37,70	7,95	6,95
PS 76	1993-2013	147,80	209,56	177,83	71,13	110,94	56,08	43,41	12,43
SP 05	1993-2013	20,60	16,13	10,02	21,52	24,05	101,10	10,37	4,46
SP 11	1993-2013	46,92	71,58	55,72	63,80	71,54	96,66	19,71	7,45
SP 25	1993-2013	46,22	41,75	30,81	73,97	85,09	86,91	9,05	5,55
SP 38	1993-2013	29,70	17,96	10,44	45,94	42,12	55,82	4,49	5,28
SP 57	1993-2013	46,32	38,53	26,75	70,26	82,64	34,96	8,84	9,21
SP 68	1993-2013	26,21	25,63	20,11	43,90	47,53	25,16	5,15	5,05

- Solutions et profils de sol

Des prélèvements et analyses mensuels permettent également de disposer de chroniques très complètes sur l'évolution de la composition et des éléments de la solution du sol (pH, concentration en cations basiques, conductivité...). Cette dernière est prélevée en continu sur les sites de niveau 3 grâce à l'installation sur site de bougies de céramique poreuses mises

en dépression, à 20 cm et 70 cm de profondeur (Ulrich *et al.*, 1998). Les valeurs mesurées de concentrations en cations basiques ont été utilisées afin de valider les sorties du modèle biogéochimique ForSAFE, dans le cadre du calcul des charges critiques d'acidité avec le modèle SMB, ainsi que pour le calcul des charges critiques de biodiversité. Au cours des dernières années des validations ont été réalisés sur certains sites (Party *et al.*, 1995 ; Moncoulon *et al.*, 2004 ; Probst *et al.*, 2015).

En complément des données de solution de sol, des analyses et descriptions pédologiques des profils de sols rencontrés sur les sites sont également disponibles parmi les données mesurées par les acteurs du réseau RENECOFOR. Deux campagnes d'échantillonnage constituées de trois types d'observations de sol ont été réalisées sur les 102 placettes du réseau : un échantillonnage statistique par grappe de sols en vue de réaliser des analyses biochimiques (détaillées dans Ponette *et al.*, 1997), une description détaillée des sols à partir de fosses pédologiques représentatives de chaque placette (2 fosses par placette), et une description fine des formes d'humus. Les campagnes ont été réalisées entre 1994 et 1995 avec un complément en 1997 pour la première (Brêthes and Ulrich, 1997), et entre 2007 et 2009 pour la deuxième. Ces données pédologiques ont été utilisées à des fins de calibration et de validation du modèle de charges critiques, notamment en ce qui concerne la richesse du sol (teneurs en C et N totaux, rapport C/N,...), le pH, la teneur en cations basiques, la CEC (capacité d'échange cationique) ou le taux de saturation.

- Composition floristique

Sur une autre échelle de temps, des relevés floristiques effectués tous les cinq ans permettent de connaître de manière exhaustive la composition en espèces végétales de la placette. Les relevés sont effectués durant trois grandes périodes de l'année :

- entre le 15 mars et le 30 avril
- entre le 15 juin et le 15 juillet
- entre le 15 août et le 15 septembre.

Cette approche permet d'observer une majorité de plantes, qu'elles soient printanières, estivales ou automnales. En zone de montagne, ces dates peuvent varier en fonction des conditions climatiques.

Les relevés sont effectués en distinguant cinq strates de végétation : muscinale, herbacée, arbustives basse et haute, et arborée. Pour chaque espèce et par strate, l'indice d'abondance / dominance a été relevé, permettant ainsi de caractériser à la fois le recouvrement et la fréquence d'une espèce végétale. L'abondance / dominance est notée en suivant l'échelle dite de Braun-Blanquet (Braun-Blanquet *et al.*, 1952).

Cette liste exhaustive des espèces végétales présentes sur chaque placette du réseau fournit une information très importante concernant la composition floristique des différents sites et son évolution au fil du temps. Les relevés, effectués tous les 5 ans à partir de 1995, s'étalent sur 20 ans (1995, 2000, 2005 et 2010), et représentent une source de données de calibration et de validation indispensables au bon développement des modèles. Toutefois, les seuls indices d'abondance / dominance mesurés ne permettent pas une intégration ou une utilisation directes des données d'observation dans les modèles. Une étape de préparation et de synthèse des relevés s'est donc avérée nécessaire. Pour être utilisables, les données codées en abondance / dominance ont été transformées en présence / absence d'une part (codée 0 ou 1), et en pourcentage de recouvrement d'autre part. Si la première conversion ne pose aucun problème (soit l'espèce est présente, soit elle est absente), la seconde est un peu plus délicate. Pour ce faire, la méthode décrite et utilisée au sein du réseau RENECOFOR a été reprise du travail d'Archaux *et al.* (2009).

Dans un premier temps, les indices d'abondance / dominance sont convertis en pourcentages de recouvrement. Les valeurs de couvert retenues correspondent aux moyennes des classes de couvert établies par l'échelle de Braun-Blanquet. Bien qu'attribuant un poids plus fort aux espèces présentes dans les classes supérieures de l'échelle d'abondance (en comparaison avec une conversion préférant les valeurs médianes des classes (Gillet, 2000)), cette échelle de conversion est largement utilisée dans la littérature et préconisée dans le traitement des données RENECOFOR (Vandermaarel, 1979; Camaret *et al.*, 2004; Archaux *et al.*, 2009). Les valeurs de conversion retenues sont présentées dans le tableau V.

Tableau V : Conversion des indices d'abondance / dominance de l'échelle de Braun-Blanquet en pourcentages de recouvrement moyens

Classes de recouvrement (Braun – Blanquet)	Signification	Pourcentage de recouvrement (%)
r	Un individu	0.005
+	Simplement présent, recouvrement et abondance très faibles	0.05
1	Peu abondante à abondante et recouvrement faible (< 5 %)	2.5
2	Abondant à très abondant, recouvrement entre 5 et 25 %	15
3	Recouvrement de 25 à 50 %, abondance quelconque	37.5
4	Recouvrement de 50 à 75 %, abondance quelconque	62.5
5	Recouvrement supérieur à 75 %, abondance quelconque	87.5

Dans un deuxième temps, le traitement des données consiste à synthétiser, pour chaque espèce, son pourcentage de recouvrement sur la placette par année de relevé.

Les relevés floristiques sont effectués, pour chacune des huit sous-placettes, durant les trois périodes citées plus haut, selon les strates de végétation. Le travail réalisé dans cette étape consiste donc à fusionner les pourcentages de couvert mesurés sur les sous-placettes pour l'ensemble des strates et durant les trois périodes de relevés.

Quatre des huit sous-placettes étant mises en enclos à l'intérieur d'un grillage, afin d'empêcher l'abrutissement des espèces présentes par le gibier, la fusion des résultats s'effectuera soit sur les sous-placette F1 à F4 en enclos, soit sur les sous-placettes F5 à F8 placées en exclos, selon que l'on désire ou non intégrer l'effet gibier à l'étude.

Afin de s'affranchir d'un éventuel effet de sylvofaciès imputable à la gestion forestière, les deux strates hautes (arborée et arbustive haute) ne sont pas prises en compte lors de la fusion. Seules les espèces d'une hauteur inférieure à 2 m (strates herbacée et arbustive basse) sont prises en compte (Archaux *et al.*, 2009).

Pour chacune des quatre sous-placettes sélectionnées, la fusion consiste tout d'abord à déterminer la plus forte valeur de recouvrement de chaque espèce observée sur les trois périodes d'échantillonnage et sur l'ensemble des strates. Seule la valeur la plus élevée des pourcentages de recouvrement saisonniers et des pourcentages relevés sur l'ensemble des strates où est présente l'espèce sera alors conservée, et considérée en tant que valeur de couvert annuel de l'espèce sur la sous-placette. Le recouvrement de l'espèce à l'échelle de la placette est donc calculé comme la moyenne des recouvrements sur les quatre sous-placettes, en attribuant un recouvrement nul lorsque l'espèce n'est pas mentionnée sur une sous-placette (Archaux *et al.*, 2009).

Les valeurs d'abondance / dominance des espèces de chacune des 102 placettes sont stockées par l'ONF sous forme de classeurs Excel à raison d'un classeur par année de relevé. Le nombre d'étapes nécessaire à la fusion, ainsi que l'effet répétition des actions associé au nombre élevé de fichiers à traiter sont autant de sources potentielles d'erreurs qu'il a fallu contourner. Afin d'automatiser la procédure de fusion (permettant d'assurer une robustesse et un gain de temps de traitement), des scripts ont été développés en langage Visual Basic. Outre le traitement des données fournies par l'ONF à l'occasion de ce travail, ces routines ont été paramétrées de manière à pouvoir être réutilisées à l'infini et sans besoin d'aucune modification, de manière à traiter les relevés issus de campagnes futures (2015 et 2020 par exemple). Même si elle a été réalisée, les données de la campagne d'échantillonnage 2015 n'ont pu être intégrées dans la validation des résultats de ce travail. Elles sont toujours en cours de consolidation par l'ONF.

Grâce à ces automatisations, un pourcentage de couvert moyen pour les années 1995, 2000, 2005 et 2010 a pu être calculé pour l'ensemble des espèces végétales observées sur les 102 placettes du réseau RENECOFOR.

Bien que les données mesurées sur l'ensemble des placettes du réseau RENECOFOR soient extrêmement complètes et bien diversifiées en termes de types de variables, certaines données spécifiques (i.e. valeur du drainage vertical, évapotranspiration réelle...) ne sont pas disponibles car non mesurées sur les sites. D'autres sources d'information ont donc été utilisées afin de compléter le jeu de variables nécessaire à la mise en application des modèles. La première de ces sources est l'Institut national de l'information géographique et forestière (IGN).

3.2. Données de base de l'IGN

En complément des données relevées sur les sites du réseau RENECOFOR, des données géoréférencées permettant de compléter la description des placettes ont été récupérées sous forme de couches auprès de l'IGN. Ce dernier a en effet pour mission de constituer le Référentiel Géographique à Grande Échelle (RGE) de précision métrique. Le RGE comprend des données de référence en provenance de sources propres à l'IGN ou extérieures, et contient quatre composantes cohérentes entre elles : les composantes Image, Topographique, Parcellaire et Adresse. Ces données ne rentrent pas à proprement parler dans les modèles de simulation, mais elles sont indispensables à l'analyse, à la compréhension et à la spatialisation des résultats obtenus.

La composante Topographique du RGE consiste en un Modèle Numérique de Terrain (MNT) maillé qui a pour vocation de décrire le relief français. Disponible au pas de 250 m, il décrit la forme et l'altitude de la surface du sol, et couvre la totalité de la France métropolitaine (figure 11).

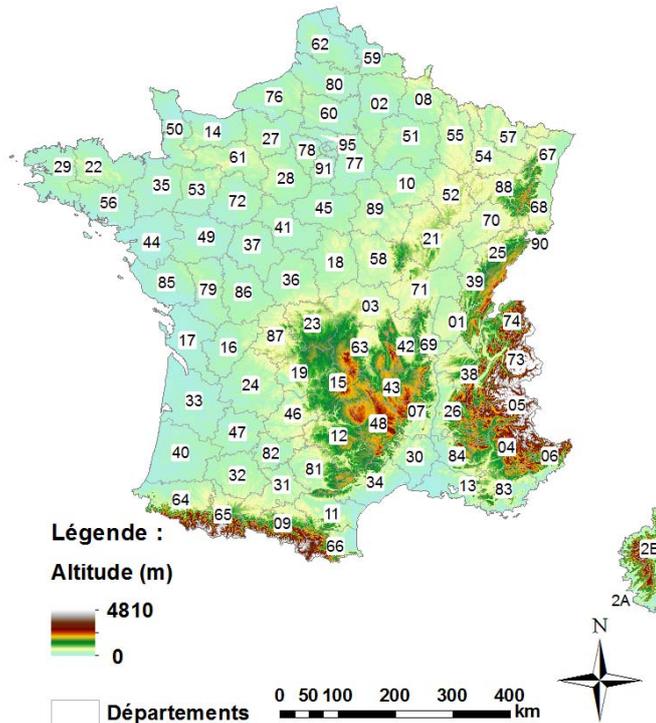


Figure 11 : Modèle Numérique de Terrain au pas de 250 m, représentation des départements (IGN, 2016)

En plus de rendre disponible une valeur d'altitude pour tous les sites du territoire qui pourront potentiellement être ajoutés par la suite à la modélisation, le MNT permet également de calculer d'autres valeurs caractérisant la position géographique d'une cellule. Les outils *Slope* et *Aspect* d'ArcGIS ont été utilisés pour réaliser le calcul de ces nouvelles variables. Pour chaque cellule du MNT, le calcul de la pente repose sur la recherche du taux de variation maximal de la valeur de cette cellule par rapport à ses voisines. La pente s'exprime donc comme la variation maximale d'altitude sur la distance entre la cellule et ses huit voisines.

L'*outil Aspect* permettant le calcul de l'exposition identifie la direction de la pente descendante en ajustant un plan aux valeurs d'altitude d'un voisinage de 3 x 3 cellules autour de la cellule du MNT en cours de traitement. L'exposition de la cellule correspond donc à la direction dans laquelle ce plan est orienté (Burrough and McDonnell, 1998; Burrough *et al.*, 2015). Outre le fait de compléter la description des placettes, l'utilisation de ces données permet de mieux comprendre le contexte topo-climatique caractérisant chaque site. L'intégration de l'altitude et de la pente dans l'analyse des distributions de dépôts atmosphériques peut par exemple conduire à mettre en évidence des différences de réponse entre deux écosystèmes.

La *composante Image du RGE* a également été utilisée à des fins de vérifications. Les images aériennes issues de cette base de données ont par exemple pu permettre de déterminer la

distance entre une placette de relevés et la station météorologique la plus proche, ou encore d'avoir un aperçu de l'évolution du paysage environnant de la placette dans le temps grâce à la comparaison de photos aériennes prises à différentes dates.

Le produit numérique GEOFLA®, également commandé sur le site internet de l'IGN (<http://professionnels.ign.fr/donnees>, 2015), est dérivé de la base de données unifiée décrivant le découpage administratif de la France métropolitaine et des Départements et Régions d'Outre-Mer. L'accès à la représentation géoréférencée des communes et départements français, ainsi qu'aux métadonnées qui en découlent, a pour objectif de préciser la localisation de certains sites d'un point de vue strictement administratif.

L'intérêt de ces données fournies par l'IGN est donc principalement de pouvoir relier, de manière fiable et précise, des données spatiales en provenance de sources différentes en fonction de leurs caractéristiques géographiques ou administratives. C'est par exemple le cas des données météorologiques. En effet, plusieurs types de sources rendent disponibles, sous forme de chroniques, des données météorologiques mesurées par des opérateurs, à partir d'installations et sur des périodes variés. Des données météorologiques modélisées, issues du modèle SAFRAN (Système d'Analyse Fournissant des Renseignements Adaptés à la Nivologie) de Météo France (cf. paragraphe 3.3.), ont également été utilisées. Le recouplement de toutes ces données, dont la précision et les informations de localisation varient en fonction des sources, se trouve alors facilité grâce à l'utilisation des bases de données de l'IGN.

3.3. Données météorologiques : le modèle SAFRAN

En vue de compléter le jeu de données météorologiques mesurées sur les placettes du réseau RENECOFOR dans un souci de spatialisation à l'échelle du territoire, des données modélisées à plus large échelle ont été intégrées à ce travail. En provenance du CNRM (Centre National de Recherches Météorologiques), elles sont produites à partir du modèle SAFRAN.

A l'origine, SAFRAN est un module d'analyse objective développé pour des besoins d'estimation opérationnelle des risques d'avalanche en zone montagneuse (Durand *et al.*, 1993). Par la suite étendu à l'ensemble du territoire français et validé de manière approfondie (Le Moigne, 2002; Quintana-Segui *et al.*, 2008), il est également utilisé pour alimenter des modèles de surface à base physique nécessitant des données météorologiques complètes (tels le modèle ISBA : Interaction Sol-Biosphère-Atmosphère). SAFRAN est aujourd'hui un système d'analyses à mésoéchelle de variables atmosphériques près de la surface, outil de

recherche et de développement à la base de nombreuses études sur la climatologie et les effets du changement climatique.

Le système d'analyses SAFRAN permet, en utilisant une combinaison d'observations de surface réalisées sur les réseaux français et de produits de modèles de circulation générale à grande échelle, de reconstruire des profils verticaux de l'atmosphère sur des zones climatiquement homogènes. Les analyses ainsi obtenues (par pas de 300m d'altitude) sont interpolées de manière à obtenir une analyse horaire des variables atmosphériques que sont la température, le vent, l'humidité au voisinage de la surface et hors des effets de couche limite, la nébulosité, les précipitations solides et liquides. L'utilisation d'un schéma de transfert radiatif permet d'obtenir des données de rayonnement solaire et infrarouge incidents. Ces variables sont ensuite projetées verticalement par interpolation spatiale sur un maillage régulier de 8 km x 8 km à l'échelle de la France.

SAFRAN constitue, avec les modèles ISBA et MODCOU (MODélisation COUplée), la chaîne opérationnelle SIM (pour SAFRAN-ISBA-MODCOU). Ce modèle hydrométéorologique de surface utilisé par Météo-France permet, entre autres, l'estimation des bilans d'eau et d'énergie de surface. Le fonctionnement de cette chaîne de modèles est de type « combiné », c'est-à-dire que les résultats produits par l'un des modèles sont utilisés en tant que paramètres d'entrée dans le suivant. C'est par exemple le cas des paramètres horaires produits par SAFRAN, qui sont nécessaires au fonctionnement d'ISBA. La chaîne SIM a été validée à l'échelle de la France à partir de la comparaison des résultats avec des observations quotidiennes de débit, de hauteurs de nappes et de neige (Habets *et al.*, 2008; Soubeyroux *et al.*, 2008).

Dans le cadre d'une convention de mise à disposition des données pour objectif de recherche passée avec Météo-France, les données météorologiques nécessaires à la mise en œuvre des modèles de calcul des charges critiques ont pu être obtenues. La valeur des variables atmosphériques concernées a été extraite au niveau des mailles de la grille SAFRAN correspondant aux 102 placettes du réseau RENECOFOR. Les variables extraites sont les suivantes :

- Température minimale des 24 températures horaires (au pas quotidien)
- Température maximale des 24 températures horaires (au pas quotidien)
- Température moyenne mensuelle (°C)
- Cumul mensuel de précipitations liquides (mm)
- Cumul mensuel des précipitations solides (mm)
- Rayonnement atmosphérique (J.cm⁻²)
- Rayonnement visible (J.cm⁻²)
- Évapotranspiration Réelle (mm) (issue du modèle ISBA de la chaîne SIM)

Ces données, disponibles sur la période 1959 – 2014, ont été moyennées afin de disposer de valeurs moyennes mensuelles de température, d'évapotranspiration réelle et de précipitations, nécessaires au fonctionnement des modèles et au calcul de variables supplémentaires telles que le drainage.

3.4. Données environnementales : « la base de données du Muséum »

Le dernier niveau de complément des données concerne le régime de gestion des sites étudiés et, le cas échéant, la caractérisation du niveau de protection. L'extension du processus de modélisation à de nouveaux écosystèmes est envisagée au niveau européen dans le cadre des calculs de charges critiques. Cette extension a fait l'objet de recommandations au sein de l'ICP M&M, afin de sélectionner de manière lisible, cohérente et homogène, des écosystèmes à protéger sur lesquels modéliser les charges critiques. Un premier travail de comparaison entre les charges critiques à l'état stationnaire, estimées sur des écosystèmes sans et avec statut de protection, avait été initié au sein du PFN (Probst *et al.*, 2011). La connaissance de la distribution des différents programmes et statuts de protection des milieux naturels représente ainsi un niveau de description important des écosystèmes.

Toutes les données relatives aux statuts de protection, qu'ils soient le résultat de directives ou de décrets français et européens, proviennent de l'Inventaire National du Patrimoine Naturel (INPN). L'INPN est un système chargé d'assurer de manière standardisée la restitution de données de synthèses nécessaires à l'expertise, à l'élaboration de stratégies de conservation et à la diffusion d'informations et de rapports nationaux et internationaux sur le patrimoine naturel français (espèces végétales et animales, milieux naturels et patrimoine géologique). Placé sous la responsabilité scientifique du Muséum National d'Histoire Naturelle (MNHN) pour les inventaires réalisés, l'INPN a été initié en 2003 et officiellement créé en 2005 sur la base de données gérées depuis 1979 par le Secrétariat de la Faune et de la Flore (SFF) du MNHN (source : www.inpn.mnhn.fr). Ses principaux objectifs consistent à organiser la synthèse et la validation des données issues de nombreux programmes nationaux et fournies par divers partenaires, dont la mise en cohérence est assurée par le développement d'une banque nationale de référence sur la biodiversité française. Il a aussi pour rôle de diffuser les données des programmes nationaux : ZNIEFF, Natura 2000, inventaires nationaux, espaces protégés...

Les données utilisées dans ce projet ont été téléchargées en 2016 sur le site de l'INPN sous forme de couches géoréférencées de polygones répertoriant chaque type de zones protégées. Les différents statuts de protection considérés sont présentés ci-après.

- ZNIEFF : l'Inventaire des *Zones Naturelles d'Intérêt Ecologique Faunistique et Floristique* a été lancé en 1982 avec pour objectif d'identifier les zones présentant de fortes capacités biologiques et un bon état de conservation. Deux types de ZNIEFF sont distingués : les secteurs de grand intérêt biologique ou écologique (ZNIEFF I), et les grands ensembles naturels riches et peu modifiés offrant des potentialités biologiques importantes (ZNIEFF II). Lors de la synthèse des statuts de protection, l'ensemble des zones classées en ZNIEFF de type I et II ont été fusionnées en une seule et même couche de données.
- Natura 2000 : Mis en place en application des Directives « Oiseaux » (1979) et « Habitats » (1992), ce réseau vise à assurer la survie à long terme des espèces et des habitats particulièrement menacés présentant un fort enjeu de conservation en Europe. Il est structuré en Zones de Protection Spéciales (ZPS) qui visent à conserver les espèces d'oiseaux sauvages figurant à l'annexe I de la Directive « Oiseaux » ou qui servent d'aires de reproduction, de mue, d'hivernage ou de zones relais à des oiseaux migrateurs, et en Zones Spéciales de Conservation (ZSC) visant la conservation des habitats et des espèces animales ou végétales figurant aux annexes I et II de la Directive « Habitats ». Les sites naturels terrestres et marins constituant les ZPS et les ZSC ont été identifiés pour la rareté ou la fragilité des espèces (faune et flore) et des milieux qu'ils abritent.
- APB : Un *Arrêté de Protection de Biotope* a pour vocation la conservation de l'habitat d'espèces protégées. Il est un outil de protection réglementaire de niveau départemental, et est classé en tant qu'aire de gestion de catégorie IV de l'UICN (Union Internationale pour la Conservation de la Nature), visant à la protection d'espèces ou d'habitats particuliers. Un APB peut être préfectoral ou ministériel.
- RNN et RNR : Les *Réserves Naturelles Nationales et Régionales* sont des espaces protégés terrestres ou marins dont le patrimoine naturel est exceptionnel du point de vue de la biodiversité ou de la géodiversité. Elles sont créées par l'Etat, par la collectivité territoriale de Corse (Réserves Nationales de Corse : RNC) ou par les régions, bénéficient d'un plan de gestion, et sont classées dans les catégories III (réserves géologiques) ou IV de l'UICN.

PN : Les objectifs d'un *Parc National* sont la protection et la gestion des patrimoines naturels et culturels exceptionnels pour lesquels il a été mis en place, la bonne gouvernance et l'accueil du public. Un parc national est constitué de deux parties : la zone de cœur (protection réglementaire) et l'aire d'adhésion (protection contractuelle).

La zone de cœur est définie comme un espace terrestre et/ou maritime à protéger. Elle correspond généralement à la catégorie UICN II dont les aires protégées sont de vastes aires naturelles ou quasi naturelles mises en réserve pour protéger des processus écologiques de grande échelle, les espèces et les caractéristiques des écosystèmes qui s'y trouvent. La réglementation à l'intérieur du cœur de parc est stricte avec pour priorité la protection des milieux, des espèces, du paysage et du patrimoine.

L'aire d'adhésion d'un parc est représentée par tout ou partie du territoire des communes concourant à adhérer volontairement à la charte du parc en raison de leur continuité géographique ou de leur solidarité écologique avec le cœur. Les aires d'adhésion sont classées en catégorie V de l'UICN (paysage terrestre ou marin protégé).

- PNR : Les *Parcs Naturels Régionaux* sont créés suite à la volonté des collectivités territoriales de mettre en œuvre un projet de territoire se concrétisant par la rédaction d'une charte. Un PNR est labellisé par l'État pour une durée maximum de 12 ans renouvelable, et a pour objectif de valoriser de vastes espaces de forts intérêts naturel et culturel tout en veillant à leur développement durable. Les PNR sont classés en catégorie V de l'UICN (paysage terrestre ou marin protégé).
- BIOS : Une *réserve de BIOSphère*, désignée internationalement dans le cadre du programme de l'UNESCO sur l'homme et la biosphère, est un espace terrestre ou marin dans lequel est promue une relation équilibrée entre l'homme et la nature. Chaque réserve comprend un zonage triple défini suivant les modalités de l'occupation humaine et la répartition des objectifs pouvant aller de la protection stricte au développement durable : zone centrale, zone tampon, zone de transition.
- CEN : Les *Conservatoires d'Espaces Naturels* ont comme objectif de préserver, gérer et valoriser le patrimoine naturel et paysager grâce à la maîtrise foncière des espaces. Ils peuvent intervenir par maîtrise d'usage au moyen de conventions de gestion, et s'appuient aussi sur la protection réglementaire. Ainsi, 35% de leurs sites d'intervention bénéficient d'un statut de protection (parc national, réserves naturelles nationale et régionale, arrêtés de protection de biotope ...). Les sites gérés par les CEN appartiennent aux catégories IV et V de l'UICN.
- RB : Il existe deux types de *Réserve Biologique* :
 - les réserves biologiques intégrales (RBI) dont l'objectif est de laisser s'exprimer la dynamique naturelle et spontanée des habitats forestiers,

- et les réserves biologiques dirigées (RBD) dont la gestion conservatoire ou restauratoire est subordonnée à l'objectif de conservation d'habitats ou de communautés vivantes remarquables ayant justifié la mise en réserve. 40 000 ha de forêts publiques sont classés en RB (dont 16 000 ha de RBI et 24 000 ha de RBD), soit 1% de la superficie totale des forêts publiques (environ 4 millions d'hectares)
- ZICO : Les *Zones d'Importance pour la Conservation des Oiseaux* sont des sites d'intérêt majeur hébergeant des effectifs d'oiseaux sauvages jugés d'importance communautaire ou européenne. L'inventaire de 1994 réalisé par la Ligue pour la Protection des Oiseaux (LPO) et le MNHN a identifié 285 sites d'une superficie totale d'environ 4.7 millions d'hectares (dont 4.4 millions d'hectares de superficie terrestre) soit 8.1% de la superficie du territoire national.

La distribution des différents espaces protégés à l'échelle de la France est représentée sur la figure 12.

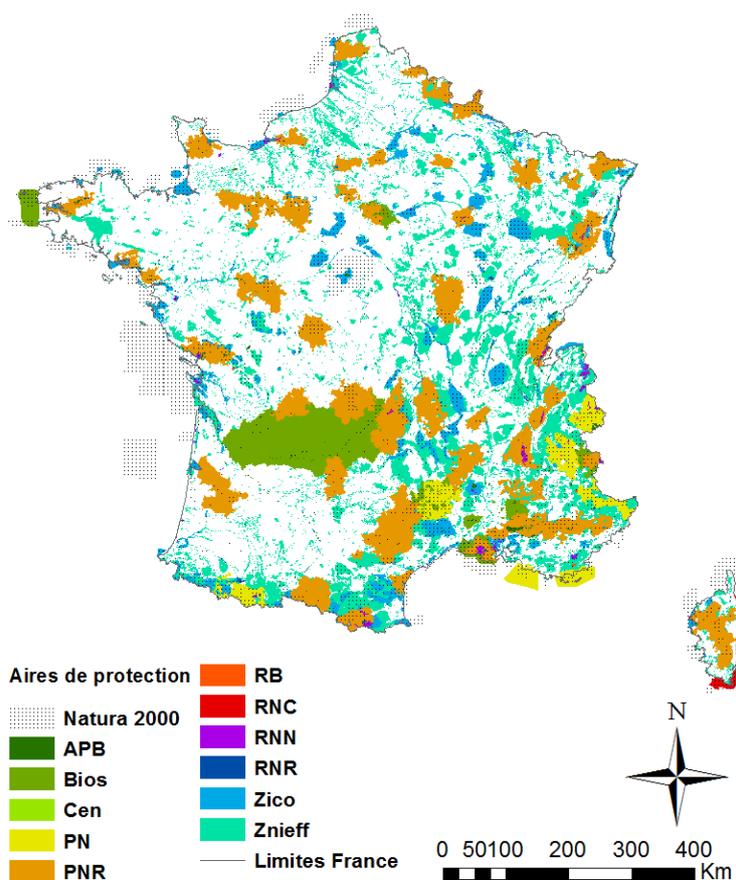


Figure 12 : Distribution des espaces protégés en France (source : www.inpn.mnhn.fr, 2016)

Suite à l'acquisition de l'ensemble de ces données, une fusion des différentes couches a été opérée afin de regrouper en une seule source de données l'ensemble des zones et sites protégés répartis sur le territoire français. La connaissance et la cartographie de ces zones ont permis de faciliter la sélection de nouveaux sites sur lesquels appliquer les processus de modélisation des charges critiques. L'archivage et le formatage de ces données de protection représentaient donc un enjeu important de ce travail qui s'inscrit dans un ensemble de collaborations aux niveaux national et européen.

De même que pour toutes les données géographiques présentées au cours de ce chapitre *Matériel et Méthodes*, la couche relative aux zones protégées et statuts de protection des milieux naturels a été intégrée et sauvegardée dans une base de données développée et gérée au sein du laboratoire EcoLab, regroupant l'ensemble des données nécessaires aux calculs des charges critiques : la BDGCC.

3.5. La base de données géographiques charges critiques (BDGCC)

Créée en 1997 par le Point Focal National français (PFN), l'historique et la raison d'être de cette base de données s'inscrivent dans le cadre des travaux réalisés sur les charges critiques en France. Ainsi, les recherches menées depuis 1992 par le Dr. Anne PROBST (en tant que responsable du PFN Charges critiques pour la France au sein de l'ICP M&M) et ses équipes au sein de trois laboratoires successifs, portent principalement sur la définition des zones sensibles aux apports atmosphériques de contaminants acides, azotés, soufrés et métalliques sur le territoire français. Dès le début des travaux de modélisation et de cartographie des charges critiques menés sur les polluants acidifiants, une base de données environnementales pour la détermination des charges critiques a été développée (Party *et al.*, 1997; Probst *et al.*, 2000). Cela a ainsi permis à la France d'apporter une contribution annuelle et de qualité à la mise à jour au niveau européen des charges critiques vis-à-vis des apports acidifiants, de l'azote eutrophisant et des éléments traces métalliques, au fur et à mesure de l'enrichissement en données environnementales et de l'évolution des modèles. La BDGCC est une base de données relationnelle comprenant des données géographiques, gérée par le PFN au sein du laboratoire EcoLab.

Des données spatialisées produites par le PFN et présentes dans la base ont été utilisées en entrée des modèles dans le cadre de ce travail. C'est par exemple le cas des unités écosystémiques sur lesquelles seront calculées les charges critiques. La construction de ces entités est basée sur le regroupement en classes et le croisement de données pédologiques (Jamagne *et al.*, 1989; INRA, 1998), géologiques (INRA, 1998), et de végétation potentielle

(Party, 1999; Party *et al.*, 1999). Le découpage de cette carte suivant les contours de végétation a permis d'obtenir, après un tri des entités permettant de sélectionner uniquement les écosystèmes forestiers et prairiaux français. Cette carte contient ainsi 8576 entités représentant une surface totale de 54 millions d'hectares. En croisant cette carte avec la grille EMEP sur laquelle sont calculés les scénarios de dépôts atmosphériques et, de façon commune à tous les pays d'Europe, les charges critiques, il est possible, via l'utilisation de l'outil BDGCC, de définir des entités précises sur lesquelles les charges critiques azotées et d'acidité pourront être calculées. La figure 13 illustre cette possibilité résultant du croisement entre les entités écosystémiques et le maillage de la grille EMEP.

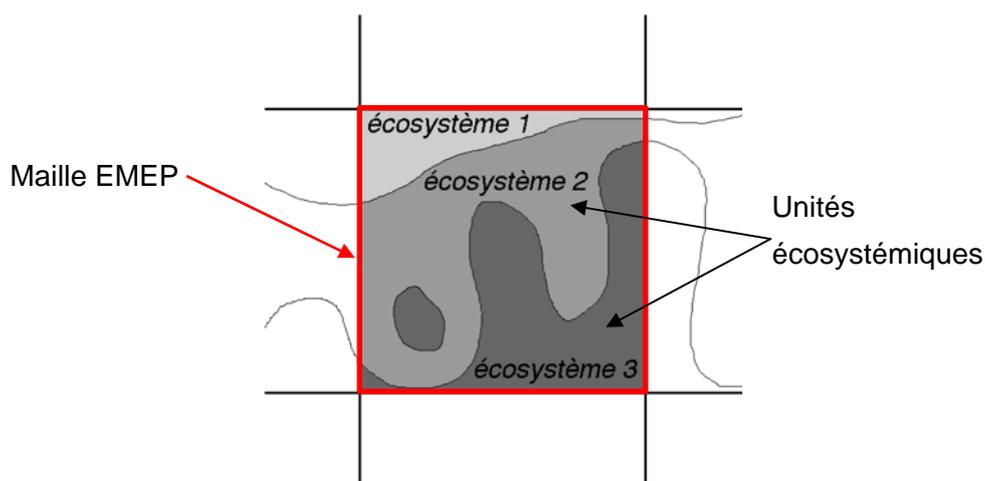


Figure 13 : illustration de la création de nouvelles entités pour le calcul des charges critiques, à partir du croisement des entités écosystémiques et de la grille EMEP (d'après Probst *et al.* (2000), modifié)

Outre la sauvegarde et le géoréférencement des données mesurées en provenance par exemple du réseau RENECOFOR, la base permet aussi de lier aux placettes d'étude des données en provenance d'autres sources (comme celles produites via les recherches menées au sein du PFN (Moncoulon *et al.*, 2004, 2007)) et utilisées dans les processus de modélisation. En effet, le principal atout d'une base de données relationnelle est de permettre l'établissement de liaisons entre toutes les informations qu'elle contient, et ainsi de conserver une information spatialisée. Cette base a donc été en évolution constante depuis sa création tant en termes de données qu'au niveau de son système de gestion.

La totalité des données présentées dans ce chapitre ont été traitées après réception et archivées au sein de la base. C'est par exemple le cas des scénarios de dépôts atmosphériques et de changement climatique, ou de données produites ou mesurées au cours de précédents travaux du PFN et mises en relation avec les données actuelles par l'intermédiaire de la base. Quatre référentiels de base servent de point d'ancrage géographique à l'ensemble des données archivées :

- la localisation des 102 placettes du réseau RENECOFOR à laquelle est reliée la totalité des données mesurées et mises à disposition par le réseau,

- la grille SAFRAN référençant les données climatiques (scénarios régionaux) et météorologiques (chroniques) à laquelle sont également rattachées les 102 placettes en fonction de leurs coordonnées géographiques,
- la grille EMEP 2016 sur laquelle sont calculées les charges critiques azotées, et à laquelle sont liés les scénarios de dépôts atmosphériques,
- la localisation des unités écosystémiques, entités utilisées dans le calcul des charges critiques.

Le géoréférencement et la mise en relation des différentes données entre elles dans la base assurent l'immédiate disponibilité et la pérennité du matériel nécessaire à la modélisation. Ils constituent donc une étape intermédiaire indispensable entre la réception de données et leur utilisation en entrée des modèles. En fonction de la disponibilité des données, liée à la réalisation de campagnes de terrain ou à l'aboutissement de travaux de modélisation de la part de nos partenaires (ici respectivement RENECOFOR et SAFRAN par exemple), l'enrichissement et la mise à jour de la BDGCC sont des actions continues dans le temps. La gestion de la base a donc été assurée tout au long de la durée de ce travail, et perdure encore au gré de la production et de l'acquisition de nouvelles données. L'adaptation et la création de requêtes permettant l'archivage et le formatage des données, en fonction des besoins en données de la modélisation, ont ainsi été continues. Sa structure et l'organisation des tables qui la composent sont donc en perpétuelle évolution, tout en permettant une continuité avec les besoins de la modélisation.

3.6. La classification des habitats EUNIS

La première classification des habitats à l'échelle européenne a été initiée dans les années 1980 avec la classification CORINE Biotopes. Elle fut utilisée pour décrire les habitats au sein de divers programmes de connaissance et de protection de la biodiversité comme par exemple le programme NATURA 2000, ou les inventaires de zones naturelles d'intérêt écologique, faunistique et floristique (ZNIEFF). Elle a également servi de référence lors de l'établissement de la liste rouge d'habitats de certaines régions. Cependant, bien que son domaine d'application s'étende à toute l'Europe, la classification CORINE Biotopes ne concerne que les écosystèmes terrestres, et certaines incohérences ont été relevées lors de la mise en correspondance avec les couvertures végétales (Evans, 2012; Louvel *et al.*, 2013).

Une nouvelle typologie a donc été développée : la typologie EUNIS (EUropean Nature Information System), dont la classification fait partie. Pour EUNIS, un habitat est défini comme « un lieu où cohabitent de manière normale des espèces végétales ou animales, défini dans un premier temps par ses caractéristiques physiques (topographie, climat, type de sol...), et dans un second temps par les espèces végétales et animales qu'il abrite ». Les habitats sont

nécessairement définis pour une échelle donnée (Davies *et al.*, 2004; EEA, 2017). EUNIS est la seule classification qui couvre tous les types d'écosystèmes à l'échelle européenne, et pour laquelle des travaux de mise à jour, de correction, ainsi que des plans de développement futurs sont toujours d'actualité (EEA, 2015). Ses grands objectifs sont les suivants (Davies *et al.*, 2004) :

- fournir un langage commun à l'ensemble des pays
- permettre la cartographie des unités de végétations à l'échelle régionale
- être compréhensible et applicable à différents niveaux de précision
- autoriser le regroupement, l'évaluation et le suivi des unités d'habitats
- fournir un cadre commun et des liens vers d'autres classifications

Les principes de la classification EUNIS sont (Davies *et al.*, 2004) :

- une classification hiérarchique
- un degré d'importance équivalent entre les classes d'un même niveau hiérarchique
- des critères de distinction évidents entre les classes jusqu'au niveau 3 de précision
- la validité des critères des niveaux 1 à 3 pour les classes au-delà du niveau 4
- une succession logique des classes
- un langage clair et non technique
- une distinction entre habitats écologiquement différents
- les habitats qui diffèrent uniquement par leur localisation géographique ne sont pas distincts
- les unités et habitats complexes sont séparés des autres en un groupe particulier d'habitats

Au niveau 1 de description de la classification, les habitats décrits sont présentés dans le Tableau VI.

Tableau VI : Grands types d'habitats décrits au niveau 1 de la classification EUNIS

Code niveau 1	Libellé
A	Habitats marins
B	Habitats côtiers
C	Eaux de surface continentales
D	Tourbières et bas-marais
E	Prairies ; Terrains dominés par des espèces non graminoides, des mousses ou des lichens
F	Landes, fourrés et toundras
G	Bois, forêts et autres habitats boisés
H	Habitats continentaux sans végétation ou à végétation clairsemée
I	Habitats agricoles, horticoles et domestiques régulièrement ou récemment cultivés
J	Zones bâties, sites industriels et autres habitats artificiels
X	Complexes d'habitats

Les habitats rencontrés en France, et analysés au cours de cette étude appartiennent en grande majorité au groupe G. Seuls quelques rares écosystèmes des groupes D et F ont pu être considérés.

La classification EUNIS est actuellement utilisée pour de nombreuses applications en Recherche pure ou appliquée. C'est par exemple cette classification qui a été retenue comme socle commun à l'échelle européenne pour étudier l'impact des dépôts atmosphériques et calculer les valeurs de charges critiques azotées à l'échelle de l'Europe (Bobbink and Hettelingh, 2011).

Pour une présentation plus détaillée de la classification, de ses caractéristiques et de sa construction, se référer à (Davies *et al.*, 2004; Moss, 2008; Evans, 2012; Louvel *et al.*, 2013; EEA, 2017).

4. Les scénarios de changement global

Les modèles présentés au début de ce chapitre « Matériel et méthodes » permettent d'analyser et d'estimer la composition floristique d'un écosystème forestier, sa structure, sa santé, sa sensibilité, à un instant « t » passé, présent ou futur, en fonction de ses propres caractéristiques et de celles de son environnement. Ils permettent également de prédire sa capacité de réponse à une évolution ou à des perturbations de cet environnement. En fonction de leurs caractéristiques et des objectifs pour lesquels ils ont été développés, ces modèles fournissent des valeurs de charges critiques ou de probabilités de présence des espèces. Néanmoins, il résulte de leur mise en œuvre la possibilité d'estimer la réponse des écosystèmes à de possibles perturbations, en fonction de leur intensité.

Dans le but de déterminer l'amplitude de la réponse des espèces, des scénarios plausibles d'évolution des perturbations, de différentes intensités, sont pris en compte comme paramètres d'entrée de ces modèles. Ils permettent ainsi, à plus ou moins long terme, de tester en conditions « réalistes » les conséquences sur l'environnement et sur les écosystèmes des choix et trajectoires suivis par nos sociétés actuelles et futures. Deux grands types de perturbations ont été testés :

- un apport d'éléments nutritifs et / ou acidifiants à l'écosystème par le biais de dépôts atmosphériques de soufre et d'azote notamment,
- un changement des conditions climatiques caractérisé par une augmentation de la température moyenne mensuelle et une modification du régime de précipitations annuelles.

Plusieurs scénarios ont été utilisés pour chaque type de perturbation, différant les uns des autres par l'intensité de la modification qu'ils entraînent. L'origine et le détail des différents scénarios de dépôts atmosphériques d'une part, et de changement climatique d'autre part, sont présentés dans le paragraphe suivant.

4.1. Dépôts atmosphériques

L'impact des dépôts de polluants atmosphériques sur les écosystèmes forestiers a été testé par l'intermédiaire de deux éléments d'importance majeure que sont l'azote et le soufre. Les mesures de dépôts réalisées sur les sites appartenant au réseau RENECOFOR entre 1993 et 2010 (les années peuvent varier en fonction des placettes) permettent, comme présenté dans le paragraphe 3.1. du présent chapitre, de disposer de la valeur des quantités d'azote et de soufre déposées hors et sous couvert sous forme de pluviollessivats. Les modèles utilisés (et notamment ForSAFE) nécessitent également des valeurs de dépôt avant 1993 et après 2010 afin de calculer la réponse des espèces végétales sur de longues périodes (dans notre étude, de 1880 à 2100). Ces valeurs n'étant pas disponibles car non mesurées et mesurables, elles ont été estimées à partir des résultats fournis par le modèle EMEP (European Monitoring and Evaluation Programme) (Iversen, 1993).

4.1.1 Modélisation des dépôts : modèle MSC-W

Le programme EMEP démarré en 1977 a été intégré comme partie prenante de la Convention sur la Pollution Transfrontalière Longue Distance (CLRTAP) lors de la signature de celle-ci en 1979 (Simpson *et al.*, 2012). Les phénomènes de pluies et de dépôts acides, observés à la fin des années 1970, furent à l'origine de la mise en place d'une collaboration

entre de nombreux pays européens. C'est grâce à cette collaboration, dont l'objectif était de mutualiser les efforts et les mesures mises en place pour lutter contre ce phénomène, qu'ont été développés le programme EMEP et la CLRTAP. A l'origine, le programme EMEP avait pour principal objectif d'apporter aux divers gouvernements impliqués un support et un cadre scientifiques portant sur les sources de polluants atmosphériques et leurs dépôts, en particulier le soufre (Simpson *et al.*, 2006; Fagerli and Aas, 2008). Peu de temps après le lancement du programme, l'azote, dont les effets ont été reconnus comme autant problématiques que ceux du soufre, a fait l'objet de manière prioritaire des recherches menées par le programme.

La chimie, le transport transfrontalier et les dépôts de polluants atmosphériques azotés et soufrés ont été, au fil des années, analysés, au sein du programme EMEP, par une suite de modèles en constante évolution et basés sur les émissions (Pascaud, 2013). Depuis 1993, le centre de modélisation « Meteorological Synthesizing Centre-West (MSC-W) » basé à Oslo (Simpson *et al.*, 2012) a opté pour le développement du modèle Eulérien EMEP/ MSC-W d'une résolution de 50 km². Ce modèle régional inclut jusqu'à vingt couches verticales de l'atmosphère, afin de simuler le transport longue distance de la pollution atmosphérique sur de longues périodes temporelles. Les résultats produits par ce modèle concernent la concentration et les dépôts de polluants atmosphériques associés aux processus d'acidification et d'eutrophisation, ainsi que des effets de l'ozone. Le fonctionnement du modèle, centré sur l'Europe, prend également en compte une grande partie de l'Amérique du nord et des régions polaires (Jonson *et al.*, 2006; Fagerli and Aas, 2008). Le modèle est paramétré de manière à pouvoir calculer la quantité de dépôts secs et humides, hors et sous couvert, pour différents types d'écosystèmes et de couvertures végétales (Simpson *et al.*, 2006). Son fonctionnement et ses caractéristiques sont entièrement documentés par Simpson *et al.* (2003) et Fagerli *et al.* (2004).

Afin de valider les concentrations et dépôts en soufre et azote calculés par le modèle EMEP/MS-CW, des comparaisons entre valeurs modélisées et valeurs mesurées de concentrations et de dépôts atmosphériques en azote et en soufre ont été réalisées sur des sites forestiers comportant des peuplements de résineux et de feuillus. Ces sites, répartis à travers l'Europe, font partie intégrante du réseau de surveillance des écosystèmes forestiers de l'ICP-Forests créé en 1985 (ICP-Forests, www.icp-forests.org). Ils sont décrits au niveau II (voir explications dans le paragraphe 2 de ce chapitre).

Dans l'étude de Simpson *et al.* (2006), les dépôts de soufre modélisés ont été comparés aux dépôts totaux mesurés dans les pluviostations. Cette comparaison est pertinente pour le soufre qui est un élément inerte. En revanche, du fait de l'interaction des différentes formes d'azote avec le feuillage, et de la rétention d'une partie du dépôt total par absorption à travers les stomates (voir explications plus haut dans ce chapitre), les dépôts azotés modélisés ont

quant à eux été comparés au dépôts totaux mesurés hors couvert. Les résultats montrent qu'aussi bien dans le cas de valeurs modélisées que de mesures prises sur les sites de l'ICP-Forests, les tendances évolutives de la concentration et des dépôts en azote et en soufre sont identiques. Les résultats obtenus par modélisation correspondent donc aux tendances observées à partir des mesures (Fagerli *et al.*, 2003; Simpson *et al.*, 2006).

Fagerli et Wenche montrent en 2008 que malgré quelques différences (sous-estimation de 10 à 30% des concentrations en nitrates et en ammonium modélisées dans les dépôts humides par rapport aux observations), il existe une assez bonne corrélation entre valeurs modélisées et observées.

De bonnes corrélations entre mesures et observations sont aussi observées par Simpson *et al.* en 2008. Ainsi, les différences observées entre valeurs modélisées et observées sont de l'ordre de 6% en moyenne pour les trois types de variables considérés (dépôts totaux, dépôts humides et concentration en soufre) pour l'année 1997. Toutefois, la comparaison des valeurs modélisées/mesurées pour l'année 2000 aboutit à des différences plus importantes pour les dépôts humides et la concentration (26% et 12%, respectivement), mais à une bonne adéquation pour les dépôts totaux hors-couvert. Les résultats obtenus lors de la comparaison des dépôts azotés modélisés et mesurés sont à considérer avec précautions.

Certes, les résultats présentés dans les deux études précitées montrent que des différences parfois notables (en fonction de la nature des dépôts étudiés) distinguent les valeurs de concentration et de dépôts modélisées des valeurs mesurées pour l'azote et le soufre. Deux raisons principales permettent d'expliquer en partie ces différences :

- d'une part, les comparaisons faites entre calculs du modèle EMEP et observations sur les sites du réseau de l'ICP-Forests mettent en relation des données calculées sur une aire de 50 km² pour les premiers, et mesurées sur des placettes de 30 m de côté pour les secondes.
- d'autre part, la diversité de milieux et la variabilité topographique rencontrées sur une maille de 50 km² peuvent être très importantes. La composante géographique qui résulte de ces deux points semble être à l'origine d'une partie des différences observées (Simpson *et al.*, 2006 ; Fagerli and Aas, 2008).

Néanmoins, ces études montrent qu'à l'échelle de l'Europe, le modèle EMEP est un outil efficace permettant de simuler et de prédire la nature et l'évolution des dépôts de polluants atmosphériques sur de longues périodes temporelles.

Une amélioration de la résolution dans la prise en compte des dépôts actuels peut également être apportée.

Une nouvelle grille permettant la spatialisation des dépôts EMEP à une résolution plus importante (0.1 ° x 0.05 °, correspondant à peu près à une maille de 8 x 5 km) est désormais disponible. C'est sur la base de cette nouvelle grille que sont désormais calculées les charges critiques et leurs excès.

De plus, une spatialisation des mesures de dépôts sur les sites des réseaux MERA, BAPMoN et CATAENAT a été réalisée par krigeage sur la base de ces sites (Pascaud, 2013). Une meilleure corrélation entre les dépôts mesurés et ces dépôts krigés a été observée, relativement aux dépôts modélisés par le modèle EMEP/MSC-W. Ces résultats seront utilisés pour le calcul des dépassements de charges critiques afin de garantir une plus grande précision qu'avec le modèle EMEP.

4.1.2 Construction des scénarios de dépôts entre 1880 à 2100

La prise en compte et l'intégration de l'évolution des dépôts atmosphériques dans le calcul de la réponse des écosystèmes forestiers doit se faire sur la période d'exécution du modèle ForSAFE-VEG, à savoir 1880 – 2100.

Grâce aux mesures réalisées sur les sites du réseau RENECOFOR, les valeurs de dépôts totaux et de pluviollessivats sont connues pour une période correspondant au « présent » (1993 – 2010, et jusqu'en 2014 pour quelques sites). Dans le but de déterminer l'évolution globale de ces dépôts entre 1880 et 2100, il est également nécessaire d'estimer les quantités déposées pour les périodes correspondant au « passé » et au « futur », afin d'aboutir à une prédiction de la réponse des écosystèmes sur la totalité de la période d'étude. La construction des scénarios de dépôts atmosphériques passe donc par « l'assemblage » de données en provenance de sources variées.

Le modèle EMEP, utilisé en complément des mesures mensuelles de dépôts sur la période actuelle, a été utilisé pour estimer et reconstruire l'évolution des dépôts entre 1880 et 1993, après que ceux-ci ont été ajustés aux valeurs actuelles par l'intermédiaire d'une routine interne au modèle ForSAFE (Gaudio *et al.*, 2013).

Après 2010 (date variable en fonction des sites), les dépôts ont été estimés à partir de deux scénarios de déposition atmosphérique considérés comme réalistes :

- le scénario *CLE (Current Legislation in Europe)* défini par la législation européenne et établi à l'occasion de la signature du protocole de Göteborg (Schöpp *et al.*, 2003) ;
- le scénario *MFR (Maximum Feasible Reduction)* qui correspond à une réduction drastique des émissions de la part des pays signataires de la convention LRTAP, jusqu'au niveau minimal d'émissions qu'il est actuellement possible d'atteindre d'un point de vue technique.

Les données de dépôts de ces deux scénarios proviennent du modèle EMEP.

Le regroupement des valeurs de dépôts issues du modèle EMEP, des mesures sur les sites RENECOFOR, et des deux scénarios MFR et CLE, sur la totalité de la période 1880 – 2100, aboutit aux deux scénarios utilisés en entrée du modèle ForSAFE. Un exemple de l'évolution de ces dépôts sur la totalité de la période est présenté dans le cas de la placette SP57 (figure 14).

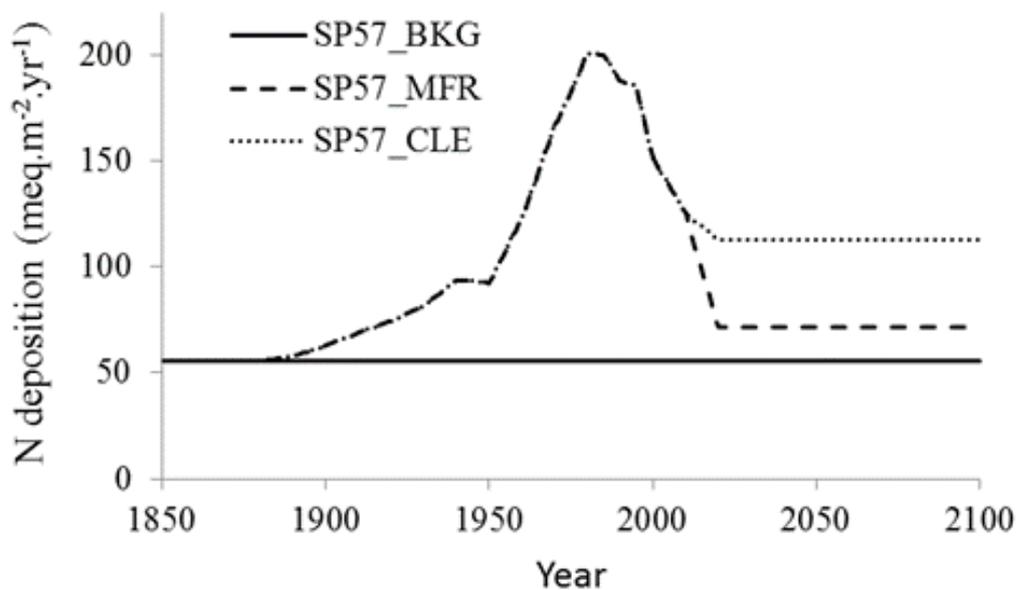


Figure 14 : évolution de la quantité d'azote déposée sur la placette SP57 (*Abies alba*) entre 1880 et 2100, suivant les deux scénarios MFR et CLE. Le scénario BKG (« Background ») est mentionné en référence.

La réponse des écosystèmes forestiers aux dépôts atmosphériques ayant un effet acidifiant et eutrophisant est donc estimée, par l'utilisation du modèle couplé ForSAFE-VEG, à partir de deux scénarios contrastés mais réalistes, qui permettent de simuler les possibles tendances futures en termes de dépôts atmosphériques. A cette source de changements environnementaux, peuvent également s'ajouter des changements d'ordre climatique, dont les possibles évolutions sont présentées dans le paragraphe suivant.

4.2. Changement climatique

4.2.1 Contexte et cadre général

Deux types d'outils sont généralement utilisés lors de l'étude des changements climatiques et de la prévision des tendances climatiques : les modèles climatiques et les scénarios climatiques.

Les modèles de circulation climatique (ou modèles de circulation globale) sont des modèles en trois dimensions possédant une composante atmosphérique et une composante océanique. Ils permettent de reproduire la dynamique du système climatique à l'échelle du globe, soit à très grande échelle spatiale. Dans le but de réaliser des études à des échelles plus fines, des modèles climatiques régionaux présentant une résolution plus grande (de 10 à 20 km) peuvent également être utilisés. Ces modèles régionaux utilisent les données des modèles globaux comme données d'entrée de manière à définir leurs conditions aux limites. Afin de prendre en compte l'erreur inhérente à ces modèles (globaux et régionaux), les projections climatiques sont en général analysées à travers un ensemble de modèles. Une analyse comparative des résultats permet alors d'obtenir une gamme de valeurs possibles tenant compte des incertitudes liées aux conditions aux limites et aux modèles eux-mêmes.

Ces modèles (qu'ils soient globaux ou régionaux) ne sont cependant pas capables d'anticiper de manière autonome l'évolution de certains processus telles les émissions de gaz à effet de serre d'origine anthropique. La connaissance de la concentration en gaz à effet de serre dans l'atmosphère, qui n'en demeure pas moins indispensable à leur application, est alors fournie grâce au forçage radiatif. Un forçage radiatif (exprimé en $W.m^{-2}$) est un changement du bilan radiatif au sommet de la troposphère (différence entre le rayonnement entrant et le rayonnement sortant). Il est dû à une modification d'un des facteurs d'évolution du climat, comme la concentration des gaz à effet de serre. Le bilan radiatif représente l'effet de serre de la planète : plus il est élevé, plus le réchauffement est important.

Dans le but d'anticiper les possibles évolutions de ce bilan radiatif, et de les introduire au sein des modèles climatiques, le GIEC (Groupement d'experts intergouvernemental sur l'évolution du climat) a réalisé ou encouragé le développement de scénarios caractérisés par la valeur de leur forçage radiatif. Au fil des années et de l'avancée des connaissances, la communauté scientifique a utilisé plusieurs méthodologies permettant l'élaboration de différents types et familles de scénarios. L'objectif final n'en demeurait pas moins toujours le même : prédire l'évolution de la température moyenne globale et du cumul de précipitations.

Cette prédiction s'effectue grâce à la « lecture » par les modèles climatiques du forçage radiatif fourni par les scénarios. Afin de s'affranchir des erreurs liées aux modèles et aux conditions d'utilisation, un scénario est en général « lu » par un ensemble de modèles

climatiques. Pour une même prédiction de l'évolution des émissions de gaz à effet de serre, plusieurs évolutions de température et de précipitations peuvent donc être modélisées. Afin de prédire la réponse des écosystèmes forestiers au changement climatique, nous avons donc, au cours de notre étude, considéré pour chaque scénario du GIEC, l'évolution de la moyenne des températures et précipitations calculées à partir des différents modèles climatiques disponibles. Par abus de langage, et dans un souci de clarté, nous désignerons, dans la suite de ce manuscrit, par « **scénario_XXX** » la moyenne des résultats du croisement entre le scénario XXX du GIEC et l'ensemble des modèles climatiques disponibles.

4.2.2 Scénarios considérés

L'influence du changement climatique sur les sites considérés dans notre étude a dans un premier temps été étudiée à travers l'utilisation de deux des scénarios préconisés par le GIEC dans son *Special Report on Emissions Scenarios* (SRES) publié en l'an 2000. Ces scénarios (SRES A1, A2, B1, B2) correspondent à des concentrations en gaz à effet de serre et en aérosols liées aux évolutions de notre modèle économique de société. Ils sont établis de manière séquentielle, en suivant une chaîne linéaire de causes à effets entre les facteurs socio-économiques et les émissions de gaz à effet de serre qui en résultent. Ils laissent ainsi apparaître des évolutions possibles des sociétés caractérisés par des taux d'émissions de gaz à effet de serre variés, à l'origine des futures variations de température (figure 15).

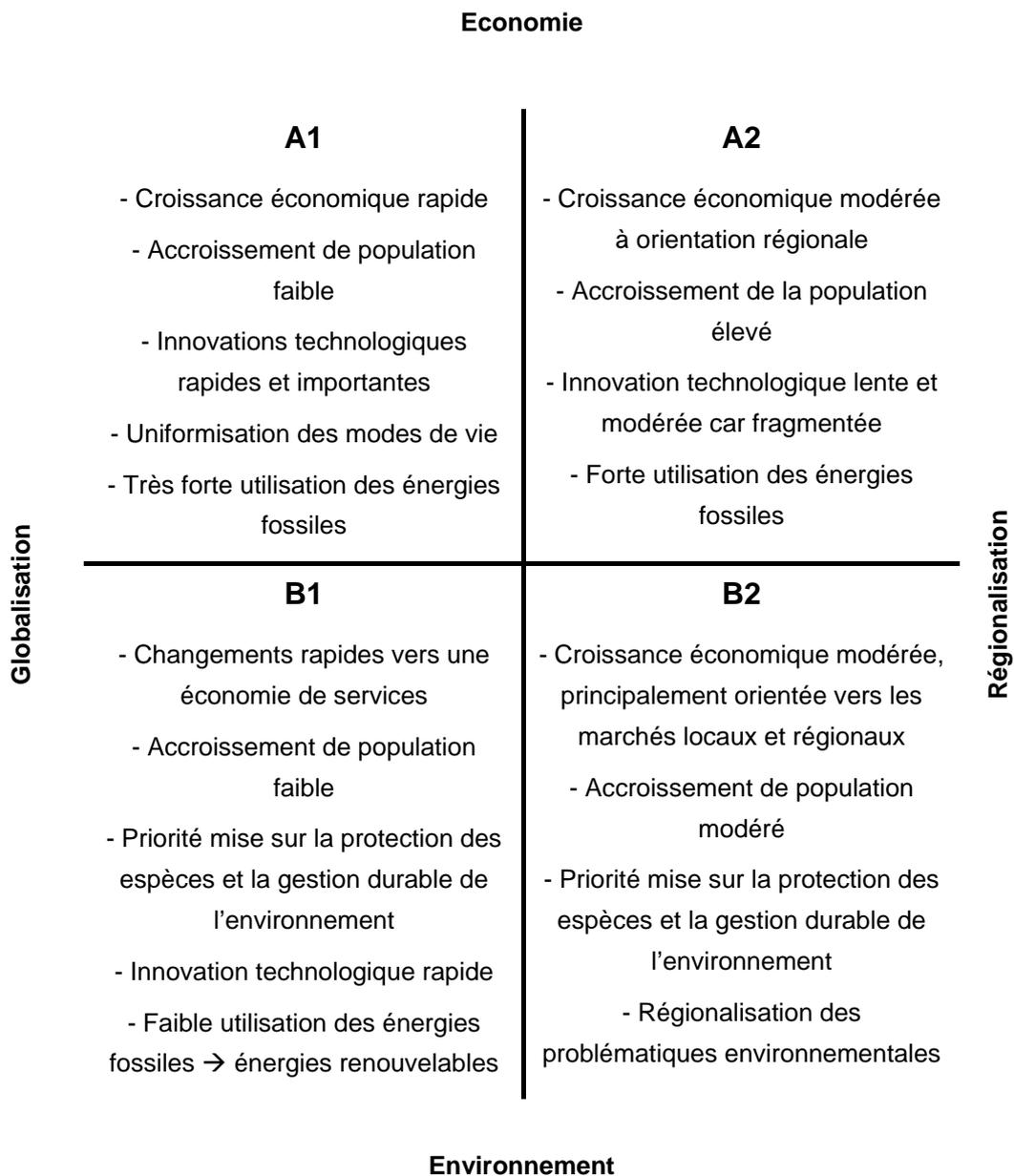


Figure 15 : Caractéristiques et principaux facteurs d'influence des quatre familles de scénarios du rapport spécial du GIEC (SRES) (adapté d'après (Nakicenovic *et al.*, 2000; Sleeter *et al.*, 2012)).

Pour résumer, les deux scénarios A1 et B1 sont caractérisés par une réduction des inégalités Nord – Sud, A1 étant basé sur un développement économique suivant le schéma actuel, et B1 sur un développement plus soucieux de l'environnement et du développement durable. A l'inverse, les deux scénarios A2 et B2 se caractérisent par un développement plus hétérogène en raison de la priorité mise sur la régionalisation, l'autosuffisance et la préservation des identités locales, avec toujours une orientation plus économique pour le A2 et plus environnementale pour le scénario B2.

En fonction des évolutions sociétales et des émissions de gaz à effets de serre qui en découlent, les augmentations de température associées à chaque famille de scénarios varient

entre + 1.1°C et + 2.9°C au minimum pour le scénario de type B1 qui privilégie une économie de services et une gestion durable de l'environnement, et entre + 2°C et + 5.4 °C au maximum pour le scénario A2 dont les caractéristiques sont basées sur une production d'énergie quasi – exclusivement basée sur l'exploitation des énergies fossiles, et sur une croissance modérée ne permettant pas le développement d'innovations technologiques fortes en matière de transition énergétique.

Ce sont ces deux scénarios « extrêmes » en termes de réchauffement climatique (augmentation la plus modérée pour B1 et la plus importante pour A2) qui furent utilisés lors de la première phase de modélisation. La réponse des écosystèmes a donc été testée en fonction d'une augmentation modérée et d'une augmentation beaucoup plus importante de la température (réchauffement moyen global prédit pour la période 2090 – 2099 en comparaison avec la période 1980 – 1999 : respectivement + 1.8 °C pour B1 et + 3.4 °C pour A2).

Toutefois, depuis les années 2000, des évolutions importantes des facteurs socio-économiques et une meilleure connaissance du système climatique sont apparues. Les modèles climatiques sont ainsi devenus plus accessibles, et intègrent les modalités terrestre et océanique du cycle du carbone, considèrent les aérosols, la chimie atmosphérique, la dynamique de la végétation... (Cox *et al.*, 2000; Friedlingstein *et al.*, 2006). De nouveaux processus physiques étant simulés, des scénarios d'émissions plus détaillés sont nécessaires, ainsi qu'une résolution plus fine et une meilleure définition de l'utilisation et de l'occupation des sols (Moss *et al.*, 2010). Une nouvelle orientation méthodologique a donc été opérée par la communauté scientifique. De l'approche séquentielle utilisée pour développer les précédents scénarios du SRES, la communauté scientifique est passée à une approche plus parallèle pour développer les nouveaux scénarios. Au cours de cette nouvelle approche, l'analyse des effets produits par les modèles socio-économiques et climatiques sera ainsi réalisée simultanément, et non plus séquentiellement. Ces modèles, baptisés RCP pour *Representative Concentration Pathway* (Moss *et al.*, 2008, 2010) sont quatre scénarios de référence de l'évolution du forçage radiatif sur la période 2006 – 2300 (Tableau VII).

Tableau VII : Forçage radiatif associé à chaque scénario RCP

Nom	Forçage radiatif	Concentration (ppm)	Trajectoire
RCP 8.5	> 8.5 W.m ⁻² en 2100	> 1370 eq-CO ₂ en 2100	Croissante
RCP 6.0	~6 W.m ⁻² au niveau de stabilisation après 2100	~850 eq-Co ₂ au niveau de stabilisation après 2100	Stabilisation sans dépassement
RCP 4.5	~4.5 W.m ⁻² au niveau de stabilisation après 2100	~660 eq-Co ₂ au niveau de stabilisation après 2100	Stabilisation sans dépassement
RCP 2.6	Pic à ~3 W.m ⁻² avant 2100 puis déclin	Pic ~490 eq-Co ₂ avant 2100 puis déclin	Pic puis déclin

Source : Portail DRIAS, les futurs du climat : (www.drias-climat.fr, septembre 2016)

La sélection de ces quatre scénarios a été effectuée parmi 300 scénarios publiés dans la littérature. Chacun d'entre eux est construit à partir de données concernant l'évolution de l'occupation des territoires, des émissions de polluants et de la concentration en gaz à effet de serre dans l'atmosphère à l'horizon 2100, avec une résolution spatiale de 0.5° x 0.5° (Vuuren *et al.*, 2011).

Dans la deuxième partie de ce travail, l'action des changements climatiques sur les écosystèmes a été estimée en utilisant les scénarios RCP qui présentent le double avantage de s'appliquer à l'échelle régionale puisque découlant de modèles de circulation régionale, et d'être actualisés par rapport aux précédents scénarios du SRES. Les scénarios RCP2.6, RCP4.5 et RCP8.5 ont donc été sélectionnés du fait de leur relative proximité avec les scénarios du SRES précédemment utilisés. En effet, le scénario RCP8.5 est un peu plus pessimiste que le scénario SRES A2, alors que le RCP4.5 se rapproche du SRES B1. Bien que sans équivalent au sein du SRES, le scénario RCP2.6 peut également être considéré car il inclut les effets d'une politique de réduction des émissions de gaz à effet de serre visant à limiter le réchauffement global à + 2 °C d'ici 2100. Ce scénario pourrait ainsi permettre de déterminer l'impact, sur les écosystèmes forestiers, d'un réchauffement limité grâce à la mise en œuvre de mesures drastiques de réduction des émissions de polluants, correspondant en tous points aux objectifs proposés et ratifiés par 195 pays lors de la COP21 (Conférence des Parties) de Paris en 2015.

Les données journalières générées ne sont pas équivalentes pour tous les modèles. Le modèle ALADIN-Climat du CNRM (Centre National de la Recherche Météorologique) propose ainsi les mêmes paramètres que le modèle SAFRAN, à savoir les températures minimales et maximales, les cumuls de précipitations liquides et solides, l'humidité spécifique, ainsi que les rayonnements atmosphérique visible et Infra-Rouge. Le modèle WRF de l'IPSL (Institut Pierre-Simon Laplace), ainsi que les neuf autres modèles appartenant au projet EURO-CORDEX produisent quant à eux uniquement des données relatives à la température (min, max et moyenne), et aux précipitations totales. Dans le but d'homogénéiser ces données, les valeurs

de température moyenne et de précipitations totales ont été calculées pour le modèle ALADIN du CNRM à partir des formules suivantes (Équations 14 et 15) :

$$T_{moy} = \frac{(T_{min} + T_{max})}{2} \quad (\text{Éq. 14})$$

avec T_{min} et T_{max} les valeurs minimales et maximales de température respectivement,

$$Prec_{tot} = Prec_{liq} + Prec_{sol} \quad (\text{Éq. 15})$$

avec $Prec_{tot}$, $Prec_{liq}$ et $Prec_{sol}$ les cumuls de précipitations totales, liquides et solides respectivement.

Les valeurs des paramètres température minimale, température maximale, température moyenne et précipitations totales générées par l'ensemble des modèles disponibles pour chaque scénario régional RCP ont donc été récupérées pour les mailles de grille correspondant à nos sites d'étude à l'échelle du territoire.

Les simulations issues de ces modèles datent toutes de 2014. Le tableau VIII résume le nom des modèles climatiques globaux et régionaux utilisés, et les scénarios RCP disponibles pour chacun d'eux. L'ensemble des modèles et scénarios ont été téléchargés depuis le portail DRIAS : les futurs du climat de Météo – France (www.drias-climat.fr, septembre 2016).

Tableau VIII : Modèles climatiques globaux et régionaux utilisés afin d'établir l'évolution de la température et des précipitations à l'échelle régionale sur nos sites d'étude.

Expérience	Modèle		Période	Producteur	Scénario			
	Global	Régional			Référence	RCP2.6	RCP4.5	RCP8.5
CNRM2014	CNRM-ARPEGE	CNRM-ALADIN	1950 - 2100	Météo-France	X	X	X	X
IPSL2014	IPSL-CM4	WRF	1971 - 2100	IPSL	X		X	X
	CERFACS-CNRM-CM5	RCA4	1971 - 2100	Swedish Meteorological and Hydrological Institute	X		X	X
	CNRM-CM5	CCLM4-8-17	1971 - 2100	CLM Community with contributions by BTU, DWD, ETHZ, UCD, WEGC	X		X	
	ICHEC-EC-EARTH	RCA4	1971 - 2100	Swedish Meteorological and Hydrological Institute	X		X	X
	ICHEC-EC-EARTH	HIRHAM5	1971 - 2100	Danish Meteorological Institute	X		X	X
	IPSL-CM5A-MR	WRF331F	1971 - 2100	Laboratoire des Sciences du Climat et de l'Environnement, IPSL	X		X	X
EURO-CORDEX	IPSL-CM5A-MR	RCA4	1971 - 2100	Swedish Meteorological and Hydrological Institute	X			X
	MetEir-ECEARTH	RACMO22E	1971 - 2100	Royal Netherlands Meteorological Institute	X		X	X
	MOHC-HadGEM2-ES	RCA4	1971 - 2100	Swedish Meteorological and Hydrological Institute	X		X	X
	MPI-ESM-LR	CCLM4-8-17	1971 - 2100	CLM Community with contributions by BTU, DWD, ETHZ, UCD, WEGC	X		X	X
	MPI-ESM-LR	REMO019	1971 - 2100	Climate Service Center	X		X	X
	MPI-ESM-LR	RCA4	1971 - 2100	Swedish Meteorological and Hydrological Institute	X			X

Les scénarios historiques couvrent la période 1971 – 2005, sauf pour le modèle ARPEGE de Météo – France qui lui couvre une période plus étendue (1950 – 2005). Les projections climatiques s'échelonnent quant à elles entre 2006 et 2100. Les scénarios RCP2.6, RCP4.5 et RCP8.5 sont les scénarios établis par le GIEC.

Les résultats des simulations produites par tous les modèles sont initialement disponibles au pas de temps journalier. De manière à disposer de chroniques temporelles de températures et de cumul de précipitations au pas de temps mensuels sur l'ensemble de la période, permettant d'assurer une cohérence avec les pas de temps considérés dans le modèle ForSAFE-VEG, ces résultats ont été respectivement moyennés et sommés à l'échelle du mois. Dans un deuxième temps, ces valeurs mensuelles ont été moyennées, par scénario, sur l'ensemble des modèles pour lesquels elles étaient disponibles. Cela a donc permis d'obtenir, pour chaque site d'étude, une valeur mensuelle de la température moyenne et du cumul de précipitations de 1950 à 2100 pour chacun des quatre scénarios.

A partir de ces différents scénarios, plusieurs combinaisons des modifications de l'intensité des dépôts et du changement climatique ont pu être testées. En considérant deux scénarios de dépôts atmosphériques, et trois scénarios de changement climatique distincts, il fut possible de tester jusqu'à six perspectives de changements globaux différentes.

La mise en œuvre des différents modèles utilisant les scénarios et les données décrits dans ce chapitre a pour but de simuler l'évolution séculaire de la réponse des écosystèmes forestiers à divers scénarios de dépôts atmosphériques et de changement climatique, à travers le calcul des charges critiques azotées à l'échelle de la France. Comme décrit plus haut, la calibration des différents modèles, en vue de leur application dans les conditions pédoclimatiques des écosystèmes forestiers français, constitue une première étape indispensable à ce travail. Le calcul effectif des charges critiques, ainsi que la spatialisation de l'utilisation des modèles à grande échelle, ne peuvent donc être effectués qu'à la suite d'un travail détaillé de calibration et de validation réalisé à l'échelle locale. C'est cette première étape de paramétrisation des modèles à l'échelle de trois sites instrumentés et bien connus qui est décrite et présentée dans le chapitre 3 suivant.

Chapitre 3

Modélisation de l'impact combiné des dépôts atmosphériques azotés et du changement climatique : application sur 3 sites à l'horizon 2100

L'observation et l'analyse *in situ* des effets de changements globaux sur l'environnement, tels que ceux liés aux dépôts atmosphériques azotés sur les écosystèmes forestiers, s'inscrivent dans des échelles de temps très importantes rendant difficile l'évaluation des conséquences et, le cas échéant, d'en traiter les causes. Le processus d'acidification des eaux de surface et le phénomène de dépérissement des forêts, en lien avec l'occurrence des pluies acides apparus à la fin des années 1970 notamment dans le Nord-Est de la France, le « triangle noir » (situé entre ex. RDA, Pologne et Tchécoslovaquie) et le Sud de l'Allemagne, a en effet été expliqué grâce aux recherches menées à l'échelle européenne, qui ont conduit à la prise de mesures contraignantes de restriction des émissions soufrées (CITEPA, 2015). Pour aborder ces recherches une approche environnementale la plus exhaustive possible est nécessaire. Une très grande quantité de paramètres environnementaux régissant le fonctionnement d'un écosystème doivent être pris en compte pour permettre un suivi fiable et efficace de son évolution, et la compréhension des processus impliqués. L'observation *in situ* nécessaire à tout travail de suivi écologique et environnemental, s'avère ainsi chronophage et coûteuse en ressources lorsqu'il s'agit d'étudier sur le long terme l'évolution biologique et biogéochimique d'un écosystème, et qui plus si on veut l'étendre pour aboutir à une certaine généralisation. De plus, elle ne permet qu'après des années de recul la compréhension des évolutions.

L'introduction de la modélisation, qui plus est dynamique, dans l'analyse et la prédiction du fonctionnement des écosystèmes terrestres et aquatiques peut donc s'avérer être un outil adéquat permettant d'étudier sur de grandes échelles spatio – temporelles les effets d'une modification de l'environnement, de façon plus pragmatique et prévisible. C'est pourquoi, les données d'échantillonnage disponibles au sein des nombreuses bases de données existantes et présentées plus haut au chapitre 2, ont été mises au service de la simulation de la réponse des écosystèmes forestiers aux changements globaux.

L'utilisation et la mise en place de processus de modélisation nécessitent de réaliser des étapes préalables importantes de tests des modèles, appliqués sur les sites pour lesquels des données sont disponibles, afin de faire évoluer les modèles et de s'assurer autant que faire se peut, de leur pertinence.

Afin de calibrer et de valider efficacement l'utilisation des modèles couplés que l'on a décrit au chapitre 2, les simulations dynamiques ont dans un premier temps été appliquées à l'échelle de sites bien documentés appartenant au réseau RENECOFOR.

L'objectif global de ce premier chapitre de résultats est de décrire la démarche utilisée pour réaliser la calibration et la validation des modèles pour les conditions climatiques et environnementales rencontrées dans les forêts françaises, ainsi que de présenter les premiers résultats de simulation des réponses biogéochimique et écologique des écosystèmes aux changements de dépôts azotés et à l'évolution de variables climatiques, obtenus sur des sites de référence.

La première étape de simulation de la réponse des écosystèmes aux changements globaux a été réalisée à l'état stationnaire à l'aide du modèle SMB sur 3 sites du réseau RENECOFOR pris comme référence. La disponibilité des données d'entrée nécessaires aux modèles, ainsi que des observations permettant de contrôler et valider les résultats obtenus, ont dans un premier temps limité la modélisation sur un nombre réduit de sites connus et bien instrumentés. Les multiples simulations et phases de calibration ont été appliquées sur les trois sites CHS41, EPC87 et SP57 appartenant au réseau RENECOFOR. La sélection de ces trois sites s'est appuyée : (i) sur la nécessité de travailler sur des types de sols variés, sous des climats et des peuplements forestiers différents ; (ii) et bien-sûr sur la disponibilité des données. Les caractéristiques environnementales de ces trois sites et leur localisation sont présentées dans le chapitre 2 de ce manuscrit, au paragraphe 2.2.

La première partie de ce chapitre présente ainsi les étapes de la mise en œuvre du modèle SMB, ainsi que les valeurs de charges critiques azotées et soufrées obtenues sur ces trois sites.

La modélisation dynamique se distingue des modèles à l'état stationnaire par le fait qu'elle permet d'intégrer une dimension temporelle à l'étude de l'impact des dépôts azotés par exemple. Le modèle couplé biogéochimie-écologie ForSAFE – Veg, permet cette prise en compte dynamique des évolutions de dépôts atmosphériques et de température de l'air. Ainsi, une première phase de calibration a porté spécifiquement sur l'application du modèle biogéochimique ForSAFE aux trois sites pris en référence du réseau RENECOFOR, avec comme objectif de valider la réponse biogéochimique des sols considérés à ces perturbations. Les résultats obtenus montrent un impact combiné du changement climatique et des dépôts azotés sur le long terme. Un impact rapide et à très court terme de la gestion forestière est également observé. Celui-ci prend le pas sur les scénarios dans la dizaine d'années suivant un événement de gestion marquant (coupe), avant qu'un équilibre à plus long terme ne soit retrouvé. Les résultats de cet exercice de modélisation sont présentés dans la deuxième partie du présent chapitre. Les résultats font l'objet d'une publication dans le journal.

Enfin, le modèle couplé ForSAFE – Veg combine la réponse des sols aux perturbations atmosphériques d'un point de vue biogéochimique et en lien celle de la végétation. Les résultats de simulation issus du modèle biogéochimique sont ainsi utilisés en tant que données d'entrée du modèle écologique, afin de prédire la composition de la communauté floristique au cours du temps. Les résultats obtenus dans la deuxième partie de ce chapitre ont donc permis de calibrer le modèle Veg, sur les mêmes trois sites du réseau RENECOFOR. Des échantillonnages de flore ayant été réalisés sur chacun des sites durant plusieurs années, les résultats de simulation issus du modèle ont été comparés aux données mesurées sur les plantes effectivement présentes sur chaque placette, grâce à l'utilisation d'un indice de similarité. La calibration du modèle a été effectuée à partir des données de recouvrement des espèces présentes lors du premier échantillonnage, les données échantillonnées durant les

années suivantes ayant été utilisées pour la validation. Il apparaît suite à ce travail que le modèle couplé permet de prédire avec une assez bonne précision la composition floristique sur les placettes étudiées. Ces résultats, présentés au sein de la troisième partie de ce chapitre, ont fait l'objet d'une publication dans le journal *Environmental Pollution* en 2016.

1. Modélisation des charges critiques acides et azotées à l'état stationnaire

Dans une première approche, l'utilisation des bilans de masse, pour la détermination des valeurs critiques de dépôts de soufre et d'azote par exemple, permet de déterminer la valeur de dépôts acceptable par l'écosystème sans que cela n'affecte son équilibre. La modélisation à l'état stationnaire des charges critiques adaptées à chaque site considéré, permet en effet de prendre en compte les différents compartiments concernés par l'apport et le transfert d'azote. Cette étape précède l'application des modèles dynamiques pour évaluer la sensibilité vis-à-vis de l'équilibre de masse des sites références.

Le modèle SMB présenté au paragraphe 1.1.2., est appliqué en mettant en œuvre les données d'entrée issues de la base de données charges critiques, nécessaires aux simulations. La première étape du travail a nécessité une prise en main du modèle SMB, ainsi qu'une calibration pour les conditions rencontrées sur les sites d'étude choisis.

1.1. Données d'entrée

Les données utilisées par le modèle SMB pour le calcul des charges critiques sont caractéristiques des écosystèmes étudiés. Elles sont représentatives des propriétés physiques du sol, de la chimie du sol, du climat et des dépôts atmosphériques. L'ensemble des équations (dont certaines n'ont pas été mentionnées dans ce manuscrit) décrivant les processus et méthodes pour calculer les valeurs de charges critiques à l'état stationnaire à partir des données présentées ci-dessus, est détaillé au sein du chapitre 5.3 du Mapping Manual (CLRTAP, 2016).

Le tableau IX présente l'ensemble des variables utilisées en entrée du modèle pour les 3 sites.

Tableau IX : Liste des variables d'entrée du modèle SMB et valeurs sélectionnées pour chaque site étudié

code_place	thick	Cadep	Mgdep	Kdep	Nadep	Cldep	Cawe	Mgwe	Kwe	Nawe	Caupt	Mgupt	Kupt	Qle	lgKAlox	expAl	cOrgacids	Nimacc	Nupt	fde	Nde	Temp	Prec	CNrat
CHS41	0,20	347,86	106,80	51,24	302,91	457,95	7500,00	7500,00	7500,00	7500,00	179,79	16,60	80,21	147,11	8,00	3,00	0,00	150,00	299,65	0,05		11,44	718,11	19,88
SP57	0,20	349,57	88,37	92,05	267,55	385,30	9,00	4,50	4,50	12,00	218,71	51,46	158,67	692,16	8,00	3,00	0,01	150,00	362,14	0,05		9,08	1167,51	18,90
EPC87	0,20	404,03	158,55	80,95	585,51	746,67	87,50	35,00	87,50	140,00	343,98	31,75	153,47	651,86	8,00	3,00	0,00	150,00	573,30	0,05		9,54	1292,17	17,42

Dans le tableau IX, les variables sont définies ainsi :

- les valeurs des flux de cations basiques issus du dépôt atmosphérique (**dep**), prélevé (**up**) par les espèces végétales, et issus des processus d'altération des minéraux du sol (**we**), sont nécessaires à l'établissement des bilans de masse. Leurs intitulés sont relatifs au nom du cation considéré (Ca, Mg, K, Na...). Ils sont exprimés en $\text{eq.ha}^{-1}.\text{a}^{-1}$.
- la variable **IgKAl_{ox}** désigne quant à elle la constante d'équilibre de la gibbsite utilisée dans la relation Al-H (Équation 16) :

$$[Al] = \text{IgKAl}_{\text{ox}} \cdot [H]^{\text{expAl}} \quad (\text{Éq. 16})$$

Cette équation est utilisée pour calculer la valeur de concentration critique en aluminium [Al] à partir d'une concentration connue en protons (et *vice-versa*) (CLRTAP, 2016). La variable **expAl** est égale à 3 dans le cas d'une condition d'équilibre avec la gibbsite.

- **cOrgacids** désigne la concentration totale en acides organiques exprimée en eq.m^{-3} .
- les variables **Nimacc** et **Nupt** représentent la quantité acceptable pour l'écosystème d'azote immobilisé dans le sol et le taux de prélèvement net d'azote par la végétation (en $\text{eq.ha}^{-1}.\text{a}^{-1}$), respectivement.
- **fde** et **Nde** correspondent à la fraction de dénitrification (sans unité) et à la quantité d'azote dénitrifié (en $\text{eq.ha}^{-1}.\text{a}^{-1}$), respectivement.
- les valeurs moyennes annuelles de températures de l'air (**Temp**), de cumul de précipitations (**Prec**), ainsi que le ratio **C/N**.
- **Qle** représente la valeur du surplus de précipitations à l'origine d'un drainage vertical à travers la zone de prospection racinaire (exprimée en mm.a^{-1}).

Cette variable dénommée «pluie efficace» est présente dans la base de données en tant que drainage potentiel. Jusqu'ici, elle était estimée à partir de la cartographie des pluies efficaces (PE) à l'échelle de la France produite par le BRGM et adaptée par le PFN (Party, 1999). La formule de calcul des pluies efficaces prenait en compte l'interception par le feuillage et l'évapotranspiration potentielle (ETP) (Équation 17) :

$$PE = (1 - i) \cdot P - ETP \quad (\text{Éq. 17})$$

avec *PE*, les pluies efficaces (mm), *i* la part de précipitations interceptée par le feuillage, *P* le cumul de précipitations (mm) et *ETP* l'évapotranspiration potentielle (mm).

De manière à harmoniser la représentation sur des cartes à l'échelle de la France, cette variable était utilisée sous forme de classes et ne permettait donc de disposer que d'une estimation ajustée du drainage. Cette détermination du drainage a été utilisée pour l'estimation des charges critiques acides et azotées à l'état stationnaire (Party *et al.*, 2001a; Probst and Leguédou, 2008) jusqu'à ce que de nouvelles données de précision spatiale plus adéquates

soient disponibles, « en l'état actuel des connaissances » comme le veut la « philosophie » de l'établissement des charges critiques.

Les valeurs des variables d'entrée archivées dans la base de données charges critiques ont des origines diverses en fonction de leur disponibilité. Au gré de campagnes d'échantillonnage ou du développement de nouvelles sources de données, des mises à jour importantes, ont pu être proposées. Ainsi, une nouvelle estimation de la valeur du drainage Q a été réalisée dans le cadre de ce travail.

Le développement et la diffusion des résultats issus du modèle SAFRAN (Quintana-Segui *et al.*, 2008) simulés à l'échelle locale, ainsi que des mesures réalisées sur les sites RENECOFOR, ont ainsi permis de tester plusieurs formules d'estimation du drainage (Haunold *et al.*, 2016). L'équation 17 a été reprise en utilisant tour à tour les données simulées de SAFRAN et les données mesurées sur les sites RENECOFOR, ainsi que les formules de Turc et de Thornthwaite pour calculer l'évapotranspiration potentielle. Des données d'évapotranspiration réelle, modélisée à l'échelle locale par le modèle SAFRAN, ont également pu être testées. Plusieurs phases de comparaison entre les résultats obtenus avec ces formules et les résultats précédents archivés dans la BDGCC, ont permis de sélectionner la formule présentant la capacité d'estimation du drainage la plus précise possible. Cette dernière, validée après plusieurs séries de tests, utilise la valeur d'évapotranspiration réelle (ETR) fournie par le modèle SAFRAN, ainsi que des données de précipitations mesurées sur sites (Équation 18) :

$$Q = P - ETR \quad (\text{Éq. 18})$$

avec Q , le surplus de précipitations=drainage (mm), P , les précipitations (mm), ETR , l'Evapotranspiration Potentielle (mm)

La mise à jour de cette formule permet d'ajuster localement les valeurs de drainage de manière à obtenir une estimation plus précise des flux d'eau traversant chaque site. Cette variable est majeure notamment car elle est impliquée dans l'équation de calcul de la valeur de flux acceptable d'aluminium pour les charges critiques d'acidité ou d'azote lessivé dans le sol comme rappelé ci-dessous par l'équation 19, par exemple. Elle influence donc fortement la détermination de la quantité d'azote maximale acceptable par l'écosystème.

$$N_{le(acc)} = Q \cdot [N]_{acc} \quad (\text{Eq. 19})$$

avec Q le drainage percolant dans la zone de prospection racinaire (exprimé en $\text{m}^3 \cdot \text{ha}^{-1} \cdot \text{yr}^{-1}$), et $[N]_{acc}$ la concentration acceptable en azote (exprimée en $\text{eq} \cdot \text{m}^{-3}$). $N_{le(acc)}$ représente le flux d'azote acceptable lessivé à la base du sol, exprimé en $\text{eq} \cdot \text{ha}^{-1} \cdot \text{yr}^{-1}$.

Les mises à jour successives des données (résultant des différentes campagnes de mesures réalisées sur les sites de RENECOFOR) ainsi que le développement de nouvelles

méthodes de calcul plus précises (du drainage, notamment), ont donc permis de préciser les calculs de charges critiques à l'échelle des sites et spatialement à l'échelle du territoire.

Les charges critiques d'acidité et azotées ont été calculées grâce au modèle à l'état stationnaire SMB, en utilisant en entrée les données présentées ci-dessus sur les trois sites RENECOFOR CHS41, EPC87 et SP57. Les caractéristiques des écosystèmes testés font que leurs sensibilités divergent suivant le facteur d'influence considéré. Les résultats, ainsi qu'une étude de sensibilité sont présentés dans la partie suivante.

1.2. Charges critiques d'acidité

La charge critique d'acidité $CL_{max}(S)$ calculée avec le modèle SMB correspond à la quantité maximale acceptable de soufre déposé sur l'écosystème (en considérant comme nul le dépôt d'azote), sans qu'il n'y ait apparition d'effets néfastes irréversible sur un quelconque compartiment (Équation 2). Il en est de même pour $CL_{max}(N)$ (Éq. 3, avec un dépôt d'azote maximal et un dépôt de soufre considéré comme nul). Pour plus de détails concernant ces équations, se référer au paragraphe 1.1. du chapitre 2.

Il est commun de considérer les écosystèmes dont la charge critique d'acidité est inférieure à $200 \text{ éq.ha}^{-1}.\text{a}^{-1}$ comme étant très sensibles à l'acidification, les écosystèmes dont la charge critique est supérieure à $1500 \text{ éq.ha}^{-1}.\text{a}^{-1}$ pouvant quant à eux être qualifiés de très peu ou non sensibles (Party *et al.*, 2001a; CLRTAP, 2004). Pour des soucis de clarté, les valeurs de charges critiques dans la classe la plus élevée sont en général précisées jusqu'à $3000 \text{ éq.ha}^{-1}.\text{a}^{-1}$. Elles sont ensuite marquées comme supérieures à 3000. Le tableau X détaille les valeurs de $CL_{max}(S)$ obtenues sur les trois sites.

Tableau X : Charges critiques d'acidité calculées à l'aide du modèle SMB. Les résultats sont exprimés en $\text{éq.ha}^{-1}.\text{a}^{-1}$

ID_placette	CLmaxS	CLminN	CLmaxN
CHS41	> 3000	449.65	> 3000
EPC87	1235.26	723.3	2023.57
SP57	194.20	512.14	716.56

Une hiérarchie bien marquée entre ces trois sites peut être extraite de ces résultats : le site CHS41 dont l'essence dominante est caducifoliée apparaît comme peu ou pas sensible vis-à-vis du processus d'acidification, le site SP57 est au contraire très sensible aux dépôts de soufre. La station EPC87 présente une sensibilité faible à l'acidification, de manière intermédiaire. Ces différences peuvent être expliquées par les caractéristiques propres aux sites (type de sol, essences dominantes...). Par ailleurs, la quantité de soufre déposé sur la placette SP57 est largement supérieure à celle observée sur les placettes CHS41 et EPC87 (46, 22 et 33 mEq.ha⁻¹.a⁻¹ de S-SO₄ mesurés dans les pluviollessivats en moyenne annuelle, respectivement, cf. Tableau IV). Les dépôts atmosphériques les plus importants sont en effet majoritairement rencontrés dans la partie nord-est de la France ((Probst *et al.*, 1992; Party *et al.*, 2001b; Pascaud, 2013). Ces différences observées dans les caractéristiques des placettes, ainsi que dans la quantité d'apports atmosphériques déposés, explique en partie les résultats de charges critiques d'acidité détaillés dans le tableau X ci-dessus.

1.3. Charges critiques d'azote eutrophisant

Pour évaluer la sensibilité des écosystèmes aux dépôts d'azote eutrophisant, la charge critique peut être évaluée selon différents modèles à l'état stationnaire comme expliqué dans le Chapitre 2, §1.1.) : $CL_{nut}(N)$ issue du modèle SMB (Éq. 4) et charge critique empirique $CL_{emp}(N)$. La charge critique en azote eutrophisant $CL_{eut}(N)$ (Éq. 6) correspond à la plus sensible de ces deux charges critiques.

De même que pour les charges critiques d'acidité, les valeurs des charges critiques en azote eutrophisant ($CL_{nut}(N)$, $CL_{emp}(N)$ et $CL_{eut}(N)$) sont regroupées par classes, dont les extrêmes (200 éq.ha⁻¹.a⁻¹ et 1500 éq.ha⁻¹.a⁻¹) caractérisent des écosystèmes extrêmement sensibles, ou bien très peu ou pas sensibles au processus d'eutrophisation, respectivement. Les valeurs de charges critiques azotées produites par le modèle SMB, ainsi que les valeurs empiriques issues de bases de données pour les trois sites RENECOFOR sont présentées dans le tableau XI.

Tableau XI : Charge critiques en azote eutrophisant calculées à l'aide du modèle SMB. Les résultats sont exprimés en $\text{eq.ha}^{-1}.\text{a}^{-1}$

ID_placette	CLnutN	CLempN	CLeutN
CHS41	449.65	857	449.65
EPC87	723.3	1071	723.3
SP57	593.09	857	593.09

Ces résultats montrent une tendance inverse à celle observée pour les charges critiques d'acidité, à savoir que le site CHS41 dominé par le chêne sessile est plus sensible que les sites sous épicéas ou sous sapins EPC87 et SP57, respectivement. Le site le moins sensible à l'azote eutrophisant est EPC87. Cependant, les écarts entre sites sont réduits relativement aux charges critiques d'acidité. Les trois sites apparaissent tous relativement sensibles à l'impact des dépôts atmosphérique azotés, suivant des intensités variables et l'ordre de sensibilité est le suivant CHS41>SP57>EPC87. La quantité d'azote déposée par le passé sur chaque site peut permettre d'expliquer la sensibilité plus importante du site CHS41. Celle-ci est en effet deux fois plus importante sur SP57 et près de 1.5 fois plus importante sur EPC87 que sur CHS41 (respectivement 200, 127 et 96 $\text{méq.m}^{-2}.\text{a}^{-1}$ à la fin des années 1990). De même que pour l'acidité sur CHS41, ces apports plus importants d'azote sur SP57 et EPC87 pourraient être à l'origine de processus biogéochimiques « adaptés » par rapport à CHS41, expliquant sa plus grande sensibilité. Les différences entre SP57 et EPC87 sont quant à elles directement liées au type de sol, ainsi qu'à une variation de la vitesse de décomposition de la litière en lien avec les spécificités de chacune des deux espèces de résineux.

1.4. Principales conclusions

A l'échelle des trois sites étudiés appartenant au réseau RENECOFOR, la mise en œuvre du modèle SMB a permis d'évaluer les charges critiques d'acidité et azotées. Bien que calculées à l'état stationnaire, ces valeurs attestent d'un lien important entre les caractéristiques environnementales historiques du site et l'impact des dépôts qui en découle. Les résultats obtenus avec SMB montrent que les charges critiques calculées varient pour un même site en fonction du type de dépôt considéré. La sensibilité relative de chaque site aux processus d'acidification et d'eutrophisation semble ainsi liée aux caractéristiques du sol, et à son exposition aux différents dépôts. Ainsi, les sites les plus exposés aux dépôts azotés semblent être aujourd'hui les moins sensibles à un excès d'azote (toutes proportions gardées dans la limite de la valeur de charge critique correspondante), de même que les sols les moins acides semblent être les plus sensibles au phénomène d'acidification lié aux dépôts atmosphériques. Les processus biogéochimiques ayant lieu sur chaque placette permettent de déterminer une valeur indicatrice de la sensibilité des écosystèmes, au niveau du sol. Cependant, les spécificités du modèle stationnaire SMB ne permettent pas de simuler l'impact des dépôts atmosphériques sur d'autres indicateurs sensible du milieu comme la végétation, seuls les processus biogéochimiques et les caractéristiques de la composition du sol et de la solution du sol étant modélisés. De plus ces modèles sont empiriques et ne permettent pas une vision dans le temps.

L'utilisation de modèles dynamiques et mécanistes, qui plus est couplés entre modèles biogéochimiques et écologiques, peut permettre, outre le fait de confirmer les résultats observés avec le modèle à l'état stationnaire, de prédire la réponse de l'écosystème aux dépôts atmosphériques vis-à-vis du sol, mais aussi de son compartiment espèces végétales au cours du temps. C'est ce travail qui est présenté dans les paragraphes suivants.

2. Modélisation dynamique de la réponse biogéochimique des sols à l'impact simultané des dépôts atmosphériques et du changement climatique

Résumé

La réponse des écosystèmes à divers scénarios de changement global a dans un premier temps été étudiée d'un point de vue strictement biogéochimique. L'évolution de la biodiversité végétale dans le temps est bien sûr dépendante des conditions climatiques auxquelles est soumis l'écosystème, mais découle aussi principalement des conditions physico - chimiques du sol. La calibration du modèle biogéochimique ForSAFE et la simulation de l'évolution de la composition chimique du sol ont donc constitué la première étape du processus mis en place pour prédire la réponse globale des écosystèmes à l'échelle des sites forestiers.

Dans cette première approche ForSAFE a été utilisé afin de prédire l'effet combiné des dépôts atmosphériques azotés et du changement climatique sur la biogéochimie du sol de deux écosystèmes forestiers tempérés à l'horizon 2100. Une étape de calibration obligatoire du modèle a été réalisée, suivie d'une validation statistique utilisant des mesures issues de campagnes d'échantillonnage. Deux scénarios de dépôts atmosphériques (MFR et CLE), combinés à trois scénarios climatiques (climat actuel, SRES-A2 et SRES-B1) ont par la suite été testés. Dans le but d'estimer les niveaux d'acidification des sols, d'eutrophisation et de résilience des écosystèmes à l'horizon 2100, deux indicateurs ont été suivis et analysés lors de la modélisation : les changements de la saturation en bases, ainsi que la concentration en azote inorganique dans la solution du sol. Les résultats de simulations montrent que l'action du climat est prédominante sur le taux de saturation du sol, alors que les dépôts azotés ont une influence quasi-similaire ou légèrement supérieure à celle du climat sur la concentration en azote dans la solution du sol. Ces résultats montrent néanmoins l'importance de considérer l'effet combiné des dépôts et du changement climatique, puisque l'augmentation de température a également un effet indirect sur la concentration en azote dans la solution de sol.

Ces résultats ont été publiés dans un article auquel j'ai participé au début de ma thèse :

Gaudio N., Belyazid S., Gendre X., Mansat A., Rizzetto S., Nicolas M., Sverdrup H., Probst A. (2015)- Combined effect of atmospheric nitrogen deposition and climate change on temperate forest soil biogeochemistry: a modelling approach. Ecological Modelling, 306, 24-34.

Combined effect of atmospheric nitrogen deposition and climate change on temperate forest soil biogeochemistry: a modelling approach

Noémie GAUDIO^{1,2}, Salim BELYAZID³, Xavier GENDRE⁴, Arnaud MANSAT^{1,2}, Manuel NICOLAS⁵, Simon RIZZETTO^{1,2}, Harald SVERDRUP⁶, Anne PROBST^{1,2}

Abstract

Atmospheric N deposition is known to severely impact forest ecosystem functioning by influencing soil biogeochemistry and nutrient balance, and consequently tree growth and overall forest health and biodiversity. Moreover, because climate greatly influences soil processes, climate change and atmospheric N deposition must both be taken into account when analysing the evolution of forest ecosystem status over time.

Dynamic biogeochemical models have been developed to test different climate and atmospheric N deposition scenarios and their potential interactions in the long term. In this study, the ForSAFE model was used to predict the combined effect of atmospheric N deposition and climate change on two temperate forest ecosystems in France dominated by oak and spruce, and more precisely on forest soil biogeochemistry, from today to 2100. After a calibration step and following a careful statistical validation process, two atmospheric N deposition scenarios were tested: the Current Legislation in Europe (CLE) and the Maximum Feasible Reduction (MFR) scenarios. They were combined with three climate scenarios: current climate scenario, worst-case climate scenario (A2) and best-case climate scenario (B1). The changes in base saturation and inorganic N concentration in the soil solution were compared across all scenario combinations, with the aim of forecasting the state of acidification, eutrophication and forest ecosystem recovery up to the year 2100.

Simulations highlighted that climate had a stronger impact on soil base saturation, whereas atmospheric deposition had a comparative effect or a higher effect than climate on N concentration in the soil solution. Although deposition remains the main factor determining the evolution of N concentration in soil solution, increased temperature had a significant effect. Results also highlighted the necessity of considering the joint effect of both climate and atmospheric N deposition on soil biogeochemistry.

Keywords

Forest soil biogeochemistry, ForSAFE model, atmospheric N deposition, climate change, soil base saturation, soil nitrogen

2.1. Introduction

Anthropogenic activities have contributed significantly to an increase in nitrogen and sulphur emissions since the end of the 1800s, leading to the acidification and eutrophication of ecosystems (Galloway et al., 2003; de Vries et al., 2007; de Schrijver et al., 2008). Atmospheric deposition is known to have a severe impact on forest ecosystem functioning by influencing soil biogeochemistry and nutrients balance, and consequently tree growth and overall forest health and biodiversity (Probst et al., 1995; Belyazid et al., 2006; Jonard et al., 2012).

Owing to the transboundary nature of atmospheric pollution, the United Nations Convention on Long-Range Transboundary Air Pollution (LRTAP) was established involving all European countries (UNECE, 2005). In this context, a common effort was made to reduce atmospheric emissions from the 1980s, keeping in mind that the Earth's soil can be considered a public good that is always at risk from the use of short-term and highly profitable technology typical of our century (Perc et al., 2013). As a result, atmospheric sulphur emissions have decreased by almost 80 % in France, and the same trend has been observed in measured atmospheric deposition (Pascaud, 2013). Nevertheless the decrease was less obvious for nitrogen, with deposition reductions of around 35 % and 5 % for NO_x and NH_y respectively (CITEPA, 2010), due especially to the multitude and diversity of nitrogen sources (Galloway et al., 2008). Moreover, the nitrogen cycle is more complex than that of sulphur as nitrogen interacts with all ecosystem compartments, e.g. soil, plants and micro-organisms, and through various chemical forms (Galloway et al., 2003). For these reasons, atmospheric nitrogen emissions, deposition and effects on ecosystems have become an area of great interest in research in recent decades (Bobbink et al., 2010; van Dobben and de Vries, 2010).

The noticeable impact of nitrogen on terrestrial ecosystems, and particularly on forests, is well documented in literature. Many experiments have been designed to study the impact of various nitrogen concentrations on soil biogeochemistry and vegetation composition. Results highlight significant variations in the nitrogen cycle as a consequence of higher nitrogen inputs, ranging from mineralisation and nitrification (Aber et al., 1995) to changes in species richness (Stevens et al., 2004), composition (Krupa, 2003; de Vries et al., 2007; Bobbink et al., 2010) or relative abundance (Gilliam, 2006). Moreover, leaching of nitrogen from soils involves a concomitant leaching of base cations (Dambrine et al., 1995), further threatening plant nutrient balances. One way of appreciating overall nitrogen equilibrium in the soil is to consider the balance between nitrogen inputs into the ecosystem and nitrogen immobilisation and uptake (UNECE, 2004), where nitrogen leaching occurs when inputs are greater than immobilisation and uptake. Therefore, nitrogen concentration in soil solution is often considered a key sensitive parameter for assessing the impact of atmospheric deposition on a given ecosystem.

Field experimental studies obviously depend on ecosystem characteristics such as soil pH. It has been shown, for example, that the nitrogen mineralisation rate increases with nitrogen atmospheric deposition and that the more acidic the soil, the faster the processes (Falkengren-Grerup and Diekmann, 2003).

Nevertheless, field experiments dealing with the impact of atmospheric N deposition do not enable predictions to be made for the long term. Therefore in order to model and predict the impact of atmospheric N deposition on forest ecosystems, and more particularly on soil biogeochemistry, a modelling approach is required. Historically, models developed for this purpose have been based on the ecosystem mass balance which, using nitrogen inputs and outputs through a given ecosystem, reflects the atmospheric N deposition that the ecosystem can tolerate before showing harmful changes (Hettelingh et al., 2001; Spranger et al., 2008). However, this modelling approach is steady state, i.e. it relies on the ecosystem having a sustainable state. Dynamic biogeochemical models have been developed to include time trends and changes (see de Vries et al., 2010 for an overview of the existing models). This is particularly important for testing different scenarios of atmospheric N deposition that, by definition, change over time.

Moreover, the impact of atmospheric N deposition must be considered in the today's context of climate change (Wamelink et al., 2009; Belyazid et al., 2011a; de Vries and Posch, 2011). Indeed, soil biogeochemistry is directly and strongly affected by climate since climate influences soil temperature and moisture conditions, which themselves are a major driver of the decomposition of soil organic matter and consequently of soil nitrogen availability (Rustad et al., 2001; Ge et al., 2010; Butler et al., 2012; Guntinas et al., 2012). Therefore the expected temperature increase due to future climate change could also affect soil nitrogen processes.

Atmospheric N pollution and climate change impacts on ecosystems are traditionally considered separately, whereas they have a combined effect (van Harmelen et al., 2002; Swart, 2004; Bytnerowicz et al., 2007; Serengil et al., 2011). To model and predict forest ecosystem trends effectively over time, climate change and atmospheric N deposition must both be taken into account.

In this context, this study aimed to use a modelling approach to predict the combined effect of atmospheric N deposition and climate change on temperate forest ecosystems in France, and more precisely on forest soil biogeochemistry, from the present day to 2100. Modelling tests were computed to determine the relative importance of climate and atmospheric N deposition on the N cycle and base saturation in the soil, both of which are of considerable importance for tree growth and forest stand development. To achieve these objectives, the integrated biogeochemical model ForSAFE (Wallman et al., 2005; Belyazid, 2006) was calibrated and validated for French forests, and used to simulate the future development of two forest sites in France dominated by oak and spruce.

2.2. Material and methods

2.2.1 Modelling tool: ForSAFE

Description

The ForSAFE biogeochemical model has been used in a number of European countries (Belyazid et al., 2006; Moncoulon et al., 2007; Belyazid et al., 2011b) and has regularly been improved as a matter of common concern. ForSAFE builds on the merger and then the improvement of the PnET forest growth model (Aber and Federer, 1992; Aber et al., 1997) and the SAFE soil geochemistry model (Warfvinge et al., 1993). It is a dynamic and process-based model at forest-stand scale.

ForSAFE includes four submodels related to: 1) soil hydrology, 2) soil chemistry and weathering, 3) soil organic matter decomposition and 4) photosynthesis and tree growth (Wallman et al. 2005; Belyazid, 2006).

ForSAFE simulates the temporal changes of a forest ecosystem, depending on soil characteristics, climate, atmospheric deposition and forest stand characteristics. Model outputs include the allocation of the major elements (C, N, Mg, Ca, K) in the three tree compartments (leaves, wood and roots), the uptake of these elements for tree growth, the fluxes (i.e. light and rainfall intercepted by trees and thus reaching the ground), the nitrogen and base cation content in foliage, the base cation weathering rate, the soil organic carbon and nitrogen content in the forest soil and deadwood, the soil solution characteristics (pH, concentration of major elements) for each soil layer, the tree biomass by compartment, the leaf area index and net photosynthesis, and finally soil moisture, potential and real evapotranspiration and percolation.

Calibration

The main calibration was performed on the characteristics of the dominant tree species of the forest stand under consideration (Wallman et al., 2005). The PnET model was used in ForSAFE partly because of the full set of parameters existing for different tree species (Aber et al., 1995, 1997). Parameter values were given for deciduous tree species in general and spruce-fir stands. These parameters concern canopy, photosynthesis and water balance variables, and the allocations of carbon, nitrogen and base cations. Nevertheless, these data can obviously be improved and in the present study an attempt was made to do this with in-depth bibliographical research. The main improvements undertaken were related to the tree species of interest, i.e. *Quercus petraea* and *Picea abies*, and dealt with the estimation of light requirements (Ellenberg et al., 1992; Gardiner et al., 2009), N-foliar retention (Hagen-Thorn et al., 2006), relative foliar composition in terms of base cations and N (Sariyildiz and Anderson,

2005) and fine root distribution in the soil (Rosengren and Stjernquist, 2004; Bolte and Villanueva, 2006; Tatarinov et al., 2008; Bolte and Löf, 2010; Persson and Stadenberg, 2010).

Validation

The performance and reliability of the model were checked using output data on tree biomass, and soil solution major elements (inorganic N, base cations, chloride, and sulphur) concentration and pH. Two types of elements were distinguished according to whether they interact (active elements) or not (inert elements) with forest canopy, tree roots or soil structure and components (Probst et al., 1990, 1992; Houle et al. 1999; Žaltauskaitė and Juknys, 2007). Inert elements were represented in the study context by chloride, sulphur and sodium, which mainly originate from atmospheric deposition and/or mineral weathering. A valuable simulation of their concentrations in soil solution revealed the good functioning of the hydrological submodel and the exchange processes in the soil, since inert elements were assumed to follow water fluxes without being taken up or interacting with soil clay-humic complex or vegetation. The active elements investigated were N and base cations (K, Mg, Ca). An accurate simulation of their concentrations in soil solution reflected a good parameterisation of the other processes included in the modelling chain, linked to soil chemistry, exchangeable processes, weathering, soil organic matter decomposition and tree physiological processes. Soil pH was considered as an integrative variable of the different reactions occurring in the soil, as well as the whole composition of the soil solution.

All these parameters were compared against measured values of soil solution characteristics and stand biomass for two forest stands in France, presented below.

2.2.2 Forest sites

Description

The forest sites considered in this study are part of the RENECOFOR network (REseau National de suivi à long terme des ECOsystèmes FORestiers) (Ulrich and Lanier, 1996), which is the French part of the European level II (Ferretti et al., 2010) monitoring network under the ICP Forests programme. Two forest sites, CHS41 and EPC87, were selected. The selection was based on the variety of the dominant tree species, soil type and climate. The two sites also had data available on the whole biogeochemical cycle (Ponette et al., 1997). The environmental parameters of these two forest sites, described in Table XII, have been followed since 1993.

Tableau XII : Caractéristiques stationnelles, climatiques et chimiques des deux sites RENECOFOR CHS41 et EPC87. Les précipitations et les dépôts correspondent à des mesures réalisées sur la période 1993 – 2008. La quantité totale de dépôts de chaque élément a été calculée à partir des mesures de la base de données RENECOFOR (Ulrich et al., 1998)

Site RENECOFOR	CHS41	EPC87
Essence dominante	<i>Quercus petraea</i> (Matt.) Liebl	<i>Picea abies</i> (L.) Karst
Latitude - Longitude	47°34'09"N - 1°15'36"E	45°48'00"N - 1°48'55"E
Altitude (m)	127	650
Précipitations (mm.a ⁻¹)	766	1594
Dépôts atmosphériques (mEq.m ⁻² .a ⁻¹)		
S-SO ₄ ²⁻	25	38
Cl ⁻	48	77
N-NO ₃ ⁻	33	46
N-NH ₄ ⁺	49	61
Ca ²⁺	37	44
Mg ²⁺	11	16
K ⁺	5	8
Na ⁺	31	61
Type de sol (Baize et al., 2002)	Luvisol redoxisol	Alocrisol

Input data

ForSAFE requires input data for atmospheric deposition, soil characteristics, forest management and climate. These are site-specific inputs, distinct from the parameters necessary to describe and constrain different processes included in the model (Wallman et al., 2005; Belyazid, 2006)

Atmospheric deposition

Two datasets were used. Bulk deposition and throughfall compositions were measured monthly from 1993 to 2008 at the two sites (Ulrich et al., 1998) and therefore the measured deposition was used for this period, while EMEP model (Iversen, 1993) was applied to estimate and reconstruct atmospheric deposition from 1880 to 1993, after having been adjusted to the measured values. From 2009 to 2100, two realistic atmospheric deposition scenarios were computed: 1) the Current Legislation in Europe (CLE) deposition scenario, defined by European legislation and the Gothenburg Protocol (Schöpp et al., 2003) and 2) the Maximum Feasible Reduction (MFR) scenario, corresponding to emissions being reduced to what is currently technically possible (Figure 16).

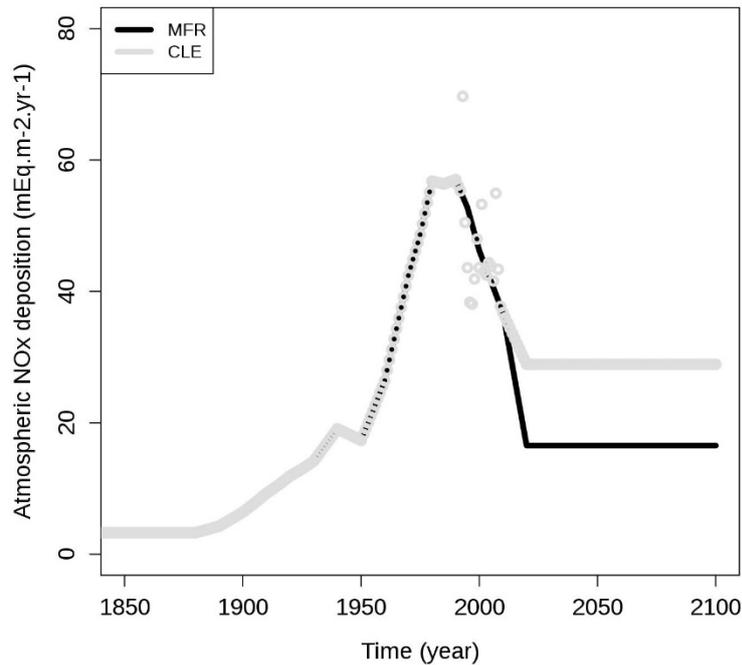


Figure 16 : Time evolution, from 1850 to 2100, of the atmospheric NO_x (mEq.m⁻².year⁻¹) deposition under a Norway spruce stand (EPC87, ICP forests, France), according to two deposition scenarios: CLE (Current Legislation in Europe), MFR (Maximum Feasible Reduction)

The atmospheric deposition input required to run the model is the “total deposition”. For inert elements (chloride, sulphur, sodium), that do not interact with the forest canopy, throughfall concentrations were used as a proxy for total deposition. For active elements, a “corrected bulk deposition” was taken as the model input because bulk open field deposition underestimates dry deposition due to sensors characteristics (Probst et al., 1990; Lovett and Lindberg, 1993). To make the correction, the assumption made was that differences registered between throughfall and bulk deposition for chloride (Cl) reflected the part of dry deposition that was not taken into account in bulk deposition above the canopy. Therefore, the bulk deposition concentration measured for nitrogen and base cations was corrected by the ratio $Cl_{\text{throughfall}} / Cl_{\text{bulk deposition}}$. Average yearly deposition values for the two sites are shown in Table XII.

Soil characteristics

Soil characteristics were described for each soil layer, with the total depth taken into account varying depending on the available data (Brêthes and Ulrich, 1997; Ponette et al., 1997). Data were measured once in 1995 or 2007. The soil parameters used for the modelling are described in Table XIII, which also specifies whether the soil data were measured or calculated from measured data or were generic data taken from literature.

All the variables presented in Table XIII are input data needed to run ForSAFE. For the fraction of fine roots, it should be specified that the nutrient uptake by the trees in ForSAFE is proportional to the fine root fraction in each soil layer, with the total amount of fine roots in the combined soil layers corresponding to 100 %.

Moreover, soil layer mineralogy needed for the two forest sites was estimated from previous studies (Party, 1999) using chemical analysis of major elements present in the soil. From that, weathering rates were estimated for the PROFILE model (Sverdrup and Warfvinge, 1988).

Tableau XIII : Main soil characteristics per soil layer (Brêthes and Ulrich, 1997) for the two RENECOFOR forest sites (ICP Forests) CHS41 and EPC87, that were respectively characterized by four and five soil layers. Data were measured or calculated from measured data. If no data were available, generic data were taken from literature. References used to choose the formulas applied for the calculations or the generic data were specified.

Soil data	Units	Data type	CHS41		EPC87	
layer thickness	m	measured	A	0.08	Ah	0.1
			Eg1	0.17	Bph	0.31
			Eg2	0.26	Bps	0.25
			BTg1	0.11	C1	0.6
					C2	0.24
bulk density <i>BD</i>	kg.m ⁻³	measured	A	766	Ah	529
			Eg1	1306	Bph	802
			Eg2	1329	Bps	1002
			BTg1	1296	C1	1157
					C2	1391
soil texture <i>ST</i> (clay, loam, sand)	%	measured	A	17-61-22	Ah	19-23-58
			Eg1	20-59-21	Bph	18-14-68
			Eg2	29-54-17	Bps	7-26-67
			BTg1	47-43-10	C1	10-26-64
					C2	2-13-85
specific surface area	m ² .m ⁻³	calculated from <i>ST</i> (Jönsson et al., 1995) (Kurtz, personal communication)	A	1966812	Ah	1029523
			Eg1	3475070	Bph	1394571
			Eg2	3792187	Bps	1311901
			BTg1	3775141	C1	1761530
					C2	990986
pCO ₂ (multiplicative factor for CO ₂ ambient partial pressure)	-	generic (depends on soil depth) (Moncoulon et al., 2007)	A	5	Ah	5
			Eg1	10	Bph	10
			Eg2	10	Bps	20
			BTg1	20	C1	20
					C2	20
gibbsite solubility constant	-	generic (Warfvinge and Sverdrup, 1995)	A	6.5	Ah	6.5
			Eg1	7.5	Bph	7.5
			Eg2	8.5	Bps	8.5
			BTg1	8.5	C1	8.5
					C2	9.2
cation exchange capacity <i>CEC</i>	kEq.kg ⁻¹	measured	A	4.8 E ⁻⁵	Ah	10 E ⁻⁵
			Eg1	3.3 E ⁻⁵	Bph	4.1 E ⁻⁵
			Eg2	3.6 E ⁻⁵	Bps	2 E ⁻⁵
			BTg1	10 E ⁻⁵	C1	1 E ⁻⁵
					C2	1.1 E ⁻⁵
base saturation	-	= $\sum Bc / CEC$ where Bc is the Base cations concentration (kEq.kg ⁻¹) measured for each horizon	A	0.305	Ah	0.105
			Eg1	0.094	Bph	0.066
			Eg2	0.129	Bps	0.087
			BTg1	0.267	C1	0.151

					C2	0.078
C/N	-	measured	A	21.87	Ah	17.82
C in soil organic matter	g.m ⁻²	measured	A Eg1 Eg2 BTg1	3082 1798 1907 425	Ah Bph Bps C1 C2	5053 8826 5286 2577 965
N in soil organic matter	g.m ⁻²	measured	A Eg1 Eg2 BTg1	141 165 128 38	Ah Bph Bps C1 C2	284 542 328 205 75
field capacity <i>FC</i>	m ³ .m ⁻³	measured	A Eg1 Eg2 BTg1	0.567 0.203 0.217 0.239	Ah Bph Bps C1 C2	0.443 0.292 0.241 0.176 0.083
wilting point <i>WP</i>	m ³ .m ⁻³	measured	A Eg1 Eg2 BTg1	0.249 0.091 0.103 0.173	Ah Bph Bps C1 C2	0.345 0.179 0.116 0.076 0.033
field saturation	m ³ .m ⁻³	= (1- <i>BD</i>)/host rock density (Wallman et al., 2005)	A Eg1 Eg2 BTg1	0.701 0.490 0.481 0.494	Ah Bph Bps C1 C2	0.793 0.687 0.609 0.548 0.456
limit for evapotranspiration	m ³ .m ⁻³	= $WP+y*(FC-WP)$ where y depends on <i>ST</i> (Bortoluzzi et al., 2010; Wallman et al., 2005)	A Eg1 Eg2 BTg1	0.532 0.190 0.204 0.233	Ah Bph Bps C1 C2	0.428 0.275 0.223 0.161 0.075
fine roots	%	Rosengren and Stjernquist, 2004; Bolte and Villanueva, 2006; Tatarinov et al., 2008; Bolte and L�f, 2010; Persson and Stadenberg, 2010	A Eg1 Eg2 BTg1	18 33 20 29	Ah Bph Bps C1 C2	50 50 0 0 0

Forest management

Input data related to forest management dealt with: 1) year of thinning, 2) intensity of thinning (considering tree biomass) and 3) percentage of wood removed from the forest stand after each thinning. Past forest management history was rebuilt based on information supplied by forest managers responsible for the two forest sites under consideration. For the future, the most plausible management scenarios were also designed, but without considering possible natural disturbances (such as storms or dieback due to disease). The current forest stand at CHS41 was naturally regenerated in ca. 1900, while the stand at EPC87 was planted in 1966. Assuming a stand maturity age of 180 and 70 years for oak and spruce respectively, final clearcuts were simulated in the year 2070 for CHS41 and in 2036 for EPC87. Prior to clearcutting, intermediate forest thinning was planned regularly every 8-10 years, with 10 to 25 % of the trees cut and under the assumption that 75 % of the cut tree biomass would be removed from the forest stand, and that leaves or needles and branches would be left on the forest ground and would thus be available for organic matter decomposition.

Climate data and scenarios

Two datasets of climate were used to derive climatic data for the two forest sites. The meteorological database provided by SAFRAN (Quintana-Segui et al., 2008), an analysis system that requires surface observations combined with data from meteorological models to produce hourly meteorological parameters, covers the period from 1959 to 2008. From 2009 to 2100, climate scenarios from the ARPEGE model (Déqué et al., 1994) were used. Two climate scenarios from the Special Reports on Emission Scenarios (SRES) were used in this study: the A2 scenario in which the current emission scheme is followed and corresponds to the worst prediction, and the B1 scenario in which disparities between countries decrease in line with stronger environmental considerations and sustainable development. For reference, a scenario of no climate change, corresponding to the current climate, was adopted. To build a “typical current climate year”, climate variables (temperature, precipitation) from the SAFRAN database were averaged from 1997 to 2007 for the two sites (Figure 17).

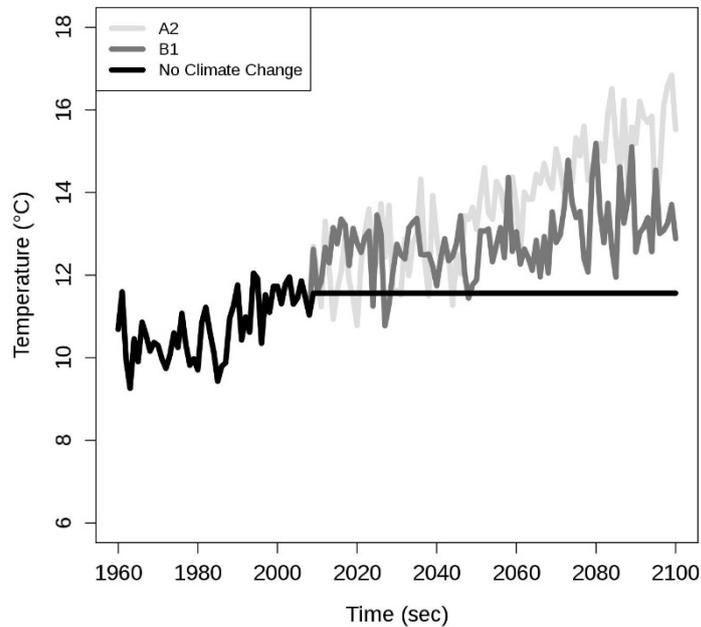


Figure 17 : Time evolution, from 1959 to 2100, of the three climate scenarios – current climate (no climate change, black line), A2 (light grey line), B1 (dark grey line) – on an oak forest site (CHS41, ICP Forests, France). Climate differences were illustrated here by the average temperature (°C) evolution.

Validation data

Soil solution composition and pH were measured monthly at a 20 cm depth from 1993 to mid-2009 (Ponette et al., 1997). These data can be compared with the simulated data of the corresponding soil layer that are at a monthly step.

Moreover, the estimated wood biomass of the two forest sites was used to validate simulated forest stand growth. Tree biomass was calculated from available data on the RENECOFOR sites using the formula from Pardé (1963) (Equation 20):

$$\text{Tree biomass} = G * H * SC * D \quad (\text{Eq. 20})$$

where

- G stand basal area (measured in RENECOFOR)
- H average stand height (measured in RENECOFOR)
- SC dominant tree species shape coefficient (Pardé, 1963), species and age-dependent
- D wood density (fixed to 700 and 450 kg.m⁻³ for oak and spruce respectively).

This formula was developed for forest managers with wood production in mind. Consequently, tree biomass here only reflects the stem and branch biomass, while leaf and root biomass are not taken into account.

Depending on the frequency of the forest surveys, six to eight tree biomass estimations were assessed between 1991 and 2010. As no measured data relative to root or foliage biomass were available, these parameters were not validated.

2.2.3 Data analysis

Data were analysed using R software (<http://www.r-project.org/>).

In order to validate the ForSAFE model, simulated data and a set of measured data were compared on the two forest sites CHS41 and EPC87 from 1993 to mid-2009. A statistical analysis was performed on soil solution characteristics (i.e. concentrations of major elements and pH), whereas stem biomass validation was only appreciated visually due to the lack of data. A multiple testing approach was considered (Fromont and Laurent, 2006; Fromont et al., 2011). For each soil solution element, the difference Y between simulated and measured time series was considered, where Y was assumed to be a Gaussian vector with an unknown mean s and independent coordinates. Thus, the null hypothesis ($s=0$) means that simulated data perfectly reflect measured values. Three measures of model performance were calculated: the normalised average error (NAE), the normalised root mean square error (NRMSE) and the modelling efficiency (ME) (Janssen and Heuberger, 1995). The first two parameters are linked to the bias and the deviation of the simulated data relative to the measured data, whereas ME is useful for ascertaining the quality of the match between the two datasets (Vanclay and Skovsgaard, 1997). This latest criterion provides an index of performance on a relative scale where 1 corresponds to a perfect fit between simulated and measured data, 0 indicates that the model is not better than a simple average and negative values reflect a model's poor predictive performance.

Dealing with long-term simulations, ANOVAs were run to determine the effect of both climate and atmospheric N deposition scenarios on soil characteristics. The focus was on two soil characteristics: soil base saturation (BS), reflecting acidification, and N concentration in soil solution, reflecting eutrophication. BS and N taken into account in statistical analysis were computed over the course of the ten years before the final forest clearcut, i.e. from 2060 to 2070 for CHS41 and from 2026 to 2036 for EPC87. The six possible combinations of atmospheric N deposition and climate scenarios (CLE / A2-B1-no climate change and MFR / A2-B1-no climate change) were considered: when relevant (p -value < 0.05), means were compared using Tukey's test.

2.3. Results and discussion

2.3.1 Validation: model performance

The simulated forest stand biomass was visually compared to the observed data. It was quite well simulated at the two sites, with a slight overestimation at EPC87 (Table XIV).

Tableau XIV : Comparison between measured and simulated (with ForSAFE model) stem biomass (g.m⁻²) for the two RENECOFOR forest sites CHS41 and EPC87 from 1991 to 2011.

Forest site	Year	Stem biomass (g.m ⁻²)	
		Measured	Simulated
CHS41	1991	26995	26110
	1995	28023	29107
	2000	33053	33026
	2002	35749	34510
	2003	30766	30882
	2004	32064	31637
	2009	35734	34795
	2010	36090	34909
	2011	27821	28106
EPC87	1991	8487	13717
	1995	11817	16978
	1996	8879	13683
	2000	13574	16615
	2001	12398	16074
	2003	14700	17463
	2004	12391	14922
	2009	16691	19163

For soil solution data, two kinds of validation were identified: hydrological functioning based on inert elements, and all the soil and forest processes based on active elements and pH. All the statistical results are summarised in Table XV.

Tableau XV : Comparison between measured and simulated (with ForSAFE model) soil solution characteristics for the two RENECOFOR forest sites CHS41 and EPC87, from 1993 to mid-2009. NAE (Normalised Average Error), NRMSE (Normalised Root Mean Square Error) and ME (Modelling Efficiency) were calculated for the soil solution concentration of chloride (Cl), sulphur (S-SO₄), sodium (Na), base cations (Bc) and nitrogen (N), and pH. 149 and 186 measurements were respectively collected for CHS41 and EPC87, and the simulated data have a monthly time step.

* = simulated and measured data perfectly matched.

	CHS41			EPC87		
	NAE	NRMSE	ME	NAE	NRMSE	ME
Cl	-0.13*	0.70*	-1.36*	-0.22	0.65	-0.40
S-SO₄	-0.45	0.65	-0.56	-0.22	0.36	-0.58
Na	-0.33	0.60	-2.25	-0.08	0.45	-0.72
Bc	-0.13	0.48	-0.12	0.19*	1.55*	-0.05*
Inorganic N	4.42	5.74	-6.53	-0.45	1.79	-0.19
pH	0.09	0.13	-1.12	0.08	0.13	-0.83

The test procedure in this study only validated the perfect match between simulated and measured data for chloride for CHS41, and for base cations for EPC87. Nevertheless, the overall model performance was acceptable, except in the case of N for CHS41. Nevertheless, this point could be related to some missing data in the set: when nitrogen concentration was below the sensor sensitivity, data were considered as null. Despite discrepancies in point-to-point comparisons between simulated and measured data, overall trends were relatively well preserved by ForSAFE (Figure 18).

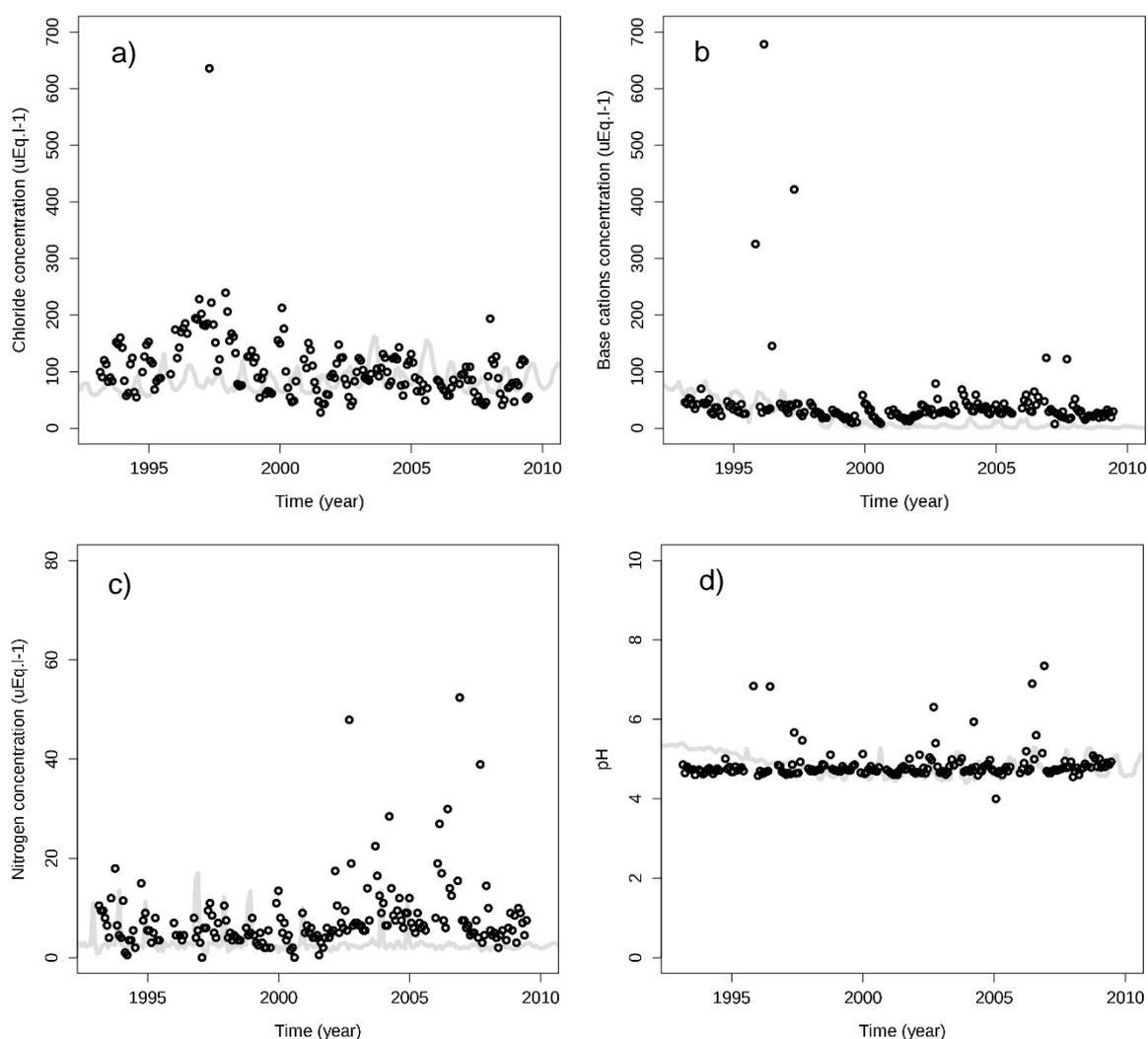


Figure 18 : Temporal trends of simulated (grey line) and measured (black circles) major elements soil solution concentrations and pH on a Norway Spruce stand (EPC87, ICP Forest, France), from 1993 to mid-2009. Chloride (a) is an inert element reflecting soil hydrology processes of the biogeochemical model ForSAFE whereas Base cations (b), nitrogen (c) and pH (d) reflected soil processes.

Moreover, it is important to highlight that this type of simulation, in the context of the present study, is dedicated to appreciating long-term trends and not to simulating short-term variations perfectly. For this reason, the model showed a predictive ability not far from that of the mean (ME close to 0), which is often noticed in such models (Jonard et al., 2012).

Regardless of the forest site, the hydrology was well simulated, but N in the soil solution was slightly overestimated by the model, even if the simulated values remained in the range of measured data, i.e. all N concentrations were between 0 and 20 µEq.l⁻¹. This slight overestimation could come from the fact that ForSAFE takes the impact of trees on soil solution

into account while the impact of understory vegetation is not yet considered, whereas it might have a noticeable impact on overall forest N uptake (Moore et al., 2007).

After the year 2000 at EPC87, there was a greater mismatch between the measured and simulated N concentrations in soil solution (Figure 18c). EPC87 was slightly affected by the storm Lothar which occurred in France in 1999 and damaged a high proportion of French forests. Following a storm event, N uptake by trees obviously decreases, as observed after a clearcut, due to the destruction of part of the trees (Didont-Lescot, 1998). The increased debris on the forest floor might constitute an additional source of N (Legout et al., 2009). Moreover, after tree cutting, the soil temperature can increase by additional light reaching the ground, leading to the enhancement of organic matter mineralisation and thus increasing N concentration in soil solution (Rosén and Lundmark-Thelin, 1987). This underlines the importance of including forest management as well as natural disturbances as a model process in ForSAFE functioning, as shown in other biogeochemical models (van der Heijden et al., 2011).

2.3.2 Long-term simulations

Simulations were run up to the year 2100. The impact of climate change and atmospheric N deposition was tested on soil base saturation and inorganic nitrogen concentration in soil solution, where the pair “CLE-no climate change” scenario is considered as the reference.

Effect of atmospheric N deposition and climate change on base saturation (BS)

For the two forest sites, climate change had a greater impact than atmospheric N deposition on BS, as shown by the F-ratio (Table XVI). Moreover, BS under MFR was significantly higher than BS under CLE (Table XVI, Figure 18 a, b) when considering the same climate scenario. Under MFR, atmospheric N deposition is lower than under CLE, and consequently so are the protons brought together with ammonium. Therefore, it could be assumed that the lower proton inputs to the soil under MFR might contribute to a decrease in base cation leaching since base cation exchange with protons occurs to a lesser extent (Yamada et al., 2013).

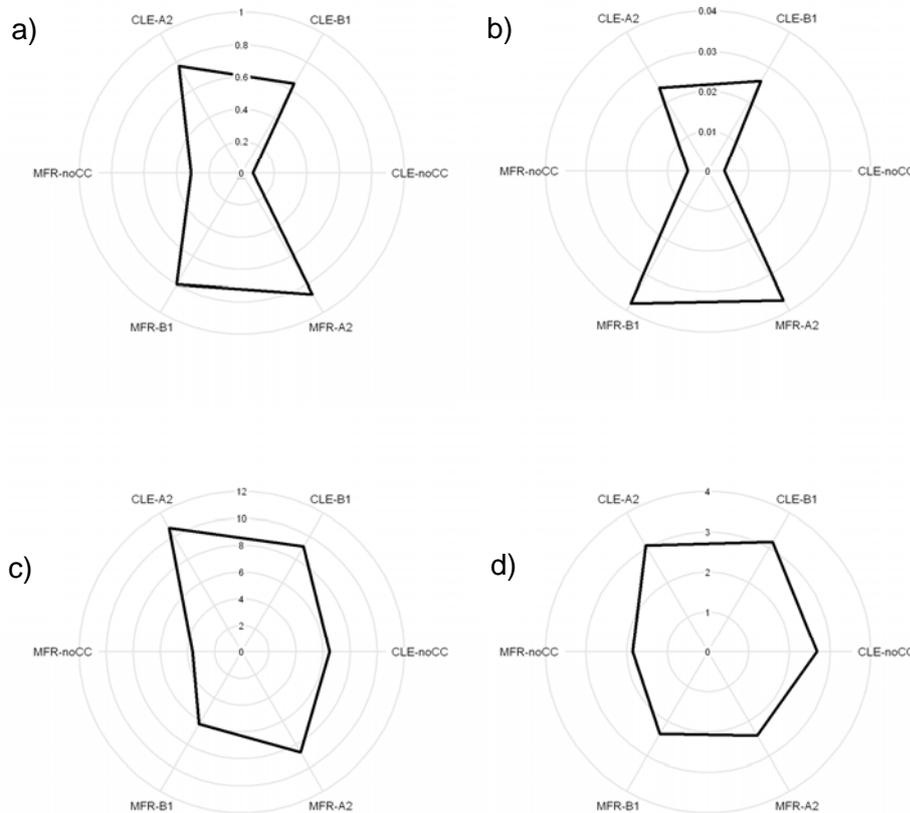


Figure 19 : Simulated soil base saturation (no unit) and N concentration in soil solution (Eq.l^{-1}), with ForSAFE, on two French forest sites dominated by oak (CHS41) and Norway spruce (EPC87), under the combination of two atmospheric N deposition (CLE and MFR) and three climate scenario (no climate change – noCC, B1 and A2). BS is represented on figures (a) and (b) and N is represented on figures (c) and (d), for CHS41 and EPC87 respectively. BS and N are average over the course of ten years before the final forest clearcut, i.e. from 2060 to 2070 for CHS41 and from 2026 to 2036 for EPC87.

Within the same atmospheric N deposition scenario, average BS increased significantly as climate predictions worsened (Table XVI), reflecting global warming and the decrease in rainfall. Thus, BS was highest under A2 and lowest under no climate change, with BS under B1 being intermediate, at least for CHS41 (Figure 18a). The temperature increase might accelerate soil organic matter mineralisation and thus base cation release in the soil (Aherne et al., 2012). However, this effect was not as pronounced in EPC87 (Figure 18b). The difference between BS under no climate change and the two other climate scenarios was obvious, but unexpectedly BS was slightly higher under B1 than under A2 for the two deposition scenarios. This might be explained by the difference in when the simulation ended that could actually have an influence on results. The final clearcut in EPC87 was simulated in 2036 (see 2.2.2), implying that average BS was calculated from 2026 to 2036. This occurred

much earlier than CHS41 where the final clearcut was simulated in 2070. Thus it was hypothesised here that the changes due to climate change were slow.

To explore this assumption further, Tukey's tests were carried out at EPC87 on temperature to assess the differences between climate scenarios from 2009 to 2035 on the one hand and from 2036 to 2062 on the other. In the first case, no statistical differences were found among B1 and A2, and the mean temperature tended to be slightly higher under B1. As a consequence, the difference under no climate change was more significant with B1 than with A2. In the second case, all scenarios were significantly different. The fact that the climate scenarios A2 and B1 only differed significantly in the later stages of the simulation period explained their effect also being more pronounced in later stages. Moreover, decomposition of the needle litter is slower than that of broadleaved litter (Prescott et al., 2000; Guo et al., 2010). Thus base cations produced by the mineralisation of needle litter at EPC87 would release over a longer period compared to CHS41.

Tableau XVI : Predicted average soil base saturation and inorganic nitrogen concentration (Eq.l⁻¹) in soil solution over the course of the ten years before the final forest clearcut, i.e. from 2060 to 2070 for CHS41 and from 2026 to 2036 for EPC87. Results were given for six atmospheric N deposition and climate scenarios combinations: CLE-no climate change (noCC), CLE-B1, CLE-A2, MFR-noCC, MFR-B1, MFR-A2.

	CHS41		EPC87	
	BS	N (μEq.l ⁻¹)	BS	N (μEq.l ⁻¹)
CLE-noCC	0.068 ± 0.028 (c)B	6.50 ± 3.09 (b)A	0.004 ± 0.001 (c)B	2.68 ± 0.55 (b)A
CLE-B1	0.643 ± 0.023 (b)B	9.14 ± 5.60 (a)A	0.026 ± 0.003 (a)B	3.17 ± 2.24 (a)A
CLE-A2	0.769 ± 0.021 (a)B	10.72 ± 6.54 (a)A	0.024 ± 0.002 (b)B	3.07 ± 1.48 (ab)A
MFR-noCC	0.31 ± 0.02 (c)A	3.62 ± 1.62 (c)B	0.005 ± 0.002 (c)A	1.85 ± 0.41 (b)B
MFR-B1	0.80 ± 0.02 (b)A	6.27 ± 3.62 (b)B	0.038 ± 0.004 (a)A	2.36 ± 1.33 (a)B
MFR-A2	0.87 ± 0.02 (a)A	8.69 ± 5.21 (a)B	0.037 ± 0.003 (b)A	2.42 ± 0.96 (a)B
ANOVA p-value, F-ratio				
dépôts atmosphériques N	<0.001, 10181	<0.001, 57	<0.001, 1849	<0.001, 61
changement climatique	<0.001, 57471	<0.001, 62	<0.001, 7536	<0.001, 11
dépôts x climat	<0.001, 576	NS	<0.001, 325	NS

Effect of atmospheric N deposition and climate change on inorganic nitrogen concentration in soil solution (N)

In contrast to BS, climate had a fairly similar or smaller impact than atmospheric N deposition on N, as shown by the F-ratios (Table XVI). Moreover, the interaction between deposition and climate was not significant, indicating that the response scheme of N to atmospheric N deposition was the same whatever the climate conditions.

For the two forest sites, N under CLE was significantly higher than N under MFR (Table XVI, Figure 19 c, d) when considering a given climate scenario, which indicated that N deposition had a direct influence on N soil solution under the two forest ecosystem conditions. A decrease in N deposition would significantly contribute to a decrease in N drainage intensity. Within the same deposition scenario, average N concentration in soil solution was significantly smaller under the 'no climate change' scenario than under the other two (Table XVI). The differences in soil solution N under A2 and B1 only occurred under the MFR scenario for CHS41, indicating that the effect of deposition on soil solution N overshadowed that of climate. The effect of climate could be explained by the fact that higher temperatures under scenario A2 could accelerate nitrogen cycling through faster rates of organic matter decomposition and mineralisation, leading to a higher N concentration in soil solution (Butler et al., 2012; Guntinas et al., 2012). This was particularly true for the deciduous forest ecosystem (CHS41, Table XV, Figure 19c). Nevertheless, the systematic increase of N with temperature could also come from a decrease in drainage water relative to a higher evapotranspiration from trees without a rainfall increase or also from a decrease in uptake by trees following a decreasing growth rate (Weemstra et al., 2013).

2.4. Conclusion

This study has underlined that the ForSAFE biogeochemical model integrates sufficient biogeochemical processes to simulate forest ecosystem responses to the combined effects of atmospheric nitrogen deposition and climate change on forest soil biogeochemistry.

While the simulation results reinforce the need to consider the combined effects of both climate and atmospheric deposition, they also indicate that the different drivers may have relatively more important implications for different aspects of the ecosystem. Soil alkalinity, in the form of base saturation, is shown to respond more strongly to climatic changes and less strongly to future atmospheric N deposition levels. Considering the strong historical reduction in acid deposition (Shöpp et al., 2003), deposition is expected to play a secondary role to climate in regulating soil base saturation and any future recovery from acidification. On the other hand, future nitrogen deposition is expected to have a stronger effect on soil and runoff water eutrophication than climate. Previous studies have shown that nitrogen deposition may be a more decisive factor than climate in future tree growth trends (de Vries and Posch, 2011), indicating that atmospheric deposition has a stronger effect on the net availability of nitrogen by having a greater impact on the nitrogen cycle.

The model simulations also point to the possibility of reinforcing as well as balancing impacts of climate and atmospheric deposition. To illustrate the former, increased temperatures could lead to higher rates of organic matter decomposition and mineralisation, contributing further to

the risk of eutrophication, which is primarily linked to elevated nitrogen deposition. As for the latter, potential water limitations in future may cancel out the effect of elevated nitrogen deposition on tree growth, or even compromise the recovery of soils from acidification by inducing the release of acidifying compounds, both organic and inorganic.

The study stresses the need to consider the simultaneous and dynamic effect of climate and atmospheric N deposition on ecosystem processes in general and soil biogeochemistry in particular. It also highlights the importance of integrating system processes in ecosystem modelling, as shown by the significance of soil and plant hydrology in regulating the ecosystem's response to external drivers.

Finally, considering the size of the soil organic matter stores in forest soils, potential changes in decomposition rates with the subsequent release of organic acids and nutrients may entirely override the hierarchy of contributors to soil alkalinity and eutrophication. This study highlights the need for an understanding of the processes governing organic matter turnover and organic nutrient retention in soils, as this is crucial to producing reliable forecasts biogeochemical cycles under changing environmental conditions.

Acknowledgements

The authors thank Marc LANIER from the "Office National des Forêts" for the data relating to the RENECOFOR network, and Météo-France for the data relating to climate scenarios and the SAFRAN database. This study was supported by a grant from ADEME (France, convention n°11 62C 0027) and EPA (Sweden).

REFERENCES

- Aber, J.D., Federer, C.A., 1992. A generalized, lumped-parameter model of photosynthesis, evapotranspiration and net primary production in temperate and boreal forest ecosystems. *Oecologia* 92, 463-474.
- Aber, J.D., Magill, A., McNulty, S.G., Boone, R.D., Nadelhoffer, K.J., Downs, M., Hallett, R., 1995. Forest biogeochemistry and primary production altered by nitrogen saturation. *Water Air Soil Pollut.* 85, 1665-1670.
- Aber, J.D., Ollinger, S.V., Driscoll, C.T., 1997. Modeling nitrogen saturation in forest ecosystems in response to land use and atmospheric deposition. *Ecol. Model.* 101, 61-78.
- Aherne, J., Posch, M., Forsius, M., Lehtonen, A., Härkönen K., 2012. Impacts of forest biomass removal on soil nutrient status under climate change: a catchment-based modelling study for Finland. *Biogeochemistry* 107, 471-488.
- Baize, D., King, D., Jamagne, M., 2002. The "Référentiel Pédologique": a sound reference base for soils - a tool for soil designation, in: Micheli, E., Nachtergaele, F.O., Jones, R.J.A., Montanarella, L. (Eds.), *Soil Classification 2001*, European Soil Bureau

Research Report, EUR 20398 EN, Office for Publications of the European Communities, Luxembourg, pp. 85-92.

- Belyazid, S., 2006. Dynamic modelling of biogeochemical processes in forest ecosystems (Thesis). Department of Chemical Engineering, Lund University.
- Belyazid, S., Westling, O., Sverdrup, H., 2006. Modelling changes in forest soil chemistry at 16 Swedish coniferous forest sites following deposition reduction. *Environ. Pollut.* 144, 596-609.
- Belyazid, S., Kurz, D., Braun, S., Sverdrup, H., Rihm, B., Hettelingh, J.P., 2011a. A dynamic modelling approach for estimating critical loads of nitrogen based on plant community changes under a changing climate. *Environ. Pollut.* 159, 789–801.
- Belyazid, S., Sverdrup, H., Kurz, D., Braun, S., 2011b. Exploring ground vegetation change for different deposition scenarios and methods for estimating critical loads or biodiversity using the ForSAFE-VEG model in Switzerland and Sweden. *Water Air Soil Pollut.* 216, 289-317.
- Bobbink, R., Hicks, K., Galloway, J., Spranger, T., Alkemade, R., Ashmore, M., Bustamante, M., Cinderby, S., Davidson, E., Dentener, F., Emmett, B., Erisman, J.-W., Fenn, M., Gilliam, F., Nordin, A., Pardo, L., De Vries, W., 2010. Global assessment of nitrogen deposition effects on terrestrial plant diversity: a synthesis. *Ecol. Appl.* 20, 30-59.
- Bolte, A., Löf, M., 2010. Root spatial distribution and biomass partitioning in *Quercus robur* L. seedlings: the effects of mounding site preparation in oak plantations. *Eur. J. For. Res.* 129, 603-612.
- Bolte, A., Villanueva, I., 2006. Interspecific competition impacts on the morphology and distribution of fine roots in European beech (*Fagus sylvatica* L.) and Norway spruce (*Picea abies* (L.) Karst.). *Eur. J. For. Res.* 125, 15-26.
- Bortoluzzi, E., Belyazid, S., Alard, D., Corcket, E., Gauquelin, T., Gégout, J.C., Nihlgard, B., Mansat, A., Party, J.P., Sverdrup, H., Probst, A., 2010. DYNAMO: Modélisation dynamique des changements de végétation en réponse aux dépôts atmosphériques d'azote sur les écosystèmes forestiers français en vue du prochain appel à données pour la détermination des charges critiques (convention ADEME-CNRS n°0962C0029. Final report.
- Brêthes, A., Ulrich, E., 1997. RENECOFOR - Caractéristiques pédologiques des 102 peuplements du réseau, observations de 1994/95. Office National des Forêts, Département des Recherches Techniques (eds), ISBN 2-84207-112, Fontainebleau.
- Butler, S.M., Melillo, J.M., Johnson, J.E., Mohan, J., Steudler, P.A., Lux, H., Burrows, E., Smith, R.M., Vario, C.L., Scott, L., Hill, T.D., Aponte, N., Bowles, F., 2012. Soil warming alters nitrogen cycling in a New England forest: implications for ecosystem function and structure. *Oecologia* 168, 819-828.
- Bytnerowicz, A., Omasa, K., Paoletti, E., 2007. Integrated effects of air pollution and climate change on forests: A northern hemisphere perspective. *Environ. Pollut.* 147, 438-445.
- CITEPA, 2010. Inventaire des émissions de polluants atmosphériques en France - Séries sectorielles et analyses étendues (format SECTEN). <http://www.citepa.org/en/>.
- Dambrine, E., Bonneau, M., Ranger, J., Mohamed, A.D., Nys, C., Gras, F., 1995. Cycling and budgets of acidity and nutrients in Norway spruce stands in Northeastern France and

- the Erzgebirge (Czech Republic), in: *Forest Decline and Atmospheric Deposition Effects in the French Mountains*, Springer-Verlag, Berlin Heidelberg, pp. 233–258.
- De Schrijver, A., Verheyen, K., Mertens, J., Staelens, J., Wuyts, K., Muys, B., 2008. Nitrogen saturation and net ecosystem production. *Nature* 451.
- De Vries, W., Kros, H., Reinds, G.J., Wamelink, W., van Dobben, H., Bobbink, R., Emmet, B., Smart, S., Evans, C., Schlutow, A., Kraft, P., Belyazid, S., Sverdrup, H., van Hinsberg, A., Posch, M., Hettelingh, J.P., 2007. Developments in deriving critical limits and modeling critical loads of nitrogen for terrestrial ecosystems in Europe. Alterra Report 1382, Alterra WUR, Wageningen, The Netherlands.
- De Vries, W., Wamelink, G.W.W., van Dobben, H., Kros, J., Reinds, G.J., Mol-Dukstra, J.P., Smart, S.M., Evans, C.D., Rowe, E.C., Belyazid, S., Sverdrup, H., van Hinsberg, A., Posch, M., Hettelingh, J.P., Spranger, T., Bobbink, R., 2010. Use of dynamic soil-vegetation models to assess impacts of nitrogen deposition on plant species composition: an overview. *Ecol. Appl.* 20, 60-79.
- De Vries, W., Posch, M., 2011. Modelling the impact of nitrogen deposition, climate change and nutrient limitations on tree carbon sequestration in Europe for the period 1900-2050. *Environ. Pollut.* 159, 2289-2299.
- Déqué, M., Drevet, C., Braun, A., Cariolle, D., 1994. The Arpege/lfs Atmosphere Model - a Contribution to the French Community Climate Modeling. *Clim. Dyn.* 10, 249-266.
- Didon-Lescot, J.F., 1998. The importance of throughfall in evaluating hydrological and biogeochemical fluxes: example of a catchment (Mont-Lozère, France). In: *Proceedings of the International Conference on Catchment Hydrological and Biochemical Processes in Changing Environment*, Liblice, pp. 17-20.
- Ellenberg, H., Weber, H.E., Düll, R., Wirth, V., Werner, W., Paulißen, D., 1992. Zeigerwerte von Pflanzen in Mitteleuropa. *Scripta Geobotanica* 18, 1-248.
- Falkengren-Grerup, U., Diekmann, M., 2003. Use of a gradient of N-deposition to calculate effect-related soil and vegetation measures in deciduous forests. *For. Ecol. Manage.* 180, 113–124.
- Ferretti, M., Fischer, R., Mues, V., Granke, O., Lorenz, M., 2010. Basic design principles for the ICP Forests Monitoring Networks. Manual Part II, in: *Manual on Methods and Criteria for Harmonized Sampling, Assessment, Monitoring and Analysis of the Effects of Air Pollution on Forests*. UNECE ICP Forests Programme Co-ordinating Centre, Hamburg, ISBN 978-3-926302-03-1, pp. 22. <http://www.icp-forest.org/Manual.htm>.
- Fromont, M., Laurent, B., 2006. Adaptive goodness-of-fit tests in a density model. *Ann. Stat.* 34, 680–720.
- Fromont, M., Laurent, B., Reynaud-Bouret, P., 2011. Adaptive tests of homogeneity for a Poisson process. *Ann. Inst. Henri Poincaré-Probab. Stat.* 47, 176-213.
- Galloway, J.N., Aber, J.D., Erisman, J.W., Seitzinger, S.P., Howarth, R.W., Cowling, E.B., Cosby, B.J., 2003. The nitrogen cascade. *BioScience* 53, 341-356.
- Galloway, J.N., Townsend, A.R., Erisman, J.W., Bekunda, M., Cai, Z., Freney, J.R., Martinelli, L.A., Seitzinger, S.P., Sutton, M.A., 2008. Transformation of the nitrogen cycle: recent trends, questions, and potential solutions. *Science* 320, 889-892.

- Gardiner, E.S., Löf, M., O'Brien, J.J., Stanturf, J.A., Madsen, P., 2009. Photosynthetic characteristics of *Fagus sylvatica* and *Quercus robur* established for stand conversion from *Picea abies*. *For. Ecol. Manage.* 258, 868-878.
- Ge, Z., Zhou, X., Kellomaki, S., Wang, K., Peltola, H., Vaisanen, H., Strandman, H., 2010. Effects of changing climate on water and nitrogen availability with implications on the productivity of Norway spruce stands in Southern Finland. *Ecol. Model.* 221, 1731-1743.
- Gilliam, F.S., 2006. Response of the herbaceous layer of forest ecosystems to excess nitrogen deposition. *J. Ecol.* 94, 1176-1191.
- Guo, P., Jiang, H., Yu, S., Ma, Y., Dou, R., Song, X., 2010. Comparison of Litter Decomposition of Six Species of Coniferous and Broad-leaved Trees in Subtropical China. *Chinese J. Appl. Env. Biol.* 2009, 655-659.
- Guntinas, M.E., Leiros, M.C., Trasar-Cepeda, C., Gil-Sotres, F., 2012. Effects of moisture and temperature on net soil nitrogen mineralization: A laboratory study. *Eur. J. Soil Biol.* 48, 73-80.
- Hagen-Thorn, A., Varnagiryte, I., Nihlgard, B., Armolaitis, K., 2006. Autumn nutrient resorption and losses in four deciduous forest tree species. *For. Ecol. Manage.* 228, 33-39.
- Hettelingh, J.P., Posch, M., de Smet, P.A.M., 2001. Multi-effect critical loads used in multi-pollutant reduction agreements in Europe. *Water Air Soil Pollut.* 130, 1133-1138.
- Houle, D., Ouimet, R., Paquin, R., Laflamme, J.G., 1999. Interactions of atmospheric deposition with a mixed hardwood and a coniferous forest canopy at the Lake Clair Watershed (Duchesnay, Quebec). *Can. J. For. Res.* 29, 1944-1957.
- Iversen, T., 1993. Modelled and measured transboundary acidifying pollution in Europe - Verification and trends. *Atmos. Environ.* 27, 889-920.
- Janssen, P.H.M., Heuberger, P.S.C., 1995. Calibration of process-oriented models. *Ecol. Model.* 83, 55-66.
- Jonard, M., Legout, A., Nicolas, M., Dambrine, E., Nys, C., Ulrich, E., van der Perre, R., Ponette, Q., 2012. Deterioration of Norway spruce vitality despite a sharp decline in acid deposition: a long-term integrated perspective. *Glob. Change Biol.* 18, 711-725.
- Jönsson, C., Warfvinge, P., Sverdrup, H., 1995. Application of the safe model to the Solling spruce site. *Ecol. Model.* 83, 85-96.
- Krupa, S.V., 2003. Effects of atmospheric ammonia (NH₃) on terrestrial vegetation: a review. *Environ. Pollut.* 124, 179-221.
- Legout, A., Nys, C., Picard, J.-F., Turpault, M.P., Dambrine, E., 2009. Effects of storm Lothar (1999) on the chemical composition of soil solutions and on herbaceous cover, humus and soils (Fougères, France). *For. Ecol. Manage.* 257, 800-811.
- Lovett, G.M., Lindberg, S.E., 1993. Atmospheric deposition and canopy interactions of nitrogen in forests. *Can. J. For. Res.* 23, 1603-1616.
- Moncoulon, D., Probst, A., Martinson, L., 2007. Modeling acidification recovery on threatened ecosystems: application to the evaluation of the Gothenburg protocol in France. *Water Air Soil Pollut.: Focus* 7, 307-316.

- Moore, P.T., Van Miegroet, H., Nicholas, N.S., 2007. Relative role of understory and overstory in carbon and nitrogen cycling in a southern Appalachian spruce-fir forest. *Can. J. For. Res.* 37, 2689-2700.
- Pardé, J., 1963. Une méthode rapide de cubage approché des peuplements forestiers équiennes. *Rev. For. Fr.* 8-9, 714-720.
- Party, J.P., 1999. Acidification des sols et des eaux de surface des écosystèmes forestiers français: facteurs, mécanismes et tendances (Thesis). Louis Pasteur University, Strasbourg, France.
- Pascaud, A., 2013. Déterminants des évolutions spatio-temporelles des retombées atmosphériques acidifiantes et eutrophisantes en France et élaboration d'un modèle de projection (Thesis). Mines Douai School / University of Lille 1, France.
- Perc, M., Gomez-Gardenes, J., Szolnoki, A., Floria, L.M., Moreno, Y., 2013. Evolutionary dynamics of group interactions on structured populations: a review. *J. R. Soc. Interface* 10, 20120997.
- Persson, H.A., Stadenberg, I., 2010. Fine root dynamics in a Norway spruce forest (*Picea abies* (L.) Karst) in eastern Sweden. *Plant Soil* 330, 329-344.
- Ponette, Q., Ulrich, E., Brêthes, A., Bonneau, M., Lanier, M., 1997. RENECOFOR - Chimie des sols dans les 102 peuplements du réseau, campagne de mesures 1993/95. Office National des Forêts, Département des Recherches Techniques (eds), ISBN 2-84207-100, Fontainebleau.
- Prescott, C.E., Zabek, L.M., Staley, C.L., Kabzems, R., 2000. Decomposition of broadleaf and needle litter in forests of British Columbia: influences of litter type, forest type, and litter mixtures. *Can. J. For. Res.* 30, 1742-1750.
- Probst, A., Dambrine, E., Viville, D., Fritz, B., 1990. Influence of Acid Atmospheric Inputs on Surface-Water Chemistry and Mineral Fluxes in a Declining Spruce Stand Within a Small Granitic Catchment (Vosges Massif, France). *J. Hydrol.* 116, 101-124.
- Probst, A., Fritz, B., Viville, D., 1995. Midterm trends in acid precipitation, streamwater chemistry and element budgets in the Strengbach catchment (Vosges Mountains, France). *Water Air Soil Pollut.* 79, 39-59.
- Probst, A., Viville, D., Fritz, B., Ambroise, B., Dambrine, E., 1992. Hydrochemical budgets of a small forested granitic catchment exposed to acid deposition - the Strengbach catchment case-study (Vosges Massif, France). *Water Air Soil Pollut.* 62, 337-347.
- Quintana-Segui, P., Le Moigne, P., Durand, Y., Martin, E., Habets, F., Baillon, M., Canellas, C., Franchisteguy, L., Morel, S., 2008. Analysis of near-surface atmospheric variables: Validation of the SAFRAN analysis over France. *J. Appl. Meteorol. Climatol.* 47, 92-107.
- Rosén, K., Lundmark-Thelin, A., 1987. Increased nitrogen leaching under piles of slash — a consequence of modern forest harvesting techniques. *Scand. J. For. Res.* 2, 21-29.
- Rosengren, U., Stjernquist, I., 2004. Gå på djupet! Om rot djup och rotproduktion i olika skogstyper. SUFOR Report. ISBN 91-576-6617-2.
- Rustad, L.E., Campbell, J.L., Marion, G.M., Norby, R.J., Mitchell, M.J., Hartley, A.E., Cornelissen, J.H.C., Gurevitch, J., 2001. A meta-analysis of the response of soil

- respiration, net nitrogen mineralization, and aboveground plant growth to experimental ecosystem warming. *Oecologia* 126, 543-562.
- Sariyildiz, T., Anderson, J.M., 2005. Variation in the chemical composition of green leaves and leaf litters from three deciduous tree species growing on different soil types. *For. Ecol. Manage.* 210, 303-319.
- Schöpp, W., Posch, M., Mylona, S., Johansson, M., 2003. Long-term development of acid deposition (1880-2030) in sensitive freshwater regions in Europe. *Hydrol. Earth Syst. Sci.* 7, 436-446.
- Serengil, Y., Augustaitis, A., Bytnerowicz, A., Grulke, N., Kozovitz, A.R., Matyssek, R., Mueller-Starck, G., Schaub, M., Wieser, G., Coskun, A.A., Paoletti, E., 2011. Adaptation of forest ecosystems to air pollution and climate change: a global assessment on research priorities. *Iforest-Biogeosciences and Forestry* 4, 44-48.
- Spranger, T., Hettelingh, J.P., Slootweg, J., Posch, M., 2008. Modelling and mapping long-term risks due to reactive nitrogen effects: An overview of LRTAP convention activities. *Environ. Pollut.* 154, 482-487.
- Stevens, C.J., Dise, N.B., Mountford, J.O., Gowing, D.J., 2004. Impact of nitrogen deposition on the species richness of grasslands. *Science* 303, 1876-1879.
- Sverdrup, H., Warfvinge, P., 1988. Weathering of primary silicate minerals in the natural soil environment in relation to a chemical weathering model. *Water Air Soil Pollut.* 38, 378-408.
- Swart, R., 2004. A good climate for clean air: Linkages between climate change and air pollution - An editorial essay. *Clim. Change* 66, 263-269.
- Tatarinov, F., Urban, J., Cermak, J., 2008. Application of "clump technique" for root system studies of *Quercus robur* and *Fraxinus excelsior*. *For. Ecol. Manage.* 255, 495-505.
- Ulrich, E., Lanier, M., 1996. Notice de présentation du Réseau National de suivi à long terme des écosystèmes forestiers. Office National des Forêts, Département des Recherches Techniques (eds), ISBN 2-84207-021-6, Fontainebleau.
- Ulrich, E., Lanier, M., Combes, D., 1998. RENECOFOR – Dépôts atmosphériques, concentrations dans les brouillards et les solutions du sol (sous-réseau CATAENAT). Office National des Forêts (ed.), Département des Recherches Techniques.
- UNECE, 2004. Manual on methodologies and criteria for modelling and mapping critical loads and levels and air pollution effects, risks and trends, Federal Environmental Agency (Umweltbundesamt). Mapping Manual 2004. UNECE Convention on Long-range Transboundary Air Pollution, ICP Modelling and Mapping, Berlin. URL http://icpmapping.org/cms/zeigeBereich/5/manual_und_downloads.html
- UNECE, 2005. Convention on Long-range Transboundary Air Pollution - Air Pollution - Environmental Policy - UNECE [WWW Document]. URL <http://www.unece.org/env/lrtap> (accessed 4.18.13).
- Vanclay, J.K., Skovsgaard, J.P., 1997. Evaluating forest growth models. *Ecol. Model.* 98, 1-12.
- Van der Heijden, G., Legout, A., Nicolas, M., Ulrich, E., Johnson, D.W., Dambrine, E., 2011. Long-term sustainability of forest ecosystems on sandstone in the Vosges Mountains

- (France) facing atmospheric deposition and silvicultural change. *For. Ecol. Manage.* 261, 730-740.
- Van Dobben, H., de Vries, W., 2010. Relation between forest vegetation, atmospheric deposition and site conditions at regional and European scales. *Environ. Pollut.* 158, 921-933.
- Van Harmelen, T., Bakker, J., de Vries, B., van Vuuren, D., den Elzen, M., Mayerhofer, P., 2002. Long-term reductions in costs of controlling regional air pollution in Europe due to climate policy. *Environ. Sci. Policy* 5, 349-365.
- Wallman, P., Svensson, M.G.E., Sverdrup, H., Belyazid, S., 2005. ForSAFE - An integrated process-oriented forest model for long-term sustainability assessments. *For. Ecol. Manage.* 207, 19-36.
- Wamelink, G.W.W., Wieggers, H.J.J., Reinds, G.J., Kros, J., Mol-Dijkstra, J.P., van Oijen, M., de Vries, W., 2009. Modelling impacts of changes in carbon dioxide concentration, climate and nitrogen deposition on carbon sequestration by European forests and forest soils. *For. Ecol. Manage.* 258, 1794-1805.
- Warfvinge, P., Falkengrengrerup, U., Sverdrup, H., Andersen, B., 1993. Modeling Long-Term Cation Supply in Acidified Forest Stands. *Environ. Pollut.* 80, 209-221.
- Warfvinge, P., Sverdrup, H., 1995. Critical loads of acidity to Swedish forest soils - Methods, data and results. Reports in Ecology and Environmental Engineering, Dpt of Chemical Engineering II, Lund University, Lund.
- Weemstra, M., Eilmann, B., Sass-Klaassen, U.G.W., Sterck, F.J., 2013. Summer droughts limit tree growth across 10 temperate species on a productive forest site. *For. Ecol. Manage.* 306, 142-149.
- Yamada, T., Takenaka, C., Yoshinaga, S., Hirai, K., 2013. Long-term changes in the chemical properties of Japanese cedar (*Cryptomeria japonica*) forest soils under high precipitation in southwest Japan. *J. For. Res.* 18, 466-474.
- Žaltauskaitė, J., Juknys, R., 2007. Atmospheric Deposition and Canopy Interactions in Urban Scots Pine Forest. *Balt. For.* 13, 68-73.

3. Modélisation dynamique de la réponse écologique des écosystèmes forestiers à l'impact simultané des dépôts atmosphériques et du changement climatique.

L'analyse des effets du changement climatique et des dépôts atmosphériques azotés sur les écosystèmes dans le temps nécessite de pouvoir estimer la réponse des espèces à ces perturbations. Le couplage d'un modèle de végétation au modèle biogéochimique ForSAFE, en intégrant au système global la prise en compte du compartiment végétation, représente une solution efficace au besoin de simuler l'évolution de l'écosystème dans sa globalité.

Le principe général de ForSAFE-Veg repose sur l'utilisation des données simulées par le modèle biogéochimique ForSAFE et associées en entrée de Veg à une liste d'espèces végétales d'importance et à leurs caractéristiques écologiques, dans le but de simuler l'évolution dans le temps de ces espèces sur les écosystèmes considérés. Les caractéristiques écologiques des espèces testées, relatives aux principaux facteurs environnementaux d'influence présentés dans la partie 1.3 du chapitre 2, correspondent aux valeurs optimales, déterminées à dire d'experts, de chaque facteur relativement à l'espèce considérée. Elles sont regroupées au sein d'une table de végétation établie à l'échelle européenne. Initialement développé et mis en œuvre en Suède, le modèle couplé ForSAFE – Veg était paramétré avec et pour des espèces principalement communes des écosystèmes du nord de l'Europe. La création d'une liste d'espèces végétales communes aux écosystèmes français, rencontrées sous climats océanique, continental ou méditerranéen, s'est avérée indispensable à la mise en œuvre des simulations. Les grandes lignes de l'élaboration de cette liste sont présentées dans le paragraphe suivant.

3.1. Mise à jour de la table de végétation (TabVEG) : version adaptée aux écosystèmes forestiers français

La table de végétation européenne « lue » par le modèle écologique Veg contient la liste des espèces dont la réponse aux conditions environnementales est testée lors des simulations. Pour chacune d'elles, le comportement écologique et certains traits biologiques (hauteur d'ombrage, appétence pour le gibier, ...) sont décrits par un ensemble de paramètres. Dans la table de végétation d'origine, les valeurs de ces paramètres sont extraites de bases de données européennes (Sverdrup *et al.*, 2007, 2008; Belyazid *et al.*, 2011) et de rapports (E&S Environmental Chemistry, Inc., 2009). Chaque valeur résulte de la combinaison de mesures expérimentales et de « dires d'experts » botanistes ayant une expérience en écologie végétale sur zones subalpines et alpines (Sverdrup *et al.*, 2012).

Une table de végétation française (nommée TabVEG), regroupant des espèces communément rencontrées et / ou typiques de nos habitats forestiers a été établie par différents experts français sur le même modèle. La TabVEG élaborée et disponible au 1^{er} janvier 2012 comportait alors 233 espèces (Bortoluzzi, Belyazid, *et al.*, 2010; Gaudio *et al.*, 2013; Probst, Obeidy, *et al.*, 2015). Cependant, une comparaison détaillée des espèces présentes dans la TabVEG et dans les relevés floristiques issus des campagnes de relevés sur les sites du réseau RENECOFOR a permis de mettre en évidence que 198 espèces présentes dans ces relevés n'étaient pas décrites dans la TabVEG (Gaudio *et al.*, 2013). Le principal problème lié à cette table résidait donc dans la représentativité des espèces qu'elle contient, et dans la fiabilité du processus de validation du modèle Veg dans le cadre d'application de modèles à des sites. Un certain nombre d'espèces paramétrisées, ont par la suite été ajoutées. Cette table de végétation française comportait également certaines aberrations au niveau des valeurs de paramètres, comme par exemple, des inversions entre les seuils minimum et maximum de la réponse d'une espèce à l'azote, ou bien des incohérences dans la valeur de paramètres liés à la réponse des espèces à la température ou à la teneur en eau du sol. La recherche de l'origine de ces erreurs a montré qu'elles étaient liées à l'historique de remplissage de la table et aux unités utilisées pour décrire les paramètres, unités parlantes pour les modélisateurs, mais pas pour les écologues à même de remplir et d'expertiser la table de végétation.

Par ailleurs, une nouvelle version de la table européenne a entre-temps et en parallèle été produite et corrigée, utilisant des unités de valeurs plus « intuitives » et en adéquation avec les besoins des écologues. Le nombre de paramètres utilisés pour décrire la réponse des espèces au milieu a également été diminué. Cela a donc nécessité d'établir une version corrigée de la TabVEG à partir de la nouvelle version de la table européenne, en sélectionnant les espèces les plus rencontrées dans les écosystèmes forestiers français, et en rajoutant les espèces les plus représentatives qui faisaient encore défaut. Les outils utilisés pour réaliser cette sélection sont le réseau de placettes de l'inventaire forestier national (IFN), la table de végétation européenne, la base de données phytoécologiques EcoPlant. Le nombre de paramètres utilisés dans la table a été homogénéisé (deux paramètres pour décrire chaque facteur environnemental, au lieu de 1 à 3 auparavant), et les valeurs révisées.

Le nombre total d'espèces contenues dans la TabVEG France après harmonisation et complément s'élève ainsi à 415 (extrait Tableau XVII).

Tableau XVII : Extrait de la table de végétation TabVEG

Latin_name	mgN.L ⁻¹		unitless	mgCa.L ⁻¹	pH	% water saturation			Yearly average			mol(photons).m ⁻² .sec ⁻¹				Group
	K+	K-				w	kCa	pHhalf	Wmin	Wtop	Wmax	Tmin	Ttop	Tmax	Lmin	
Atrichum_undulatum	1.5	1000	1	0	3.4	0.12	0.22	0.48	-1	7	15	60	150	5	0.02	Moss
Dicranum_scoparium	0.9	20	1	0	3.4	0.01	0.1	0.3	-1	7	15	60	200	5	0.03	Moss
Polytrichum_formosum	1.2	100	1	0	3.5	-0.1	0.08	0.32	2	8	16	45	180	5	0.03	Moss
Athyrium_felix_femina	1	1000	1	0	3.8	0.18	0.35	0.62	0	8	15	6.25	40	20	0.3	Fern
Dryopteris_affinis	0.5	10	2	0	3.3	0.19	0.3	0.6	2	10	17	10	50	20	0.3	Fern
Dryopteris_carthusiana	1	10	2	0	3.2	0.18	0.3	0.6	0	8	16	15	50	20	0.3	Fern
Festuca_altissima	1.5	1000	1	0	3.7	0.14	0.22	0.6	-2	5	9	20	50	10	0.3	Grass
Luzula_luzuloides	0.5	10	1	1000	3.4	0.08	0.2	0.55	-1	5	9	40	150	5	0.3	Herb
Oxalis_acetosella	1.2	1000	2	0	3.8	0.18	0.32	0.54	-1	6	14	10	50	2	0.05	Herb
Rubus_fruticosus	0.8	10	2	0	3.2	0.05	0.14	0.4	3	11	22	45	220	10	0.5	Shrub
Rubus_idaeus	1	100	1	0	3.4	0.08	0.15	0.4	2	7	18	80	249.25	3	0.5	Shrub
Vaccinium_myrtillus	0.2	1	1	0	3	-0.1	0.15	0.3	-4	5	11	80	200	10	0.3	Shrub
Abies_alba	1.5	100	1	0	3.7	0.1	0.25	0.475	-4	6	12	50	200	60	0.5	Tree
Picea_abies	0.8	10	1	0	3	0.16	0.25	0.5	-4	7	12	80	150	60	0.5	Tree
...

Pour les espèces communes aux deux tables de végétation (TabVEG européenne et TabVEG France), une paramétrisation adaptée aux conditions environnementales rencontrées sur les écosystèmes forestiers français, s'est avérée nécessaire, en raison des avis d'experts divergeant liés à l'existence d'écotypes. La calibration et la validation de ces paramètres à partir de mesures *in situ* ont permis de simuler l'évolution de la composition floristique à l'échelle des sites forestiers dans le temps, sous l'influence de différentes combinaisons de scénarios climatiques et de dépôts. Les étapes et résultats de ces simulations sont présentés dans la partie suivante.

3.2. Modélisation de l'impact simultané des dépôts atmosphériques et du changement climatique sur la biodiversité végétale des écosystèmes forestiers français.

Ce volet a pour objectif principal la mise en œuvre des simulations de l'évolution de la composition floristique à l'échelle de certains sites forestiers français sous l'impact des dépôts atmosphériques d'azote et de paramètres du climat. Cela a nécessité la réalisation de phases de calibration et de validation du modèle couplé ForSAFE – VEG. Elle a été réalisée sur les trois sites références du réseau RENECOFOR précédemment considérés dans les autres volets du chapitre, dont les deux sites CHS41, EPC87 et SP57). Le choix des sites découle toujours de la volonté de tester le modèle sur des types d'écosystèmes différents, au sein de conditions environnementales variées, et de disposer de l'ensemble des données d'entrée nécessaires à une calibration et une validation robustes du modèle. L'évolution de la composition floristique sur les trois sites a été analysée en considérant uniquement les

espèces effectivement observées au moins une fois au cours des différentes campagnes d'échantillonnage.

La phase de calibration a consisté à paramétrer, pour chaque espèce, la valeur des différents facteurs environnementaux testés, afin qu'elle soit la plus favorable possible à sa croissance. Les mesures d'abondance / dominance des espèces réalisées par l'ONF lors de la campagne d'échantillonnage 1995 ont été utilisées lors de cette phase de calibration. A la suite de cette étape, la réponse des espèces a été validée, toujours à partir des données observées par l'ONF, mais cette fois-ci au cours des trois campagnes d'échantillonnage réalisées entre de 2000 à 2010. L'évolution de la biodiversité végétale sur ces trois sites a alors pu être simulée, en fonction de quatre combinaisons de scénarios de dépôts atmosphériques et de changement climatique. Les résultats obtenus montrent que suivant les sites, la réponse à court terme des écosystèmes semble principalement liée à l'impact de la gestion forestière, alors que le climat joue un rôle prédominant sur le long terme, les dépôts atmosphériques influençant dans une moindre mesure l'évolution de la composition floristique des sites riches en azote. Les écosystèmes les plus appauvris étant ainsi les plus sensibles aux variations de dépôts.

Ce travail a fait l'objet d'une publication dans *Environmental Pollution* en 2016 :

Rizzetto, S., Belyazid, S., Gegout, J.-C., Nicolas, M., Alard, D., Corcket, E., Gaudio, N., Sverdrup, H., Probst, A. 2016. Modelling the impact of climate change and atmospheric N deposition on French forests biodiversity. *Environmental Pollution* 213: 1016–1027.

Modelling the impact of climate change and atmospheric N deposition on French forests biodiversity

Simon RIZZETTO⁽¹⁾, Salim BELYAZID⁽²⁾, Jean-Claude GEGOUT^(3,4), Manuel NICOLAS⁽⁵⁾, Didier ALARD⁽⁶⁾, Emmanuel CORCKET⁽⁶⁾, Noémie GAUDIO⁽¹⁾, Harald SVERDRUP⁽⁷⁾, Anne PROBST^{*(1)}

1) *ECOLAB, Université de Toulouse, CNRS, INPT, UPS, France*

2) *Institute of Ecology, CEC group, Lund University, SE-221 00 Lund, Sweden*

3) *AgroParisTech, UMR 1092 LERFOB, F-54000 Nancy, France*

4) *INRA, UMR 1092 LERFOB, F-54280 Champenoux, France*

5) *Office National des Forêts, Direction Forêts et Risques Naturels, Département R&D Boulevard de Constance F-77300 Fontainebleau*

6) *Université de Bordeaux - INRA, UMR 1202 BioGeco, Allée Geoffroy Saint-Hilaire, F-33615 Pessac, France*

7) *Industrial Engineering, VR-II, Hjardarhagi 2–6, University of Iceland, IS-107 Reykjavik, Iceland*

**Corresponding author. E-mail address: anne.probst@ensat.fr, ENSAT, Avenue de l'Agrobiopôle 31326 Castanet-Tolosan*

Abstract

A dynamic coupled biogeochemical-ecological model was used to simulate the effects of nitrogen deposition and climate change on plant communities at three forest sites in France. The three sites had different forest covers (sessile oak, Norway spruce and silver fir), three nitrogen loads ranging from relatively low to high, different climatic regions and different soil types.

Both the availability of vegetation time series and the environmental niches of the understory species allowed to evaluate the model for predicting the composition of the three plant communities. The calibration of the environmental niches was successful, with a model performance consistently reasonably high throughout the three sites.

The model simulations of two climatic and two deposition scenarios showed that climate change may entirely compromise the eventual recovery from eutrophication of the simulated plant communities in response to the reductions in nitrogen deposition. The interplay between climate and deposition was strongly governed by site characteristics and histories in the long term, while forest management remained the main driver of change in the short term.

3.2.1 Introduction

Anthropogenic activities have contributed to a significant increase in sulfur and nitrogen emissions into the atmosphere. This has resulted in the acidification and eutrophication of ecosystems (de Vries *et al.*, 2007; de Schrijver *et al.*, 2008), which potentially have significant impacts on forest ecosystems due to their influences on soil biogeochemistry, forest health and biodiversity, among others (Sutton *et al.*, 2011; Jonard *et al.*, 2012; Azevedo *et al.*, 2013).

In an attempt to reduce the impact of long-distance atmospheric pollution, the Geneva Convention on Long-Range Transboundary Air Pollution (CLRTAP) was ratified in 1979 by 34 European countries under the aegis of the European Union and the United Nations (UNECE, 2005). As a consequence, sulfur emissions decreased by approximately 90 % in France (CITEPA, 2015), leading to a similar decrease in deposition (Pascaud, 2013), but the reduction in nitrogen emissions was noticeably more modest, with NO_x and NH_y emissions declining by 50 % and 4 % respectively from 1980 to the present day (CITEPA, 2015).

Extensive studies have examined the impacts of nitrogen on soil biogeochemistry and vegetation composition in different terrestrial ecosystems, from prairies to forest ecosystems (Galloway *et al.*, 2003; Bobbink *et al.*, 2010; van Dobben and de Vries, 2010). Results show that high nitrogen inputs may produce significant variations in the nitrogen cycle, and can lead to changes in species richness (Stevens *et al.*, 2004, 2010), community composition (Krupa, 2003; de Vries *et al.*, 2007; Bobbink *et al.*, 2010) or relative species abundance (Gilliam, 2006).

Ecosystem simulation models use existing experimental and empirical knowledge to simulate future ecosystem changes in response to nitrogen reduction and other environmental changes. The first models designed for this purpose were steady-state mass balance models (Hettelingh *et al.*, 2001, 2008). While steady-state models are compatible with the critical loads concept (CLRTAP, 2004), they are not suitable for simulating temporal changes. In order to estimate atmospheric nitrogen deposition impacts continuously over a long-time period, dynamic biogeochemical-ecological coupled models have been developed (Wallman *et al.*, 2005; Belyazid, 2006; de Vries *et al.*, 2010).

Although the impacts of nitrogen deposition on ecosystems have become a subject of interest in the last few decades, its effects cannot be evaluated outside the actual context of climate change (Wamelink *et al.*, 2009; Belyazid *et al.*, 2011; de Vries and Posch, 2011). Indeed, the response of plant species is strongly affected by climate change since the expected temperature increase could directly induce extensive changes in plant communities (Lenoir *et al.*, 2010; Bertrand *et al.*, 2011). Moreover, soil biogeochemistry can also be strongly impacted by climate since soil temperature, soil organic matter decomposition and soil nitrogen availability are directly influenced by temperature increase (Rustad *et al.*, 2001; Butler *et al.*, 2012; Guntiñas *et al.*, 2012).

Atmospheric nitrogen deposition and climate change are often considered independently from one to another, although they also have combined effects (Bytnerowicz *et al.*, 2007;

Serengil *et al.*, 2011). In order to model the evolution of forest ecosystems over time, atmospheric N deposition and climate change have to be taken into account simultaneously.

Against this backdrop, the aim of this study was to analyse the effects of atmospheric nitrogen deposition and climate change, considered separately and together, on three French forest ecosystems. The evolution of the understory vegetation composition from 1800 to 2100 was evaluated using a dynamic coupled biogeochemical-ecological modelling approach. First, the environmental niches and physiological properties of a set of species were calibrated on observed field relevés. Second, the modelled plant relative abundances were evaluated against further measured data. Finally, the model was used to simulate the future evolution of plant communities under different climate and nitrogen deposition scenarios.

3.2.2 Material and methods

Coupled biogeochemical - ecological ForSAFE-VEG model

The simulated trends of soil solution chemistry, light extinction in the tree canopy and hydrology are conveyed to the VEG model, which uses them with physiological plant traits to simulate the composition of the understory vegetation community. VEG model builds on plant-specific ecological niches for temperature, climate, soil solution pH and soil solution nitrogen to estimate the strength of the probability of occurrence of a given plant. The strength of the respective plants is scaled by their respective colonisation rate, shading height and rooting depth to simulate competition between the different plants potentially present at a site and produce relative abundances for each plant. This model chain simulates the changes in understory plant communities in response to simultaneous environmental changes (see for example (Sverdrup *et al.*, 2007)), and can be used to derive critical loads of atmospheric nitrogen (Belyazid *et al.*, 2011; McDonnell *et al.*, 2014; Sverdrup and Belyazid, 2015).

Forest sites

Three forest sites belonging to the French forest monitoring network RENECOFOR (REseau National de suivi à long terme des ECOsystèmes FORestiers) (Ulrich and Lanier, 1996) were selected for this study (Fig. 8). The selection was based on the availability of the data and with the aim of accounting for different environmental and physiological site characteristics and tree cover. The sessile oak (CHS41) and Norway spruce (EPC87)-dominated sites are located in central France in the Atlantic climatic zone, the former in a lowland region and the latter in an elevated zone. The silver fir-dominated site (SP57) is located in the extreme north-east of France, in the climatic continental zone of the Vosges Mountains

(Table XVIII). The environmental parameters used to model the soil biogeochemistry and tree cover of the three sites are described in (Gaudio *et al.*, 2015).

Tableau XVIII : Description of the environmental characteristics for the three selected forest sites

Site	CHS 41	EPC87	SP57
Tree dominant species	<i>Quercus petraea</i> Liebl.	<i>Picea abies</i> Karst.	<i>Abies alba</i> Mill.
Latitude	47.568631	45.799222	48.608705
Longitude	1.259404	1.815031	7.133165
Altitude	127 m	650 m	400 m
Mean P / mean Temp. (annual average 1961 – 1990)	630 mm / 10.3°C	1211 mm / 9.8°C	1091 mm / 7.6°C
EUNIS habitat	G1.8	G3.F	G3.1
Phytosociological reference	<i>Quercenion robori-petraeae</i>	<i>Luzulo sp. pl. – Fagion sylvaticae</i>	<i>Luzulo luzuloidis-Fagenion sylvaticae</i>
Number of understory species	31	31	48

Atmospheric nitrogen deposition and climate change scenarios

Atmospheric nitrogen deposition

Three atmospheric deposition scenarios were considered in this study (Fig. 20). The EMEP model was applied to estimate and rebuild the historical trends of atmospheric deposition from 1880 to 1993. The historical trends were scaled to measured monthly bulk deposition available between 1993 and 2008 (Ulrich *et al.*, 1998). From 2010 to 2100, the three scenarios were as follows: (i) the Current Legislation in Europe (CLE) deposition scenario, defined by European legislation and the Gothenburg protocol; (ii) the Maximum Feasible Reduction scenario (MFR), which corresponds to reduced emissions scaled to what is currently technically possible and (iii) a background (BKG) scenario, corresponding to a stable rate of atmospheric deposition from 1880 to the present day.

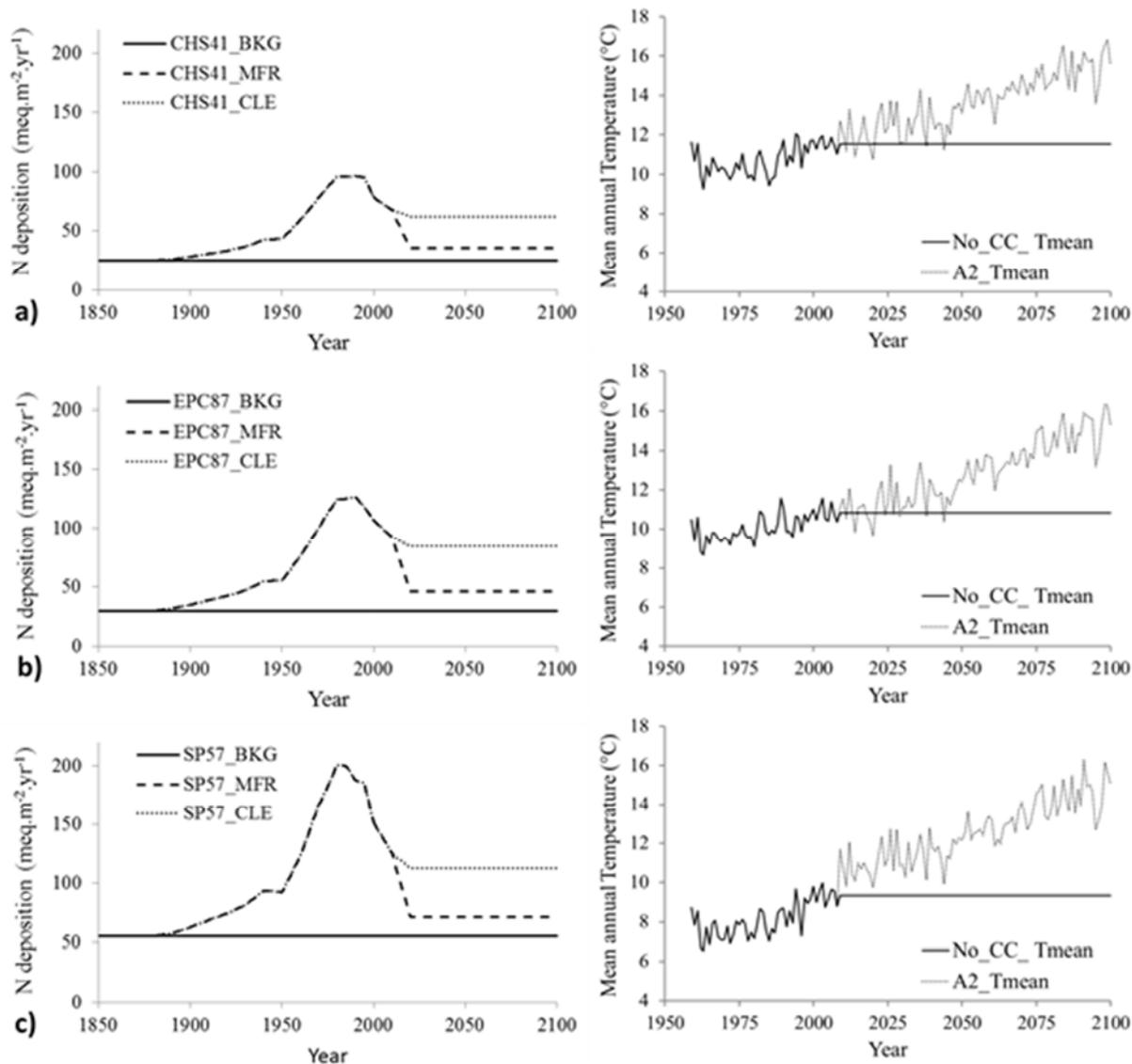


Figure 20 : Nitrogen atmospheric deposition (left) and climate change (right) scenarios for the three studied sites: a) sessile oak (CHS41), b) Norway spruce (EPC87), c) silver fir (SP57). Total atmospheric deposition for the period 1800 to 2100 was a) 9050 meq.m⁻², b) 11450 meq.m⁻², c) 19136 meq.m⁻² for the three sites respectively

Atmospheric nitrogen deposition trends at the three sites reached a peak in the 1980s that corresponds to the maximum nitrogen emissions observed in France (CITEPA, 2015). Based on their geographical location, atmospheric deposition was greater at the fir-dominated site than at the oak site. An important deposition decrease has also been observed since the late 1990s that to a certain extent coincides with the reduction in N emissions of around 50 % (CITEPA, 2015). These reductions observed up to the present day were then predicted by the EMEP model for the period from 2010 to 2100. Differences in nitrogen deposition between current legislation and the maximum feasible reduction scenarios varied by a factor two between the sites.

Climate change

In the case of climate change, two temperature increase scenarios were adopted (Fig. 2). For the period from 1959 to 2009, data from a meteorological database provided by SAFRAN (from the National Centre of Meteorological Research, CNRM-GAME/CEN) were used (Quintana-Segui *et al.*, 2008). For the period 2009 to 2100, two climate scenarios from the IPCC Special Reports on Emission Scenarios (Nakicenovic *et al.*, 2000) were used: (i) a “no climate change” scenario in which no temperature increase was predicted and (ii) the A2 “high growth” scenario in which the temperature followed the actual rate of increase. In order to obtain a representative current climate year, a ten-year average of temperature and precipitation between 1997 and 2007 was calculated.

Although there was a difference of around 500 m in the elevations of CHS41 and EPC87, the mean annual temperature of the two sites was fairly similar (just 0.5 °C higher at the oak-dominated site). Overall temperature trends were the same for the A2 high growth scenario at the two sites. However, the climate differed in relation to the precipitation regime. The high elevation spruce site located into the northern part of the Massif Central received twice as much precipitation as CHS41. The main difference in temperature regime was observed for the fir site. This site, located in the continental climate of the Vosges Mountains, had a much lower mean annual temperature than the other sites. A higher temperature increase was observed for the most continental site, SP57, whereas both CHS41 and EPC87 sites had a similar general mean annual temperature trend with both climate change scenarios.

Plant species

Floristic surveys have been carried out at five-years interval since 1995. There were eight replicated subareas ($S = 100 \text{ m}^2$) at each of the studied sites: four inside a fenced area and the other four outside the fence (Dobremez *et al.*, 1997). Species abundance was evaluated two times during the growing season using the Braun-Blanquet index classes. These abundances were then converted into a mean annual cover percentage used as a reference for the model calibration (Camaret *et al.*, 2004; Archaux *et al.*, 2009).

Since wildlife density was not systematically available for all the sites, the plant niches were calibrated on the fenced relevés. Only species with a cover greater than 1 % for at least one year between 1993 and 2010 were used (29 species at the three sites).

Similarity index

Species richness is a relevant indicator for comparing plant communities in forest ecosystems, particularly boreal coniferous ones (Bobbink, 2008). For this reason, a similarity index was used to evaluate the model simulations against the observed relevés and project plant community changes under the different studied scenarios. The similarity index used here was the Czekanowski (CzI, Equation 21) (Bray and Curtis, 1957). CzI, also known as the Sørensen index or the reverse Bray-Curtis index, was selected for three reasons relevant to the present cases: 1) it performs equally well on smaller samples, 2) it is well adapted to symmetrical systems (such as the normalised covers used here), and 3) it does not penalise or overly account for the non-dominant species (Bloom, 1981; Wolda, 1981). CzI=1 indicates a perfect fit, and the smaller the CzI, the less the similarity between the two compared communities (modelled and measured or scenario and reference).

$$CzI = 1 - \frac{\sum_{i=1}^N |P_i - O_i|}{\sum_{i=1}^N (P_i + O_i)} \quad (\text{Eq. 21})$$

where P_i and O_i are the occurrence of the i^{th} item in the predicted and in the observed sample, respectively.

Presentation of the VEG module

The 29 plant species recorded at the study sites were parameterised for the VEG module. At the origin, the hypothetical niches for light, temperature, soil moisture, soil solution nitrogen and soil solution pH were defined based on expert judgement (Probst, Obeidy, *et al.*, 2015) and statistically derived responses from the ecological database EcoPlant (Coudun and Gégout, 2005; Gégout *et al.*, 2005) for 415 species. The details of the procedure are explained in (Probst, Obeidy, *et al.*, 2015). The niches were adapted to the structure described in (Belyazid, 2006), and included the physiological traits of shading height and rooting depth used for plant competition.

Calibration of the VEG parameters consisted in adapting the ecological niche limits of each species to forest environmental conditions in France.

3.2.3 Calibration and validation of the VEG table

The calibration of the plant niches was based on observed realised niches from 1995. The subsequent relevés from 2000, 2005 and 2010 were used in the evaluation.

Calibration

To calibrate the plant species responses to drivers with a significant influence, the ecological niches needed to be adapted to French environmental conditions. The step-by-step procedure is described below. In the first instance, species with more than 5 % abundance were considered.

Before the calibration, at the CHS41 oak-dominated site in 1995, the predicted abundance of three main species, including *Lonicera periclymenum* L., *Holcus mollis* L. and *Vinca minor* L., was obviously underestimated. Indeed, the limits of species ecological niches were too restrictive in comparison with the site environmental conditions. *Rubus fruticosus* L. was the main observed species on this site and its cover was also incorrectly predicted by the model. As a consequence, calibration focused on this species first, for which the main driver was response to nitrogen. *Rubus fruticosus* L. is generally found at sites whose soils have a relatively low nitrogen content (Julve, 1998), such as CHS41. However, the response of *Rubus fruticosus* L. to nitrogen was calibrated to be more abundant in richer soils. A reduction of the nitrogen response niche allowed a better calibration for *Rubus fruticosus* L., increasing the similarity between the observed and modelled covers quantified through the Czekanowski index. *Rubus fruticosus* L. was parameterised as a strictly shade-tolerant species. As it is a heliophilous species that bears fruits abundantly only in full sunlight (Rameau *et al.*, 1989), its response to light intensity was extended to match the requirements of shade-tolerant and heliophilous species. With these adjustments, a greater similarity between the observed and modelled aboveground vegetation composition was achieved. However, as the model took the competition effect into account, the modelled response of some overestimated species such as *Hedera helix* L. had to be reduced in order to fit with their observed cover. Since the strength of these species was overestimated, the modelled response of more dominant species was lower than expected. As it is a climbing plant, the shade effect of *Hedera helix* L. was fixed at 1.2 m. Species response is a function of the product of all the controlling factors. Since the strength of one of these drivers was too high, species cover was overestimated. By reducing the *Hedera helix* L. shade effect to 0.2 m, since it can cover the ground extensively, the cover percentage of *Rubus fruticosus* L. and *Lonicera periclymenum* L. increased to the observed level. After these adjustments, the similarity index was 0.6. Less abundant species were then

calibrated in order to obtain a better Czi value. Ecological niches of *Holcus mollis* L. and *Vinca minor* L. were adapted in relation to nitrogen response, light intensity response and temperature. *Holcus mollis* L. prefers relatively poor soils as regards the nitrogen content (Rameau *et al.*, 1989; Julve, 1998). As a consequence, parameterising *Holcus mollis* L. as a less tolerant species to nitrogen led to better model predictions. In contrast, the response of *Vinca minor* L. to nitrogen was calibrated by increasing its ecological niche since it is a common species on nitrogen-rich soils. Thanks to these ecological niche adjustments, a similarity improvement between the observed and modelled species was observed, with Czi increasing from 0.69 to 0.84.

The final steps in the calibration process consisted of adding species with a cover percentage of around 1 % one by one. When added to the list of modelled species, each had its niches adapted with regard to ecological requirements. When new species were added to the model, the similarity between the observed and modelled samples decreased slightly to Czi = 0.82 because of greater biodiversity.

The same method was applied to calibrate the other sites EPC87 and SP57. Similar results were obtained regarding the evolution of the similarity index, calibrating the dominant species initially and then adding those that were less abundant. The most delicate part of this work was to calibrate species that were common to two or three sites. This was the case for *Rubus fruticosus* L., *Thuidium tamariscinum* Hedw. and *Polytrichum formosum* Hedw. Owing to the differences in site conditions, the ecological niches of these species were calibrated by making a compromise to obtain the best calibration results for the three sites. As a consequence, the calibration results of these common species were not the best possible ones for each single site, but the final homogenised calibration was the most convenient for the three sites.

Model evaluation

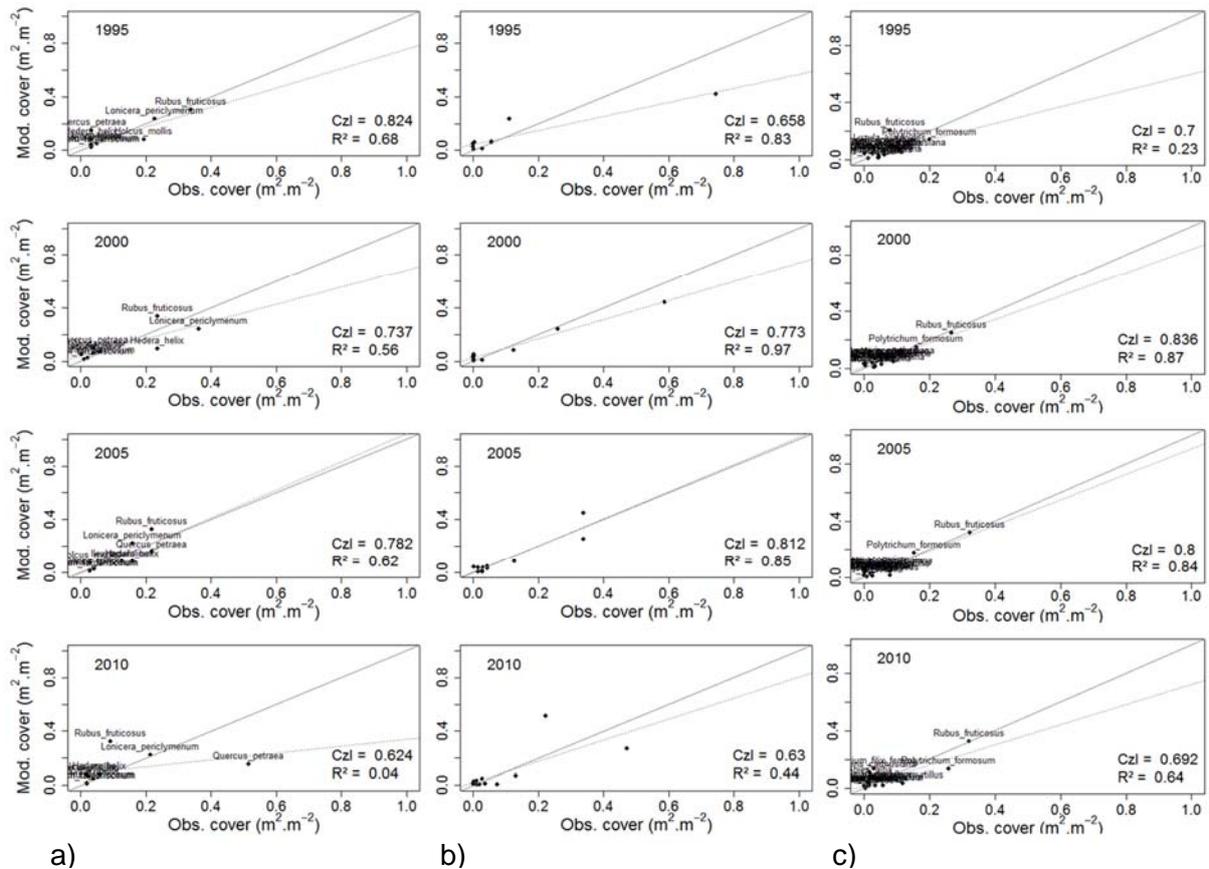


Figure 21 : Calibration of the species for the three studied sites: a) sessile oak (CHS41), b) Norway spruce (EPC87), c) silver fir (SP57). Calibration was performed on the year 1995 and validation on the years 2000 – 2100. Czi is the value of the Czekanowski similarity index between observed and modelled cover percentages

Model calibration was undertaken using observed data for the year 1995, and the validation was performed by comparing observed and predicted species covers from 2000 to 2010 (Fig. 21). The Czi similarity indices computed in 2000 and 2005 for the three sites confirmed the fairly good calibration results observed in 1995. Indeed, the similarity rate between the observed and model covers for 2000 and 2005 was around 75 % for the oak and the spruce-dominated sites, and even higher for the fir site (82 %). Except for some species with low cover, the model was able to simulate species cover evolution faithfully over the years. In 2010, a much lower accuracy was observed for *Rubus fruticosus* L. and *Polytrichum formosum* Hedw., with these species each being common to two of the three sites. As explained for the calibration in 1995, the homogenisation of these species' ecological niches reduced the model's accuracy. In addition to this calibration process effect, there were obvious discrepancies between the observed and predicted covers for some species. Between 2005 and 2010, a high increase (> 25 %) of *Quercus petraea* Liebl. was observed in the herb layer, as well as a significant decrease in *Rubus fruticosus* L. cover. Changes in forest management,

such as intermediate cuts or tough climatic events in the years prior to the survey, may lie at the origin of the evolution in these observed covers. Species layer changes (from herb to shrub layer) may also explain these differences.

The EPC87 site dominated by *Picea abies* Karst. had the lowest similarity indices of the three sites. Compared with the first Czekanowski indices obtained at the beginning of the calibration work (of about 0.5), 75 % similarity achieved by the model after the calibration process for the years 2000 and 2005 was fairly good. The difference in performance with the other sites was linked to species composition. Indeed mosses, whose various species have a broad ecological range making them harder to calibrate, represented half of the understory species on this site.

Finally, in order to quantify the evolution in similarity over the years for the observed results on the one hand and for modelled results on the other, similarity indices were calculated between two consecutive years of the survey. The observed similarity between the two years of the survey was always below (-20 %) the modelled similarity.

3.2.4 Results

Species cover was simulated from 1800 to 2100 under the environmental scenarios described in paragraph 2.3: two for nitrogen deposition and two for climate and then a combination of both. The results presented in Fig. 4 show the evolution in the species response to those scenarios, analysed through changes in the abundance similarity (CzI) between a given reference scenario (“no climate change” for climate and “BKG background” for nitrogen) and the different scenarios used alone or in combination. The impacts of the environmental changes were therefore analysed at the vegetation community scale and not through the individual species response. As a consequence, the response of species sensitive to nitrogen deposition can drive the similarity change for the biodiversity of the entire site.

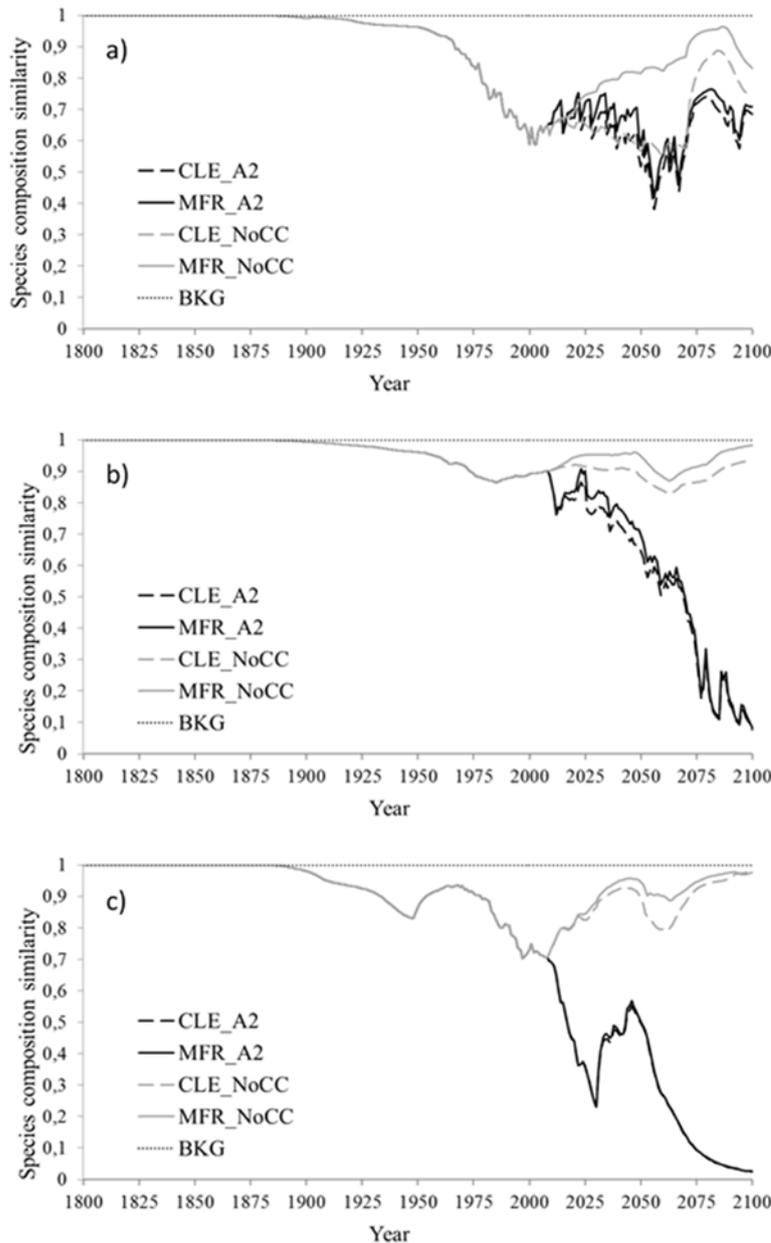


Figure 22 : Evolution in the similarity index between a standard reference (“no climate change” for climate and “BKG” for nitrogen deposition) and the four possible combinations between the MFR or the CLE scenario for N deposition, and the “no climate change” or the “A2-high growth” scenario for climate change. The results are presented for the three sites: a) CHS41, b) EPC87, c) SP57

Species composition trends under nitrogen scenarios

The graphs in Fig. 22 a, b and c show important variations in the evolution of the plants' abundance similarity in relation to the considered atmospheric nitrogen deposition scenario. A general decreasing trend was predicted, even though the general trend of similarity rate was site specific. If the response of the vegetation similarity to the two scenarios MFR and CLE

went in the same direction for the three sites, a greater similarity with the reference scenario was predicted for the MFR scenario. The difference between the scenarios was tenuous, except for the oak site where a more significant change of diversity was predicted if N deposition followed current legislation (CLE scenario) (Fig. 22). Species response under the CLE scenario overall followed the general trend observed in recent years. A reasonable stability in species abundance over the years was apparent at the *Picea abies* Karst. site (Fig. 22b). These statements concern general trend predictions. However, short-term fluctuations in vegetation species response could be observed for both scenarios with periods of similarity loss or gain. Such short-term fluctuations were particularly evident at the oak site (CHS41) and the fir site (SP57), for a ten-year period (2020 to 2075, Fig. 22a) and for longer periods (1950 and 2030, Fig. 22c) respectively, for both deposition scenarios.

Species composition trends under climate change scenarios

As observed for nitrogen deposition, changes in abundance similarity were also observed when considering climate change scenarios. By 2010, a general decrease in species abundance similarity for the three sites was observed under the A2 – high-growth scenario (Fig. 22). Indeed, this decrease was moderate for the oak-dominated site (CHS41, Fig. 22a), particularly where it stabilised by 2040 when the temperature increase was more rapid and higher. In contrast, by this date the decrease in similarity was much greater and steeper at the coniferous sites (particularly at the SP57 site). The long-term decrease in species similarity under the influence of temperature increase was interrupted by short periods of an increase in species community similarity for the three sites. These periods were observed every ten years by 2020 for the oak site and were longer with a peak at around 2050 for the coniferous sites (site SP57, Fig. 22c). Two different trends in species response to climate change were therefore observed for the three sites: a general decrease in species community similarity over a long timescale relative to the “no climate change” scenario, interspersed by a regular moderate similarity increase/decrease over short periods of time.

Species composition trends under a combination of climate and nitrogen scenarios

When combining nitrogen and climate change scenarios, the general trends were preserved. However, smaller differences between the effects of nitrogen deposition scenarios on biodiversity change were observed at the oak site when combined with climate change scenarios. This was also true for the other sites. Indeed, the main general trend in similarity evolution was driven by climate scenario for all the sites, since the whole plant community trend followed that of the climate scenario.

The secondary trends over short timescales already described for the three sites in the case of the nitrogen and climate scenario separately were still observed for the scenario using a combination of the two. Although the general trend at the oak site showed a loss of similarity overall when taking climate change into account, an opposite pattern could also be observed, such as in 2070 and 2085. By 2000, these short-term fluctuations were closest to those observed for the nitrogen scenario. Over this short timescale, species abundance seemed to reach the standard plant composition. The same observation was made for the fir site in around 2030.

Species cover trends under a combination of climate and nitrogen scenarios

In addition to the evolution of plant community similarity under global changes, specific plant response to the four combinations of scenarios was considered. The results are presented for two important understory species at the oak site CHS41 (Fig. 23a, b) and at the fir site SP57 (Fig. 23c, d).

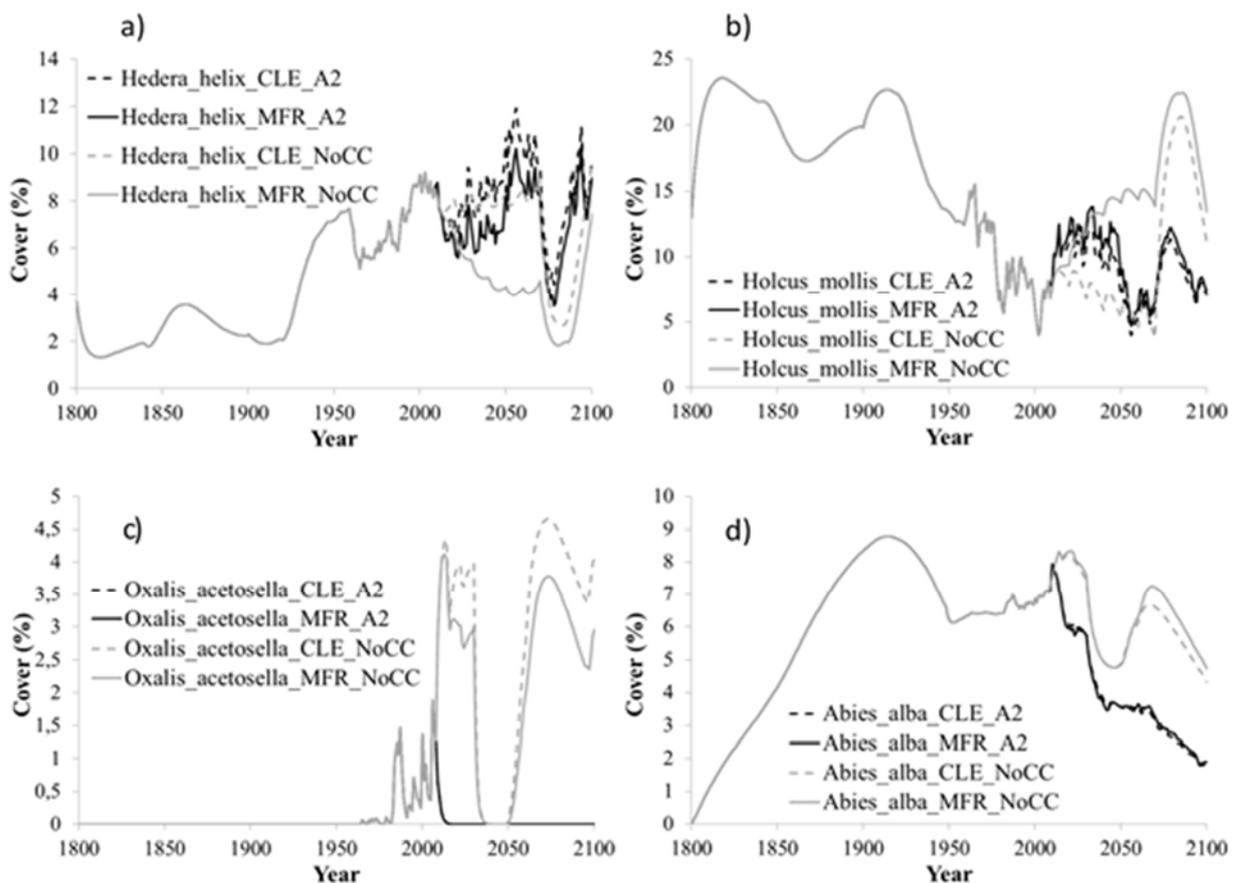


Figure 23 : Evolution of plant cover (%) under combinations of N deposition and climate change scenarios: a) *Hedera helix* L. and b) *Holcus mollis* L. for the oak site CHS41, c) *Oxalis acetosella* L. and d) *Abies alba* Mill. for the fir site SP57

Hedera helix L. cover changed according to the different N deposition. This species was favoured in 2010 under current legislation (CLE) since its cover increased greatly (Fig. 23a). As found with the evolution of the community regarding the similarity criteria (Fig. 22a), this species was favoured under climate change (A2 scenario) in the same way as the CLE response. The same trend could be observed for *Oxalis acetosella* L. as it was favoured in 2010 and by 2060 under current legislation (CLE). However, unlike to *Hedera helix* L., *Oxalis acetosella* L. and *Abies alba* Mill. cover is drastically reduced under climate change (A2 scenario), whatever the N deposition scenario (Fig. 23c, d). In contrast, by 2010, *Holcus mollis* L. cover appeared to be favoured under the low N deposition scenario (MFR, Fig. 23b), as well as *Abies alba* Mill. (Fig. 23d). The response to climate change scenario A2 went in the same direction but was more tenuous. The response of *Holcus mollis* L. cover to the four scenarios in combination followed the trend observed for the similarity of the species community. *Hedera helix* L. followed the exact opposite trend, as it seemed to be stimulated by CLE and climate change, and was reduced by MFR low N-deposition rates. The long-term evolution in the cover of these four abundant understory species was disturbed by short-term episodes showing a dramatic decrease or increase (Fig. 23a, b, c, d).

3.2.5 Discussion

Long-term trends in biodiversity: the role of nitrogen deposition and temperature

The divergence in plant similarity from the reference population closely mirrored the trend of atmospheric N deposition at the three studied sites. This mirroring effect was mediated by the response of soil solution nitrogen to deposition, as shown in (Gaudio *et al.*, 2015). Depending on the species' nitrogen affinity, changes in N concentrations in the soil solution can either increase or decrease the cover of that species. For example, *Hedera helix* L. and *Oxalis acetosella* L. responded positively to higher N availability due to elevated N deposition (Fig. 23a, c), in accordance with the observed realised niches (see for example (Rameau *et al.*, 1989). On the other hand, the cover of *Holcus mollis* L. declined with elevated N deposition, reflecting its observed low N affinity (Fig. 23b).

Unexpectedly, in the absence of climate change, the similarity index showed a strong recovery, mirroring the reductions in deposition, particularly under the MFR scenario. Although the simulated recovery was gradual and significantly delayed following the reduction in deposition, it was expected to be substantial by the end of the century. Even more interestingly, the sites with the higher historical deposition (EPC87 and SP57) showed as much potential for recovery as the site with low deposition (CHS41). This may be due to the plant species being used for the simulations, which only included plants currently observed at the respective sites.

As the sites have been exposed to elevated N deposition for over a century, it is highly probable that the present plant community is already adapted to elevated N loads.

It was also obvious that climate change had a strong impact on plant species, since a significant loss of similarity occurred under the A2 scenario compared to the situation with no climate change. As with N deposition, species were either positively or negatively impacted by temperature increase, resulting in changes in their spatial distribution and composition. The significant decrease in community similarity observed for the coniferous sites had to be linked to a high temperature increase rate (see Fig. 20). This impact on vegetation species could be direct or indirect, as they could act on species temperature requirements or soil biogeochemistry. Inorganic N concentration in soil solution simulated by ForSAFE was significantly lower under the “no climate change scenario” than under A2 (Gaudio *et al.*, 2015). At higher temperatures (under climate scenario A2), faster rates of organic matter decomposition and mineralisation could accelerate the nitrogen cycle, with the consequence of increasing N concentrations in the soil solution (Butler *et al.*, 2012; Guntiñas *et al.*, 2012). This was the case for *Holcus mollis* L. (Fig. 23b), whose cover under climate change followed the same trend as under high N deposition (CLE). Moreover, it can lead to less water drainage due to higher evapotranspiration from trees, as well as a decrease in the precipitation regime, favouring the systematic increase of N concentration with temperature (Weemstra *et al.*, 2013).

However, there were differences between the sites. For example, the greatest long-term impact of N deposition either under normal temperature conditions or under climate change was observed for the oak site CHS41. This site actually received the lowest rate of N deposition between 1800 and 2010 (see Fig. 20), and had the highest mean annual temperature (see Table 1). An adaptation of the observed plant community to relatively warm conditions, as well as a disruptive N niche exceedance, could lead to this evolution in similarity. In contrast to the CHS41 plant community, species observed on the two other sites had been exposed more to atmospheric N. Thus, their plant communities had already adapted to higher N deposition rates that may explain the lower effect of CLE. Moreover, the low differences observed between MFR and CLE scenarios without climate change in the case of EPC87 indicated a relative stability in species composition similarity over the long term, but could also be explained by the fact that the difference in deposition between CLE and MFR was relatively small. Half of the species observed and modelled at this site were mosses. In comparison with other vegetation groups, mosses have a weaker response to N pressure (Stevens *et al.*, 2010). For a given N deposition scenario, when considering the combined effect of N deposition and temperature increase, the significant decrease in species similarity observed under climate change could be linked to a higher influence of temperature increase on this group. As the moss layer is generally favoured under a *Picea abies* Karst. canopy thanks to the creation of a microclimate (Augusto *et al.*, 2003), a general temperature increase in the stand environment may affect the moss layer and lead to a greater loss of similarity.

Short-term trends in biodiversity: the role of forest management and disturbance

In addition to the combined effects of nitrogen deposition and climate change, the general trend of a decrease in similarity was disrupted in regular short periods at all sites, irrespective of the general patterns of nitrogen deposition or climate change influences. These discontinuities corresponded primarily to anthropic forest management actions in the stands, such as clearcutting and thinning, or storms. This was particularly evident for sites CHS41 and SP57, where the number of herbaceous species was higher. At both sites, the similarity index was highest following the prescribed clearcutting in 2070 and 2030 respectively. The abrupt effects of clearcutting, involving opening up the canopy and dramatically disrupting the soil solution chemistry, can overshadow N deposition and climate effects in the short term. Forest management therefore had a short-term resilient effect on plant community, with the consequence of completely modifying the general trend of plant community similarity for a few years.

On the fir site SP57, a high increase in similarity was observed by 2030, corresponding to the period of the prescribed clearcutting. At species scale, an important decrease in shade-tolerant species cover occurred in 2030, such as for *Abies alba* Mill. and *Oxalis acetosella* L. (Fig. 23c, d). These species, whose cover increased with N deposition or climate change, recovered the relative abundance they had before the N increase. Over a short period, forest management caused changes to species community dynamics, thus partially compensating for the overall effects of change.

Influence of site characteristics

Although N deposition and climate had an impact on species composition, the environmental characteristics (geographic location, pedoclimatic conditions) of the sites determined the original plant community in terms of their original floristic composition and dominant tree species.

The smaller loss in similarity predicted for the oak site in comparison with the spruce site (Fig. 22) for the combination of N deposition and climate change, had to be related to the higher mean annual air temperature due to its lowland geographic situation in the Atlantic zone. Indeed, lowland communities have a greater tolerance to temperature increase thanks to the larger proportion of thermophilous and cosmopolitan species (Thuiller *et al.*, 2005; Bertrand *et al.*, 2011). By contrast, the greater decrease in similarity observed for the two coniferous sites could be explained by the dominance of mosses, which are sensitive to warmer climates and the narrow habitat tolerance of the mountain flora (Thuiller *et al.*, 2005; Bertrand *et al.*, 2011). Indeed, the richness of moss species in understory vegetation observed under fir and spruce

canopies (Augusto *et al.*, 2003) is due to these dominant tree species, which promote moss cover and reduce herb cover by creating a moister and cooler microclimate under the canopy (Mikola, 1985; Saetre *et al.*, 1997). Changes in temperature and precipitation regime under the A2 scenario limited the microclimate effect of the conifer canopy and contributed to the significant loss of species similarity under climate change.

Brief similarity recovery effects were observed at the oak site under the climate and nitrogen scenarios (particularly CLE). Dominant tree species may also have had an indirect short-term impact on species response to combined N and climate change through forest management. Indeed, more regular low intensity cuts were performed at the oak site CHS41 than at the spruce site. These management practices slightly modified site conditions, such as the incident light reaching the ground. This had an impact on the response of understory species by favouring oak seedlings for example, and caused a recovery of similarity to values observed before the scenario impacts. For the coniferous sites, the management practices (cut in 2036 and 2030) had led to a considerable decrease in similarities for the fir site (SP57) but had much less of an impact for the spruce site (EPC87). Indeed, the moss species, of which the species community at the two sites was mainly comprised, may not react in the same way to changes in canopy opening.

3.2.6 Limitations and perspectives

In order to calibrate the ecological model VEG, some hypotheses had to be proposed concerning species response to environmental factors. The first limitation introduced into the model calibration work concerned observed data. Floristic surveys undertaken every five years evaluate species abundance-dominance on the Braun-Blanquet scale (Delpech *et al.*, 1985). However, this method uses classes to mark the cover percentage of species represented by one index. As a consequence, the species abundance evaluation may be underestimated or overestimated if species cover is close to the boundaries between two classes for example. This limitation can be seen between the field observation and the data in the database. Another uncertainty can also be introduced into observed data when comparing modelled and observed species covers. Indeed, observed covers are obtained by reconvertng the Braun-Blanquet indices of abundance into cover percentages by taking median values of each class (Archaux *et al.*, 2009). This succession of cover conversions from the original data to the observed data used in this work, although necessary, introduced some uncertainty into the observed data that may cause a loss of accuracy in the model calibration.

The availability of observed data constituted another limitation of the modelling approach. As presented in paragraph 3, the model was calibrated on the year 1995 for the three sites so that this calibration could be validated with observed data for the other years. However, some species observed in 1995 were not as dominant as in other years (Fig. 21). This might explain

why for some species, similarity differences were observed between calibration and validation years.

Concerning the analysis of results, the Czekanowski similarity index involved a comparison of species response under the combination of N deposition and climate change scenarios with species response under a reference scenario. Due to the index characteristics, single species responses have a cumulative effect on community evolution, even when an antagonist effect is expected. Indeed, when one species is favoured by climate change while the abundance of another is reduced, a neutral balance effect on the community is expected. However, as the cover of the first species is increasing and the cover of the second one is decreasing, the overall result is that both covers are different from their level before climate change. As a consequence, a loss of similarity is observed. So, one limitation of this index is that while seeing an effect of environmental changes on the species community response, it is not possible to determine whether species are being favoured or reduced by these changes.

The selection of species for modelling may also represent a limitation of the modelling approach. Indeed, observed data for a given species were sampled on each site by distinguishing its cover in each layer in which it was present. The observed vegetation layers were the moss layer, the herb layer, the low and high shrub layers, and the low and high tree layers. As the biogeochemical-ecological model ForSAFE-VEG modelled the evolution of understory species, only covers of species that were present in the moss and the herb layers were considered. This meant that species were taken into account up to a 30 cm height, which corresponded to the upper limit of the herb layer for the RENECOFOR network. For this reason, trees were no longer integrated into the modelling work as they were above 30 cm. This could explain part of the model validation dissimilarity observed for the oak site in 2010. In the present study, layer changes of species were not taken into account, probably introducing another bias into the results.

Finally, the last limitation encountered in this study could be the impact of wildlife browsing. As explained in paragraph 2.4, it was not possible to take the impact of animals on vegetation into account as data relative to wildlife density were not available at that time. However, populations of wild ungulates (deer, roe deer and wild boar) have increased at least fourfold in the last 25 years (Saint-Andrieux *et al.*, 2012). Considering the evolution of species in the inner subareas could lead to the introduction of an experiment bias as one natural condition impacting species growth was missing. The next step in this work would be to collect data on wildlife intensity in order to model species evolution that is closer to natural conditions.

Conclusions

This study adds to the growing body of empirical and modelled evidence showing that although nitrogen deposition can have a strong effect on plant communities in forest ecosystems, climatic changes have the potential to be the main driver of change this century. However, this conclusion should be viewed with some caution since this study showed that, in relative terms, the site with the lowest accumulated N deposition, the sessile oak forest, had the weakest response to climate change and the most pronounced and enduring response to N deposition. This reflected the currently predominant hypothesis that nitrogen-poor ecosystems are most vulnerable to N deposition while N rich ecosystems are likely to have already adapted to elevated nitrogen loads.

The calibration and evaluation of the VEG model boosted confidence in its performance and reinforced the relevance of the concept behind the model. The latter builds on the premise that it is possible to reproduce realised niches and intra-community competition by combining fundamental niches and physiological properties of the plants. Based on unique sets of species-specific fundamental niches and traits, the model is able to reproduce different realised niches over a wide nitrogen load gradient. This in turn points to the potential for expanding the geographical application of the model.

This study and its conclusions would not have been possible without the availability of high-quality and consistent empirical data at the study sites, covering biogeochemical indicators as well as forest floor plant communities. The results presented here again stress the need for long-term integrated monitoring to be maintained, not only for its intrinsic informative value, but also as an irreplaceable basis for constructing and anchoring predictive models.

Acknowledgements

The authors are particularly grateful to Marc Lanier from the National Forest Office who helped in providing basic data from the ICP forest network RENECOFOR. The French EPA (ADEME) is particularly thanked for its financial support (projects EXBD2C2 n°1262C0031 and MODYCRIN n°1362C0008) and facilitation of the work. This work was also supported by a grant overseen by the French National Research Agency (ANR) as part of the "Investissements d'Avenir" program (ANR-11-LABX-0002-01, Lab of Excellence ARBRE). Simon Rizzetto received a funding salary from ADEME to perform his PhD. Claire Tarring is warmly thanked for improving english language editing.

References

- Archaux, F., Boulanger, V., Camaret, S., Corcket, E., Dupouey, J.-L., Forgeard, F., Heuzé, P., *et al.* (2009). *RENECOFOR - Dix ans de suivi de la végétation forestière : avancées méthodologiques et évolution temporelle de la flore (1994/95-2005)*. ONF. Office National des Forêts, Direction Technique et Commerciale Bois, 978 - 2 - 84207 - 339 - 8, 456 p.
- Augusto, L., Dupouey, J. L., & Ranger, J. (2003). Effects of Tree Species on Understory Vegetation and Environmental Conditions in Temperate Forests. *Annals of Forest Science* 60 (8): 823–31. doi:10.1051/forest:2003077.
- Azevedo, L. B., van Zelm, R., Hendriks, A. J., Bobbink, R., & Huijbregts, M. A. J. (2013). Global Assessment of the Effects of Terrestrial Acidification on Plant Species Richness. *Environmental Pollution* 174 (mars): 10–15. doi:10.1016/j.envpol.2012.11.001.
- Belyazid, S. (2006). Dynamic modelling of biogeochemical processes in forest ecosystems. Thesis, Department of Chemical Engineering Lund University. Theses\Belyazid06_th.pdf.
- Belyazid, S., Kurz, D., Braun, S., Sverdrup, H., Rihm, B., & Hettelingh, J.-P. (2011). A dynamic modelling approach for estimating critical loads of nitrogen based on plant community changes under a changing climate. *Environmental Pollution* 159 (3): 789–801. doi:10.1016/j.envpol.2010.11.005.
- Belyazid, S., Sverdrup, H., & Nihlgård., B. (2011). Appendix B Manual for Setting Flora Parameters for the Veg model. In Posch, M., Slootweg, J., & Hettelingh, J.-P. (Eds.), *Modelling Critical Thresholds and Temporal Changes of Geochemistry and Vegetation Diversity*, pp. 181 - 184. Bilthoven: CCE Status Report 2011, Coordination Center for Effects, Netherlands Environmental Assessment Agency.
- Bertrand, R., Lenoir, J., Piedallu, C., Riofrío-Dillon, G., de Ruffray, P., Vidal, C., Pierrat, J.-C. & Gégout, J.-C. (2011). Changes in Plant Community Composition Lag behind Climate Warming in Lowland Forests. *Nature* 479 (7374): 517–20. doi:10.1038/nature10548.
- Bloom, Sa. (1981). Similarity Indexes in Community Studies - Potential Pitfalls. *Marine Ecology Progress Series* 5 (2): 125–28. doi:10.3354/meps005125.
- Bobbink, R. (2008). The derivation of dose-response relationships between N load, N exceedance and plant species richness for EUNIS habitat classes. In J.-P. Hettelingh, M. Posch, & J. Slootweg (Eds.), *Critical load, dynamic modelling and impact assessment in Europe.*, pp. 63–72. Bilthoven: CCE Status Report 2008, Coordination Center for Effects, Netherlands Environmental Assessment Agency.
- Bobbink, R., Hicks, K., Galloway, J., Spranger, T., Alkemade, R., Ashmore, M., Bustamante, M. *et al.* (2010). Global assessment of nitrogen deposition effects on terrestrial plant diversity: a synthesis. *Ecological Applications* 20 (1): 30–59. doi:10.1890/08-1140.1.
- Bray, J. R., & Curtis, J. T. (1957). An Ordination of the Upland Forest Communities of Southern Wisconsin. *Ecological Monographs*, Vol. 27, No. 4, pp 325 - 349.
- Butler, S. M., Melillo, J. M., Johnson, J. E., Mohan, J., Steudler, P. A., Lux, H., Burrows, E., *et al.* (2012). Soil warming alters nitrogen cycling in a New England forest: implications

- for ecosystem function and structure. *Oecologia* 168 (3): 819–28. doi:10.1007/s00442-011-2133-7.
- Bytnerowicz, A., Omasa, K., & Paoletti, E. (2007). Integrated effects of air pollution and climate change on forests: A northern hemisphere perspective. *Environmental Pollution* 147 (3): 438–45. doi:10.1016/j.envpol.2006.08.028.
- Camaret, S., Bourjot, L., & Dobremez, J.F. (2004). *Suivi de la composition floristique des placettes du réseau (1994/95-2000) et élaboration d'un programme d'assurance qualité intensif*. Fontainebleau : Office National des Forêts, Direction Technique.
- CITEPA (2015). Inventaire des émissions de polluants atmosphériques en France – Séries sectorielles et analyses étendues (format SECTEN). <http://www.citepa.org/>
- CLRTAP (2015). Mapping critical loads for ecosystems, Chapter V of *Manual on methodologies and criteria for modelling and mapping critical loads and levels and air pollution effects, risks and trends*. UNECE Convention on Long-range Transboundary Air Pollution; accessed 11/2015 at www.icpmapping.org
- Coudun, C., & Gégout, J.C. (2005). Ecological behaviour of herbaceous forest species along a pH gradient: a comparison between oceanic and semicontinental regions in northern France. *Global Ecology and Biogeography* 14: 263–70. doi:http://dx.doi.org/10.1111/j.1466-822X.2005.00144.x.
- de Schrijver, A., Verheyen, K., Mertens, J., Staelens, J., Wuyts, K., & Muys, B. (2008). Nitrogen saturation and net ecosystem production. *Nature* 451 (7180). doi:10.1038/nature06578.
- de Vries, W., Kros, H., Reinds, G. J., Wamelink, W., van Dobben, H., Bobbink, R., Emmet, B., et al. (2007). Developments in deriving critical limits and modelling critical loads of nitrogen for terrestrial ecosystems in Europe. Alterra report 1382. <http://nora.nerc.ac.uk/1779/>.
- de Vries, W., & Posch, M. (2011). Modelling the impact of nitrogen deposition, climate change and nutrient limitations on tree carbon sequestration in Europe for the period 1900-2050. *Environmental Pollution* 159 (10): 2289–99. doi:10.1016/j.envpol.2010.11.023.
- de Vries, W., Wamelink, G. W. W., van Dobben, H., Kros, J., Reinds, G. J., Mol-Dukstra, J. P., Smart, S. M., et al. (2010). Use of dynamic soil-vegetation models to assess impacts of nitrogen deposition on plant species composition: an overview. *Ecological Applications* 20 (1): 60–79. doi:10.1890/08-1019.1.
- Delpech, R., Dumé, G., Galmiche, P., (1985). *Typologie des stations forestières, Vocabulaire*. Institut pour le développement forestier, 244p.
- Dobremez, J.-F., Camaret, S., Bourjot, L., Ulrich, E., Brêthes, A., Coquillard, P., Dumé, G., Dupouey, J.-L., Forgeard, F., Gauberville, C., Gueugnot, J., Picard, J.-F., Savoie, J.-M., Scmitt, A., Timbal, J., Touffet, J., Tremolieres, M., (1997). *RENECOFOR – Inventaire et interprétation de la composition floristique de 101 peuplements du réseau*. (Campagne 1994/1995) Ed. : Office National des Forêts, Département des Recherches Techniques, ISBN 2 – 84207 – 111 – 5, 513 p.
- Ellenberg, H. (1974). Zeigerwerte der Gefässpflanzen Mitteleuropas. *Scripta Geobotanica* 9. E. Goltze (Göttingen), 97 Seiten. DM 17.
- Galloway, J. N., Aber, J. D., Erisman, J. W., Seitzinger, S. P., Howarth, R. W., Cowling, E. B., & Cosby, B. J. (2003). The Nitrogen Cascade. *Bioscience* 53 (4): 341–56. doi:10.1641/0006-3568(2003)053[0341:TNC]2.0.CO;2.

- Gaudio, N., Belyazid, S., Gendre, X., Mansat, A., Nicolas, M., Rizzetto, S., Sverdrup, H., & Probst, A. (2015). Combined Effect of Atmospheric Nitrogen Deposition and Climate Change on Temperate Forest Soil Biogeochemistry: A Modeling Approach. *Ecological Modelling* 306 (juin): 24–34. doi:10.1016/j.ecolmodel.2014.10.002.
- Gegout, J. C., Coudun, C., Bailly, G., & Jabiol, B. (2005). EcoPlant: A Forest Site Database Linking Floristic Data with Soil and Climate Variables. *Journal of Vegetation Science* 16 (2): 257–60. doi:10.1111/j.1654-1103.2005.tb02363.x.
- Gilliam, F. S. (2006). Response of the herbaceous layer of forest ecosystems to excess nitrogen deposition. *Journal of Ecology* 94 (6): 1176–91. doi:10.1111/j.1365-2745.2006.01155.x.
- Gutiñas, M.E., Leirós, M.C., Trasar-Cepeda, C., & Gil-Sotres, F. (2012). Effects of moisture and temperature on net soil nitrogen mineralization: A laboratory study. *European Journal of Soil Biology* 48 (0): 73–80. doi:10.1016/j.ejsobi.2011.07.015.
- Hettelingh, J. P., Posch, M., & De Smet, P. A. M. (2001). Multi-Effect Critical Loads Used in Multi-Pollutant Reduction Agreements in Europe. *Water Air and Soil Pollution* 130 (1-4): 1133–38. doi:10.1023/A:1013935907768.
- Hettelingh, J.P., Posch, M., & Slootweg, J. (2008). Critical load, dynamic modelling and impact assessment in Europe. CCE status report 2008.
- Jonard, M., Legout, A., Nicolas, M., Dambrine, E., Nys, C., Ulrich, E., van der Perre, R., & Ponette, Q. (2012). Deterioration of Norway Spruce Vitality despite a Sharp Decline in Acid Deposition: A Long-Term Integrated Perspective. *Global Change Biology* 18 (2): 711–25. doi:10.1111/j.1365-2486.2011.02550.x.
- Julve, Ph., (1998) ff. Baseflor. Index botanique, écologique et chorologique de la Flore de France. Version 2015. Programme Catminat. <http://www.tela-botanica.org>
- Krupa, S.V. (2003). Effects of atmospheric ammonia (NH₃) on terrestrial vegetation: a review. *Environmental Pollution* 124: 179–221. doi:http://dx.doi.org/10.1016/S0269-7491(02)00434-7.
- Landolt, E. (1977). Okologische Ziegerwerte zur Schweizer Flora. *Veroffentlichungen des Geobotanischen Institutes der EHT, Stiftung Rubel, Zurich, 64. Heft.*
- Lenoir, J., Gegout, J. -C., Dupouey, J. -L., Bert, D., & Svenning, J.-C. (2010). Forest plant community changes during 1989-2007 in response to climate warming in the Jura Mountains (France and Switzerland). *Journal of Vegetation Science* 21 (5): 949–64. doi:10.1111/j.1654-1103.2010.01201.x.
- McDonnell, T. C., Belyazid, S., Sullivan, T. J., Sverdrup, H., Bowman, W. D., & Porter, E. M. (2014). Modeled Subalpine Plant Community Response to Climate Change and Atmospheric Nitrogen Deposition in Rocky Mountain National Park, USA. *Environmental Pollution (Barking, Essex: 1987)* 187 (avril): 55 - 64. doi:10.1016/j.envpol.2013.12.021.
- Mikola, P. (1985). The effect of tree-species on the biological properties of forest soil. 3017. National Swedish Environmental Protection Board.

- Nakicenovic, N., Alcamo, J., Davis, G., De Vries, B., Fenhann, J., Gaffin, S., Gregory, K., *et al.* (2000). *Emissions scenarios*.
- Pascaud, A., (2013). Déterminants des évolutions spatio-temporelles des retombées atmosphériques acidifiantes et eutrophisantes en France et élaboration d'un modèle de projection (Thesis). Mines Douai School/ University of Lille 1, France.
- Posch, M., *et al.* (2004), Mapping Critical Loads, Chap. V, V - 10 - V - 28, in: T., Spranger, U., Lorenz, H. - D, Gregor. (Eds). Manual on methodologies and criteria for Modelling and Mapping Critical Loads & Levels and Air Pollution Effects, Risks and Trends, 52/02, ISBN: 0722-186X, 266 p.
- Probst, A., Obeidy, C., Gaudio, N., Belyazid, S., Gégout, J.-C., Alard, D., Corket, E., Party, J.-P., Gauquelin, T., Mansat, A., Nihlgård, B., Leguédois, S. and Sverdrup, H.U. (2015). Evaluation of plant-responses to atmospheric nitrogen deposition in France using integrated soil-vegetation models. In W. de Vries, J.-P. Hettelingh & M. Posch (Eds.). *Critical Loads and Dynamic Risk Assessments: Nitrogen, Acidity and Metals in Terrestrial and Aquatic Ecosystems*. Springer, Dordrecht, Netherlands: 359-379.
- Quintana-Segui, P., Le Moigne, P., Durand, Y., Martin, E., Habets, F., Baillon, M., Canellas, C., Franchisteguy, L., Morel, S. (2008). Analysis of near-surface atmospheric variables: validation of the SAFRAN analysis over France. *J. Appl. Meteorol. Climatol.* 47, 92 – 107.
- Rameau, J.-C., Mansion, D., Dumé, G., Timbal, J., Lecointe, A., Dupont, P., & Keller, R. (1989). *Flore forestière française: Guide écologique illustré, Tome 1, Plaines et collines*. Paris: Institut pour le développement forestier.
- Rustad, L. E., Campbell, J. L., Marion, G. M., Norby, R. J., Mitchell, M. J., Hartley, A. E., Cornelissen, J. H. C., & Gurevitch, J. (2001). A meta-analysis of the response of soil respiration, net nitrogen mineralization, and aboveground plant growth to experimental ecosystem warming. *Oecologia* 126 (4): 543–62.
- Saetre, P., Sturesson Saetre, L., Brandtberg, P. –O., Lundkvist, H., & Bengtsson, J. (1997). Ground vegetation composition and heterogeneity in pure Norway spruce and mixed Norway spruce - birch stands. *Canadian Journal of Forest Research* 27 (12): 2034–42. doi:10.1139/x97-177.
- Saint-Andrieux, C., Barboiron, A., Corti, R., Guibert, B. (2013). Pression des grands ongulés sauvages en France, in *Forêts de France*. N°563. p.21
- Serengil, Y., Augustaitis, A., Bytnerowicz, A., Grulke, N., Kozovitz, A. R., Matyssek, R., Mueller-Starck, G., *et al.* (2011). Adaptation of forest ecosystems to air pollution and climate change: a global assessment on research priorities. *Iforest-Biogeosciences and Forestry* 4: 44–48. doi:10.3832/ifor0566-004.
- Stevens, C. J., Dise, N. B., Owen Mountford, J., & Gowing, D. J. (2004). Impact of Nitrogen Deposition on the Species Richness of Grasslands. *Science* 303 (5665): 1876–79. doi:10.1126/science.1094678.
- Stevens, C.J., Dupre, C., Dorland, E., Gaudnik, C., Gowing, D. J. G., Bleeker, A., Diekmann, M., *et al.* (2010). Nitrogen deposition threatens species richness of grasslands across Europe. *Environmental Pollution* 158 (9): 2940–45. doi:10.1016/j.envpol.2010.06.006.
- Sutton, M. A., Oenema, O., Erisman, J. W., Leip, A., van Grinsven, H., & Winiwarter, W. (2011). Too Much of a Good Thing. *Nature* 472 (7342): 159–61. doi:10.1038/472159a.

- Sverdrup, H. U., & Belyazid, S. (2015). Developing an Approach for Sweden, Switzerland, United States and France for Setting Critical Loads Based on Biodiversity Including Management, Pollution and Climate Change. *Ecological Modelling* 306 (juin): 35–45. doi:10.1016/j.ecolmodel.2014.09.020.
- Sverdrup, H., Belyazid, S., Nihlgard, B., & Ericson, L. (2007). Modelling change in ground vegetation response to acid and nitrogen pollution, climate change and forest management at in Sweden 1500-2100 A.D. *Water Air Soil Pollution: Focus* 7: 163–79.
- Thuiller, W., Lavorel, S., Araújo, M. B., Sykes, M. T., & Colin Prentice, I. (2005). Climate Change Threats to Plant Diversity in Europe. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* 102 (23): 8245–50. doi:10.1073/pnas.0409902102.
- Ulrich, E., Lanier, M., (1996). *Notice de présentation du Réseau National de suivi à long terme des écosystèmes forestiers*. Office National des Forêts, Département des Recherches Techniques (eds), ISBN 2 – 84207-021 – 6, Fontainebleau.
- Ulrich, E., Lanier, M., Combes, D., (1998). *RENECOFOR – Dépôts atmosphériques, concentrations dans les brouillards et les solutions du sol (sous-réseau CATAENAT)*. Office National des Forêts (ed.), Département des Recherches Techniques.
- UNECE (2005). Convention on Long-range Transboundary Air Pollution – Air Pollution - Environmental Policy – UNECE [WWW Document]. URL <http://www.unece.org/env/lrtap> (accessed 4.18.13.).
- van Dobben, H., & de Vries, W. (2010). Relation between forest vegetation, atmospheric deposition and site conditions at regional and European scales. *Environmental Pollution* 158 (3): 921–33. doi:10.1016/j.envpol.2009.09.015.
- Wallman, P., Svensson, M. G. E., Sverdrup, H., & Belyazid, S. (2005). ForSAFE - An integrated process-oriented forest model for long-term sustainability assessments. *Forest Ecology and Management* 207: 19–36. doi:<http://dx.doi.org/10.1016/j.foreco.2004.10.016>.
- Wamelink, G. W. W., Wieggers, H. J. J., Reinds, G. J., Kros, J., Mol-Dijkstra, J. P., van Oijen, M., & de Vries, W. (2009). Modelling impacts of changes in carbon dioxide concentration, climate and nitrogen deposition on carbon sequestration by European forests and forest soils. *Forest Ecology and Management* 258 (8): 1794–1805. doi:10.1016/j.foreco.2009.05.018.
- Weemstra, M., Eilmann, B., Sass-Klaassen, U. G. W., Sterck, & F. J. (2013). Summer Droughts Limit Tree Growth across 10 Temperate Species on a Productive Forest Site. *Forest Ecology and Management* 306 (octobre): 142–49. doi:10.1016/j.foreco.2013.06.007.
- Wolda, H. (1981). Similarity Indexes, Sample-Size and Diversity. *Oecologia* 50 (3): 296–302. doi:10.1007/BF00344966.

4. Conclusions du chapitre

Les objectifs de ce premier chapitre de résultats visaient à mettre en œuvre et à tester la modélisation des charges critiques et de la réponse des écosystèmes forestiers par des approches biogéochimiques et combinée biogéochimique et écologique, à diverses conditions de changements atmosphériques globaux. Deux approches ont été retenues, à savoir la modélisation à l'état stationnaire des conditions rencontrées sur des sites forestiers à l'aide du modèle SMB, et l'estimation dynamique de la réponse de l'écosystème par l'intermédiaire du modèle couplé biogéochimique-écologique ForSAFE-VEG. Les résultats obtenus à l'aide de ces deux approches, bien que de natures différentes (charges critiques azotées et soufrées issues de bilans de masse dans le premier cas, et probabilités de présence des espèces et composition chimique de la solution du sol, dans l'autre), montrent un effet non négligeable des apports atmosphériques d'azote sur les écosystèmes, dont les conséquences sont rendues visibles par le comportement des espèces végétales de sous-étage. L'impact du changement climatique, en combinaison avec les dépôts, s'avère également important.

Le modèle SMB, utilisé sur les trois sites CHS41, EPC87 et SP57, fournit des valeurs de charges critiques relatives à l'azote et au soufre en fonction des conditions environnementales et des caractéristiques de chaque site. Les résultats obtenus confirment que d'une part, les données issues du réseau de suivi RENECOFOR permettent l'estimation des charges critiques. Le réseau est donc suffisamment développé, instrumenté et suivi pour permettre la mise en œuvre de modèles tels que SMB. D'autre part, les résultats montrent que l'évolution des processus biogéochimiques est étroitement liée aux conditions environnementales régnant sur chaque site. Chaque écosystème possède sa propre évolution dans le temps, en fonction de ses caractéristiques et de ses conditions. Les sites les plus acides (i.e. CHS41) semblent moins sensibles au phénomène d'acidification causés par les dépôts soufrés par exemple. Il en va de même pour l'azote, les sites les plus pauvres en nutriments apparaissant comme plus sensibles face à des apports supplémentaires.

La mise en œuvre du modèle couplé ForSAFE – Veg a été calibrée et validée sur les trois mêmes sites forestiers du réseau RENECOFOR. D'abord limitée à la partie biogéochimique du modèle appliquée sur le compartiment sol, la modélisation a ensuite été étendue à tous les compartiments de l'écosystème en couplant au modèle ForSAFE le modèle de végétation Veg, qui intègre la partie écologique de la réponse de l'écosystème.

Que ce soit d'un point de vue strictement biogéochimique, ou du point de vue écologique, l'utilisation de scénarios de gestion forestière et de changements globaux intégrée aux modèles a permis de montrer que l'impact de ces différents changements sur la réponse des écosystèmes dépend largement de l'échelle de temps considérée. En effet, la gestion

forestière, par l'intermédiaire du calendrier de coupes, modifie sur des périodes relativement courtes (de l'ordre de la dizaine d'années) les caractéristiques et processus du sol (température, prélèvement, flux d'eau et de cations basiques...), qui influencent à leur tour la composition floristique et la croissance des espèces végétales.

Les variations de dépôts atmosphériques et de climat montrent quant à elles un impact sur les écosystèmes, visible sur le long terme, dont l'intensité relative dépend des éléments sensibles de l'écosystème qui sont considérés. Ainsi, les augmentations de température rencontrées dans les scénarios A2 et B1, conjointement liées à une réduction de la quantité de précipitations, sont à l'origine d'une accélération des processus de décomposition de la matière organique et de minéralisation de l'azote. Elles contribuent donc indirectement à une modification de la composition chimique de la solution du sol (en cations basiques et en azote notamment), ainsi qu'à des changements dans les échanges avec le complexe argilo-humique. La limitation des processus de prélèvement de nutriments par les arbres allée à une diminution du volume de solution joue de plus en faveur d'une augmentation de la quantité d'azote dans la solution du sol. Ces évolutions des conditions biogéochimiques du sol contribuent alors à modifier la composition floristique et la diversité spécifique des sites. L'augmentation de température présente de plus un effet direct sur la biodiversité, complémentaire des changements biogéochimiques observés.

Les dépôts atmosphériques azotés et soufrés affectent directement la composition chimique de la solution du sol, avec des conséquences variables suivant que les sites sont (ou ont été) soumis à des concentrations azotées importantes, ou au contraire sont sensibles à l'eutrophisation. Dans ce dernier cas, on constate par le biais des simulations couplées que les dépôts azotés ont un effet prédominant sur les écosystèmes, relativement à celui du changement climatique. Lorsque l'on considère des sites présentant des concentrations historiquement importantes, l'évolution du climat retrouve un impact plus important, car à l'origine de bouleversements notables sur les espèces végétales.

La comparaison des résultats obtenus à l'aide de SMB et de ForSAFE-Veg montre une certaine cohérence entre les deux approches stationnaire et dynamique. En effet, quel que soit le compartiment étudié, les deux modèles semblent montrer un effet plus significatif des dépôts acides sur SP57, site sur grès à altération faible et soumis historiquement à des dépôts atmosphériques acides plus importants. A l'inverse, les scénarios de changement climatique influenceraient plus largement les sites qui, d'une part sont localisés à l'étage collinéen et abritent des espèces ne tolérant pas des températures moyennes très élevées, et d'autre part qui sont sensibles au processus d'acidification en partie causé par la modification de la saturation en bases. Les tendances de réponse de la biogéochimie du sol et des espèces végétales observées par l'intermédiaire des deux approches de modélisation sont donc convergentes. L'intérêt premier des modèles couplés dynamiques réside lui dans leur capacité

à modéliser de manière continue l'évolution des écosystèmes dans le temps, tout en tenant compte de diverses combinaisons de scénarios climatiques et de dépôts et d'autres interventions anthropiques comme la gestion forestières par ex.

La calibration et la validation du modèle ForSAFE-VEG sur ces trois sites ont donc permis de simuler la réponse des écosystèmes forestiers à l'impact couplé de la déposition atmosphérique d'azote et du changement climatique. La méthode retenue ici, par mise en œuvre du modèle ForSAFE – Veg, semble donc acceptable et bien adaptée à une extension de la modélisation sur d'autres sites forestiers français. Le chapitre suivant va s'attacher à tester cette méthode de modélisation à plus grande échelle, en augmentant tout d'abord le nombre de sites étudiés. Cette étape d'application du modèle couplé ForSAFE-VEG sur un nombre plus important a pour objectif de valider (ou pas) une possible extrapolation spatiale du modèle à l'échelle d'écosystèmes considérés dans leur globalité.

Chapitre 4

Spatialisation des impacts des dépôts d'azote atmosphérique et des changements climatiques : changements d'échelles, des sites au territoire

La modélisation couplée dynamique présentée au sein du chapitre 3 permet le calcul des charges critiques à l'échelle de sites, et montre l'intérêt d'intégrer des scénarios de dépôts atmosphériques et de changement climatique pour prédire l'évolution de la composition floristique des écosystèmes forestiers dans le temps. L'objectif du présent chapitre consiste maintenant à extrapoler l'application de cette modélisation de l'échelle des sites à celle des écosystèmes forestiers, dans le but de simuler à petite échelle (territoire) et de manière continue l'impact des changements globaux sur leur fonctionnement. Pour ce faire, diverses étapes d'importances variées, ont été réalisées lors du processus de changement d'échelle.

Extrapoler une méthodologie de modélisation depuis une échelle locale à un grand nombre de sites nécessite de s'assurer de la disponibilité des données d'entrée des modèles. La prise en compte de mises à jour et de compléments effectués de manière continue sur les bases de données habituellement utilisées s'avère alors utile, tout comme la recherche de nouvelles sources et de nouveaux types de données. Afin de disposer de données climatiques au pas de temps mensuel en entrée des modèles, les mesures réalisées sur les sites instrumentés du réseau RENECOFOR ont été comparées aux données modélisées à l'échelle de la France à partir du modèle SAFRAN. Une bonne cohérence des moyennes de températures et de précipitations a été observée entre ces deux sources sur les placettes du sous-réseau CATAENAT. Même si quelques réserves peuvent être émises, en raison de différences observées sur les sites de montagne et imputables à la différence d'échelle spatiale (site versus maille), il est possible de valider l'utilisation des données issues de modèles climatiques en tant que données d'entrée pour la modélisation. Les résultats de ce travail sont présentés dans la première partie de ce chapitre, ainsi qu'une comparaison entre les scénarios climatiques du SRES et les scénarios de type RCP disponibles à l'échelle régionale. Cette comparaison montre une similarité des résultats de ces deux types de scénarios, modulée par une précision plus importante des scénarios RCP.

La deuxième grande étape dans le processus de changement d'échelle a consisté en une augmentation du nombre de sites sur lesquels appliquer la modélisation. Le passage de trois sites, sur lesquels ont été calibrés et validés les modèles biogéochimique et écologique ForSAFE et VEG, à dix sites appartenant toujours au réseau de suivi RENECOFOR et faisant l'objet de suivis et de mesures régulières, permet d'éprouver la méthode de calibration du modèle dynamique couplé ForSAFE – VEG. La validation des résultats par comparaison avec les données mesurées montre que certaines difficultés liées au mode de calibration (dire d'expert et bases de données écologiques) ne peuvent être levées. La valeur des indices de similarité obtenue (<50%) conduit à envisager d'autres pistes de calibration.

Un des avantages à travailler à partir de données issues de larges réseaux de suivi de placettes forestières réside dans la disponibilité d'un grand nombre de données, variées, et qui plus est observées. Dans le cas de modèles de distribution d'espèces notamment, la caractérisation des espèces à partir de données thermiques, hydriques ou nutritionnelles mesurées en entrée permet généralement, par rapport à des valeurs déterminées à partir de

jugements d'experts, d'augmenter la précision des modèles et ce d'autant plus dans le cadre d'un travail à petite échelle. De fait, la troisième partie de ce chapitre s'attache à présenter la calibration de modèles écologiques de distribution d'espèces à partir de données mesurées à l'échelle de la France entière. Outre le fait de tenter d'améliorer la qualité des modèles écologiques existants grâce à l'utilisation de données mesurées, le travail présenté dans cette partie montre surtout que les variables généralement utilisées dans l'ensemble des modèles rencontrés dans la bibliographie ne permettent pas toujours d'élaborer des modèles complets. La calibration et la validation de nouveaux modèles de distribution d'espèces a donc été l'occasion de tester de nouvelles variables. Les modèles ainsi développés présentent l'avantage de simuler une réponse des espèces aux conditions environnementales la plus complète possible, et d'être réellement calibrés pour les espèces de sous-bois les plus fréquemment rencontrées dans les forêts françaises.

Enfin, ces modèles de distribution des espèces ont été couplés au modèle biogéochimique ForSAFE. L'enjeu général du couplage entre ForSAFE et les modèles de distribution porte sur l'homogénéisation du type de variables utilisées, l'objectif étant d'assurer la communication entre le modèle biogéochimique et les modèles écologiques. Une relation linéaire entre les variables de pH prises en compte par les deux modèles a été établie sur la base de tests statistiques menés sur les observations issues des sites RENECOFOR. Des tests de même nature, visant à relier la concentration en azote dans la solution du sol et au rapport C/N, ont également été réalisés. Une telle relation ne pouvant être établie, c'est la valeur du C/N simulée par ForSAFE qui sera directement utilisée dans les modèles de distribution d'espèces. La quatrième partie de ce chapitre porte sur le couplage en lui-même.

1. Changement d'échelle : nouvelles données climatiques

L'utilisation de données continues et définies à une résolution élevée est incontournable au sein de tout processus de modélisation dans le domaine des sciences environnementales. Les besoins en données biophysiques disponibles sont donc croissants, malgré les contraintes élevées (économique, temporelle, zones d'accès difficile...) que représente leur acquisition (Li and Heap, 2014). De nombreux modèles utilisés en agriculture ou en environnement intègrent par exemple la température moyenne journalière, les précipitations ou les radiations totales en entrée. Malheureusement, la plupart des variables climatiques sont presque uniquement mesurées au niveau de stations météorologiques (Xu *et al.*, 2010), dont la distance au site d'intérêt peut atteindre plusieurs dizaines de kilomètres, et dont les conditions topoclimatiques peuvent être très différentes. Une interpolation spatiale des données disponibles doit donc souvent être envisagée (Susanto *et al.*, 2016).

1.1. Données climatiques actuelles

1.1.1 Sources de données météorologiques à l'échelle de la France

Les données climatiques jusqu'à présent utilisées dans le processus de modélisation sont issues de mesures en provenance du réseau de suivi des écosystèmes forestiers RENECOFOR. Ces observations regroupant des valeurs de températures, précipitations, hygrométrie ... (cf. paragraphe 2.1. du chapitre 2) sont disponibles au pas de temps quotidien pour les 26 placettes des niveaux de description II et III. Ces données sont mesurées directement sur les sites du réseau. Elles présentent donc le double avantage de refléter réellement les conditions climatiques présentes à l'endroit exact des mesures de dépôts azotés, de composition floristique et de composition de la solution du sol. Elles ont donc été utilisées de préférence dans toute la première partie de la thèse.

Cependant, dans l'optique d'une spatialisation de la modélisation des charges critiques azotées à l'échelle du territoire, la disponibilité des données climatiques est nécessaire sur l'ensemble des sites qui seront étudiés. Plusieurs sources de données complémentaires peuvent alors être envisagées :

- les stations de relevés météorologiques professionnelles du réseau Météo France (source : (www.meteofrance.fr, 2017b) : elles présentent plusieurs niveaux de suivi en fonction des zones géographiques concernées et des besoins (aéroports, risques d'inondation, incendies de forêts...). Elles disposent d'une bonne précision et de chronologies complètes des relevés météorologiques. Ces stations constituent le réseau Radome et sont au nombre de 554 en métropole (une station tous les 30 km environ). Le seul inconvénient de ce réseau réside dans la distribution assez peu dense de ces stations synoptiques sur l'ensemble du territoire, notamment dans les zones montagneuses à forte densité forestière ;
- les stations de relevés météorologiques des réseaux de météorologues amateurs (par exemple le réseau StatlC d'InfoClimat). Ces stations, dont la technologie peut être qualifiée de semi-professionnelle, sont gérées par des bénévoles passionnés et assurent des relevés automatiques toutes les demi-heures. Le nombre de stations de relevés est plus important que pour le réseau Météo France, avec à ce jour 1277 stations inscrites dans le réseau (source : (www.infoclimat.fr, 2017). Cependant, la non homogénéité de la distribution des stations à l'échelle du territoire pose là encore la question de la disponibilité de données représentatives ;
- les modèles de prévisions climatiques : les données prédites à partir de modèles climatiques sont généralement le résultat d'interpolations entre une combinaison de mesures in situ et des simulations de modèles météorologiques. Elles n'apportent donc pas la même notion de « réalité » qu'une mesure réalisée *in situ*. Néanmoins, l'homogénéité des modèles mathématiques, et leur application sur des maillages

systématiques réguliers à l'échelle du territoire permettent de fournir une grande quantité de données, robustes et régulièrement distribuées.

Dans le cas du modèle SAFRAN du CNRM (présenté dans le paragraphe 3.3. du chapitre 2), les variables météorologiques sont interpolées et projetées au sein d'un maillage régulier de 8 km x 8 km à l'échelle de la France. Elles sont disponibles aux pas de temps horaire, quotidien ou mensuel. En raison de leur disponibilité et de la résolution de leur prédiction, les données du modèle SAFRAN représentent une source idéale de données climatiques utilisables en entrée des modèles.

1.1.2 Données du modèle SAFRAN

Les données météorologiques du réseau RENECOFOR ne sont mesurées que sur les 26 placettes du sous – réseau CATEANAT. Or, les modèles permettant d'estimer la réponse de la biodiversité végétale aux dépôts atmosphériques doivent pouvoir être appliqués sur le plus grand nombre de sites possible. C'est en ce sens que les simulations du modèle SAFRAN, disponibles à l'échelle de la France entière, peuvent s'avérer extrêmement utiles. Une comparaison des valeurs moyennes mensuelles de température et précipitations en provenance de la grille SAFRAN et de 26 placettes du sous-réseau CATAENAT a donc été effectuée. Ceci dans le but de déterminer l'existence d'une éventuelle correspondance entre ces deux sources de données, permettant de généraliser l'utilisation des simulations de SAFRAN.

Plusieurs types de corrélation ont été testés entre les valeurs de :

- Cumuls mensuels et annuels de précipitations : les corrélations calculées sont des corrélations temporelles par station entre données RENECOFOR et SAFRAN et des corrélations spatiales entre stations pour les cumuls annuels ;
- températures moyennes mensuelles et annuelles : comme pour les précipitations, les corrélations calculées sont des corrélations de températures SAFRAN et RENECOFOR prises au cours du temps par station pour les données mensuelles et des corrélations de données SAFRAN et RENECOFOR entre différents sites pour les données annuelles

La durée des chroniques de mesures disponibles sur les sites RENECOFOR étant variable en fonction des sites, les différents tests de corrélation ont été effectués en sélectionnant les valeurs de température et de précipitations sur la plus longue période possible commune aux deux sources.

1.1.3 Comparaison des cumuls de précipitations

- **Précipitations moyennes mensuelles**

Les cumuls mensuels sur la période de mesure de plusieurs années relevés sur les sites RENECOFOR et modélisés par Safran ont été corrélés par station. Le coefficient de détermination moyen atteint 79%. Pour 24 placettes sur les 26, le coefficient de détermination est supérieur à 70%. Une majorité de placettes (15 sur 26) présentent un R² supérieur ou égal à 80%, dont quatre dépassant 90%. Ces résultats, présentés au sein du tableau XIX, démontrent une relativement bonne homogénéité entre données mesurées et prédites par le modèle. La comparaison deux à deux des cumuls mensuels souligne également que les variations saisonnières des régimes de précipitations sont assez bien respectées.

Tableau XIX : Coefficients de détermination entre les valeurs moyennes mensuelles de précipitations issues des relevés RENECOFOR et des prédictions de SAFRAN sur 26 sites du sous-réseau CATAENAT

Code placette	R ² Précipitations	Code placette	R ² Précipitations
CHP40	0,79	PM72	0,78
CHP59	0,81	PM85	0,92
CHS10	0,81	PS44	0,85
CHS35	0,91	PS67A	0,72
CHS41	0,86	PS76	0,90
DOU71	0,89	SP05	0,78
EPC08	0,80	SP11	0,71
EPC63	0,70	SP25	0,75
EPC74	0,80	SP38	0,75
EPC87	0,83	SP57	0,87
HET30	0,45	SP68	0,80
HET54A	0,84		
HET64	0,87		
PL20	0,52		
PM40C	0,91		
		<i>Minimum</i>	0,45
		<i>Maximum</i>	0,92
		<i>Médiane</i>	0,81

Seules deux placettes présentent des valeurs de R² inférieures à 70 % : HET30 (45%) et PL20 (52%). Une comparaison des données météorologiques mesurées sur le réseau RENECOFOR avec celles obtenues à partir des stations Météo France avait déjà été menée en 2008 (Badeau and Ulrich, 2008). Les plus grosses différences alors observées concernaient déjà la placette HET30 (la placette PL20 n'ayant pas été intégrée à leur étude).

La différence avec la présente étude repose sur la comparaison de données mesurées et de données prédites à l'aide d'un modèle météorologique. Les résultats obtenus sont comparables avec ceux de Badeau et Ulrich, voire même meilleurs. La figure 24 illustre la régression obtenue entre les deux jeux de données pour la placette CHS41.

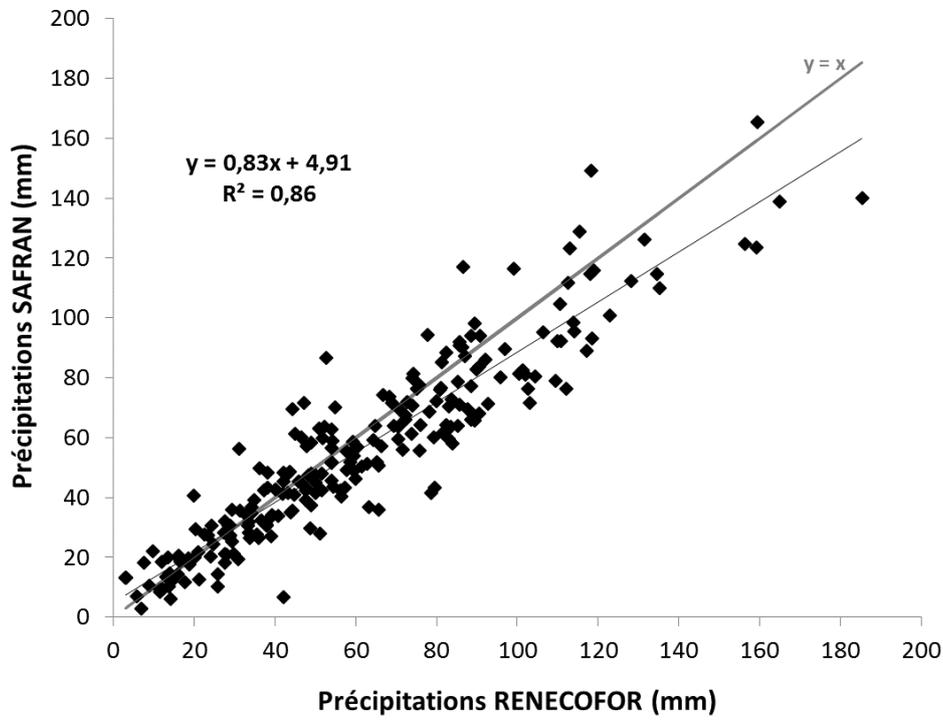


Figure 24 : Régression linéaire (n = 233) entre les cumuls de précipitation mensuels issus des mesures RENECOFOR et des prédictions SAFRAN pour la placette CHS41, période mars 1995 - novembre 2014

Pour l'ensemble des 24 placettes montrant un coefficient de détermination supérieur à 70%, les tendances et formes des nuages de points et droites de régression sont similaires à celles observées pour la placette CHS41.

- **Évolution au cours de l'année des précipitations moyennes mensuelles**

Les précipitations moyennes mensuelles sur la période de mesures ont été analysées pour chacune des placettes. Les résultats obtenus, ainsi que les tendances générales observées entre RENECOFOR et SAFRAN étant similaires pour l'ensemble des placettes, l'évolution des précipitations moyennes mensuelles est illustrée pour la placette SP57 par la figure 25.

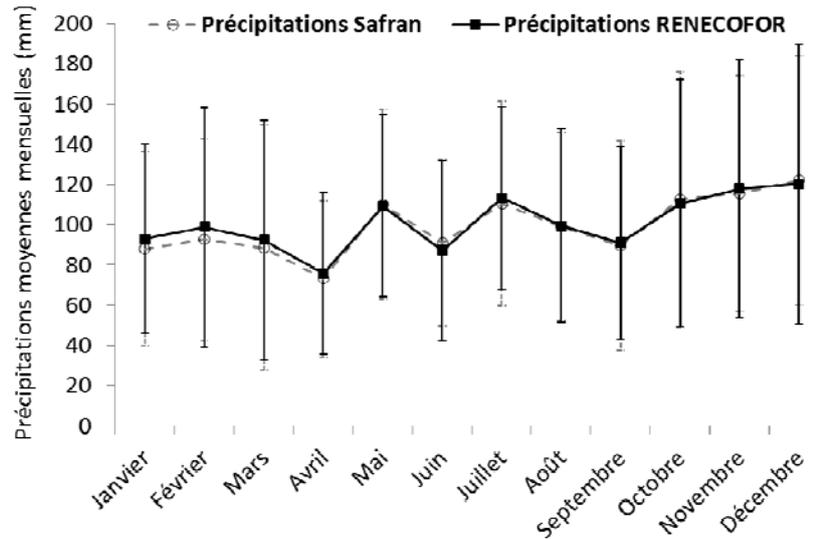


Figure 25 : Évolution des précipitations moyennes mensuelles mesurées RENECOFOR et simulées SAFRAN sur une année pour la placette SP57

Sur une grande majorité de placettes, les précipitations moyennes mensuelles mesurées sur les sites du sous-réseau CATAENAT sont supérieures à celles prédites par le modèle SAFRAN. Ces résultats confirment les observations faites à partir des régressions linéaires présentées plus haut.

- **Précipitations moyennes annuelles**

La comparaison entre stations des précipitations moyennes annuelles entre RENECOFOR et SAFRAN indique un coefficient de détermination de 41%. Cette valeur assez faible cache en réalité des disparités variables en fonction des placettes. La figure 26 montre les écarts entre les cumuls annuels de précipitations mesurés sur les sites RENECOFOR et ceux prédits par SAFRAN.

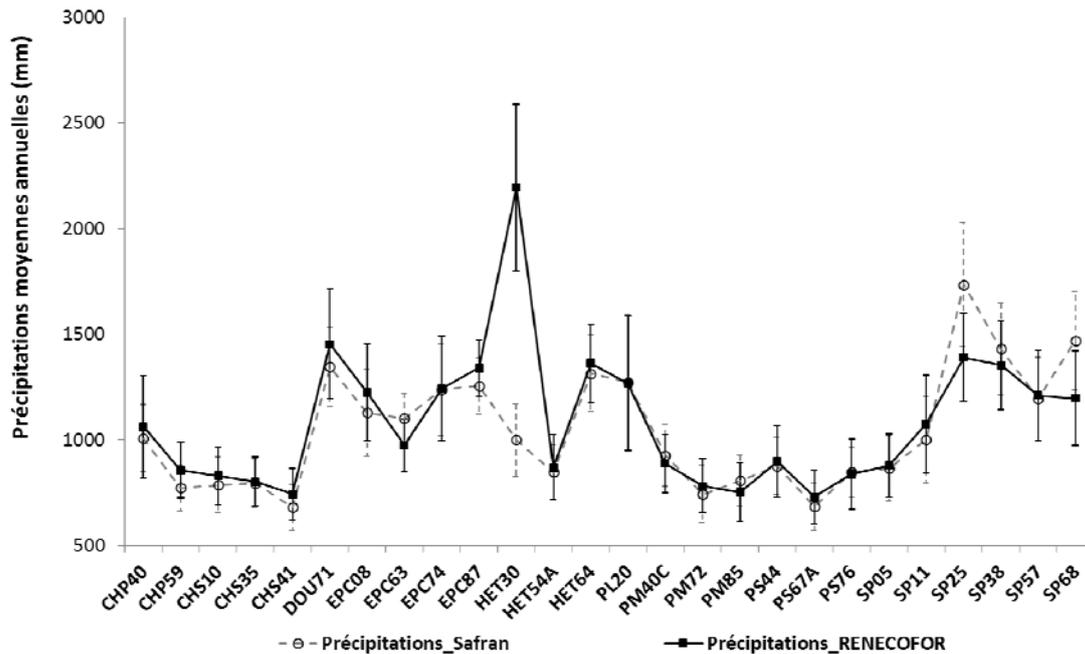


Figure 26 : Valeurs des précipitations moyennes annuelles RENECOFOR et SAFRAN pour la période 1995 – 2014, pour les 26 placettes du sous-réseau CATAENAT.

Sur la figure 26, il est possible de distinguer trois sites pour lesquels les écarts de précipitations moyennes annuelles sont élevés : SP68, SP25 et HET30 avec respectivement 273, 344 et 1194 mm d'écarts entre les deux sources de données. Un écart relatif entre les cumuls de précipitations RENECOFOR et SAFRAN a été calculé à partir de l'équation 22, adaptée de (Badeau and Ulrich, 2008)

Il est à noter que pour les 23 autres placettes, l'écart relatif des valeurs moyennes annuelles de précipitations entre RENECOFOR et SAFRAN s'échelonnent entre 0.2% et 13% du minimum de précipitations, avec une moyenne de 5% de différences (Équation 22).

$$Ecart = \frac{|P_{RENECOFOR} - P_{SAFRAN}|}{\min(P_{RENECOFOR}; P_{SAFRAN})} \times 100 \quad (\text{Éq. 22})$$

Cela prouve pour une grande majorité de placettes, une très bonne corrélation entre précipitations moyennes annuelles mesurées et prédites. La valeur du coefficient de détermination entre RENECOFOR et SAFRAN augmente d'ailleurs jusqu'à une valeur de 86% si on retire la placette HET30, et atteint même 94% si lorsqu'on considère uniquement les 23 placettes présentant les différences les plus minimales.

- **Cas des placettes HET30, SP25 et SP68**

Les disparités de précipitations observées sur les placettes HET30, SP25 et SP68 sont à lier aux résolutions respectives des deux sources de données. Les mesures sur le réseau RENECOFOR sont réalisées au niveau de stations météorologiques localisées aux alentours de la placette forestière (pour SP25, la station météorologique et la placette sont par exemple distantes de 878m d'après la fiche de synthèse pour les paramètres climatiques de la station (www.ONF.fr, 2017a)). Dans le cas du modèle SAFRAN, les données sont interpolées au niveau des barycentres des mailles composant la grille SAFRAN de 8 km x 8 km de résolution. Tous les points d'une même maille se voient donc attribuer la même valeur climatique moyenne. Sachant cela, trois grandes raisons peuvent être avancées pour expliquer les différences observées.

La première concerne la distance de la placette RENECOFOR au barycentre de la maille SAFRAN. Plus cette dernière est élevée, plus les disparités entre valeurs climatiques peuvent être grandes. Ainsi, la variabilité spatiale et temporelle de la pluie est un phénomène complexe encore difficile à modéliser (Bénichou and Le Breton, 1987). En effet, une placette forestière localisée à proximité de la limite entre deux mailles pourrait, en raison de la résolution de 8 km x 8 km, être raisonnablement rattachée à l'une ou à l'autre des deux mailles. Dans notre cas, chaque placette a été rattachée à la maille dans laquelle elle se trouvait incluse. Sur les 102 placettes du réseau, SP25 et HET30 font partie des placettes les plus éloignées du barycentre de la maille SAFRAN dans laquelle elles sont incluses (respectivement 5.8km et 4.5km).

La deuxième raison concerne la topographie de la placette RENECOFOR à l'intérieur de la maille SAFRAN. L'attribution d'une valeur moyenne de précipitations à chaque point de la maille implique de considérer implicitement cette dernière comme plane. Les différences d'altitude au sein de la maille comme la localisation d'une placette dans une combe, au sommet d'une colline, ou soumise à des effets de versant, peut être à l'origine des disparités observées entre mesures et interpolation du fait de la présence d'un microclimat non décelable sur une maille de 8 km x 8 km. C'est par exemple le cas pour la station météorologique à partir de laquelle sont mesurées les données climatiques de la station SP68.

Enfin, la troisième raison pouvant expliquer les différences observées entre RENECOFOR et SAFRAN concerne les particularités météorologiques de chaque placette, en lien avec sa localisation géographique et la situation topographique du site. Ainsi, la placette HET30 située au sommet du Mont Aigoual, soumise aux épisodes Cévenols, affiche des pluviométries moyennes annuelles avoisinant les 2000 mm (2040 mmm en moyenne sur la période 1971 – 2000, source (InfoClimat, n.d.)). Ces valeurs sont largement supérieures aux pluviométries moyennes habituellement rencontrées en France métropolitaine (entre 500 et 1500 mm, (www.meteofrance.fr, 2017a)). La comparaison de ces valeurs très localisées, mesurées à une distance de plus de 4.5km du barycentre de la maille sur laquelle sont interpolées les données SAFRAN, conduit donc logiquement à l'observation de différences importantes.

Ces hypothèses sont confirmées par la représentation graphique des précipitations moyennes mensuelles sur la placette HET30 (figure 27), qui montre des valeurs très similaires pour les mois de juin, juillet et août, correspondant à la période la plus sèche de l'année. A l'inverse, les plus grandes différences sont observées à l'automne avec de grandes quantités de précipitations mesurées par RENECOFOR. Ces pluviométries importantes correspondant aux épisodes Cévenols ne sont pas prédites par le modèle SAFRAN.

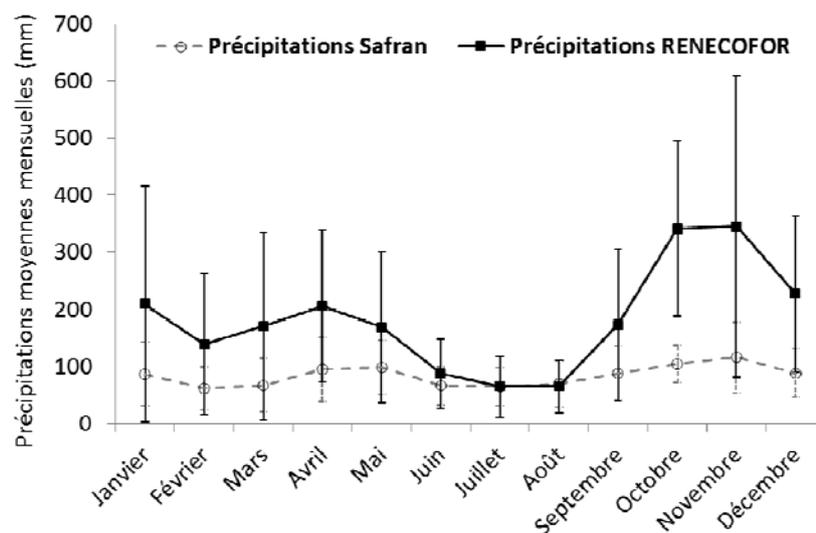


Figure 27 : Valeurs de précipitations mensuelles moyennes RENECOFOR et SAFRAN sur la période 1995-2014 pour la placette HET30.

La placette SP25 est quant à elle la deuxième placette du réseau présentant le vent moyen le plus fort avec 2.3 m/s. Or la capture des précipitations par les collecteurs diminue avec le vent, qui est l'un des principaux facteurs agissant sur la mesure des précipitations (Beaulieu *et al.*, 2007). Contrairement à la majorité des autres placettes du sous-réseau CATAENAT, les précipitations mesurées sur SP25 sont inférieures à celles interpolées par le modèle SAFRAN. Les différences de précipitations observées sur cette placette peuvent donc être en partie imputables à un effet du vent affectant les mesures. La neige et le gel sont deux éléments pouvant potentiellement influencer sur la mesure des précipitations (en fonction du type de capteurs utilisés (Leroy, 2002)).

Malgré les disparités observées sur ces trois sites, les résultats globaux de comparaison obtenus avec les deux méthodes montrent donc qu'il existe une bonne corrélation entre les valeurs de précipitations mesurées sur les placettes du réseau RENECOFOR et les prédictions issues du modèle SAFRAN.

1.1.4 Comparaison des températures moyennes mensuelles

- **Températures moyennes mensuelles**

Les températures moyennes mensuelles mesurées sur le réseau RENECOFOR et estimées par le modèle SAFRAN ont été comparées pour chaque placette, sur l'ensemble de leur période de mesures respective. Les coefficients de détermination obtenus entre les températures moyennes mensuelles, mesurées sur les placettes RENECOFOR et estimées par le modèle SAFRAN, se situent pour la totalité des 26 placettes au-delà de 97% (tableau XX). Une comparaison des températures minimales et maximales mesurées sur le réseau RENECOFOR et sur les placettes du réseau de Météo France, identique à celle réalisée pour les précipitations, a déjà été réalisée par le passé (Badeau and Ulrich, 2008). Les résultats obtenus lors de la présente étude comparative, intégrant des valeurs de température estimées à partir du modèle météorologique SAFRAN, s'avèrent meilleurs.

Tableau XX : Coefficients de détermination relatifs à la comparaison des valeurs de températures moyennes mensuelles mesurées sur le réseau RENECOFOR avec celles estimées à partir du modèle SAFRAN. Les résultats sont présentés pour les 26 placettes du sous-réseau CATAENAT.

Code placette	R ² Températures moyennes mensuelles	Code placette	R ² Températures moyennes mensuelles
CHP40	0,996	PM72	0,994
CHP59	0,997	PM85	0,996
CHS10	0,981	PS44	0,998
CHS35	0,996	PS67A	0,996
CHS41	0,998	PS76	0,991
DOU71	0,997	SP05	0,997
EPC08	0,996	SP11	0,987
EPC63	0,989	SP25	0,982
EPC74	0,980	SP38	0,994
EPC87	0,988	SP57	0,992
HET30	0,992	SP68	0,998
HET54A	0,998		
HET64	0,988		
PL20	0,990		
PM40C	0,993		
		<i>Minimum</i>	0,980
		<i>Maximum</i>	0,998
		<i>Mediane</i>	0,994

La valeur minimale de R^2 est observée sur la placette EPC74, et la valeur maximale sur la placette CHS41 (respectivement 97.9% et 99.8% respectivement). La figure 28 présente la comparaison des deux types de température moyenne mensuelle sur ces deux placettes.

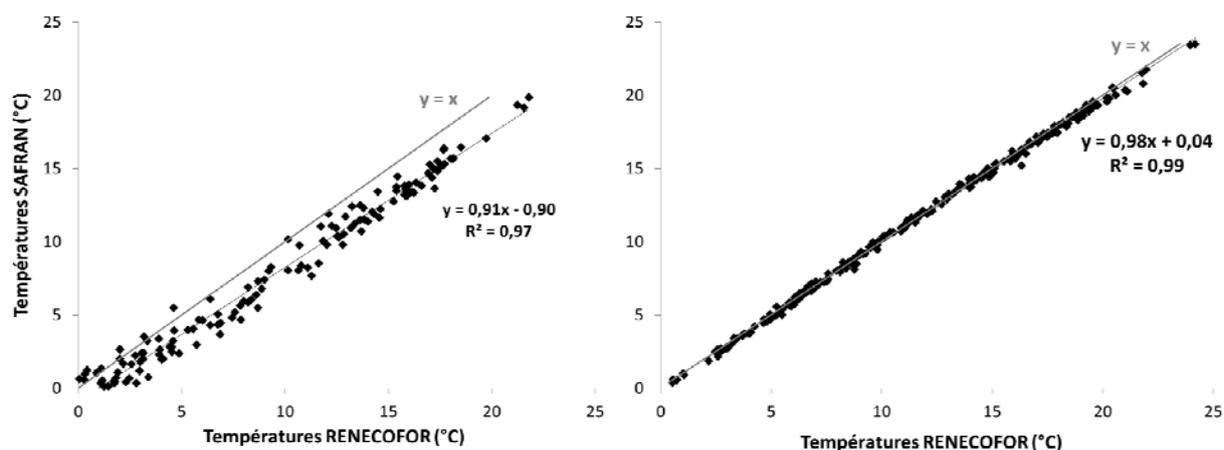


Figure 28 : Régression linéaire entre les températures moyennes mensuelles issues des mesures RENECOFOR et des prédictions SAFRAN :

- à gauche : placette EPC74, période septembre 1995 - juillet 2008
- à droite : placette CHS41, période mars 1995 - novembre 2014

Dans le cas de la placette EPC74, le modèle SAFRAN a tendance à légèrement sous-estimer la valeur des températures moyennes mensuelles par rapport aux mesures. C'est également le cas, dans une moindre mesure, pour la placette CHS41. Ces régressions permettent donc de conclure que sur l'ensemble des placettes, le modèle SAFRAN prédit avec une très bonne précision les températures moyennes mensuelles.

- **Températures moyennes annuelles**

Une comparaison des températures moyennes annuelles a également été réalisée entre les deux sources de données. Le coefficient de détermination obtenu sur les 26 placettes atteint 82%. Il est comparable à celui obtenu pour les cumuls annuels de précipitations annuels sur l'ensemble des 25 placettes (HET30 exclue). La représentation graphique des valeurs de températures moyennes annuelles en fonction de la source de données considérée (figure 29) permet de mettre en évidence quatre placettes pour lesquelles les différences observées sont significatives : EPC63, EPC74, PL20 et SP25. L'écart relatif de températures s'échelonne en effet entre 16.8 et 25 %. Pour les 23 placettes restantes, la corrélation entre températures mesurées et prédites peut être qualifiée de moyenne, voire bonne pour certaines placettes. L'écart relatif ne dépasse pas 15% de la température minimale.

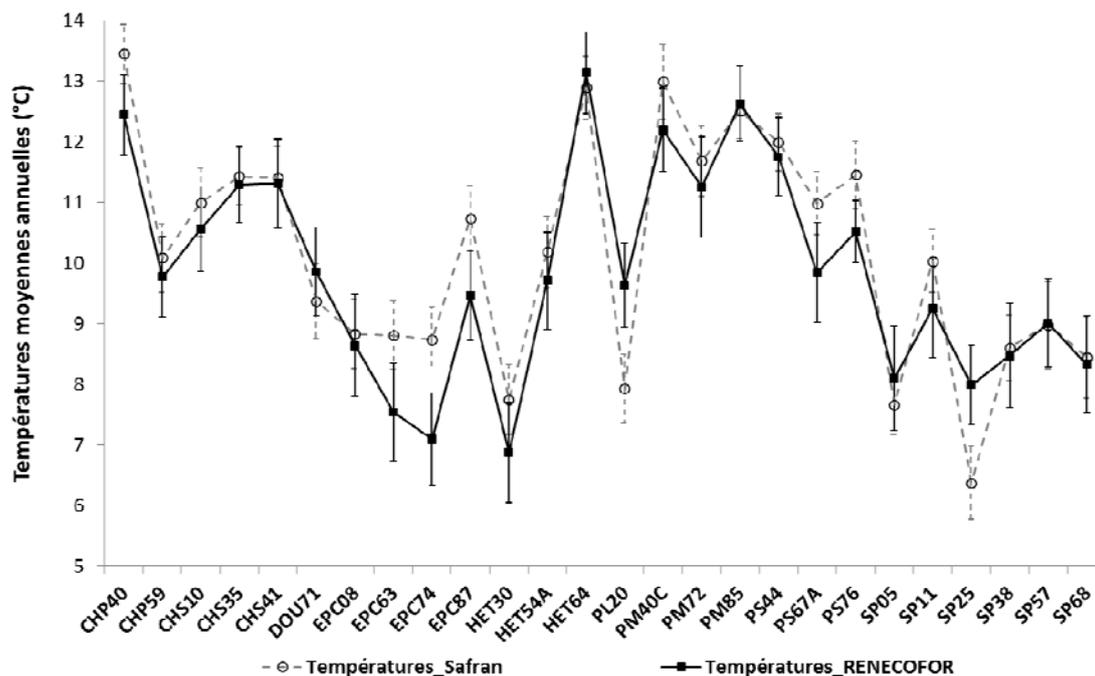


Figure 29 : Moyennes des températures annuelles des mesures RENECOFOR et des prédictions SAFRAN sur la période 1995 – 2014 pour les 26 placettes du sous – réseau CATAENAT

- **Cas des placettes EPC63, EPC74, PL20 et SP25**

Ces quatre placettes présentent des différences de température moyenne annuelle allant de 1.2 à 1.7°C entre mesures et prédictions. Ces différences sont respectivement égales à 16.8%, 23.2%, 21.5% et 25.4% de la température minimale obtenue entre RENECOFOR et SAFRAN. De même que pour les précipitations, ces différences peuvent être expliquées par les conditions météorologiques particulières rencontrées sur ces placettes, découlant de leur localisation géographique, de leur topographie et de la différence de résolution spatiale existant entre les stations de relevés météorologiques utilisées par RENECOFOR et la grille SAFRAN sur laquelle sont interpolés les résultats du modèle.

Ainsi, la placette EPC74 est caractérisée comme étant l'une des plus « froides » du réseau RENECOFOR (record de chaleur le moins extrême avec 32°C, cumul annuel moyen du nombre de jours caractérisés par une température strictement inférieure à 0°C le plus élevé, ...) (www.ONF.fr, 2017b). La faible amplitude thermique rencontrée sur cette placette tout au long de l'année pourrait ainsi être difficilement reproductible par le modèle SAFRAN. La figure 30 présentant l'évolution des moyennes de températures mensuelles sur la période 1995 – 2008 semble confirmer cette hypothèse, puisque les températures moyennes mensuelles prédites par le modèle SAFRAN pendant la saison de végétation surestiment de plus de 2°C les valeurs mesurées. La différence d'altitude entre le centroïde de la maille SAFRAN, et le

poste de mesures Météo France, est également une explication non négligeable de ces écarts, du fait de la décroissance de la température avec l'altitude.

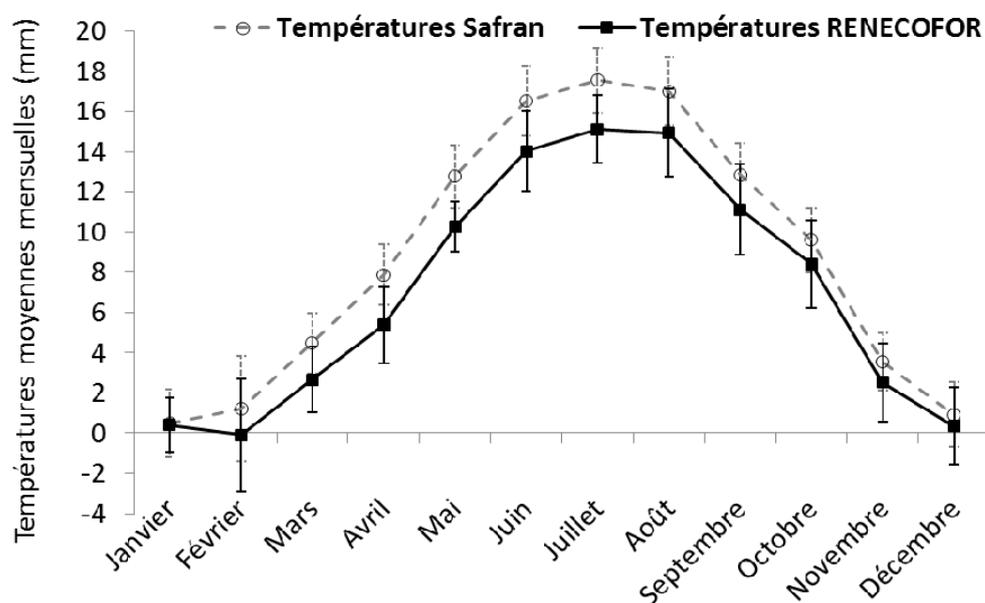


Figure 30 : Évolution des moyennes de températures mensuelles des mesures RENECOFOR et des prédictions SAFRAN pour la placette EPC74, période septembre 1995 – juillet 2008

Pour les placettes EPC63, PL20 et SP25, la distance élevée entre la station météorologique et le barycentre de la maille SAFRAN dans laquelle elles sont entièrement incluses peut constituer une cause non négligeable de la différence de température moyenne annuelle observée.

Ainsi, malgré les différences observées sur ces trois sites en termes de températures moyennes annuelles, les tendances d'évolution des températures moyennes mensuelles au cours d'une année sont respectées pour les deux sources de données. Seul un décalage plus ou moins important (entre 0.1 et 2.5°C en fonction des mois) entre moyennes des températures mensuelles mesurées et prédites est observé sur ces placettes. Les résultats globaux de comparaison obtenus avec les deux méthodes montrent qu'il existe une bonne corrélation entre les valeurs de température moyenne mesurées sur les placettes du réseau RENECOFOR et les prédictions issues du modèle SAFRAN.

1.1.5 Conclusions sur l'utilisation des données du modèle SAFRAN

La comparaison des variables climatiques mesurées et prédites sur les 26 placettes du sous-réseau CATAENAT a montré une meilleure corrélation temporelle entre les températures moyennes plutôt qu'entre les cumuls de précipitations.

La prédiction des précipitations, largement influencée par les conditions météorologiques locales autour de la station de mesure (Groisman and Legates, 1994; Beaulieu *et al.*, 2007), s'avère plus délicate que celle de la température. D'une part car les épisodes de précipitations exceptionnels sont souvent plus localisés que les événements thermiques remarquables, et d'autre part en raison de la nature des variables considérées (moyenne pour les températures, cumul pour les précipitations). Les résultats des corrélations présentés dans cette partie s'avèrent donc cohérents entre précipitations et températures.

Les différents types de comparaison menés montrent que l'évolution des cumuls de précipitations et des moyennes de températures coïncident fortement à l'échelle d'une année entre mesures et prédictions. L'analyse des coefficients de détermination obtenus entre valeurs mesurées et valeurs prédites montre que plus de 90% des placettes présentent une bonne corrélation des valeurs de précipitations ($R^2 > 0.7$), et 100% des placettes présentent un R^2 supérieur à 0.97 en ce qui concerne les températures.

Seules quelques placettes (3 sur 26 pour les précipitations et 4 sur 26 pour les températures) montrent des corrélations plus faibles entre valeurs mesurées et valeurs prédites. Ces différences observées entre les deux sources de données sont à mettre en grande partie sur le compte de l'écart entre les résolutions spatiales respectivement utilisées par RENECOFOR et SAFRAN. Les données mesurées sur le sous-réseau CATAENAT le sont à partir de stations météorologiques dont la représentativité spatiale dépend de l'environnement immédiat. Ces mesures sont surtout utilisées pour caractériser les conditions climatiques rencontrées sur les sites RENECOFOR sur lesquels sont réalisés les suivis de peuplement. Les données SAFRAN sont quant à elles représentatives de conditions moyennes d'une zone de 8 km de côté. Cet écart de résolution, ainsi que la présence de phénomènes climatiques locaux non pris en compte dans les modèles climatiques, sont à l'origine de l'impossibilité de prédiction de certains épisodes climatiques remarquables par le modèle SAFRAN (notamment pour HET30).

Néanmoins, les résultats de comparaison présentés dans cette partie prouvent que les mesures de données climatiques réalisées sur les sites du sous-réseau CATAENAT peuvent être substituées par les interpolations du modèle SAFRAN. De ce fait, les données climatiques issues du modèle SAFRAN pourront être utilisées pour simuler la réponse des écosystèmes forestiers aux changements globaux sur l'ensemble des sites considérés dans cette étude.

1.2. Scénarios de changement climatique

Une mise à jour des scénarios climatiques utilisés pour simuler la réponse des écosystèmes forestiers aux changements globaux a également été réalisée au cours de la thèse. Les précédents scénarios utilisés (cf. chapitres 2 et 3) étaient ceux du SRES, établis par le GIEC et définis à une échelle globale. Ils résultent de la mise en œuvre de quatre scénarios de développement socio-économique de nos sociétés préalablement développés par approche séquentielle. Cependant, certains paramètres à l'origine de ces scénarios furent mal estimés lors de leur élaboration, avec par exemple une surestimation des projections démographiques ou une sous-estimation du développement des pays émergents.

Les scénarios du SRES ont alors été remplacés par des scénarios climatiques basés sur de nouveaux scénarios de développement établis par une approche parallèle à la fin des années 2000. Ces quatre scénarios RCP sont des scénarios de référence de l'évolution du forçage radiatif sur la période 2006 – 2300. Ils sont basés sur des modèles de circulation régionale, et assurent une meilleure résolution dans la prédiction de l'évolution des températures et précipitations (amélioration de la précision des modèles avec passage d'une résolution de 200 km à une résolution de 12 km environ (Jouzel, 2014))

1.2.1 Bilan des données acquises

Les prédictions de chaque scénario RCP sont produites à partir de différents modèles climatiques (jusqu'à douze modèles climatiques, leur nombre dépend du scénario considéré) en provenance de centres de recherches en météorologie nationaux et internationaux. Les résultats de chacun des modèles ont été téléchargés à partir du portail DRIAS de Météo France (<http://www.drias-climat.fr>) sur l'ensemble des mailles de la grille SAFRAN contenant les 102 placettes de suivi du réseau RENCOFOR. Les scénarios disponibles à l'échelle de la France sur la grille SAFRAN, ainsi que le détail des différents modèles météorologiques appliqués pour fournir les différentes versions de ces scénarios, sont présentés au chapitre 2 de ce manuscrit dans le paragraphe 4.2. Pour rappel, les quatre scénarios téléchargés sont :

- un scénario de référence couvrant la période 1950 – 2005
- un scénario dont le forçage radiatif est égal à 2.6 W.m^{-2}
- un scénario dont le forçage radiatif est égal à 4.5 W.m^{-2}
- un scénario dont le forçage radiatif est égal à 8.5 W.m^{-2}

Les trois derniers scénarios couvrent tous la période 2006 – 2100 à laquelle nous nous intéressons. Pour chaque scénario, la totalité des variables simulées par les différents modèles climatiques disponibles a été récupérée sur les 102 placettes RENECOFOR.

L'ensemble des modèles climatiques considérés fournissent la valeur des variables climatiques suivant les différents scénarios au pas de temps journalier. Suite à leur acquisition, ces données ont été ramenées à un pas de temps mensuel par cumul ou moyenne des valeurs quotidiennes. La mise en œuvre de moyennes des variables mensuelles fournies par l'ensemble des modèles climatiques considérés a permis d'aboutir à la création de ces quatre scénarios d'évolution du forçage radiatif. Le nombre de modèles climatiques utilisés (jusqu'à 12 modèles pour le scénario RCP 8.5) ainsi que l'échelle régionale du modèle de circulation utilisé par les modèles assurent la robustesse et la représentativité des scénarios.

Les données climatiques disponibles pour les 102 placettes RENEFOFOR pour la période 1950 – 2100 au pas de temps mensuel sont :

- la température moyenne (°C)
- la température minimale (°C)
- la température maximale (°C)
- le cumul de précipitations solides et liquides (mm)
- le rayonnement visible et Infra Rouge ($W.m^{-2}$), disponible uniquement pour le modèle Aladin-Climat du CNRM

1.2.2 Comparaison entre les scénarios SRES et RCP

Bien que les scénarios du SRES et ceux de type RCP présentent des similitudes en termes d'évolution des précipitations et de la température dans le temps, certaines différences sont à souligner. La majorité des écarts observés entre les prévisions des différents scénarios à l'horizon 2100 sont à attribuer à la méthode à partir de laquelle ils sont construits.

Une analyse de l'évolution du climat en continu de 1950 à 2100, suivant l'un des deux types de développement socio-économique A2 et B1 proposés par le SRES ou l'un des deux scénarios de forçage radiatif RCP 4.5 et RCP 8.5, a été réalisée. La période couvrant les années 1950 à 2005 est commune à l'ensemble de ces quatre scénarios, les données provenant dans tous les cas du modèle SAFRAN. Pour les années 2006 à 2100, les différences de températures moyennes, minimales et maximales moyennées à l'échelle mensuelle s'accroissent avec le temps entre SRES et RCP. Les résultats de cette analyse sont présentés sous forme de comparaison graphique au sein des figures 31 et 32.

L'objectif est ici de comparer l'évolution des moyennes annuelles de températures minimales, moyennes, et maximales entre 1950 et 2100, ainsi que les cumuls moyens de précipitations annuels. Les résultats de cette comparaison ne seront pas présentés ici pour l'ensemble des sites du sous-réseau CATAENAT. Ils seront détaillés pour une sélection de trois sites, CHS41, EPC87 et SP57, déjà bien connus et largement étudiés tout au long de la durée de ce travail. Les comparaisons ont été réalisées en groupant deux à deux les scénarios climatiques les

plus proches, à savoir les scénarios SRES-B1 et RCP-4.5 d'une part, et les scénarios SRES-A2 et RCP-8.5 d'autre part.

- **Températures annuelles**

La figure 31 présente l'évolution des températures minimales, moyennes et maximales exprimées en moyennes annuelles suivant les scénarios SRES-B1 et RCP-4.5 pour les trois placettes précitées.

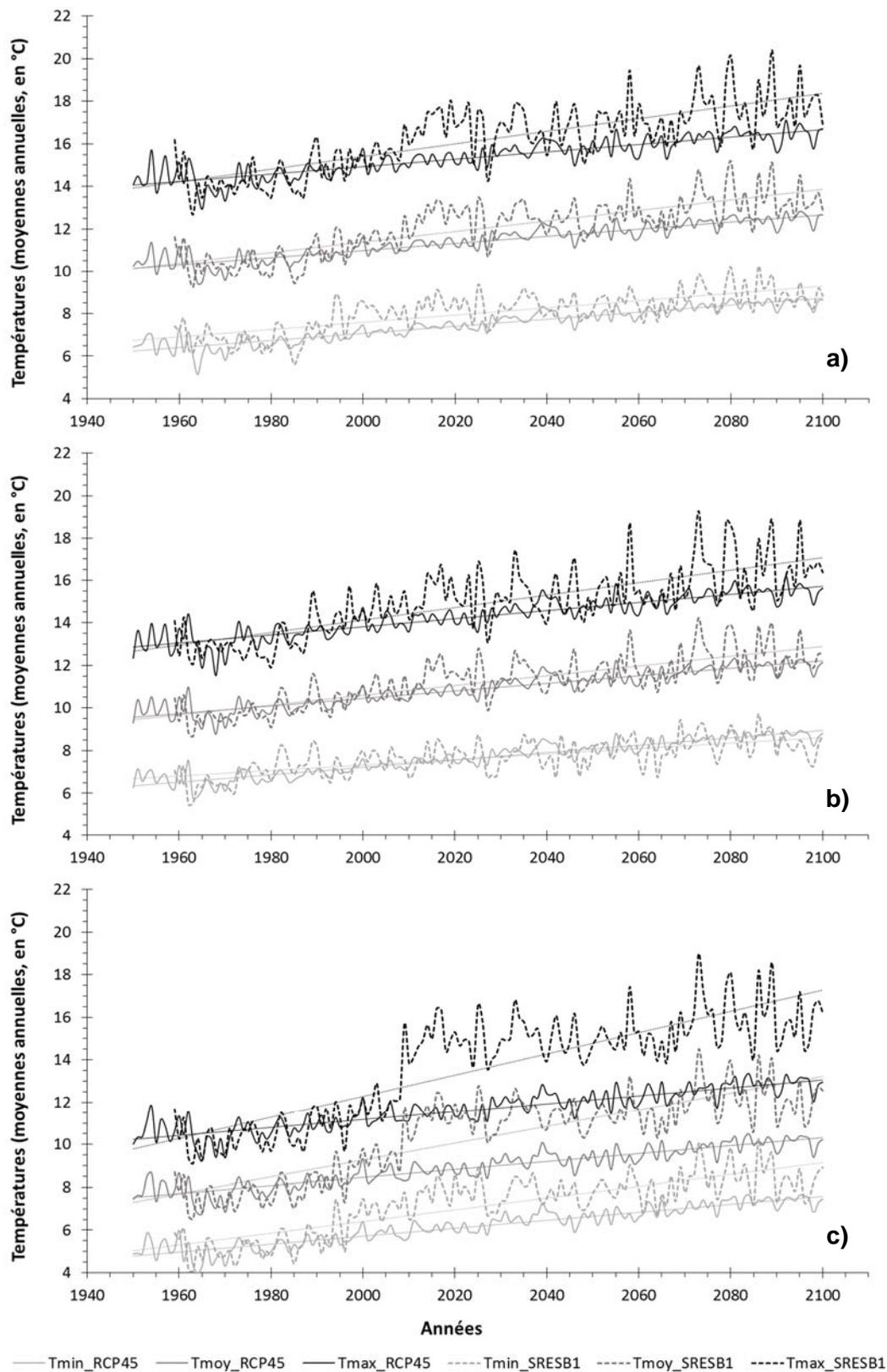


Figure 31 : Évolution des températures minimales, moyennes et maximales exprimées en moyennes annuelles suivant les scénarios SRES-B1 et RCP-4.5 pour les placettes CHS41 (a), EPC87 (b), et SP57 (c). Pour toutes les températures, les courbes annuelles et les tendances sont indiquées sur les graphes.

L'évolution des températures annuelles présentée sur cette figure montre de manière systématique une augmentation plus importante de la température sous le scénario du SRES, excepté pour la température minimale de la placette EPC87. Dans tous les autres cas, pour les trois types de température et quelle que soit la placette considérée, la température estimée avec le modèle RCP-4.5 montre une augmentation moins importante (en moyenne 1°C d'écart entre les deux scénarios pour la placette CHS41 en 2100, 0.5°C d'écart pour EPC87 en 2100, et 2.9°C d'écart pour SP57 en 2100). Ces différences d'évolution sont en outre combinées à de plus fortes variations annuelles des températures suivant le scénario SRES-B1. Les estimations de températures produites par les modèles climatiques à circulation générale (MCG) semblent donc plus « instables » et soumises à variations localement que celles issues de modèles à circulation régionale.

Sur la période 1950 – 2005, les modèles climatiques du SRES et de type RCP utilisent des données de forçage radiatif observées pour simuler l'évolution de la température. Les différences observées sur cette période, et notamment la variabilité des résultats issus du scénario SRES-B1 peuvent donc être attribuées aux modèles de circulation utilisés (global vs. régional). Pour la période 2006 – 2100, les valeurs de forçage radiatif utilisées sont le résultat de la mise en œuvre des scénarios SRES-B1 et RCP-4.5 préconisés par le GIEC. Les écarts observés entre SRES et RCP peuvent dans ce cas être mis en relation avec les caractéristiques des scénarios utilisés, inhérentes à leur méthode d'établissement (séquentielle vs. parallèle).

La figure 32 présente l'évolution des températures minimales, moyennes et maximales exprimées en moyennes annuelles suivant les scénarios SRES-A2 et RCP-8.5 pour les trois placettes précitées.

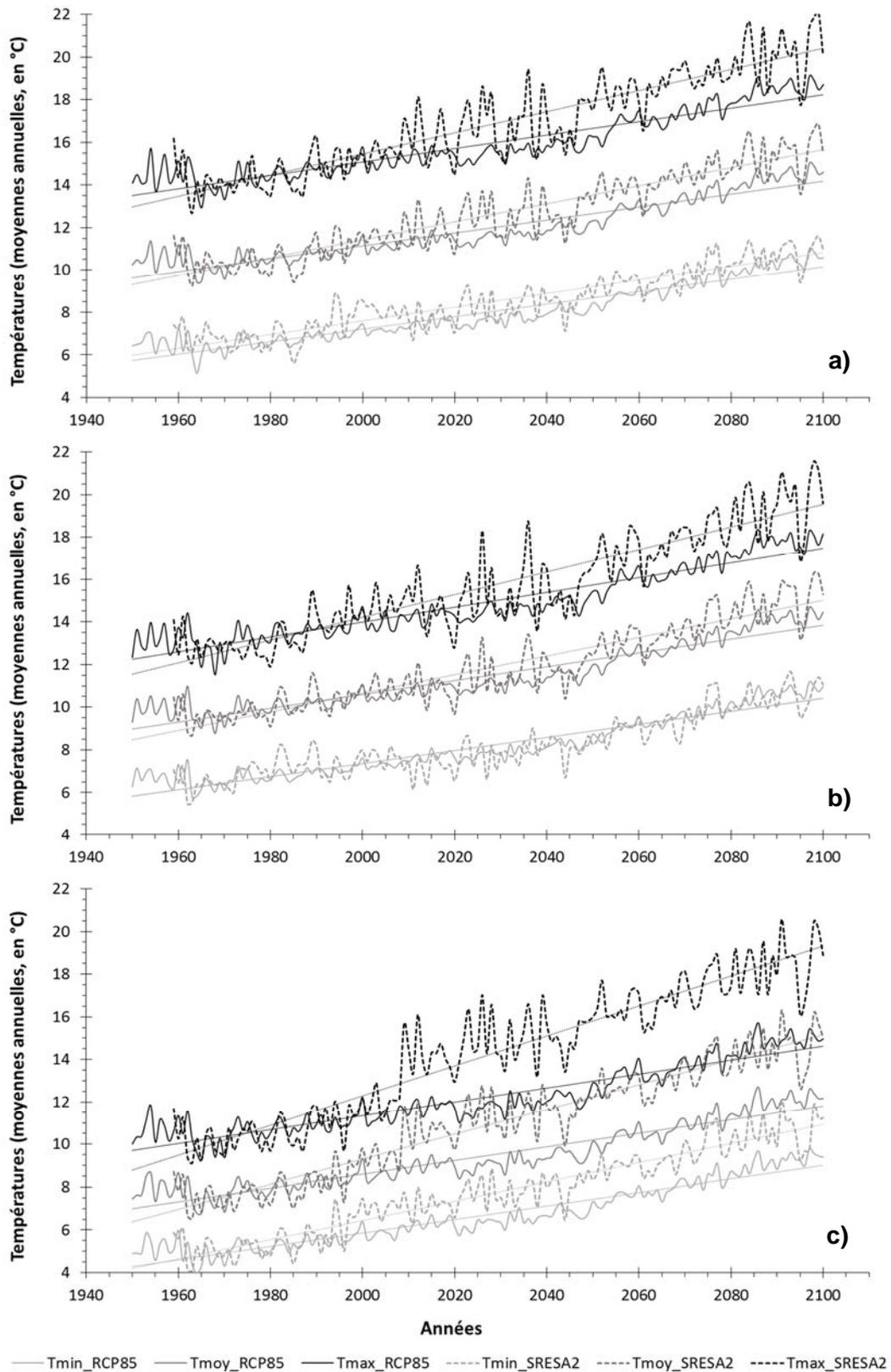


Figure 32 : Évolution des températures minimales, moyennes et maximales exprimées en moyennes annuelles suivant les scénarios SRES-A2 et RCP-8.5 pour les placettes CHS41 (a), EPC87 (b), et SP57 (c).

Les résultats obtenus par comparaison des scénarios SRES-A2 et RCP-8.5 sont similaires à ceux concernant les scénarios B1 et RCP4.5. Les différences de température les plus élevées sont cette fois encore observées pour la placette SP57. La plus forte correspondance entre scénarios SRES et RCP revient à la placette EPC87. Les mêmes variations interannuelles sont observées pour le SRES-A2, présentant une amplitude plus importante que celles du RCP8.5. La tendance évolutive sur la période 1950 – 2005 reste évidemment la même que celle précédemment observée, pour les deux scénarios, et sur chacune des placettes. Le scénario SRES-A2 demeure le plus fluctuant sur la période 2006 – 2100, avec une température moyenne à l'horizon 2100 potentiellement supérieure à celle prédite par le modèle RCP-8.5.

Le tableau XXI détaille les augmentations de température moyenne observées pour chacune des placettes entre 2000 et 2100.

Tableau XXI : Différences de température moyenne entre les années 2100 et 2000, par scénario et pour chacune des placettes (exprimées en °C)

	CHS41	EPC87	SP57
SRES-B1	2,5	2,3	4,0
RCP-4.5	1,7	1,8	1,9
SRES-A2	4,2	4,4	5,3
RCP-8.5	3,0	3,2	3,2

Les variations moyennes de températures observées entre les années 2000 et 2100 sont variables en fonction des scénarios considérés. Les tendances observées plus haut dans cette partie sont confirmées, puisque l'élévation moyenne de température avec les scénarios du SRES est plus importante que pour les scénarios de type RCP, et ce, quelle que soit la placette considérée. Les hausses de températures observées avec les scénarios RCP sur ces trois placettes RENECOFOR sont conformes aux prévisions généralement rencontrées dans la communauté scientifique (www.meteofrance.fr, 2012; Jouzel, 2014; www.climat-en-questions.fr, 2014).

De plus, l'analyse de ces résultats montre une plus grande stabilité de l'augmentation de température à l'échelle du siècle avec les scénarios de type RCP. On retrouve alors la tendance soulignée plus haut, à savoir une plus grande régularité de prédiction des scénarios basés sur des modèles de circulation régionale. La prise en compte de paramètres météorologiques régionaux par ces modèles, en uniformisant les variations de température à l'échelle d'un territoire, permet d'affiner la prédiction à long terme de l'intensité du changement climatique lié à chaque scénario. Il peut paraître paradoxal d'affirmer qu'une uniformisation des anomalies de température traduise une meilleure capacité prédictive des modèles.

Cependant, avec une résolution de 8 km x 8 km, la prédiction des températures dans le temps par les modèles ne peut intégrer des paramètres liés à la microtopographie et à l'apparition de microclimats. Il est donc logique de penser que pour un scénario donné, les évolutions de températures prédites à partir de modèles à circulation régionale soient similaires à l'échelle d'un territoire, dans la limite de variations de l'ordre du degré Celsius. Les scénarios de type RCP semblent donc mieux adaptés que les anciens scénarios du SRES pour prédire des changements de températures à l'échelle de sites et de territoires locaux.

- **Précipitations annuelles**

De même que pour les températures, une comparaison des cumuls de précipitations annuelles a été réalisée pour les trois mêmes placettes entre les scénarios du SRES B1 et A2, et les scénarios de type RCP 4.5 et 8.5.

L'évolution des cumuls de précipitations annuelles suivant le type de scénario considéré présente la même tendance que celles observées avec les températures (figure 33). Les variations interannuelles observées avec les scénarios du SRES sont plus importantes que pour les scénarios de type RCP, ainsi que les écarts de précipitations entre la fin des années 2000 et l'année 2100.

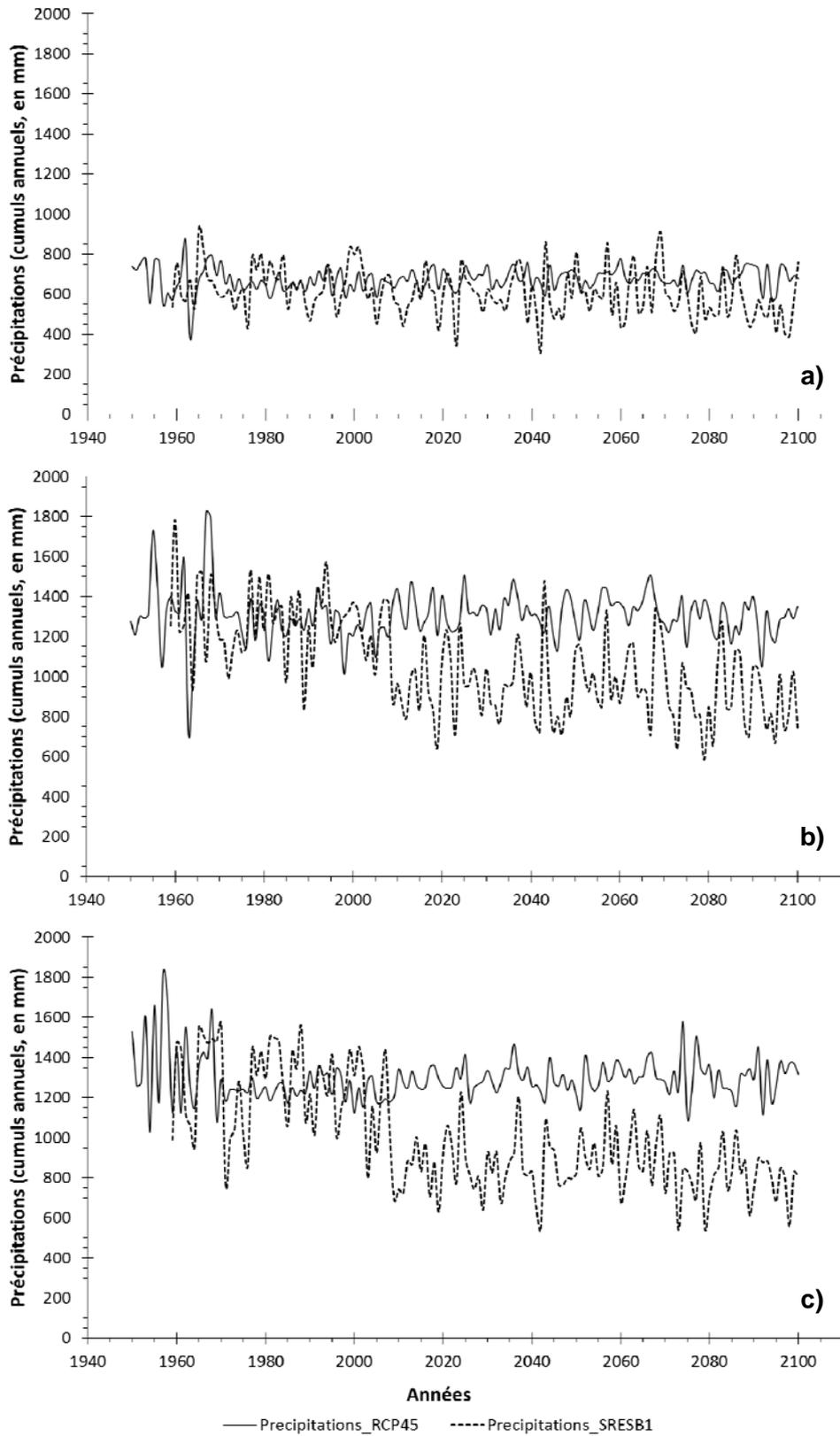


Figure 33 : Évolution des cumuls de précipitations annuelles suivant les scénarios SRES-B1 et RCP-4.5 pour les placettes CHS41 (a), EPC87 (b), et SP57 (c).

L'écart de cumul de précipitations annuelles le plus faible entre les deux scénarios est observé pour la placette CHS41 et le plus important pour la placette SP57. Des disparités régionales concernant l'évolution des précipitations avaient également été observées à l'échelle des stations de mesures réparties sur l'ensemble du territoire français (Pascaud *et al.*, 2016). La tendance observée sur la figure 33 tend vers une diminution des précipitations annuelles prédite par le scénario SRES-B1 sur l'ensemble des placettes. A l'inverse, le scénario RCP-4.5 montre une évolution quasi-stable des précipitations, allant parfois même jusqu'à une légère augmentation avec le scénario RCP-4.5. Les mêmes tendances sont observées entre le scénario SRES-A2 et le scénario RCP-8.5 (figure 34). Le volume 4 du rapport sur le climat de la France au XXI^e siècle (Jouzel, 2014) rapporte qu'en fonction des modèles climatiques considérés, les variations de cumul de précipitations ne sont pas homogènes. A l'horizon 2100, le modèle WRF simule une augmentation des précipitations estivales comprise entre + 14 et + 40 mm sur la saison estivale pour les scénarios RCP-4.5 et RCP-8.5, quand le modèle Aladin-Climat simule pour les mêmes scénarios une diminution des précipitations estivales de l'ordre de 15 à 35 mm. La relativement faible variation du volume de précipitations annuelles sur le long terme observée pour les scénarios RCP-4.5 et 8.5 (figures 33 et 34) ne semble donc pas aberrante. Une fois encore, les résultats produits par la mise en œuvre des scénarios RCP sur les placettes RENECOFOR semblent plus en adéquation avec les prévisions de la communauté scientifique spécialisée dans l'étude du climat que les anciens scénarios du SRES.

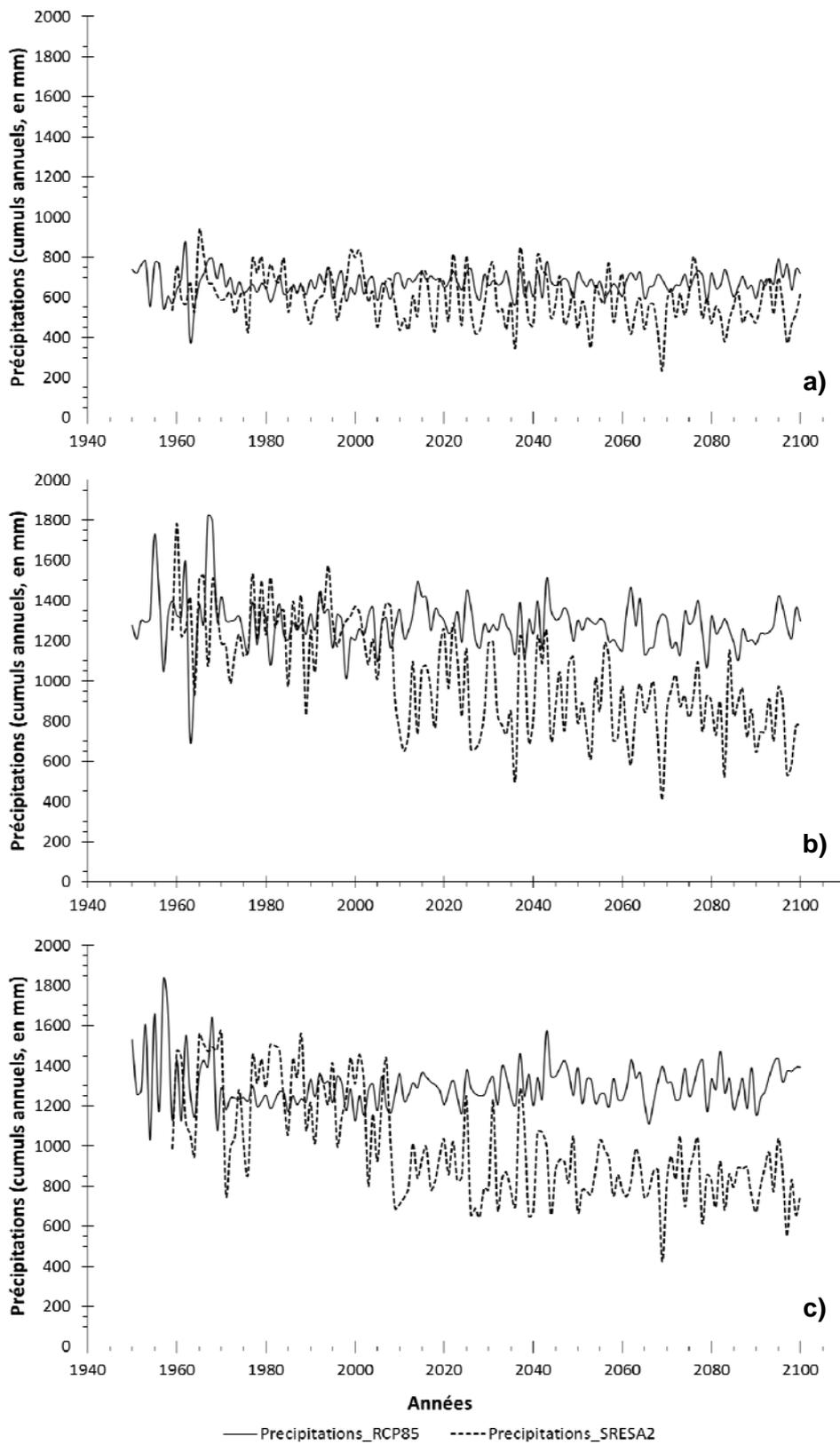


Figure 34 : Évolution des cumuls de précipitations annuelles suivant les scénarios SRES-A2 et RCP-8.5 pour les placettes CHS41 (a), EPC87 (b), et SP57 (c).

- **Précipitations moyennes mensuelles**

Les rapports du GIEC et Jouzel en 2014 rapportent que les prédictions saisonnières d'évolution des précipitations par les scénarios de type RCP varient en fonction du modèle climatique considéré. Des résultats similaires, montrant l'influence du choix du modèle sur la prédiction du régime de précipitations, ont été observés en France (Pascaud, 2013; Pascaud *et al.*, 2016). Ainsi, la figure 35 présente l'évolution des précipitations moyennes mensuelles en fonction des différents scénarios de changements climatiques.

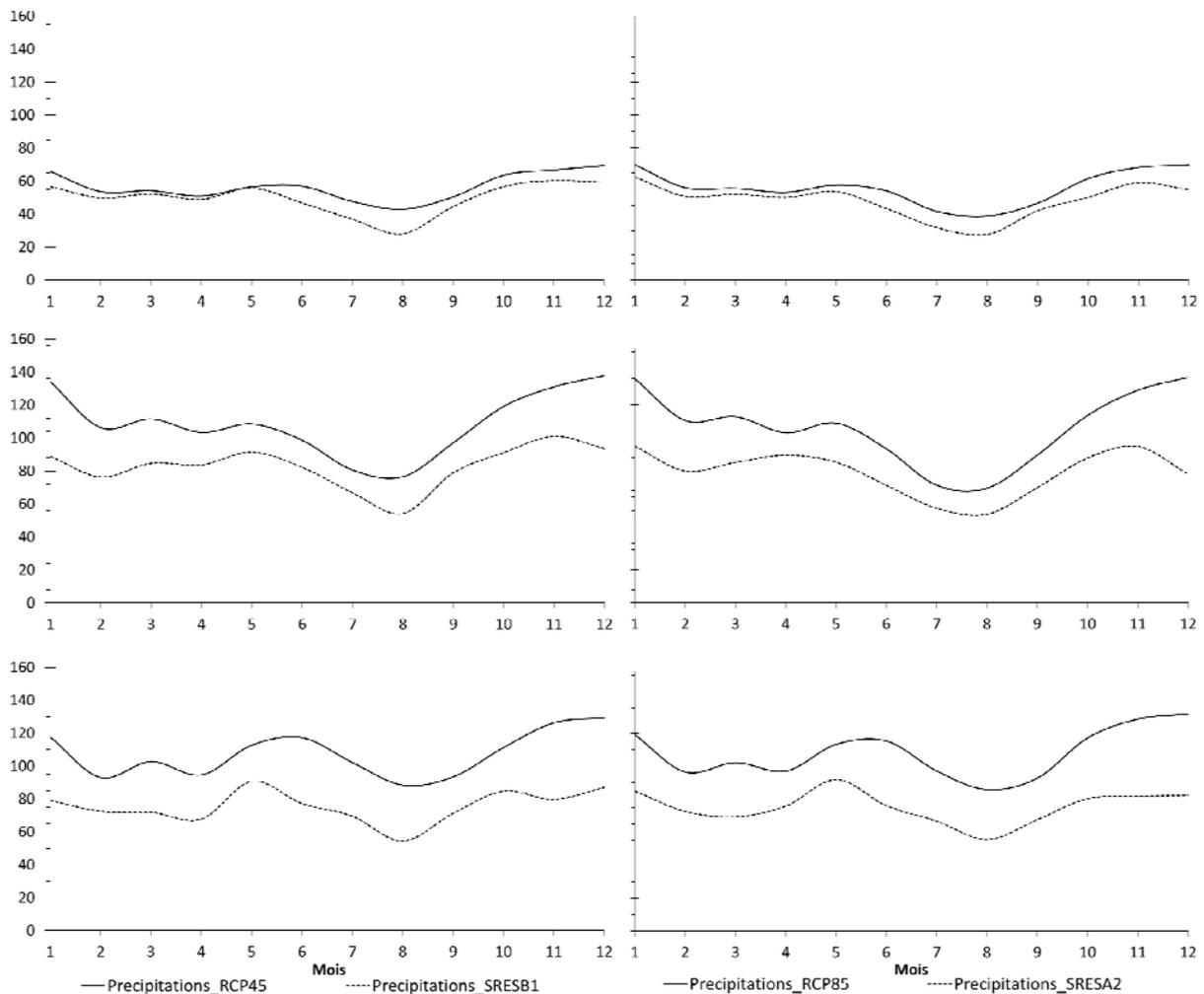


Figure 35 : Moyenne des précipitations mensuelles (en mm) sur la période 1991 - 2100 pour les trois placettes CHS41 (a), EPC87 (b) et SP57 (c), en fonction des scénarios SRES-B1 et RCP-4.5 à gauche, et SRES-A2 et RCP-8.5 à droite

Les écarts de précipitations observés entre les deux scénarios RCP-4.5 et 8.5 sont relativement faibles (de l'ordre de la dizaine de millimètres), puisque les valeurs analysées sont des moyennes mensuelles sur plus de 100 ans. Il est cependant intéressant de constater

que les tendances d'évolution des précipitations mensuelles sont similaires entre les scénarios du SRES et les scénarios RCP, quelle que soit la placette considérée. Une comparaison de ces mêmes volumes de précipitations moyennes mensuelles sur la période 1961 – 1990 a montré un écart infime (quelques millimètres) entre SRES et RCP, démontrant la similarité des modèles utilisés pour une période de référence. L'écart plus important observé lors de la mise en œuvre des scénarios climatiques montre que les modèles à circulation régionale prédisent une diminution des précipitations plus faible que celle annoncée par les anciens scénarios du SRES. Cependant, les écarts observés entre scénarios RCP et scénarios du SRES ne permettent pas d'affirmer que les valeurs de précipitations ainsi calculées sont significativement différentes pour l'ensemble des placettes, en raison de la variabilité des valeurs mensuelles sur 110 ans.

- **Conclusions sur la comparaison des deux familles de scénarios**

La comparaison des variables climatiques calculées à partir de modèles à circulation générale sous les scénarios SRES-B1 et SRES-A2, avec celles issues de modèles à circulation régionale mettant en œuvre les scénarios RCP-4.5 et 8.5, a montré des différences notables entre les deux modèles. Celles-ci portent principalement sur l'homogénéité des chroniques de températures et de précipitations, ainsi que sur les écarts observés entre le début et la fin du XXI^e siècle. Bien qu'illustrée ici sur trois placettes, cette comparaison a été réalisée sur 17 placettes du sous-réseau CATAENAT pour lesquelles les scénarios du SRES avaient été commandés. Les résultats obtenus suivent les mêmes tendances que celles observées ici, il est donc possible, compte tenu aussi de la bonne adéquation entre les modèles de type SAFRAN et les mesures RENECOFOR, de valider l'utilisation des scénarios de type RCP dans le but de simuler l'évolution du climat à long terme sur les 102 placettes du réseau RENECOFOR.

Dans la suite de ce travail, la mise en œuvre du modèle dynamique couplé biogéochimique-écologique à grande échelle sera conditionnée par l'utilisation de données météorologiques et de scénarios de changement climatique issus du modèle SAFRAN et du CNRM. Les tests de compatibilité menés entre les mesures sur les sites RENECOFOR et les données issues du modèle SAFRAN permettent donc de s'assurer de la disponibilité à grande échelle de données climatiques indispensables à l'exécution des modèles.

2. Modélisation couplée de la réponse des écosystèmes aux dépôts azotés : extension de 3 à 10 sites

En vue d'étendre le champ d'application du modèle couplé biogéochimique-écologique, l'augmentation progressive du nombre de sites sur lesquels appliquer le modèle est une étape indispensable pour confirmer la fiabilité de la méthode utilisée. Une validation régulière du modèle est primordiale, des biais de modélisation dus à des effets de site ou à la prise en compte de conditions environnementales particulières pouvant apparaître sur chaque nouvel écosystème testé.

Dans le but de travailler à grande échelle spatiale, la méthodologie de calibration du modèle doit également être éprouvée sur un nombre raisonnable de sites, de manière à valider sa facilité de mise en œuvre, sa reproductibilité, ainsi que sa robustesse. La modélisation de l'évolution des écosystèmes dans le temps sur un nombre modéré de sites constitue une étape préalable à une extrapolation à grande échelle. L'objectif de cette étape de calibration du modèle ForSAFE-VEG est de valider ou non la méthode utilisée pour paramétrer la réponse des espèces végétales aux principaux facteurs environnementaux considérés. C'est l'objet principal de cette partie.

Le choix des sites est principalement basé sur la disponibilité des données d'entrée nécessaires au modèle, ainsi que sur la diversité de gradients environnementaux rencontrés. Les dix sites du réseau RENECOFOR sélectionnés ici sont caractérisés par des essences dominantes différentes, localisés dans des régions pédoclimatiques diverses, et dont l'habitat et la composition spécifique varient pour chaque site.

La modélisation réalisée porte une fois encore sur l'évolution dans le temps des espèces végétales observées au moins une fois sur les sites étudiés. Pour cela, les paramètres environnementaux considérés en entrée du modèle écologique VEG sont calibrés pour chaque espèce à l'échelle de l'ensemble des sites sur lesquels elles sont présentes. La méthode de calibration utilisée est équivalente à celle déjà mise en œuvre sur trois sites et décrite dans le chapitre 3 de ce manuscrit (Rizzetto *et al.*, 2016).

L'analyse des résultats obtenus sur les 10 sites permet de mettre en évidence la fiabilité de la méthode de calibration retenue, ainsi que sa facilité de mise en œuvre (et donc sa reproductibilité). L'évolution des communautés végétales en fonction des différents scénarios de changement climatique et de dépôts atmosphériques azotés est effectuée à travers l'analyse des indices de biodiversité de Czekanowski et du nombre d'espèces dans le temps.

2.1. Sélection des 10 sites et choix des espèces simulées

La modélisation dynamique de la réponse des écosystèmes forestiers aux scénarios de dépôts atmosphériques et de changement climatique a été testée sur dix sites appartenant au sous-réseau CATAENAT. Les sites ont été sélectionnés de façon à faire varier les conditions pédoclimatiques, et la diversité de peuplements. Les 10 sites sélectionnés contiennent l'une ou l'autre des cinq essences forestières les plus importantes en volume dans les forêts françaises. Il s'agit de trois espèces feuillues : Chêne sessile (*Quercus petraea*), Chêne pédonculé (*Q. robur*), Hêtre (*Fagus sylvatica*) et de deux essences résineuses : Sapin (*Abies alba*) et Epicéa (*Picea abies*).

La sélection de ces dix sites (Tableau XXII) permet la couverture d'une partie assez large des gradients environnementaux rencontrés dans les écosystèmes forestiers français. Un nombre plus important de sites présentant un climat à dominante océanique ou méditerranéenne permettrait de compléter ce jeu de données.

Tableau XXII : Caractéristiques géographiques et pédoclimatiques des 10 sites sélectionnés pour l'application de la modélisation couplée

Site	Essence principale	Longitude	Latitude	Altitude (m)	Zone climatique	P. annuelles (mm) / T annuelles (°C) (1995 - 2004)	pH	Habitat EUNIS
CHP59	<i>Quercus robur</i> L.	3.7536	50.1706	149	Continentale	930 / 9,7	4,32	G1.65
CHS41	<i>Quercus petraea</i> (Mattus.) Liebl.	1.2587	47.5686	127	Atlantique	744 / 11.3	4,37	G1.87
EPC08	<i>Picea abies</i> (L.) Karst.	4.8078	49.9463	480	Continentale	1316 / 8.5	3,99	G3.F
EPC63	<i>Picea abies</i> (L.) Karst.	2.965	45.7546	950	Montagne	993 / 7.7	4,55	G3.F
EPC87	<i>Picea abies</i> (L.) Karst.	1.8143	45.7992	650	Atlantique	1332 / 9.5	4,27	G3.F
HET64	<i>Fagus sylvatica</i> L.	-0.6594	43.149	400	Montagne	1350 / 13.2	4,88	G1.6
SP11	<i>Abies alba</i> Mill.	2.0997	42.8663	950	Montagne	1167 / 9.3	5,83	G4.6
SP38	<i>Abies alba</i> Mill.	6.1307	45.4202	1100	Montagne	1355 / 8.4	4,31	G3.1
SP57	<i>Abies alba</i> Mill.	7.1326	48.6086	400	Continentale	1276 / 9	4,26	G3.1
SP68	<i>Abies alba</i> Mill.	7.1236	47.9343	680	Montagne	1308 / 8.2	4,86	G3.1

De même que lors de la calibration du modèle combiné sur trois sites, une sélection des espèces de sous-étage présentes dans la table de végétation a été opérée. L'objectif de cette sélection repose sur la possibilité de calibrer et de valider la capacité prédictive du modèle à partir d'essences relativement communes. Cependant, à la différence des critères de sélection retenus pour trois sites (espèces observées au moins une année avec un couvert supérieur à 1%), les espèces sélectionnées ici présentent un couvert minimal égal à 1% sur les quatre années d'observation. Ce contrôle du nombre d'espèces modélisées est dans un premier temps nécessaire pour garantir une validation correcte des résultats obtenus après modélisation.

2.2. Méthodologie de modélisation

La méthode générale retenue afin de modéliser la réponse des écosystèmes aux scénarios combinés de dépôts atmosphériques et de changement climatique sur les dix sites sélectionnés reste la même que celle mise en œuvre sur trois sites (Rizzetto *et al.*, 2016). La calibration des paramètres écologiques de chaque espèce s'effectue à partir des données de couvert mesurées pour les années 1995, 2000 et 2005. La validation utilise les données de l'année 2010. La seule différence notable lors du passage de trois à dix sites concerne le type de sous-placettes considéré. La modélisation de 2016 a ainsi été réalisée en considérant la composition floristique et les valeurs de couvert des espèces présentes sur les sous-placettes placées en enclos. L'effet dû à l'abrutissement du gibier sur les espèces n'avait donc pas été pris en compte. Cependant, et pour considérer l'évolution du couvert des espèces dans les conditions de croissance les plus « naturelles » possibles, la présente modélisation a été effectuée sur les sous-placettes en exclos des dix sites RENECOFOR.

La paramétrisation des espèces végétales sélectionnées a été réalisée à l'aide de bases de données écologiques définies à l'échelle de la France (Baseflor (Julve, 1998), EcoPlant (Gégout *et al.*, 2005)), ainsi que de documentation spécialisée adaptée aux écosystèmes forestiers français (Rameau *et al.*, 1989, 2008)

La liste des espèces modélisées est présentée dans le tableau XXIII, paramétrées pour l'ensemble des variables considérées dans le modèle VEG à partir des bases de données écologiques précitées.

Tableau XXIII : Table de végétation paramétrée pour les espèces des dix sites considérés (pour les détails des paramètres se référer à la partie 1.3. du chapitre II).

Latin_name	Nb_Species = 53	mg N / L	K+	K-	w	unitless	mg Ca/L	pH	% water saturation (Wmin=0 means drought tolerant)				Yearly average			mol(photons)/m ² .sec ⁻¹			m	unitless	unitless	Group code	Group
									Wmin	Wtop	Wmax	Whalf	Tmin	Top	Tmax	Lmin	Lmax	years					
Abies_alba	0.8	3	1	0	3.7	0.18	0.28	0.5	-2	9	17	25	83.33	60	0.1	3	0.7	6	Tree				
Anum_maculatum	0.8	10	1	0	5	0.2	0.27	0.32	4	8.2	11.9	25	52.92	5	0.15	1	0	4	Herb				
Athyrium_filiix_femina	0.8	5	1	0	4	0.15	0.35	0.62	-4	7	15	12.5	208.33	20	0.4	2	0.7	2	Fern				
Blechnum_spicant	0.4	3	1	100	3.5	0.15	0.35	0.5	0	11	19	7.33	83.33	20	0.15	1	0	2	Fern				
Brachypodium_sylvaticum	0.8	10	1	0	4.5	0.14	0.22	0.47	5.8	12.4	16	20.83	228.75	10	0.4	2	2.3	3	Grass				
Carex_fiacca	0.4	3	1	0	5	0.04	0.14	0.38	5.7	12.2	15.7	25	235.58	10	0.1	3	2.3	3	Grass				
Carex_sylvatica	1	10	1	0	5.34	0.14	0.22	0.47	4	9.6	12.2	16.67	221.92	5	0.25	2	9	3	Grass				
Carpinus_betulus	0.8	3	1	0	3.5	0.15	0.25	0.51	4	15	23	41.67	291.67	90	0.1	3	9	6	Tree				
Dicranella_heteromalla	0.05	10	1	100	3.5	-0.1	0.15	0.5	-3	8	15	20.83	166.67	5	0.01	0	0	1	Moss				
Dicranum_scoparium	0.1	2	1	0	3	0.09	0.18	0.43	0.1	7	10.9	8.33	208.08	5	0.03	0	0	1	Moss				
Dryopteris_carthusiana	0.8	100	2	0	3.2	0.1	0.2	0.4	0	11	19	6.25	104.17	20	0.4	2	2.3	2	Fern				
Dryopteris_dilatata	0.8	1000	2	0	3.4	0.1	0.3	0.6	0	11	19	6.25	104.17	20	0.4	2	2.3	2	Fern				
Dryopteris_filiix_mas	0.8	100	1	0	3.5	0.14	0.22	0.47	-0.9	7	11	16.67	221.67	20	0.3	1	9	2	Fern				
Eurhynchium_striatum	0.03	1	1	0	4	0.14	0.22	0.47	5.7	10.7	12.8	8.33	208.08	5	0.04	0	0	1	Moss				
Fagus_sylvatica	0.8	3	1	0	3.5	0.15	0.25	0.5	0	11	19	25	108.33	100	0.1	3	9	6	Tree				
Festuca_altissima	0.8	3	1	0	4	0.14	0.22	0.47	2.4	7	8.6	16.67	50	10	0.6	1	0.7	3	Grass				
Festuca_heterophylla	0.4	3	1	0	4.5	0.09	0.18	0.43	5.3	11.8	15.2	25	235.58	5	0.4	2	0.7	3	Grass				
Fissidens_taxifolius	0.8	3	1	0	4.5	0.14	0.22	0.47	6.2	11.7	14.2	8.33	208.08	5	0.05	0	0	1	Moss				
Fragaria_vesca	0.8	10	1	0	3.5	0.14	0.22	0.47	-1	2	10.5	29.17	242.42	3	0.05	2	0.7	4	Herb				
Fraxinus_excelsior	0.8	100	1	0	3.5	0.15	0.25	0.51	7	18	26	33.33	200	70	0.3	3	0.7	6	Tree				
Gallium_odoratum	0.8	100	2	0	3.5	0.15	0.25	0.4	0	11	19	10.42	125	3	0.15	1	0.7	4	Herb				
Gallium_rotundifolium	0.4	1	1	0	4	0.15	0.25	0.5	0	11	19	20.83	125	30	1.2	3	0.7	5	Shrub				
Hedera_helix	1	10	1	0	3.88	0.14	0.22	0.47	5.9	10.9	12.8	29.17	242.42	5	0.2	1	0.7	3	Grass				
Holcus_mollis	0.8	5	1	0	4.5	0.15	0.25	0.5	0	11	19	4.17	83.33	5	0.4	2	2.3	3	Grass				
Hordelymus_europaeus	0.03	100	1	0	3	0.05	0.15	0.39	-4	7	15	8.33	208.33	5	0.03	0	0	1	Moss				
Hylocomium_splendens	0.8	3	1	0	3.3	0.14	0.22	0.47	4.7	10.1	12.5	16.67	221.67	5	0.02	0	0	1	Moss				
Hypnum_cupressiforme	0.05	100	1	0	4.23	0.15	0.25	0.5	7	18	26	16.67	100	70	0.1	3	0	5	Shrub				
Ilex_aquifolium	0.8	10	1	50	3.8	0.15	0.2	0.25	3	9	13	50	70.75	20	0.5	3	0.7	5	Shrub				
Lonicera_periclymenum	0.4	10	1	1000	3.5	0.09	0.18	0.43	4.1	8.2	9.3	16.67	221.92	5	0.4	1	0.7	4	Herb				
Luzula_luzuloides	0.8	3	1	0	3.5	0.09	0.18	0.43	3	9.7	13.3	20.83	228.75	2	0.3	2	0.7	4	Herb				
Molinia_caerulea	0.8	1000	2	100	3.5	0.2	0.3	0.45	2	13	21	41.67	229.17	5	0.4	2	2.3	3	Grass				
Oxalis_acetosella	0.4	1000	2	0	3.5	0.1	0.2	0.7	-3	8	18	4.17	104.17	2	0.05	1	0	4	Herb				
Picea_abies	0.8	10	1	0	3.4	0.15	0.25	0.5	-4	7	15	16.67	70.83	60	0.1	3	0.7	6	Tree				
Plagiomnium_affine	0.03	1	1	100	3.8	0.14	0.22	0.47	2.6	8	15	8.33	208.08	5	0.02	0	0	1	Moss				
Polytrichum_formosum	0.4	100	1	0	3.5	0.05	0.2	0.3	-1	8	18	31.25	135.42	20	0.5	2	0	2	Fern				
Pteridium_aquilinum	0.4	100	1	0	3.5	0.09	0.18	0.43	5.1	9.8	11.6	25	235.58	100	0.1	3	2.3	6	Tree				
Quercus_petraea	0.4	5	1	0	3.5	0.15	0.25	0.5	1	12	20	41.67	116.67	120	0.1	3	2.3	6	Tree				
Quercus_robur	0.03	3	1	500	3.5	0.09	0.18	0.43	1.4	7	9.5	16.67	221.67	5	0.1	0	0	1	Moss				
Rhytidiadelphus_loreus	1.5	1000	2	0	3.5	0.15	0.25	0.4	0	11	19	6.25	125	10	1	2	9	5	Shrub				
Rubus_fruticosus	0.4	3	1	1000	4.5	0.1	0.15	0.2	6	10.4	15	25	50	20	0.3	2	0.7	5	Shrub				
Ruscus_aculeatus	0.8	3	1	0	4.2	0.14	0.22	0.47	-3	7	15	16.67	221.67	5	0.05	0	0	1	Moss				
Scleropodium_purum	0.8	3	1	0	4.6	0.06	0.16	0.4	3.5	9.6	12.7	25	235.58	1	0.15	1	0.7	4	Herb				
Stellaria_holostea	0.07	2	1	0	3.5	0.19	0.26	0.52	5.9	10.9	12.8	16.67	221.67	5	0.04	0	0	1	Moss				
Thuidium_tamariscinum	0.03	3	1	0	3.49	0.16	0.24	0.5	7.4	11.6	12.8	33.33	249.25	10	0.5	2	9	5	Shrub				
Ulex_minor	0.4	1	1	0	3.2	-0.1	0.15	0.39	-4	5	11	8.33	166.67	10	0.3	2	2.3	5	Shrub				
Vaccinium_myrtillus	0.8	10	1	0	4	0.15	0.25	0.4	2.5	6.5	15	100	200	5	0.2	2	9	4	Herb				
Veronica_chamaedrys	1.5	10	1	1000	3.5	0.3	0.35	0.4	4	8.2	11.9	25	52.92	5	0.15	1	0.5	4	Herb				
Veronica_montana	0.8	2	1	0	4.5	0.14	0.22	0.47	0.4	7.6	11.8	16.67	221.92	3	0.06	1	0.7	4	Herb				
Viola_reichenbachiana	0.8	2	1	0	4.5	0.14	0.22	0.47	0.4	7.6	11.8	16.67	221.92	3	0.06	1	0.7	4	Herb				

Pour chacun des 10 sites étudiés, les espèces présentant l'abondance la plus élevée ont été calibrées en priorité, en comparant les résultats simulés par le modèle aux données mesurées durant les années 1995 à 2005 (soit 30 comparaisons). Les changements les plus importants apportés à la paramétrisation originale de la TableVEG ont porté sur les paramètres *Wmin*, *top* et *max* relatifs à la saturation en eau du sol, sur le pHhalf, sur les optimums de température, ainsi que sur la hauteur de compétition *h*.

Pour certaines espèces, les paramètres de température ont été modifiés en réduisant l'intervalle entre *Tmin* et *Tmax*. La calibration à dire d'experts et à l'échelle européenne de la version originale de la Table VEG a conduit à tenir compte de gradients écologiques souvent très larges pour les espèces. La paramétrisation pour la France permet donc d'affiner la gamme des gradients. Il en va de même pour la saturation en eau du sol, pour laquelle les paramètres min et max ont en général été réajustés afin de réduire la gamme de valeurs prises pour un grand nombre d'espèces.

La méthodologie de paramétrisation adoptée ici suit donc en détails celle utilisée et détaillée au chapitre 3 lors de l'application du modèle couplé sur les trois sites CHS41, EPC8 et SP57. La calibration de chaque espèce est testée par comparaison de ses valeurs d'abondance relative simulée et observée pour les années 1995 à 2005, et ajustée le cas échéant. La paramétrisation globale des espèces à l'échelle d'un site est quant à elle testée à l'aide de l'indice de similarité de Czekanowski (Éq. 21), dont la valeur indique la proximité entre deux compositions floristiques. Les abondances relatives des espèces observées pour l'année 2010 permettent quant à elles de valider le modèle une fois la paramétrisation achevée.

2.3. Résultats

Les indices de similarité obtenus sur les dix sites oscillent entre 20 et 45 %. Sachant que plus l'indice de similarité est faible, plus deux échantillons peuvent être considérés comme différents, on se rend compte que la méthode de calibration retenue ne permet pas de modéliser l'abondance relative des espèces avec suffisamment de précision.

Une évolution positive de l'indice de Czekanowski au cours de la calibration a cependant été observée pour les dix sites. Bien que la valeur finale de l'indice montre que le modèle n'est pas en mesure de prédire complètement la composition floristique des sites en fonction de leurs conditions environnementales, l'accroissement de la similarité des cortèges observé et simulé démontre que la calibration adaptée des paramètres écologiques de la TabVEG aux conditions des écosystèmes français améliore la précision du modèle. Une remise en question globale de la calibration des 415 espèces de la TabVEG-FR reste donc indispensable pour

permettre une simulation robuste de l'évolution des écosystèmes forestiers à l'aide du modèle couplé ForSAFE-VEG.

La méthode de calibration utilisée peut toutefois être aussi en partie la cause. En effet, l'utilisation de bases de données implique que la calibration de chaque espèce s'effectue à partir de valeurs indicatrices relatives à chaque paramètre. Or, la nature même des paramètres à calibrer dans la TabVEG est différente de ceux rencontrés dans les bases de données écologiques. Alors que les paramètres rencontrés dans la TabVEG décrivent des variables dont la valeur est généralement déterminée au moyen d'expériences dédiées, les variables écologiques des bases de données nationales (Baseflor (Julve, 1998), EcoPlant (Gégout *et al.*, 2005)) sont, elles, issues d'observations *in situ*. L'hétérogénéité des variables rencontrée entre les deux sources de données empêche de mettre en place un processus de calibration automatique. La calibration ne peut donc se faire qu'au cas par cas. Malgré les efforts de validation des résultats menés sur chaque placette, cette méthodologie reste peu précise, et très longue à mettre en œuvre dans le cas d'une modélisation à l'échelle de plusieurs sites. Une extrapolation à plusieurs centaines de sites n'est donc pas envisageable dans l'état actuel de la table de végétation, nécessitant une évolution de la méthodologie de calibration.

3. Modélisation couplée de la réponse des écosystèmes aux dépôts azotés : application à grande échelle

La recherche de sources de données complémentaires, lors de la possession d'un jeu initial trop restreint en termes de nombre de variables ou bien en termes de taille d'échantillon (comme dans le cas des données climatiques présentées au paragraphe 1 du présent chapitre), est une des étapes indispensables à réaliser dans le but d'extrapoler à grande échelle l'application d'un modèle. En effet, le principal enjeu dans l'extrapolation d'un processus de modélisation réside encore et toujours dans la disponibilité des données utilisées en entrée des modèles.

La calibration et la validation d'un modèle à l'échelle de quelques sites représentent les bases du travail de modélisation. Elles permettent de vérifier l'applicabilité de la méthodologie de simulation en fonction des données nécessaires et de leur accessibilité. La vérification de la fiabilité du modèle s'effectue quant à elle par une augmentation progressive du nombre de sites sur lesquels réaliser les simulations par exemple. Elle est une autre étape indispensable pour préparer l'extrapolation d'un modèle. Ce sont ces deux étapes qui ont été présentées depuis le début de ce chapitre 4, à travers la recherche de données météorologiques complètes, et l'application du modèle couplé de 3 à 10 sites.

L'extrapolation de la modélisation en elle-même constitue la phase suivante. Elle vise à étendre le domaine d'application du modèle grâce à l'augmentation de l'échelle de travail, tout

en garantissant sa fiabilité, son intégrité et en maintenant sa résolution. Ce passage d'une dizaine de sites à un nombre beaucoup plus important (ainsi que de l'échelle de sites à l'échelle d'écosystèmes) implique donc une disponibilité spatiale continue des données d'entrée. Celles-ci doivent également être en nombre suffisant pour assurer la formation de jeux de données de calibration et de validation.

Dans le cas de la modélisation couplée biogéochimique – écologique, deux possibilités permettant une extrapolation du modèle écologique sont envisageables. La première consiste en la calibration du modèle VEG existant afin de le mettre en œuvre à grande échelle. La seconde repose sur l'utilisation de bases de données observées à l'échelle de la France, facilitant une extension du champ d'application du modèle et en autorisant, le cas échéant, une refonte globale. Ce sont ces deux possibilités qui sont exposées dans cette partie, respectivement détaillées dans les paragraphes 1 et 2 suivants.

3.1. Évolution du modèle ForSAFE-VEG

La réponse des écosystèmes aux dépôts azotés, simulée avec le modèle couplé ForSAFE-VEG, a été testée successivement sur trois puis dix sites du réseau RENECOFOR après des étapes de calibration et de validation. Les résultats issus de cette modélisation sont présentés dans les chapitres 3 et 4 de ce manuscrit.

Le modèle VEG intègre en tant que données d'entrée la valeur de paramètres écologiques relatifs à l'ensemble des espèces testées. Ces paramètres sont renseignés au sein d'une table de végétation nommée TabVEG et définie à l'échelle européenne. Les espèces végétales contenues dans la TabVEG sont calibrées relativement à cinq grands facteurs environnementaux que sont l'acidité, la nutrition, la lumière, l'eau, la température, et à plusieurs traits physiologiques comme l'appétence ou la compétitivité ... Pour chaque facteur environnemental, un nombre variable de paramètres (généralement entre un et trois) permettent de caractériser la réponse des espèces. Ces paramètres, utilisés comme variables d'entrée en combinaison avec les variables biogéochimiques de sol simulées par ForSAFE, sont spécifiques au modèle écologique VEG : le format et les unités de certains d'entre eux diffèrent de ceux généralement utilisés dans d'autres modèles écologiques connus.

De ce fait, la valeur des paramètres liés à chaque grand facteur dans la TabVEG européenne fut paramétrée à dire d'experts en provenance de différents pays. C'est de cette table qu'ont été extraites une partie des 476 espèces composant la table de végétation française TabVEG-FR. Les espèces supplémentaires intégrées à la TabVEG-FR provenaient quant à elles de bases de données écologiques nationales (Gaudio *et al.*, 2013).

La dimension européenne de la TabVEG, et la diversité de provenances des experts ayant participé à sa paramétrisation, ont abouti à la construction d'une base de données écologiques dont les espèces étaient calibrées à une échelle « globale ». Ainsi, toutes les espèces qui ont par la suite composé la TabVEG-FR n'ont pu être paramétrées spécifiquement suivant les conditions pédoclimatiques rencontrées dans les écosystèmes forestiers français. Des incohérences de résultats attribuées à la calibration de certains paramètres environnementaux de VEG ont d'ailleurs été décelées lors de la mise en œuvre de la modélisation couplée sur les sites du réseau RENECOFOR. Or, l'un des principaux objectifs de ce travail consiste à extrapoler l'utilisation de la modélisation dynamique couplée à grande échelle, afin de prédire l'évolution des écosystèmes forestiers en réponse à des dépôts atmosphériques azotés au niveau de territoires. Une paramétrisation de l'ensemble des espèces représentatives de la flore, adaptée aux conditions environnementales des écosystèmes forestiers français, est donc indispensable pour étendre l'application du modèle couplé ForSAFE-VEG à de nombreux autres sites.

En raison du grand nombre d'espèces à prendre en compte dans la modélisation, et de la complexité des facteurs environnementaux intégrés à la table de végétation dans sa version actuelle, seule une paramétrisation « à dire d'experts » telle que celle effectuée pour la version européenne de la table était envisageable. En effet, le mode de construction et la forme actuelle de la table de végétation lue par le modèle VEG empêchaient toute automatisation de la paramétrisation et de la calibration de la réponse des espèces végétales. Une paramétrisation spécifique de quelques espèces de la TabVEG-FR a donc été tentée dans un premier temps. Elle consistait à sélectionner les espèces représentatives sur les sites RENECOFOR étudiés (soit les espèces observées au moins une fois avec un recouvrement supérieur à 5%), et à paramétrer leur réponse aux facteurs environnementaux précités dans les conditions environnementales rencontrées en France. La méthodologie complète de cette paramétrisation a été décrite au sein de l'article publié dans *Environmental Pollution* (Rizzetto *et al.*, 2016) et intégrée au chapitre 3 de ce manuscrit.

Pour cela, une nouvelle mise en correspondance des paramètres déjà renseignés dans la TabVEG par les experts européens, avec les conditions environnementales des forêts françaises, a été envisagée. L'absence de métadonnées permettant de remonter à la source de chaque valeur (provenance, nom de l'expert, pays de calibration, bases de données éventuelles...) n'a cependant pas permis d'homogénéiser de manière fiable chaque paramètre. En conséquence, l'adaptation aux conditions pédoclimatiques françaises a finalement été réalisée à l'aide de bases de données écologiques et floristiques (EcoPlant (Gégout *et al.*, 2005), baseflor (Julve, 1998),...) et de flores spécialisées (Rameau *et al.*, 1989, 2008). En raison des résultats obtenus (présentés dans la partie 2 du présent chapitre), cette méthode de calibration espèce par espèce, mise en œuvre sur quelques sites ponctuels,

n'était raisonnablement pas transposable sur la totalité des espèces comprises dans la table de végétation française, et pour plusieurs dizaines voire centaines de sites d'études.

La décision a donc été prise de calibrer un « nouveau » modèle écologique, basé sur le fonctionnement et l'organisation de VEG pour pouvoir être compatible avec le modèle biogéochimique ForSAFE lors du couplage. Pour répondre à l'ensemble des contraintes énumérées plus haut, ce modèle doit intégrer un nombre de paramètres homogène pour chaque facteur environnemental. Ces paramètres doivent également être calibrés à partir de données mesurées, ou au moins en provenance de bases de données écologiques connues et vérifiées, la principale contrainte étant de pouvoir tracer l'origine de chaque paramètre pour l'ensemble des espèces. Enfin, la calibration de ce « nouveau » modèle écologique doit impérativement être automatisable et statistiquement robuste. La méthodologie retenue est présentée dans le paragraphe suivant.

3.2. Nouveaux modèles écologiques de distribution des espèces

L'une des principales problématiques liées à l'extrapolation du modèle couplé réside dans la possibilité de calibrer le modèle écologique pour un grand nombre d'espèces végétales, tout en garantissant une traçabilité des données. Les difficultés rencontrées lors la calibration de VEG, alliées à l'absence de données phytoécologiques compatibles avec le format des paramètres d'entrée et disponibles à grande échelle, ont donc conduit à considérer d'autres bases de données phytoécologiques.

C'est la base de données EcoPlant (Gégout *et al.*, 2005) qui a été utilisée afin de calibrer la réponse des espèces végétales aux principaux facteurs environnementaux responsables de la distribution des espèces. Cette base de données phytoécologiques regroupe des données environnementales mesurées ou modélisées à l'échelle de sites forestiers distribués sur l'ensemble du territoire français.

En raison du grand nombre de sites échantillonnés intégrés dans la base EcoPlant, et dans le but d'établir des modèles de distribution d'espèces (SDM pour Species Distribution Models), deux jeux de données ont été définis :

- un jeu de données de calibration de plus de 5577 placettes
- un jeu de données de validation indépendant composé de 320 placettes

L'exhaustivité des relevés en termes de variables environnementales a quant à elle permis de tester l'opportunité d'intégrer de manière combinée des variables habituellement considérées indépendamment au sein des SDM. En effet, les études simulant de manière simultanée la réponse des espèces végétales à des variables édaphiques, climatiques et de nutrition sont

rare (Brzeziecki *et al.*, 1993; Coudun and Gégout, 2006). La combinaison de variables liées à la nutrition, aux conditions de sol, à l'énergie et à la disponibilité en eau dans un seul et même modèle de distribution d'espèces constitue pourtant un progrès important en comparaison avec des procédés de modélisation plus conventionnels (Coudun and Gégout, 2007; Piedallu *et al.*, 2016). L'opportunité de prendre en compte des variables pas ou très rarement considérées dans les SDM à cause d'un manque d'observations à grande échelle (Marage and Gégout, 2009), telles que la valeur du C/N, l'intensité d'hydromorphie ou le couvert arboré, a également pu être testée.

Les variables écologiques les moins corrélées entre elles (corrélations testées à l'aide d'ACP et de corrélogrammes) et les plus intéressantes *a priori* ont été sélectionnées, parmi toutes celles contenues dans la base de données EcoPlant, afin de constituer le jeu de variables candidates à tester dans les modèles de distribution d'espèces. La cohérence la plus grande possible avec les paramètres retenus dans la base de données VEG a également été recherchée.

La sélection des variables les plus significatives permettant d'expliquer la réponse de chaque espèce vis-à-vis des facteurs environnementaux étudiés a été effectuée à l'aide de modèles linéaires généralisés (GLM). Les modèles finaux de distribution des espèces ont été établis après plusieurs étapes successives de sélection de variables, réduisant ainsi le jeu de variables initial de 37 à 8 variables explicatives finales, qui sont :

- le pH du sol
- le ratio C/N
- la température minimale du mois de janvier
- les GDD définis au seuil de 5°C
- l'intensité de l'hydromorphie définie en trois classes (sol drainé, engorgement temporaire et engorgement permanent)
- le bilan hydrique climatique du mois de juillet (en mm)
- le couvert arboré (exprimé en %)
- la cumule de radiations annuel (en J.cm⁻²)

808 espèces végétales de sous-étage, parmi les plus communes de la flore française, ont été paramétrées en réponse à ces 8 variables représentant les cinq grands facteurs environnementaux suivants : température (température minimale de janvier, GDD), énergie (radiations et couvert arboré qui conditionnent la photosynthèse), disponibilité en oxygène pour les racines (engorgements temporaire et permanent qui conditionnent la respiration racinaire), disponibilité en eau (Bilan hydrique du mois de juillet qui conditionne l'alimentation en eau), disponibilité en éléments minéraux (pH, C/N qui conditionne la nutrition).

Ces nouveaux modèles de distribution d'espèces sont construits à partir de données mesurées sur plusieurs milliers de sites d'études, par analyses statistiques de la significativité des variables sélectionnées à chaque étape de modélisation. Ils remplissent donc les conditions de traçabilité et de significativité recherchées. La validation des modèles ainsi développés a été effectuée sur les 320 placettes sélectionnées représentatives des forêts françaises.

Le principal objectif recherché lors de la calibration et de la validation de ces nouveaux modèles écologiques était d'assurer l'extrapolation du procédé de modélisation couplée. Ce travail présente également d'autres applications. Il permet par exemple la mise en œuvre de modèles de distribution d'espèces complets, à partir de données d'entrée facilement accessibles, afin de prédire l'évolution de la composition floristique et du nombre d'espèces sur un site. La prise en compte de données édaphiques mesurées (pH, C/N, hydromorphie) dans l'établissement de ces SDM permet de plus de prédire la composition floristique en espèces oligotrophes. Ces espèces, inféodées à des milieux dont les conditions de nutrition sont généralement très faibles (C/N > 25), peuvent être de bons indicateurs d'une éventuelle augmentation de la sensibilité des écosystèmes (valeur du coefficient de détermination proche de 50%). La capacité de ces SDM à prédire l'évolution des espèces oligotrophes a été validée au moyen de régressions linéaires entre la proportion d'oligotrophes observées et la proportion d'oligotrophes prédites par les modèles. La prédiction de la proportion d'espèces oligotrophes présentes le long d'un gradient de C/N a également été vérifiée, montrant une bonne corrélation entre la proportion d'espèces prédite par le modèle et les valeurs de C/N mesurées ($R^2 = 0.84$).

L'estimation de la réponse des espèces végétales à partir de modèles environnementaux complets, calibrés sur un très grand nombre de sites à partir d'observations, rend possible l'extrapolation du modèle couplé biogéochimique – écologique grâce à la compatibilité de la plupart des paramètres de ces modèles avec ceux de VEG.

L'ensemble de la méthodologie mise en place pour établir les modèles de distribution des espèces à partir des données contenues dans la base EcoPlant, ainsi que les résultats présentant leur capacité à prédire l'évolution de la composition floristique et la proportion d'espèces oligotrophes, ont fait l'objet de la rédaction d'un article scientifique en préparation : Rizzetto, S., Probst, A., Kuhn, É., Belyazid, S., Seynave, I., Gégout, J.-C. in progress. Development of plant species distribution models and calibration: importance of soil variables and possible use in poor-nutrient sites species richness prediction. Environmental Modelling and Software.

Development of plant species distribution models including climate and soil variables: application to poor-nutrient sites species richness prediction

S. Rizzetto¹, A. Probst¹, E. Kuhn², I. Seynave², S. Belyazid³, J.-C. Gégout²

¹ EcoLab, Université de Toulouse, CNRS, INPT, UPS, Toulouse, France

² AgroParisTech, UMR 1092 INRA-AgroParistech, Laboratoire d'Etude des Ressources Forêt-Bois (LERFoB), 14 rue Girardet, F-54000 Nancy, France

³ Institute of Ecology, CEC group, Lund University, SE-221 00 Lund, Sweden

To be submitted to *Ecological Modelling & Software* by 2017, September the 15th

Abstract

In order to spatialize the modelling of forest ecosystems response to both nitrogen atmospheric deposition and climate change, species distribution models were developed for French understory species. Generalized linear models were used to set up the SDM, based on more than 5000 phytoecological samples stored in the EcoPlant database. Measures and observations concerned thousands of soil profiles sampled through pit digging and chemical analyses done in specialized laboratories, exhaustive lists of observed plant species, meteorological data and sites characteristics.

The objective of this work is to implement SDM that integrate both climatic and edaphic accurate variables. Moreover, unusual environmental variables for this kind of models have been tested such as soil waterlogging, soil nutrition conditions, climate characteristics and trees cover. The importance of taking into account those variables in ecological models is shown by the results. The SDM were calibrated and validated on thousands forest sites well spread in France.

Keywords

Species distribution ecological models ; forest vegetation ; multiple linear regression ; presence probability ; environmental conditions ; measured data ; oligotrophic species ; EcoPlant.

3.2.1 Introduction

The anthropogenic deposition of sulphur and nitrogen modified soil biochemistry resulting, since four decades, in an acidification and an eutrophication of ecosystems (de Vries *et al.*, 2007; de Schrijver *et al.*, 2008). These changes in nutrient balance impacted significantly tree growth, forest health and biodiversity among others (Sutton *et al.*, 2011; Jonard *et al.*, 2012; Azevedo *et al.*, 2013). Impacts of nitrogen on soil biogeochemistry and vegetation composition have been examined in different terrestrial ecosystems extensive studies, from prairies to forest ecosystems (Galloway *et al.*, 2003; Bobbink *et al.*, 2010; van Dobben and de Vries, 2010). Results show that high nitrogen inputs may produce significant variations in the nitrogen cycle, and can lead to changes in species richness (Stevens *et al.*, 2004, 2010), community composition (Krupa, 2003; de Vries *et al.*, 2007; Bobbink *et al.*, 2010) or relative species abundance (Gilliam, 2006). Experimental and empirical knowledge are also used to simulate ecosystems evolution in response to global environmental changes through simulation models. Steady-state mass balance models (Hettelingh *et al.*, 2001, 2008), as well dynamic biogeochemical-ecological coupled models (Wallman *et al.*, 2005; Belyazid, 2006; de Vries *et al.*, 2010) can be used to estimate atmospheric nitrogen deposition impacts at a given point in time or continuously over a long-time period respectively.

Although the impacts of nitrogen deposition on ecosystems have become a subject of interest in the last few decades, their effects cannot be evaluated outside the actual context of climate change (Wamelink *et al.*, 2009; Belyazid *et al.*, 2011; de Vries and Posch, 2011). Indeed, the response of plant species is strongly affected by climate change since the expected temperature increase could directly induce extensive changes in plant communities. Moreover, soil biogeochemistry can also be strongly impacted by climate since soil temperature, soil organic matter decomposition and soil nitrogen availability are directly influenced by temperature increase (Rustad *et al.*, 2001; Butler *et al.*, 2012; Guntiñas *et al.*, 2012). Therefore, because the ongoing global changes (including climate change) affect ecosystem processes, climate change and atmospheric deposition must be conjointly taken into account to assess the evolution of forest ecosystem status over time.

This problematic drives the project this study is included in, which purpose consists in using dynamic biogeochemical-ecological coupled models to estimate the evolution of ecosystems at long time scale in a context of both atmospheric deposition and climate changes (Gaudio *et al.*, 2015; Rizzetto *et al.*, 2016). In a first approach, the coupled biogeochemical-ecological ForSAFE-VEG model was used. The biogeochemical model ForSAFE (Wallman *et al.*, 2005) has been calibrated on well-known instrumented forest sites and let to predict soil solution biogeochemical evolution at the century scale (Gaudio *et al.*, 2015). However, even the calibration of the VEG ecological model was achieved at the scale of three well-known forested

sites belonging to the ICP-forest network (Rizzetto *et al.*, 2016), a large-scale calibration and validation remained hard to complete because of a lack of measured specific input data on French forest ecosystems. A calibration at large scale of the ecological part of the coupled model, adapted to the characteristics of the studied territory, is thus required in order to well predict plants species to global changes. As the ground vegetation composition of a forest site is determined by soil water availability, effect of temperature including wind chill, and light reaching the ground (Sverdrup *et al.*, 2007, 2012), this study includes both climate and soil biochemical variables. Therefore, plant species distribution models implementation has been done trying to complete this large modelling process.

As the prediction of vegetation changes in fluctuating environmental conditions, such as the species composition in poor-nutrient and N-sensitive sites, is essential to estimate forest ecosystems sensitivity to nitrogen atmospheric deposition, an application of these SDM could be the modelling of oligotrophic plants species composition.

More and more studies are using species distribution models (SDMs) to investigate the environmental correlates of plant species distribution so as to predict potential distributions in space and time (Thuiller *et al.*, 2008). If climatic variables are the most commonly included parameters in the SDMs, soil variables having a direct influence on plant physiology such as pH or nitrogen availability have been little used. However, regarding soil acidity, the floristic variations observed within forests appears to be widely influenced by pH (Diekmann and Lawesson, 1999)(Diekmann et Lawesson 1999)(Diekmann y Lawesson, 1999)(Diekmann y Lawesson, 1999). The influence of soil pH on species distribution response has also been demonstrated on some species (Coudun *et al.*, 2006; Beauregard and Blois, 2014). Nevertheless, very few studies using SDMs consider conjointly climate, acidity and nitrogen availability parameters as drivers of species distribution (Brzeziecki *et al.*, 1993; Coudun and Gégout, 2006), probably due to the lack of soil information in large-scale databases (Piedallu *et al.*, 2016).

The prediction of vegetation changes in fluctuating environmental conditions such as the species composition in poor-nutrient and N-sensitive sites, is essential to estimate nitrogen critical loads.

The main concern of this study concerns the implementation of species distribution models at the territory scale. Therefore, the objective of the present paper was:

- (i) to establish precise plant distribution models integrating climate and measured soil variables including acidity and nitrogen nutrition indices as well as stand cover at a large scale,
- (ii) to select an accurate set of predictors for the modelling process, as a large majority of SDMs are built with low consideration of the ecophysiological relevance and comprehensiveness of the set of predictors (Pearson and Dawson, 2003; Guisan and Thuiller, 2005; Austin and Van Niel, 2011),
- (iii) to set up the methodology used to select efficient environmental predictors,
- (iv) to ensure SDMs calibration and validation based on large-scale measured databases,
- (v) and finally to present an example of application at the territory scale: the prediction of oligotrophic species distribution was evaluated to characterize each environmental driver implication in the models predictive capacity.

The main hypothesis driving this study is that plants species respond simultaneously to several environmental factors such as temperature, light, water availability, waterlogging, pH and C:N ratio.

Data sets

The ecological database EcoPlant

The prediction of plants probability of presence in conjunction with environmental conditions is the main goal of this work. Therefore, species distribution models were developed and calibrated using observed and modelled data stored into the EcoPlant database, at the French national scale. One of the interests of this survey lies in the consideration of large spatial scale (Fig.36).

EcoPlant is an ecological database that holds measured and model estimated environmental variables, relatively to French forest sites well spread on the whole territory. The database was elaborated using various sources (forest sites networks, PhDs, regional forest site classifications...) and is composed by exhaustive ecological and floristic relevés. Plants species cover and abundance are available thanks to detailed relevés done on each 400 m² site using Braun-Blanquet scores (Coudun and Gégout, 2007). Soils variables measurements and analysis made by specialized laboratories and climatic data coming from meteorological measurements or spatialized mesoclimatic models complete those phytoecological data for each site (Gégout, 2001). One of the most interesting characteristics of the EcoPlant database is the availability of both climatic and edaphic data, combined with floristic relevés on the same sites (Coudun, 2005). Therefore, each sample is spatially localized on one site and related to one point in time (Gégout *et al.*, 2005). Thus, a relevé corresponds to a temporal and a spatial unit. More than 11.000 relevés are stored into the database for now, corresponding to more than 2.000 taxa with unified coherent nomenclature.

EcoPlant has been designed to allow modelling of plant species or communities response to both soil and climatic variables (Gégout *et al.*, 2005). Thus, in association with atmospheric Nitrogen deposition and climate global changing scenarios, this ecological database should help to better predict long-term evolution of forest ecosystems.

Other environmental databases

The RENECOFOR network (National Network for Long-term FOrest ECOsystem Monitoring) is, since 1992, the French part of the European network for forest health survey (Ulrich and Lanier, 1996). It is composed by a hundred permanent forest sites including stands dominated by the ten French dominant tree species (Ulrich, 1995). Long term monitoring on this network is performed by the French National Forest Office (ONF) and takes part into the ICP-Forests Programme. Different description levels are used to sample data on these hundred sites. The most detailed one integrates soil solution weekly samples and monthly analysis on seventeen sites, as well as regular samples and analysis of fog and atmospheric deposition (Ulrich, 1995). The interest of these seventeen sites is that both soil and soil solution parameters such as pH and C:N ratio are jointly measured. The level of accuracy used to describe RENECOFOR sites, as well as long-term monitoring and diversity of forest stands, ensure the availability of a large majority of phytoecological data required to develop the distribution models.

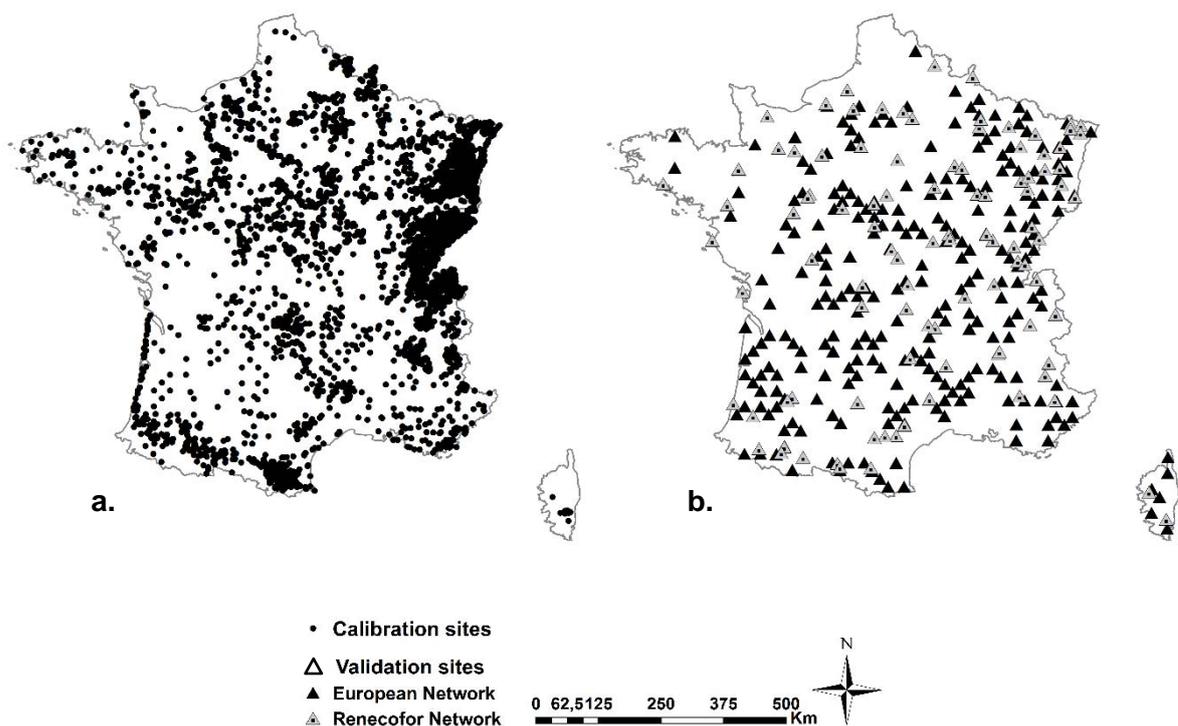


Figure 36 : Location of forest sites stored into the EcoPlant database and used for calibration (a.) and for validation (b.) of the plants distribution models

Calibration and validation

Calibration was set up by selecting 5577 sites sampled within various studies among the 11 000 sites stored in the database. This selection was based on the availability of observations for a large variety of environmental variables. Sites were also selected with the aim of expanding the coverage to the maximum amplitude of principal ecological gradients. The spatial location of forest sites used to calibrate the distribution models is presented in figure 36.a.

Distribution models validation was achieved on 320 sites that belong to important survey networks distributed at the national scale (figure 36.b.):

- 218 sites belong to the European network (EP, 1996) (16 km x 16 km grid)
- 102 sites belong to the RENECOFOR Network (Ulrich, 1995; Ulrich and Lanier, 1996)

Even if the European network is composed by 500 sites distributed in a systematic grid, not all the sites from were selected for models validation. In order to avoid spatial autocorrelation that can inflate models predictive performance (Diniz-Filho *et al.*, 2003), calibration and validation sites were selected to be geographically and ecologically independent from each other. Thus, as they have to be well spread on the whole territory without being too close from each other, about one out of two sites have been integrated into the validation dataset.

Studied plant species

A minimum threshold of occurrences is necessary to establish realistic SDMs. Many different values are thus encountered in the literature, ranging from 5 (Guisan *et al.*, 1999; Austin *et al.*, 2000; Araújo *et al.*, 2002; Gégout *et al.*, 2003) to 100 occurrences (Dirnböck *et al.*, 2003; Dirnböck and Dullinger, 2004). An elevated threshold would let obtain reliable response curves, even though a large majority of plants species stored in the EcoPlant database concerned less than 50 relevés (Gégout *et al.*, 2005). On the contrary, a reduced threshold would let analyze a more important number of species (Stockwell and Peterson, 2002). Indeed, a minimum threshold between 50 and 100 occurrences seems to be necessary to model reliably species response in terms of optimum and amplitude along the ecological gradient (Coudun, 2005; Coudun and Gégout, 2006).

Consequently, as it was important to integrate a maximum of plant species into the models calibration process, only significant variables that also concerned species with an occurrence equal or above to 50 relevés in the EcoPlant, were analyzed in the SDM process. These criterions lead to a list of 446 significant understory species that are not tree species (among a total number of 808 species).

Considered environmental drivers

Composition of the whole initial dataset

An important objective of this work was to develop the fullest possible distribution models and the most explicative ones to predict species response. Therefore, the selection constituting the really first dataset was based on both simplicity and true physiological impacts of the ecological variables. These impacts can be considered in terms of needs, and also as conditions that could be growth catalysts or constraints. Thus, according to (Austin and Van Niel, 2011; Mod *et al.*, 2016) six main drivers were considered to assess SDMs, with a distinction between needs and conditions.

As resources are found:

- light and energy, represented by vegetation cover, light intensity and growth degree days
- oxygen availability for roots, represented by the measured hydromorphy,
- water availability, with precipitations, soil available water content and climatic water balances
- nutrition, represented by the Nitrogen availability in the soil

Environmental conditions concern the following compartments:

- atmosphere with the air temperature
- soil with pH.

Climatic variables: temperature and water availability

All the selected edaphic variables originated from the EcoPlant database. Climatic variables originated from related climate databases or models. For example, sixty-five direct climatic variables were available through the analytical method AURELHY (Bénichou and Le Breton, 1987a; b), such as mean monthly temperature, precipitation, radiation, evapotranspiration and water balance. Indirect climate variables such as elevation, slope or aspect were measured in the field (Gégout *et al.*, 2005; Coudun and Gégout, 2007), or recomputed thanks to a DEM (Digital Elevation Model).

“Extreme” variables were also included in the first set of data, such as minimal temperature of the coldest month of the year, or water balance of the driest month. These “remarkable” data, representing in most cases inhibiting factors of plants growth, were added to complete a list of more “conventional” variables. The complete list of variables considered in the very first dataset is presented in table XXIV.

Tableau XXIV : List and description of the 34 variables that composed the first initial dataset (CWB: Climatic Water Balance, Pcum : cumulative annual precipitations, T: Temperature, PET: Potential Evapotranspiration, rad: solar radiations)

Variable	Unit	Min. value	Mean value	Max. value
CWB_dry_season	mm	-582.21	-132.28	7.16
CWB_growing_season	mm	-389.36	82.67	1291.89
CWB_without_dry_season	mm	0	425.79	1696.91
CWB_summer	mm	-409.68	-109.17	259.16
CWB_07	mm	-150.88	-51.98	67.59
log10(CWB_07)	mm	2.54	2.65	2.75
Pcum_growing_season	mm	256.48	637.71	1494.45
Pcum_dry_season	mm	0	253.59	456.2
Pcum_summer	mm	38	234.51	532
Pcum_07	mm	6	70.55	168
Tmean_without_growing_season	°C	-2.38	2.3	5.95
Tmean_growing_season	°C	7.71	12.09	15.9
Tmean_13	°C	2.44	9.33	15.9
Tmean_spring	°C	0.52	8.34	13.6
Tmin_01	°C	-10.2	-1.9	7.9
Tmin_without_growing_season	°C	-8.46	-0.99	3.5
Tmin_winter	°C	-9.7	-1.39	7.7
PET_spring	mm	47.43	174.74	273.11
GDD_5	°C	496.4	1918	3994.65
rad_growing_season	J.cm ⁻²	137970.3	374257.25	595070.05
rad13	J.cm ⁻²	199306.23	433293.07	669792.88
Total_cover	%	0	0.6	1
Tree_cover	%	0	0.5	0.99
rad13XTotal_cover	J.cm ⁻²	22.27	175870.1	669792.88
rad_growing_seasonXTotal_cover	J.cm ⁻²	21.21	150239.57	577608.59
rad13XTree_cover	J.cm ⁻²	3420.65	220925.25	669792.88
rad_growing_seasonXTree_cover	J.cm ⁻²	3346.6	189822.8	588704.94
soil_pH		0	5.29	8.98
S/T	%	0	50.58	100
C:N([8:40])		8	15.3	40
log(C:N([8:40]))		8	1.04	1.6
C:N([10:40])		10	15.33	40
log(C:N([10:40]))		10	1.04	1.6
Waterlogging	three classes	1	1.22	3

In order to include promoting factors of plants growth into the modeling process, seasonal variables were also calculated.

Climatic variables values were available at different temporal scales: annual, seasonal, quarterly and monthly. The seasonal scale mentioned here is defined in a meteorological point of view, i.e. the mean spring temperature is defined as the average of monthly mean temperatures of March, April and May (Piedallu *et al.*, 2016). Thus, quarterly cumulated and averaged values of precipitation, water balance, temperatures and light were respectively calculated too.

However, it has been shown that phenological consequences (such as date of leaves unfolding) can be observed on plants, in response to changes in the duration of the growing season due to temperature rising for example (Menzel and Fabian, 1999; Kramer *et al.*, 2000).

Therefore, on each studied site, the exact duration of the growing season (calculated to the day using a temperature threshold fixed to 5°C) was used to estimate the mean temperature during the growing season and the minimal temperature during winter. The exact duration of dry season was also calculated to the day (using climatic water balance threshold equal to zero) to estimate the mean value of climatic water balance during the dry season and during the rest of the year. In this case, values characterizing the growing season, and values characterizing the driest or coldest seasons, were respectively used as promoting or inhibiting factors of plants growth. This work at the duration scale of the growing season was driven by many studies found in the literature, showing a strong link between rising temperatures due to climate change and lengthening of the growing season period. These changes thus cause phenological consequences observed on temperate forests plant species (Sparks and Menzel, 2002; Vitasse *et al.*, 2009; Crabbe *et al.*, 2016), leading for instance to higher photosynthesis rates, increase of forest biomass productivity, more important carbon sequestration into leaves...

This consideration of the growing season duration to the day, relatively to the most conventional seasonal scale, let to compute and test new kind of climatic variables not commonly found in the literature. Implementations of new variables related to soil and light drivers were also tested, in order to optimize the consideration of soil and climate variables in a simultaneously way.

Implementation of new variables for light and soil drivers

a) Light variables

Considering the light driver, two types of variables were selected:

- solar radiations (in J/cm²) that reach the top of the canopy. They were obtained from computations of the Helios model (Piedallu and Gégout, 2007; Piedallu and Gegout, 2008). Helios combines clear sky radiations and cloud cover, and provides mean monthly values of solar radiations at a 50 m scale
- total trees cover percentages on each site. The abundance of all observed species was determined by ocular estimation and evaluated with Braun-Blanquet abundance/dominance indices (Braun-Blanquet *et al.*, 1951). A conversion scale recommended and used by the RENECOFOR network (Camaret, 2004; Archaux *et al.*, 2009) was then applied to convert these abundance indices of tree species into crown cover percentages.

The ocular estimation of canopy cover is known to be, among other instrumented measurement methods, well adapted to fast and rough cover estimation surveys when realized by operators with a lot of experience (Helm and Mead, 2004; Paletto and Tosi, 2009). Even if reproducibility studies suggest that the observer variability ranges between 10 and 20% (Smith, 1944; Elzinga *et al.*, 1998), observers training (Smith, 1944) and multiple observers (Klimeš, 2003), as for many studies in the EcoPlant database, may improve reproducibility and precision. This method also showed cover estimation results very closed to those obtained with digital photographs with 30° angle or GRS tube densiometer (Paletto and Tosi, 2009). Good correlations between observed cover (ocular estimation), and measured cover (instrumented measurements) do exist.

The total canopy cover fits with the per cent forest area occupied by the vertical projection of tree crown (Paletto and Tosi, 2009), and considered the sum of individuals cover values on the basis of random overlap of fixed covers (Chytrý *et al.*, 2005). The method of total canopy calculation cover from individuals covers (Equation 23) was established according to basic probability laws, and consists in the sum of the covers minus the overlap (Fischer, 2015).

$$sum_{cov} = 1 - (1 - cov_1) \cdot (1 - cov_2) \quad (\text{Eq. 23})$$

with n the number of species, sum_{cov} the resulting sum of covers, and cov_1 and cov_2 the cover percentage of the two species. This approach means that the focus is made on the area not covered by a plant species (i.e. $1 - cov_i$) instead of the area covered by it (Fischer, 2015).

A generalization of this sum, in order to integrate successively the cover values of all the individual trees observed on a site, lead to the implementation of another equation (equation 24).

The scale used to convert A/D indices to cover percentages is detailed in the table XXV.

Tableau XXV : Conversion scale between A/D indices and cover percentages

A-D Indices	Indices signification	Cover percentage (%)
r	one individual	0.005
+	some individuals	0.05
1	many individuals, cover < 5%	2.5
2	5% < Cover < 25%	15
3	25% < Cover < 50%	37.5
4	50% < Cover < 75%	62.5
5	Cover > 75%	87.5

The general method applied in equation 24 consists in adding one by one each tree cover in a decreasing order. As the trees crowns are not precisely juxtaposed, but often nested and/or superposed, the general principle consists in adding each tree cover to the remaining part of the site that is still uncovered. In summary, the same proportion of a tree cover is added to both the shaded and the uncovered part of a site.

$$\%ccov_{tot} = \sum_{i=1}^n (1 - \%ccov_{i-1}) * \%cov_i \quad (\text{Eq. 24})$$

with n the number of species, $\%ccov_{tot}$ the total canopy cover percentage on the site, and $\%cov_i$ the cover percentage of the i^{th} tree.

Modelled trees cover percentages were compared to measured covers available on the corresponding sites, and obtained by ocular estimation. The regression results between observed and modelled covers are presented on figure 37.

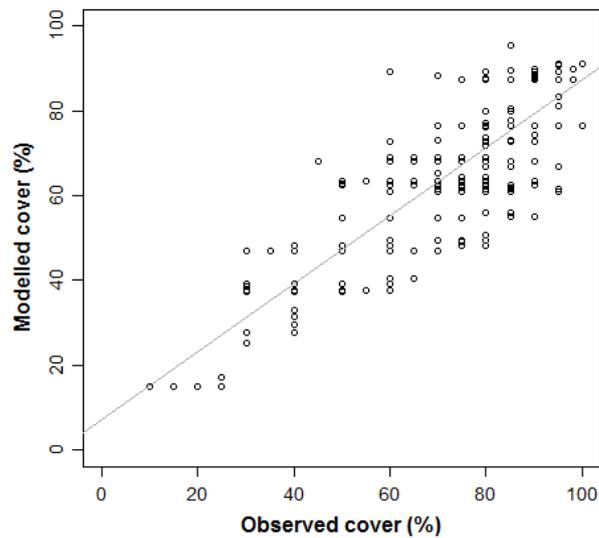


Figure 37 : comparison between modelled and observed values of trees cover on validation sites. The grey line represents the linear regression line (equation: $y = 0.79x + 7.39$, adj. $R^2 = 0.7$)

These results are statistically significant and show pretty good correlations between modelled and observed covers, with an adjusted R^2 equal to 0.7 (345 sites analyzed with both observed and modelled cover values). Observed covers should be used to predict species response to light driver. However, not all the sites used to develop the species distribution models present available observed cover values. In order to calibrate these models following an homogeneous protocol, and thanks to the results obtained in modelling canopy covers from A/D indices, the distribution models for all calibration and validation sites integrated modelled canopy cover values.

Cover percentages and values of total solar radiations were thus considered as candidate variables to explain species response to the light driver.

b) Soil oxygen availability

Species response to the driver “water” is explained by a climatic water content variable (Table I). However, soil water can also impacts soil oxygen availability for roots depending on waterlogging intensity. Because waterlogging can inhibit the growth of some plant species, hydromorphy rates in the analyzed soils had to be taken into account to complete species response to the driver “water”. This study is thus the second one (on the basis of the information we have) to introduce a waterlogging variable into the SDM for French forest ecosystems after (Piedallu *et al.*, 2016).

For that purpose, a 3-class variable representing soil waterlogging intensity has been created. This qualitative variable, which classes are “Drained soil”, “Temporary waterlogging” and “Permanent waterlogging”, is based on soil profile measurements and analysis. For all the studies stored in EcoPlant, a soil profile observation was systematically realized on each site by auger sampling or soil pit digging. On each profile, operators dug at the maximum, as they could observed the deepest possible profile. Causes of digging interruption were integrated into the database.

Criteria on which is based the soil profiles classification into one of the three hydromorphy classes are as follow.

- Drained soil: The first indicator of waterlogging presence is the apparition of water at low depth. In addition to measurement of the water table height, depth of first hydromorphy traces apparition is measured to characterize absence or presence of a waterlogging phenomenon. These traces consist in colored stains (grey or ochre stains), bluish green horizons, or sometimes discoloration stains. In this cases waterlogging is present, otherwise the soil is considered as well drained.
- Temporary waterlogging: If there are traces of hydromorphy, waterlogging intensity is determined by analyzing the soil horizon nature. A mean waterlogging rate, also qualified as temporary waterlogging, is characterized by the presence of a redoxic horizon (or pseudogley, g) without matrix with a root depth between 50 and 80 cm. It is a totally discolored horizon or with a juxtaposition of oxydo – reduction stains (rust and discolored stains) (Baize *et al.*, 2009).
- Permanent waterlogging: A high hydromorphy or permanent waterlogging is characterized by a reductic horizon (designed by Go or Gr). This gley horizon is characterized by anaerobic conditions (Mathieu and Lozet, 2011).

This characterization of waterlogging intensity is realized for all samples into the database. Soil profile description is achieved through pit digging and auger sampling. Soil analysis are done by soil specialized laboratories that determine the nature of hydromorphy stains, and let characterize the waterlogging intensity. Although these information are precise, it is time consuming to get them.

In this study, more than 5000 laboratory soil analysis were used, based on more than 5000 soil samples taken during field campaigns.

The qualitative variable that characterize waterlogging is thus divided in the presented three classes that best describe the impacts of hydromorphy on species.

Species response to waterlogging is not represented with a curve response along the gradient such as for all the other variables. Because hydromorphy intensity is described by a qualitative variable, plants response is not analyzed in terms of amplitude and optimum values,

but as relative adjustments of species presence probability optimum in response to one of the other variables. Depending on species affinity for waterlogged or drained soils, their maximum probability of presence as regard to environmental variables (pH for example, figure 38), can be improved or reduced according to soil hydric conditions.

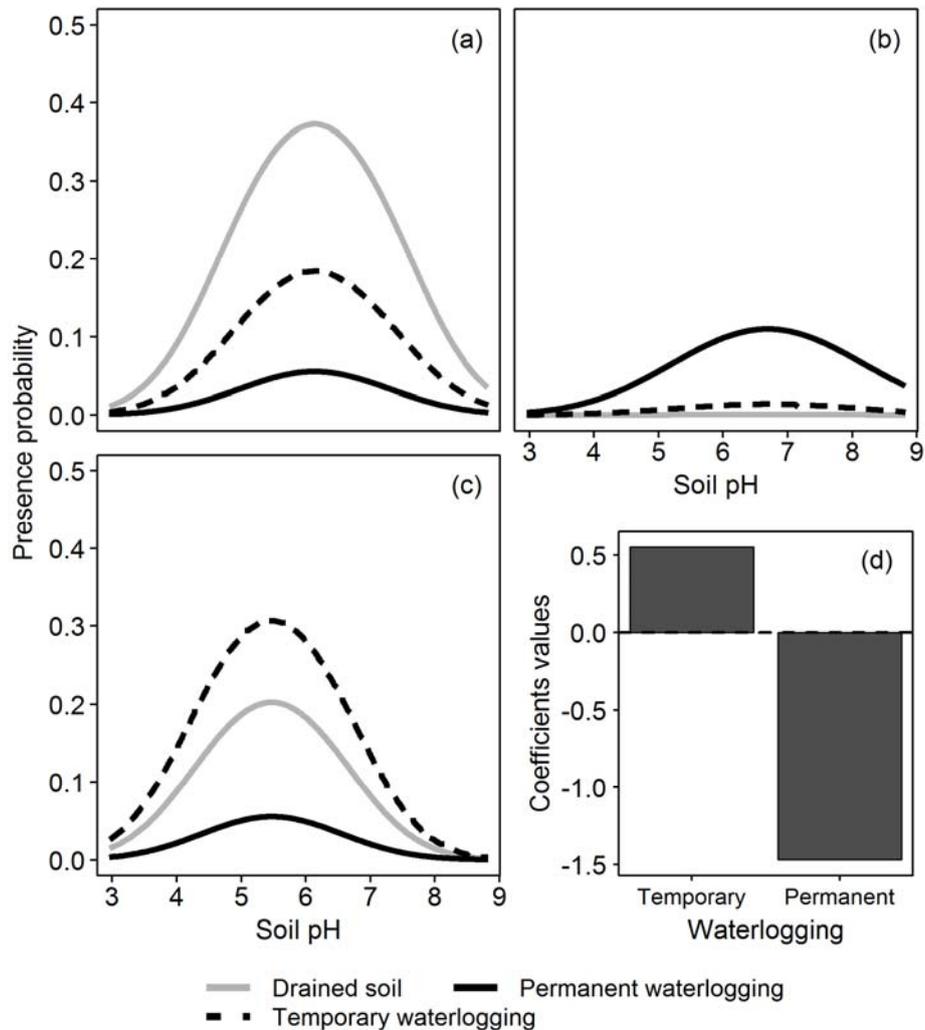


Figure 38 : Changes in the presence probability response of *Melica uniflora* (a), *Iris pseudacorus* (b), and *Luzula pilosa* (c) to soil pH, depending on the considered waterlogging class. Diragram (d) shows specific response of *Luzula pilosa* to waterlogging with its optimum values on temporary or permanent waterlogging conditions, relatively to drained soil conditions (dotted line).

The optimal probability of presence in response to pH ranges between 5.5 pH units for *Luzula pilosa* and 6.7 pH units for *Iris pseudacorus*. The main result concerns the value of optimal probability of presence, since the three species do not reach their maximum on the same type of soils. Indeed, even if *Melica uniflora* shows an optimal presence probability closed to 38% for pH 6.1, this is only true for drained soils. This value is divided by two on a temporary

waterlogged soil, whereas the weakest presence probability was observed on permanent waterlogged soils. These observations were in accordance with the phyto-ecological characteristics of *Melica*, as it is preferentially observed on moderately dry soils (Rameau *et al.*, 2008).

Like for *Melica*, the weakest probability of presence of *Luzula pilosa* is observed on permanent waterlogged soils. On the opposite, a 32% probability of presence was on temporary waterlogged soils. This inversion between optimums of *Melica* and *Luzula* can be attributed to their own affinity to water. Even if both of them prefer moderately fresh soils (Perronnet, n.d.), *Melica* preferentially grows on moderately dry soils, whereas *Luzula* favors fresher ones (Rameau *et al.*, 2008).

On the opposite, the presence probability of *Iris pseudacorus* was maximum on permanent waterlogged soils, in accordance with its affinity to fresher habitats and soils with elevated water content (Perronnet, n.d.; Rameau *et al.*, 2008).

c) pH and nutrition variables

The third category of « innovative » implemented variables concerned the soil compartment, and more specifically pH and nutrition variables. Species distribution is known to be limited by climate determining the bioclimatic envelope, but also by soil parameters that act as filters at a more local scale (Araújo and Peterson, 2012). Recent studies have shown the importance of soil pH that affects nutrients availability (Coudun *et al.*, 2006) and can synthesizes the Ca, Mg and Al effects (Piedallu *et al.*, 2016). Thus, many ecologists know the role of soil and its nutrients on plants growth (Epstein and Bloom, 2004) and also on ecological models performance (Coudun *et al.*, 2006; Coudun and Gégout, 2007; Bertrand *et al.*, 2012; Dubuis *et al.*, 2013; Mod *et al.*, 2016). Indeed, it has been known for decades that soil factors are important drivers of community composition (Salisbury, 1920; Pärtel, 2002). However, as they are often disregarded because accurate data are lacking (Marage and Gégout, 2009), the simultaneous study of the response of plant species or communities to both climatic and soil nutritional factors has rarely been performed (Brzeziecki *et al.*, 1993; Coudun and Gégout, 2006).

Piedallu *et al.* showed in 2016 that both climatic and edaphic variables such as pH and C:N ratio (among others) were important predictors to shape the distribution of forest tree species, and recommended their inclusion into species distribution modelling (SDM) studies. Although SDM of the present study concerned understory vegetation, C:N ratio and pH were included into the distribution models as soil predictors on the side of climatic variables.

Soil predictors values used in this study originated from the EcoPlant database, in which they are stored at the entire profile- and horizon-levels. Soil descriptive data systematically collected in the field for each plot concerned geological substrate, soil parent material, soil types and humus forms (Gégout *et al.*, 2005). The field soil-profile description was completed by physico-chemical analyses (pH, C and N) of samples of all horizons from the calibration and validation plots of the study (about 6000 samples), were performed in a soil specialized laboratory (INRA, 2011). As described by (Pinto *et al.*, 2007; Marage and Gegout, 2009), the following methods were used to achieve the physico-chemical analyses of the EcoPlant variables. Samples were first air-dried and sieved at 2 mm. The pH(H₂O) was measured with pH electrodes after 1:2.5 dilution of fine earth. Total nitrogen (N) and organic carbon (C) were measured and determined by the Kjeldahl and Anne methods respectively. The C:N ratio can thus be calculated. Analytical results of cations C and N are expressed in the database as a concentration over dry mass in cmol+ kg⁻¹.

Generalized linear models and calibration

Ecological niches of species were determined by using multivariate GLMs (Braak and Looman, 1986). Under the hypothesis of an unimodal response of each species to nutritional variable (Equation 25), the presence probability curve of a species *i* along the variable *x* is modelled using a logistic equation (ter Braak & Looman 1986; Huisman et al. 1993):

$$Pr(i \text{ present}/x) = P_i(x) = 1/(1+\exp(a_i + b_i \cdot x + c_i \cdot x^2)) \quad (\text{Eq. 25})$$

where a_i , b_i , c_i are the regression coefficients of species *i* for the variable *x*. The coefficients a_i , b_i , c_i are estimated by logistic regression using the training set.

This SDM approach using measured and precisely implemented variables at site scale allows a very fine calibration of environmental distribution models. These models were calibrated by using the presence/absence of species extracted from the EcoPlant database because the response variable and environmental variables extracted either from EcoPlant for soil factors or from the AURELHY model for climatic factors as explanatory variables. Apart soil waterlogging which was a discrete variable taking three values, all variables included in models were continuous and included in a quadratic form in order to allow a bell-shaped response of species to any environmental factor. This type of model made possible to derive species' optimums (gradient value corresponding to the maximum presence probability of the species), maximum presence probability and amplitude for each of the calibrated variables according to (Gégout and Pierrat, 1998).

Variables included in models were selected from the whole pool of available variables based both on their significance in the model and the increase in explained deviance linked to each variable. Basically, calibrated models resulted from an iterative and incremental selection of variables until either there was no more variable available (case never reached) or the difference in deviance between the model n and $n-1$ was not significant at a p -value of 0.05. Each round of the algorithm consisted in including one by one every variable available to the variable pool already selected (model $n-1$), testing if the variable was significant (at a p -value of 0.05) and computing the difference in deviance between the model n and $n-1$. The significant variable inducing the highest increase in explained deviance was selected. In order to limit autocorrelation between variables and thus calibration inaccuracy (Dormann *et al.*, 2013), all variables with a correlation higher than 0.7 with the selected variable were removed from the pool of available variables. A next round of selection was then initiated.

Selection of the most efficient candidate variables

According to Austin and van Niel (2011) and Mod and al. (2016), statistical tests were done in a first approach, to determine the correlation rate between all the environmental variables, by 2-by-2 correlations. Low correlation rates, and logical coherence with the drivers they represent, were the two criterion used to select between 5 and 7 variables per driver.

Six runs of GLMs models were necessary to select, step by step among the 34 initial candidate variables, the eight most efficient variables that composed the distribution models. After each GLM run, the same methodology was used to make the selection. The next paragraph presents the criteria and methodology used to select the most efficient variables at each step, which were then introduced as candidates in the following GLM run. After each GLMs run, the significance of the variables was the first criterion analyzed before any consideration of explained deviance. Variables were considered as significant with a p -value < 0.05 .

Once the initial set of candidate variables was constructed, the development of species response equations implies to statistically select the most explicative and ecologically coherent ones. We chose to use generalized linear models to make this selection as efficient as possible.

3.2.3 Results

Selection methodology and variables weights

Results obtained after the third GLMs run are presented in figure 39, in terms of mean of concerned species and cumulative sum of variables weights, according to their first or last integration into the distribution model. All the selected variables are significant, but not equally representative of species response to environmental drivers. Therefore, their weights and occurrences were compared. As mentioned above, only variables that present a p-value lower than 5% and enter into the response of species observed in more than 50 relevés can be selected. The variables in figure 39 are thus significant and candidates to the next GLM run.

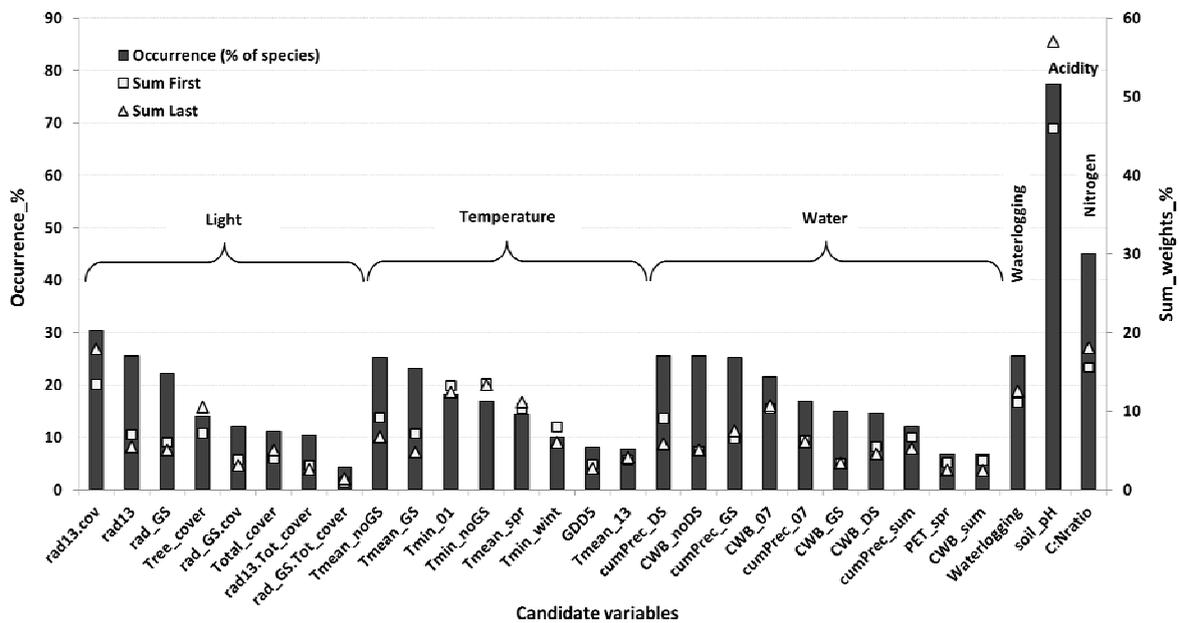


Figure 39 : Species occurrences and weights for the statistically significant variables, classified per environmental driver in a descending order of occurrence. The variables presented here are those selected after an intermediary GLM run. “Sum First” designs the cumulative weights of a variable when selected in the first position into the model. “Sum Last” designed the cumulative weights of the last variable selected into the model.

As they are the most representative variables of their respective drivers, and because they were also the only ones widely available for many sites in the EcoPlant database, soil pH and CN ratio were thus adopted in the really first steps of this calibration process. This is also the case for hydromorphy, since this qualitative variable is the only one available to estimate soil waterlogging. It is, in addition, significant.

Other environmental drivers (Water, Light and Temperature) will potentially be represented by more variables. The use of the Aurelhy database (Bénichou and Le Breton, 1987a) provides more available climatic variables for the selected calibration sites, as well as the EcoPlant database. New variables derived from monthly average values and computed at seasonal scales also participate in this potential diversity of candidate variables parameterize these three drivers.

As shown on figure 39, it is clear with these results that variables can obviously be rejected from the selection, based on their relative representativeness. All values of water relative variables, computed at the seasonal scale defined in a meteorological way, are significant. However, their representativeness through the number of concerned species, and their ability to explain model deviance seems to be very weak comparatively to other variables. In this selection step, variables cumPrec_sum, PET_spr, CWB_sum will be thus rejected from the selection.

Variables relative to temperature, also defined at seasonal scale in a meteorological point of view, were also rejected from the selection in regards to their own representativeness. While Tmean_spr shows relatively good deviance explanation, its occurrence in terms of species representativeness is much lower than the species representativeness of mean temperature computed on equivalent periods (i.e. beginning of the growing season). Differences in explained deviance using Tmean_spr or Tmean_GS, are not so important compared to the gains in species occurrence observed between mean temperatures estimated at a meteorological seasonal scale, and mean temperatures estimated at the growing season scale for example. Moreover, keeping both temperature variables was not necessary as they represent very similar environmental concepts. For this reason, variables defined at a more ecological time scale, showing better species occurrences, were promoted instead of more theoretical seasonal mean temperatures.

The method used to select candidate variables that sufficiently explain model deviance and can be re tested in the following GLMs run, consists in finding a good compromise between their representativeness and prediction capacity. One or two not explicative enough variables (relatively to others) per driver are thus rejected after each GLMs run.

In the first dataset originally set up (see paragraph 2.6.), and during the first runs of GLM, two kind of ecological variables could be distinguished: binding variables representing constraining environmental conditions (such as minimal temperature of the coldest month of the year), and more ecological variables settled at the growing season vegetation time scale. Two models (binding and ecological) were thus implemented and tested. Because the results

obtained with the two models were not so different in terms of species presence probability, results presented in this paper will focus on the binding model only. Moreover, the integration of extreme variables in the SDM approach brings a complete range of environmental conditions by including both favoring and inhibiting factors to species response.

Final set of variables and weights analysis

After six consecutive GLMs runs, the final set of explicative variables is established and formed by eight variables detailed in table XXVI. This distribution model can be qualified as “binding” model according to the extreme values it integrates, such as the minimal temperature of the coldest month (January), or the climatic water balance of the driest month (July).

Tableau XXVI : Table III: final variables composing the “binding” distribution model

Variable	Unit	Min. value	Mean value	Max. value
Tmin_01	°C	-10.2	-1.9	7.9
GDD_5	°C	496.4	1918	3994.65
Tree_cover	%	0	0.5	0.99
rad13	J.cm-2	199306.23	433293.07	669792.88
CWB_07	mm	-150.88	-51.98	67.59
Waterlogging	three classes	1	1.22	3
soil_pH		0	5.29	8.98
C:N([8:40])		8	15.3	40

The model performance was evaluated using the area under the receiver operating characteristic curve AUC (Fielding and Bell, 1997). For the 808 species distribution models calibrated with the final eight variables, we obtained a mean AUC of 0.92 from the calibration data set. The lowest performances were obtained for *Polypodium vulgare*, *Rhytidiadelphus triquetrus* and *Poa nemoralis* (with AUC values equal to 0.68, 0.7 and 0.71 respectively). The highest performances were obtained for *Genista scorpius* and *Portentilla verna* with an AUC higher than 0.99 for both species.

An analysis of each variable contribution in the complete model was done by considering the difference between AUC of the complete model and AUC of each variable considered independently. Importance of groups of variables was also analyzed following the same type of indicators, with the objective to characterize the main environmental drivers that are supposed to control species response. These results are presented in figures 40a and 40b.

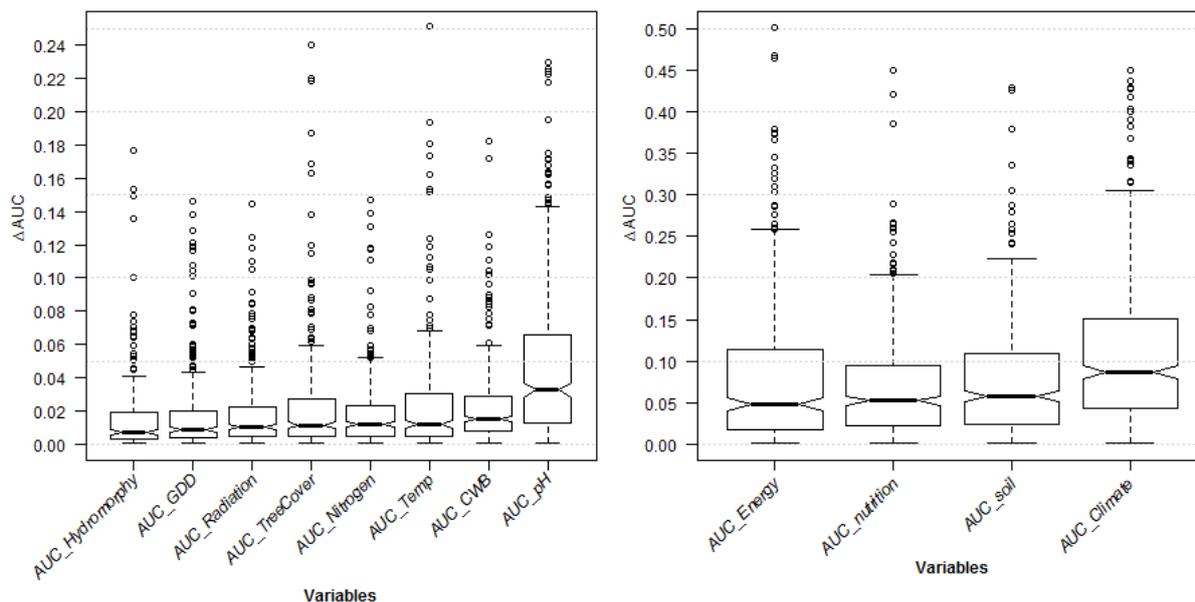


Figure 40 : Respective contribution of the single variable in the distribution models (a); groups of variables emphasizing main environmental drivers' contributions in the distribution models (b). Variables and groups are presented classified in an AUC increasing order.

Results presented on figure 40a consist in the difference between the AUC value obtained with the complete distribution model, and the AUC value of the considered variable. Low median values that range between 0.7% and 3.2% underlined that complete models, with ecological variables combination, are more efficient to predict species response to environmental conditions than variables considered independently. Thus, the consideration of associated interactions from different drivers let to better predict species response.

Although the variables contribution when considered alone is very low, differences between them can be observed even though they are not significant. Indeed, considering the totality of the 808 prediction models, pH and air temperature seem to better explain species response to environmental drivers than other variables.

The very low differences observed between the global model's AUC and each variable's AUC (generally higher than 90%) are not characterizing the absolute efficiency of variables on the species distribution model. High AUC values of variables considered independently argue in this sense. Indeed, low AUC differences are observed relatively from a variable to the others. This would mean that all variables present an important predictive capacity in species prediction modelling while considering them independently, but not sufficient in regards to the predictive capacity of a more complete model that takes into account combination of environmental drivers.

These observations are consistent with the comparisons of AUC values of groups of variables (Fig. 40b). The "nutrition" group integrates the C:Nratio variables and soil pH. The "energy"

group is composed by radiations, cover, minimal temperatures and GDD variables. The soil is taking into account hydromorphy, C:Nratio and soil pH. Finally, climate is composed by air temperature and climatic water balance. Comparisons of these four environmental variables groups AUCs underlined that even if no significant differences can be observed, soil and climate variables were about to explain a more important part of species distribution models. Even if many often used classical distribution models only consider climatic variables (because of their widespread availability) (Thuiller, 2013), this result demonstrates the importance of variables that are not strictly climatic ones. Therefore, these results are essential because they show that edaphic variables (in particular pH and C:N ratio) influence the occurrence of plant species etc...(Dubuis *et al.*, 2013) and need to be integrated in species distribution modelling. As shown in other studies (Coudun and Gégout, 2007; Piedallu *et al.*, 2016), the combination of energy, nutrition and soil conditions, and water availability in a single distribution model constitutes a significant progress in comparison with more traditional ecological modelling processes. Indeed, species distribution models that combine soil conditions and climatic variables contribute to explain the spatial variability of plant biodiversity at the regional scale. Nutrients and actual light are also environmental variables that should systematically be incorporated into SDMs (Mod *et al.*, 2016). Moreover, the multivariate analysis, applied on a large measured and sampled database, compiling a wide range of predictors recognized for their importance in plant ecology, complements expert judgements. By taking into account relationships between many variables and ecological drivers, they let to characterize plants responses according to measurable ecological gradients.

Justification of models homogeneity

With the aim of making results comparable between all the studied plant species, final SDM were established using the same 8 variables for all species. As a consequence, species responses were set up through pre-established distribution models, instead of using specific models adapted to species ecological characteristics. The species responses were thus easier to calculate and compare, even though such generic models can be less efficient than specific adapted ones to predict species response. To test the efficiency of each model type, statistical tests and correlations (AUC indicator) were then realized, in order to evaluate their own predictive capacity. Results are presented in figure 41.

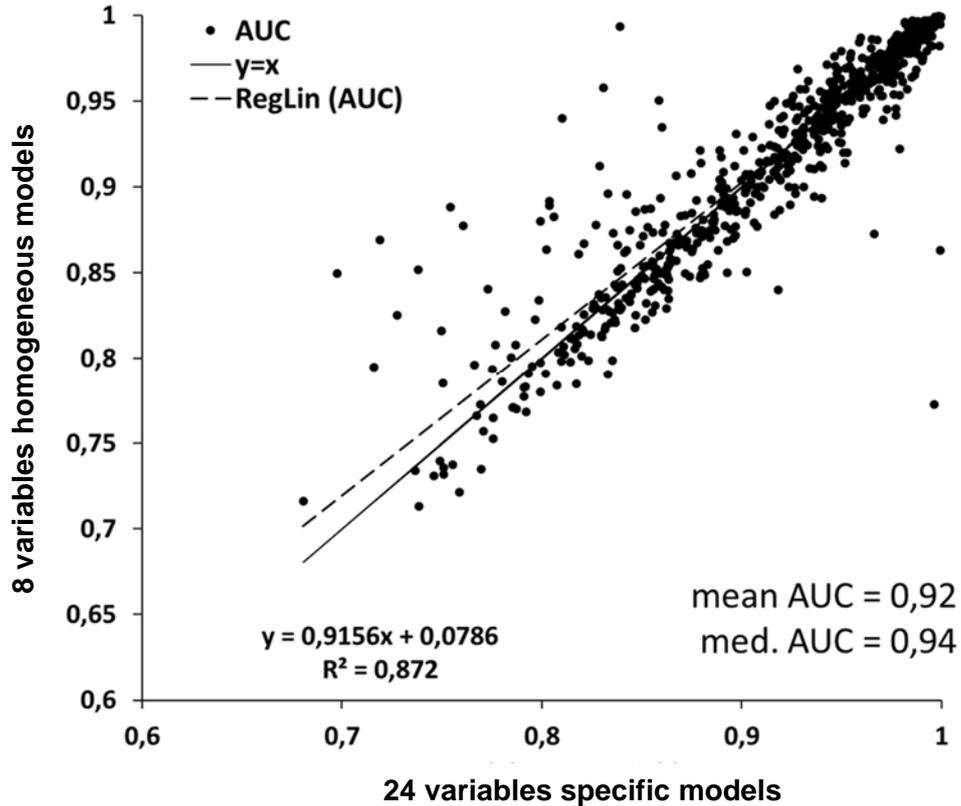


Figure 41 : Linear relationships between specific and homogeneous distribution models' AUC. Mean and median AUC values are similar for both models (0.92 and 0.94 respectively).

As specific models are adapted to each species characteristics, the number of explicative variables integrated into the model may change relatively to each species. An average of 5.7 variables were selected to establish each species response model.

The results show that in most cases, the correlation between homogeneous and specific AUC values is pretty good ($R^2=0.87$) and statistically significant ($p\text{-value} < 0.05$). This means that the same predictive capacity is obtained for both homogeneous and specific models. Consequently, these observations justify the choice of homogeneous distribution models with 8 variables for all the species. These results also show that it is sometimes possible to get better AUC values using homogeneous models compared to species specific models.

SDM applications: results at the species scale

Species response to environmental drivers analyzed through SDM is detailed for each variables in terms of niche amplitude and optimum presence probability along the ecological gradient. One application of SDM is thus the knowledge of species behaviors relatively to all tested variables.

Example for two species

Response curves were established for all the 808 species relatively to the eight environmental variables. As they can be used to characterize species ecological niche and compartments, the figure 42 presents the curve response of two different understory species: one mesophilic and nitrophilous species *Arum maculatum*, and one more oligotrophic and mountain species *Vaccinium myrtillus*.

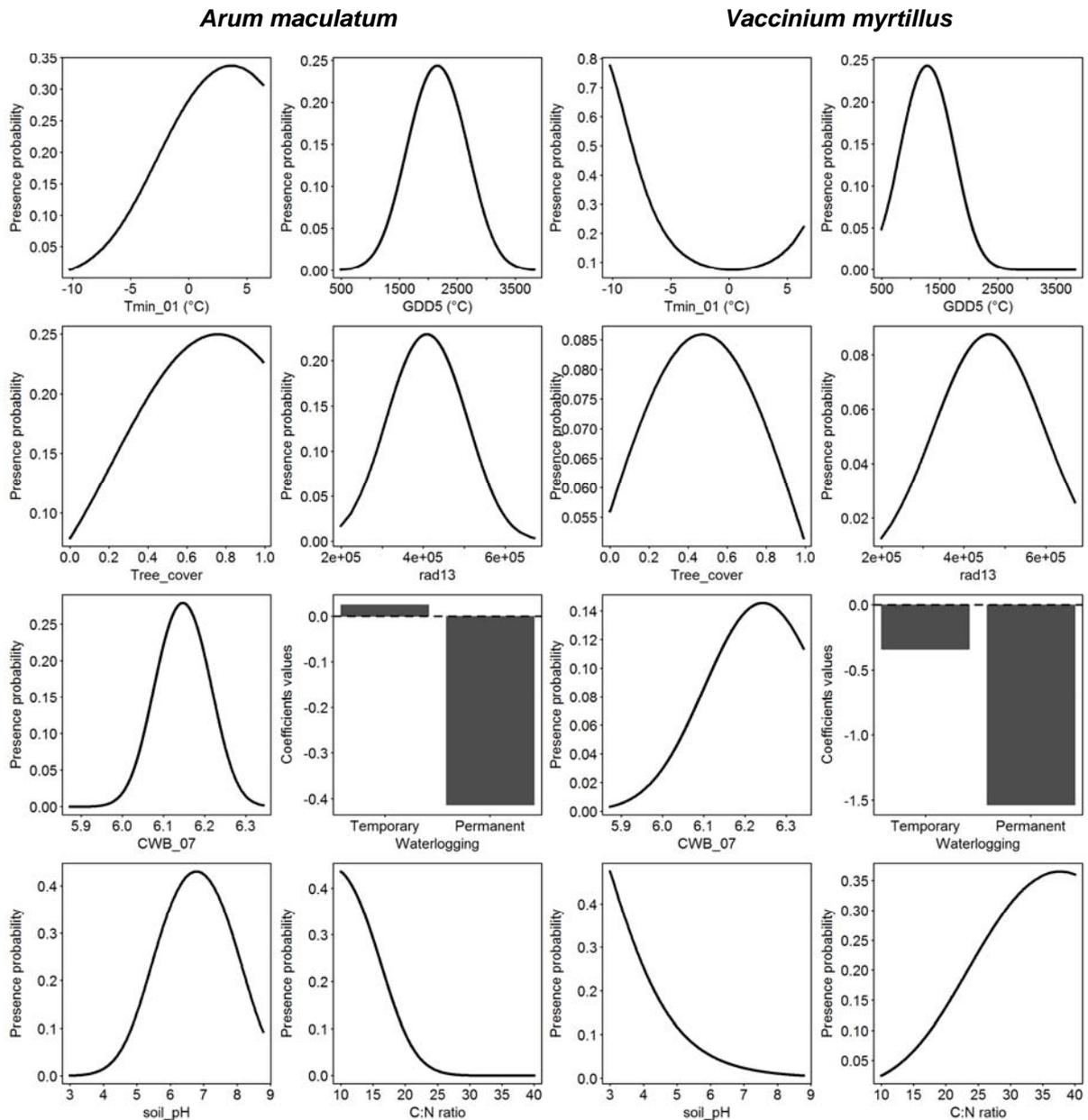


Figure 42 : Curves response of *Arum maculatum* (on the left) and *Vaccinium myrtillus* (on the right) relatively to the eight final variables of the species distribution model tested. As a qualitative variable, waterlogging is represented by histograms.

These two species curves response to the eight final variables of the distribution model show different trends according to the ecological gradients. *Vaccinium myrtillus* favors colder environments ($T_{min_01} < -5^{\circ}\text{C}$ and GDD5 ranges between 1000 and 1500), acidic sites ($\text{pH} < 5$), semi shade habitats (medium values of tree covers and total radiations), and low nitrogen nutrition habitats (C:N ratio > 25). The distribution model calibrated for *Vaccinium myrtillus* predict higher probability of presence in this poor nitrogen nutrient and acidic sites. These results are relevant with those obtained on the same species by Coudun *et al.* (2007).

On the contrary, *Arum maculatum* appeared to be more adapted to more neutral ($\text{pH} > 6$), high nitrogen nutrient (C:N ratio < 15), warmer ($T_{min_01} > 0^{\circ}\text{C}$ and GDD5 ranging between 1500 and 2500 GDDs) and shaded conditions (low impact of high trees cover percentage on presence probability).

In terms of hydromorphy, *Arum maculatum* was supposed to support a little bit more temporary waterlogged soils than *Vaccinium myrtillus*.

The inclusion of soil variables such as pH and C:N ratio into the SDM underlined the local filter role of soil in predicting species distribution. Although the inverse bell shaped response of *Vaccinium myrtillus* to pH reflects an important decrease of presence probabilities between pH values of 3 and 5.5, an appreciable stability for pH ranging between 5.5 and 8.5 values can be observed. This result, in combination with its high probability of presence observed in oligotrophic conditions, lets to predict a non-zero probability of presence of *V. myrtillus* in calcareous environments.

This kind of observations cannot be applied for *Arum maculatum* in poor nutrient sites conditions for example. Indeed, its inverse bell shaped response to C:N that is closed to zero from a value of 20 underlined, in combination with neutral pH conditions, a zero prediction of *A. maculatum* probability of presence in oligotrophic conditions.

The combination of climatic, edaphic and light variables in SDM, such as shown in these two different species example, allows to predict more accurately species probability of presence along various ecological gradients.

Response to all variables at the global species scale

The analysis of SDM results at the global species scale allows to determine species distribution on the gradients values for each variable (figure 43). In this figure are separated the species according to their response to the minimum values, the maximum values, the intermediate values of each variable, and also if they have a bimodal distribution. So-called bimodal species have been characterized through the form of their response curve. A species showing a maximum probability of presence at both extremities of the gradient, with a difference between

min and max values that does not exceed half of the optimum value, is considered as bimodal. Large amplitude species are all the other species that do not respond significantly to variables.

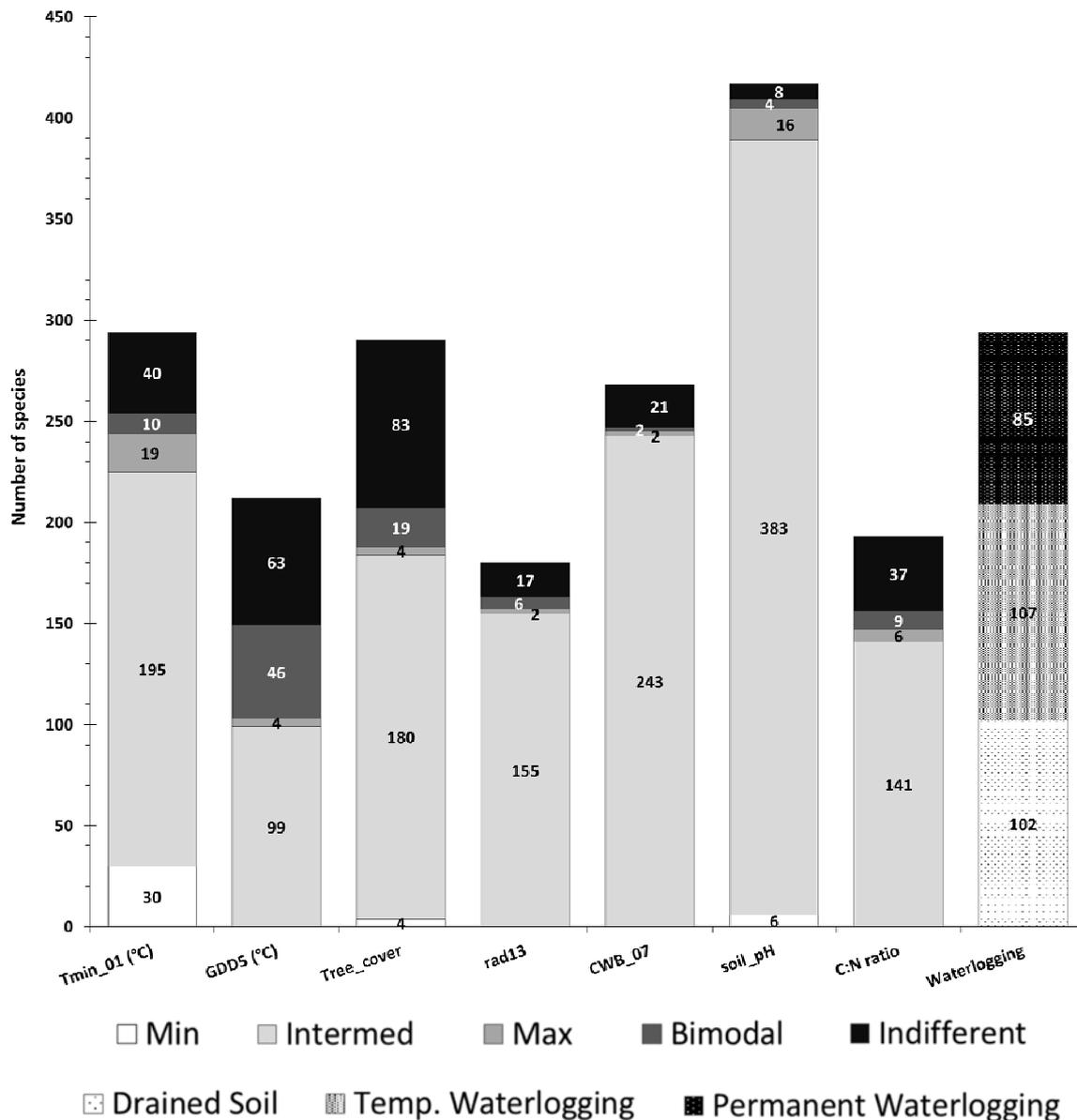


Figure 43 : Number of species that respond significantly to each of the eight final variables modelled in the SDM (among the 446 with an occurrence > 50). Each variable is divided into classes in which are indicated the number of species optimum values.

Limits of *Min*, *Max* and *Intermediate* classes were defined in relation with the average of species optimum values relatively to each variable (table XXVII).

Tableau XXVII : Limit values that define the *Min*, *Max* and *Intermediate* classes relatively to each variable (see table 3 for the units of each variable)

Classes	Min ≤	≤ Max
soil_pH	4	8
C:N ratio	10	40
CWB_07	5,9	6,3
Tmin_01	-8	4
Tree_cover	0,05	0,95
rad13	300000	600000

As the species response to waterlogging is analyzed through qualitative class, it remains possible that one species responds significantly to three classes. Thus, the distinction between the three classes is made considering the highest response coefficient in absolute value. For this reason, the total number of species that respond to waterlogging is higher than 446 in figure 42.

The higher number of species that respond significantly to variables are observed for pH, climatic variables (minimal temperature of January), and hydric variables (climatic water balance for the month of July and waterlogging). 43% of the 446 species with an occurrence up to 50 in EcoPlant respond to the C:N ratio value, when 93% of them respond to pH. These high proportion of species responding to edaphic variables show their great importance in forest species distribution modelling. This gives another example of the necessity to include them in the modelling process, as a majority of plant species is influence by these drivers.

Logically, a large majority of species that significantly respond to edaphic values are those requiring the best nutrient resources conditions. Indeed, many species respond to minimum and intermediate C:N values, as well as they respond in a larger proportion to intermediate and elevated values of pH.

Because the edaphic and climate environmental drivers considered in combination are very important in forest species distribution modelling (Dubuis *et al.*, 2013; Thuiller, 2013; Mod *et al.*, 2016; Piedallu *et al.*, 2016), a higher proportion of species responding favorably to soil (pH, C:N, hydromorphy) and climatic (Tmin_01, CWB_07) variables were expected. However, 65% and 40% of species are significantly influenced by tree cover and total radiation variables, respectively. This means that light driver indicators need also to be considered in the prediction of species distribution.

Results obtained with the SDM processes presented in this work show pretty good predicting efficiency at the scale of the entire list of modelled species.

SDM applications: prediction of oligotrophic species presence

A large majority of understory species analyzed in this study respond preferentially to the SDM for sites showing good nutrient conditions. However, only few species (between 3 and 11 % of the total species depending on the considered variables) respond significantly to the model in poor-nutrient sites conditions (i.e. optimum in max. C:N ratio class and in min. soil pH class). Nevertheless, most oligotrophic forest species prefer acidic soils (Diekmann, 2003) that are known to be sensitive to atmospheric nitrogen deposition. For this reason, this species distribution model capacity to predict oligotrophic species distribution was of interest in the context of biodiversity decline (Stevens *et al.*, 2004, 2010).

Characterization of oligotrophic species

Oligotrophic species successfully compete on sites with poor-nutrient conditions only (Hoffmann, 1998). It has been shown that these nutrient-poor conditions adapted species have decreased in cover at sites that experienced an exceedance of Nitrogen critical load due to eutrophication, while eutrophic species adapted to high nutrient availability conditions increased in cover (Dirnböck *et al.*, 2014). The species restricted to nutrient-poor sites are also especially endangered (Ellenberg, 1985, 1988; SRU, 1996) due to their high sensitivity to Nitrogen exceedances. Oligotrophic species could thus represent good markers for Nitrogen critical loads exceedances. They also could become interesting indicators to focus on in order to fix the critical limit of atmospheric nitrogen deposition on particular sites. This is considered today as a major concern for scientist community to elaborate powerful tools, which help to regulate atmospheric deposition over Europe (Posch *et al.*, 2001; Hettelingh *et al.*, 2007, 2008) and also over France (Probst and Leguëdois, 2008; Probst, Obeidy, *et al.*, 2015; Probst, Rizzetto, *et al.*, 2015). Consequently the availability of SDM to estimate oligotrophic species probability of presence appears very important.

For that purpose, a major question is: which criterion use to separate oligotrophic species from eutrophic species? In order to characterize species that grow up in poor-nutrient conditions sites, the soil Nitrogen availability and the C:N ratio were good candidates to fix a limit between oligotrophic and non-oligotrophic species.

The most common and popular indicator for studying species reaction to Nitrogen is probably the Ellenberg indicator. Oligotrophic plant species can be distinguished with N-Ellenberg indicator values ranging between 1 and 3 (Ellenberg *et al.*, 1992; Hoffmann, 1998; Dirnböck *et al.*, 2014). Even though this variable gives similar results to those obtained with C:N ratio, the N-Ellenberg indicator value let to better distinguish between hyper-acidophilus and acidophilus species (Gaudin, 2012). Nevertheless, because bio-indicated values are strongly linked to observed species on one site, the threshold to characterize oligotrophic species will be settled

using C:N ratio values. As it is hard to establish this limit using only species nutrition requirements (no clear C:N value based on species criterion found in the literature), the C:N threshold could be fixed considering the nature of the released nitrogen in the soil.

Above a C:N ratio value of 25 a microbial immobilization of nitrogen is observed, whereas the organic matter biodegradation released mineral nitrogen when $C:N < 25$ (Gundersen *et al.*, 1998). As explained by Stengel and Gelin (1998), microorganisms need to exploit another nitrogen source than the organic matter one for substrates with $C:N > 25$. In this case, there is less available mineral nitrogen assimilable for microflora, and micro-organisms are thus in competition with plants. Plants residues decomposition is thus only possible when the degradation of more complex products occurs elsewhere in the soil at C:N ratios lower to 25, and could release mineral nitrogen available for the microflora (Stengel and Gelin, 1998). The nitrification rate is also reported to increase significantly below C/N ratio equal to 24 – 27 (Kriebitzsch, 1978; McNulty *et al.*, 1991; Wilson and Emmett, 1999). Therefore, 25 appears to be a reasonable limit of C:N ratio values to separate poor-nutrient conditions adapted species from the rest of the flora.

This C:N ratio threshold equal to 25 is also well parameterized to characterize oligotrophic species according to the proportion of oligotrophic species into the whole list of observed species considered in this SDM study (cf. §3.2.2.).

Oligotrophic species presence probability and models validation

The distribution models prediction was thus analyzed through the particular case of oligotrophic species proportion among all the species analyzed. Figure 44 presents the percentage and number of observed and modelled oligotrophic species along the measured C:N ratio gradient. The correlation between observed and predicted proportion of oligotrophic species is also presented.

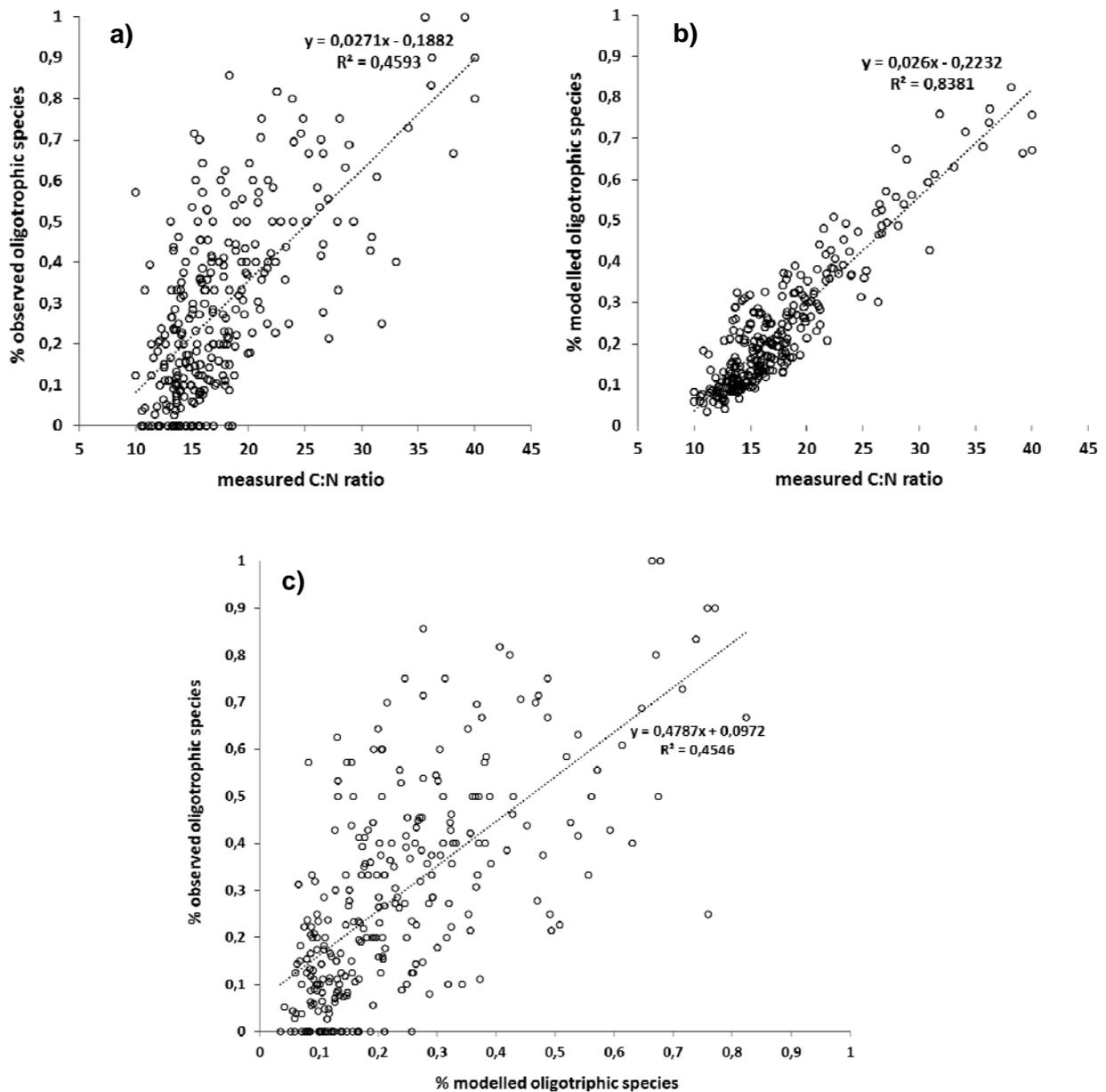


Figure 44 : The diagram (a) illustrates the proportion of observed oligotrophic species relatively to measured C:N ratio values. Validation of the species distribution models is presented through the prediction of oligotrophic species proportion relatively to measured C:N ratio values (b), and to observed oligotrophic species proportion (c) on the validation sites.

Diagrams presented in figure 44 are established in proportion of observed or predicted oligotrophic species in the studied species dataset. Trends of these species adapted to poor-nutrient conditions along the C:N ratio gradient are consistent with expected results. High significant correlations are observed between observed and modelled oligotrophic species (fig. 44c), between observed oligotrophic species and measured C:N ratio (fig. 44a), and between modelled oligotrophic species and measured C:N ratio (fig. 44b) (with adjusted R^2 respectively

equals to 0.45, 0.46, and 0.84). Same type of relationships between number of observed oligotrophic species, number of modelled oligotrophic species and measured C:N ratio, were also investigated (not presented here). Less significant correlations were observed between the number of observed or modelled oligotrophic species and measured C:N ratio (R^2 equals to 0.19 and 0.48, respectively). The relationship between modelled and observed oligotrophic species numbers indicated a weak but significant correlation (R^2 equals to 0.16). All these correlations are statistically significant as all the p-values are lower than the 5% threshold (p-values range between $2 \cdot e^{-16}$ and $2 \cdot e^{-4}$).

The best correlations are observed between modelled proportion of oligotrophic species and measured C:N ratio. Figure 43.b) shows a pretty trend with a proportion of oligotrophic species higher than 50% for C:N values ranging between 25 and 30. The same threshold of C:N ratio is observed on the proportion of observed species with more than 50% of oligotrophic species (figure 43.a). While comparing observed and modelled proportions of oligotrophic species, the species distribution models appear to slightly underestimate oligotrophic species presence probability. Indeed, an adjusted correlation coefficient very closed to 0.5 represents a good result for distribution models calibrated at the national scale because of the very specific character of the studied species and the small number of poor-nutrient condition sites in the validation dataset. The SDM capacity of predicting oligotrophic probability of presence is also another proof of the important need to take into account edaphic and soil characteristics variables in the modelling process. Although other specific models should be able to give the same kind of results, this study species distribution models take part into the very few ecological models (Brzeziecki *et al.*, 1993; Coudun and Gégout, 2006) that consider simultaneously climatic, edaphic, nutrition and light drivers. Moreover, these models are the only ones based on such a large measured ecological database for eight complementary environmental variables.

Since poor-nutrient conditions validation sites presenting substantial proportion of oligotrophic species are limited, these very sensitive sites should be preferentially identified in atmospheric Nitrogen deposition impacts studies.

Working with proportion of species let to get away from the number of species that is worse controlled into the distribution models. Indeed, results expressed in number of species were analyzed and show lower correlations between number of oligotrophic species (observed and predicted), and between number of oligotrophic species and C:N values. These correlations are almost twice as low as correlations with proportion of species, with respective R^2 equal to 0.2 and 0.48 for observed and modelled numbers of oligotrophic species. This difficulty to predict the number of species can be linked to the initial list of species used to validate the distribution models results. In order to compare homogeneous species datasets between

observed and modelled values, only species that were present in both observed and significant modelled datasets for this validation step were selected. Therefore, the modelled species were exactly the same as the observed ones they were compared to. Nevertheless, some observed species would be not significant when modelled, and significantly modelled species should be not observed in the validation sites.

This selection of initial list of analyzed species can be an explanation of the difficulties encountered to well predict the number of species on the validation sites.

The cloud of points observed in figures 44.a) and .b) is not totally lined up with the linear regression straight line because the C:N ratio is not the only variable influencing the species response. As mentioned above (§3.1.1.), species distribution predicted with complete models is influenced by a combination of the tested environmental drivers. Therefore, plants response through SDM cannot be analyzed as influenced by a unique variable considered independently, but by a complete model of environmental drivers. Therefore, the distribution of species probability of presence according to C:N ratio values does not perfectly follow the linear regression curve layout.

Although we focused on the oligotrophic species distribution in this last part, the global consideration of all the results obtained with SDM underlined that these distribution models are not only useful to predict the number or the proportion of some species, but also to estimate the floristic composition and the contribution of each species according to the analyzed sites characteristics.

As a consequence, they appear to be very well adapted for dynamic modelling of Nitrogen critical loads for French forest ecosystems. Coupled with a dynamic biogeochemical model, that let to estimate the evolution of soil parameters under various nitrogen deposition and climate change scenarios, such as the ForSAFE model (Wallman *et al.*, 2005; Belyazid, 2006; Sverdrup *et al.*, 2007), these ecological models will be used by the French National Focal Center to predict the evolution of forest ecosystems flora under global changing environmental conditions. This main objective fits into a global critical loads modelling project realized at the European scale and supported by the Coordination Center for Effects (CCE). Results relative to these species distribution models use to compute nitrogen critical loads will be published in a following article that will be submitted very soon.

3.2.4 Conclusion

This study showed the calibration and validation steps of accurate species distribution models, based on a large ecological measured database that sampled thousands of forested sites well spread on the whole French territory.

The present paper focused on the method adopted to develop, calibrate and validate SDM models, which can be used for spatialized application as ecological models in the dynamic coupled modelling process for critical loads, but also at a more ecological scale. One example is to predict with high accuracy the distribution of understory species based on observed and measured data. Although ecological distribution models already exist and can be used at local and regional scales, the main interest of this study is the quantity of data they were calibrated with, as well as the diversity of environmental variables they took into account.

New variables were introduced in this SDM that were not very common in generally used species distribution models found in the literature. This is a huge interest of using ecological database to calibrate the distribution models with both climatic and edaphic measured data. Indeed, the simultaneous study of the response of plant species or communities to both climatic and soil nutritional factors has rarely been performed. However, statistical results and relative weights of edaphic variables obtained through these SDM development demonstrate that soil factors are very important drivers of community composition, although they are often disregarded due to a lack of accurate data.

Considered climatic variables were chosen as they can introduce a notion of binding environmental conditions for plants growth. Whereas commonly used climatic variables concerned average temperature and precipitation data, these SDM integrated more specific variables that appeared to highly control plants growth. Among all the climatic candidates' variables, minimal temperature of January (Tmin_01) and climatic water balance of July, that is the driest one of the year, were selected thanks to their elevated weights. These two variables were estimated according to the growing season length calculated to the day on each sampled site. This was also true for the GDDs variable, which represents a more benefic effect of climate on plants growth. The resultant accuracy of this three climatic variables estimation, adapted to each site's growing period, participated in the interesting SDM validation results obtained.

The role of soil and its nutrients on plants growth and also on ecological models performance is thus one of the most predominant. This study showed that both climatic and edaphic variables such as pH and C:N ratio (among others) are important predictors to shape the distribution of forest tree species. As a consequence, soil pH and C:N ratio were introduced into this SDM process as edaphic variables. Given the number of measured samples originated from the EcoPlant database, the present study and SDM belong to the very few existing ones

based on the most numerous measured pH and C:N data. They also covered the totality of both pH and C:N ecological gradients, from the most acidic and poor-nutrient conditions site to the most basic and rich-nutrient conditions site.

This study also introduced a waterlogging variable into the SDM for French forest ecosystems, and showed the importance of hydromorphy weight into the models. Although temporary and permanent waterlogging were calculated using floristic inventories (i.e. bio-indicated values) in the very few studies taking this variable into account, this qualitative waterlogging variable used was based on measurements of oxydo-reduction stains rate and water table depth. For this reason, this study is the only one that takes into account such a large quantity of waterlogging measured data, making the significant contribution of hydromorphy in SDM more robust.

Species distribution light driver contribution was based on trees cover and yearly accumulation of radiations data. Thanks to the availability of both trees cover ocular estimation and measured abundance/dominance indices, a method based on classical statistic rules was applied to estimate the percentage of trees cover on all the studied sites. This method based on already published equations was calibrated and validated using measured data. The present study is thus one of the few studies that integrate in a complete species distribution model a well estimated cover variable simultaneously to other environmental variables. Therefore, the consideration of trees cover and light driver influence on species distribution opens new application fields in the domain of forest management and provides easily available data for forest managers to adapt their management.

All these new implemented variables influenced with a significant weight the species distribution models, and let to sensibly improve their predictive capacity. Indeed, SDM developed in this study contributes to better acknowledge species ecology as more species are predicted into favorable conditions environments, and to improve species optimums distribution and species ecology relatively to their affinity to light and waterlogging.

The SDM capacity to predict oligotrophic species probability of presence is another proof of the necessity to take into account edaphic and soil characteristics variables in the modelling process. Although other specific model are available to give the same kind of results, this study species distribution models take part into the very few ecological models that consider simultaneously climatic, edaphic, nutrition and light drivers. Moreover, these SDM are practically the only ones based on such a large measured ecological database for eight complementary environmental variables.

This SDM ability to predict oligotrophic species distribution according to environmental conditions is very important to achieve the main global objective of the project that is to couple ecological models with a biogeochemical one to simulate dynamically plants species response to global changing conditions. Due to their high sensitivity to nitrogen enrichment, poor-nutrient

conditions sites represent a privileged target for dynamic modelling of Nitrogen critical loads. This SDM results are thus representing a significant advance in species distribution modelling which general objective is, in our particular case, the dynamic estimation of nitrogen critical loads on French forest ecosystems.

References

- Araújo, M.B., Peterson, A.T. 2012. Uses and misuses of bioclimatic envelope modeling. *Ecology* 93: 1527–1539.
- Araújo, M.B., Williams, P.H., Fuller, R.J. 2002. Dynamics of Extinction and the Selection of Nature Reserves. *Proceedings: Biological Sciences* 269: 1971–1980.
- Archaux, F., Boulanger, V., Camaret, S., Corcket, E., Dupouey, J.L., Forgeard, F., Heuzé, P. et al. 2009. *RENECOFOR - Dix ans de suivi de la végétation forestière : avancées méthodologiques et évolution temporelle de la flore (1994/95-2005)*. ONF. Office National des Forêts, Direction Technique et Commerciale Bois, 978 - 2 - 84207 - 339 - 8, 456 p.
- Austin, M.P., Cawsey, E.M., Baker, B.L., Yialeloglou, M.M., Grice, D.J., Briggs, S.V. 2000. Predicted Vegetation Cover in the Central Lachlan Region : Final Report Project AA 1368.97.
- Austin, M.P., Van Niel, K.P. 2011. Improving species distribution models for climate change studies: variable selection and scale. *Journal of Biogeography* 38: 1–8.
- Azevedo, L.B., van Zelm, R., Hendriks, A.J., Bobbink, R., Huijbregts, M.A.J. 2013. Global assessment of the effects of terrestrial acidification on plant species richness. *Environmental Pollution* 174: 10–15.
- Baize, D., sol, A. française pour l'étude du, Girard, M.-C. 2009. *Référentiel pédologique 2008*. Editions Quae.
- Beauregard, F., Blois, S. de. 2014. Beyond a Climate-Centric View of Plant Distribution: Edaphic Variables Add Value to Distribution Models. *PLOS ONE* 9: e92642.
- Belyazid, S. 2006. *Dynamic modelling of biogeochemical processes in forest ecosystems*. Thesis. Department of Chemical Engineering Lund University.
- Belyazid, S., Kurz, D., Braun, S., Sverdrup, H., Rihm, B., Hettelingh, J.-P. 2011. A dynamic modelling approach for estimating critical loads of nitrogen based on plant community changes under a changing climate. *Environmental Pollution (Barking, Essex: 1987)* 159: 789–801.
- Bénichou, P., Le Breton, O. 1987a. AURELHY : une méthode d'analyse utilisant le relief pour les besoins de l'hydrométéorologie. In Journées Hydrologiques de l'ORSTOM à Montpellier, 2., Montpellier (FRA), 1986/09/16-17 (ed.), *Deuxièmes journées hydrologiques de l'ORSTOM à Montpellier*, Colloques et Séminaires, pp. 299–304. ORSTOM, Paris.

- Bénichou, P., Le Breton, O. 1987b. Prise en compte de la topographie pour la cartographie des champs pluviométriques statistiques. *La Météorologie*.
- Bertrand, R., Perez, V., Gégout, J.-C. 2012. Disregarding the edaphic dimension in species distribution models leads to the omission of crucial spatial information under climate change: the case of *Quercus pubescens* in France. *Global Change Biology* 18: 2648–2660.
- Bobbink, R., Hicks, K., Galloway, J., Spranger, T., Alkemade, R., Ashmore, M., Bustamante, M. et al. 2010. Global assessment of nitrogen deposition effects on terrestrial plant diversity: a synthesis. *Ecological Applications* 20: 30–59.
- Braak, C.J.F. ter, Looman, C.W.N. 1986. Weighted Averaging, Logistic Regression and the Gaussian Response Model. *Vegetatio* 65: 3–11.
- Braun-Blanquet, J., Roussine, N., Nègre, R., Emberger, L. 1951. *Les Groupements végétaux de la France méditerranéenne*. Service de la carte des groupements végétaux (ed.), CNRS, France.
- Brzeziecki, B., Kienast, F., Wildi, O. 1993. A simulated map of the potential natural forest vegetation of Switzerland. *Journal of Vegetation Science* 4: 499–508.
- Butler, S.M., Melillo, J.M., Johnson, J.E., Mohan, J., Steudler, P.A., Lux, H., Burrows, E. et al. 2012. Soil warming alters nitrogen cycling in a New England forest: implications for ecosystem function and structure. *Oecologia* 168: 819–828.
- Camaret, S. 2004. *Suivi de la composition floristique des parcelles du réseau (1994/95 - 2000) et élaboration d'un programme d'assurance qualité intensif*. Office National des Forêts, Direction Technique.
- Chytrý, M., Pyšek, P., Tichý, L., Knollová, I., Danihelka, J. 2005. Invasions by alien plants in the Czech Republic: A quantitative assessment across habitats. *Preslia* 339–354.
- Coudun, C. 2005. *Approche quantitative de la réponse écologique des espèces végétales forestières à l'échelle de la France*. ENGREF.
- Coudun, C., Gégout, J.C. 2007. Quantitative prediction of the distribution and abundance of *Vaccinium myrtillus* with climatic and edaphic factors. *Journal of Vegetation Science* 18: 517–524.
- Coudun, C., Gégout, J.C. 2006. The derivation of species response curves with Gaussian logistic regression is sensitive to sampling intensity and curve characteristics. *Ecological Modelling* 199: 164–175.
- Coudun, C., Gégout, J.-C., Piedallu, C., Rameau, J.-C. 2006. Soil nutritional factors improve models of plant species distribution: an illustration with *Acer campestre* (L.) in France. *Journal of Biogeography* 33: 1750–1763.
- Crabbe, R.A., Dash, J., Rodriguez-Galiano, V.F., Janous, D., Pavelka, M., Marek, M.V. 2016. Extreme warm temperatures alter forest phenology and productivity in Europe. *Science of the Total Environment* 563: 486–495.
- Diekmann, M. 2003. Species indicator values as an important tool in applied plant ecology – a review. *Basic and Applied Ecology* 4: 493–506.

- Diekmann, M., Lawesson, J. 1999. Shifts in ecological behaviour of herbaceous forest species along a transect from northern central to North Europe. *Folia Geobotanica* 34: 127–141.
- Diniz-Filho, J.A.F., Bini, L.M., Hawkins, B.A. 2003. Spatial autocorrelation and red herrings in geographical ecology. *Global Ecology and Biogeography* 12: 53–64.
- Dirnböck, T., Dullinger, S. 2004. Habitat Distribution Models, Spatial Autocorrelation, Functional Traits and Dispersal Capacity of Alpine Plant Species. *Journal of Vegetation Science* 15: 77–84.
- Dirnböck, T., Dullinger, S., Grabherr, G. 2003. A regional impact assessment of climate and land-use change on alpine vegetation. *Journal of Biogeography* 30: 401–417.
- Dirnböck, T., Grandin, U., Bernhardt-Römermann, M., Beudert, B., Canullo, R., Forsius, M., Grabner, M.-T. et al. 2014. Forest floor vegetation response to nitrogen deposition in Europe. *Global Change Biology* 20: 429–440.
- van Dobben, H., de Vries, W. 2010. Relation between forest vegetation, atmospheric deposition and site conditions at regional and European scales. *Environmental Pollution* 158: 921–933.
- Dormann, C.F., Elith, J., Bacher, S., Buchmann, C., Carl, G., Carré, G., Marquéz, J.R.G. et al. 2013. Collinearity: a review of methods to deal with it and a simulation study evaluating their performance. *Ecography* 36: 27–46.
- Dubuis, A., Giovanettina, S., Pellissier, L., Pottier, J., Vittoz, P., Guisan, A. 2013. Improving the prediction of plant species distribution and community composition by adding edaphic to topo-climatic variables. *Journal of Vegetation Science* 24: 593–606.
- Ellenberg, H. 1988. *Vegetation Ecology of Central Europe*. Cambridge University Press.
- Ellenberg, H. 1985. Veränderungen der Flora Mitteleuropas unter dem Einfluss von Düngung und Immissionen. *Schweizerische Zeitschrift für Forstwesen = Journal Forestier Suisse*.
- Ellenberg, H., Weber, H.E., Düll, R., Wirth, V., Werner, W., Paulissen, D. 1992. Zeigerwerte von Pflanzen in Mitteleuropa. *Scripta Geobotanica* 18: 1–248.
- Elzinga, C.L., Salzer, D.W., Willoughby, J.W. 1998. *Measuring & monitoring plant populations*. U.S. Bureau of Land Management Papares.
- EP. 1996. L'Europe et la Forêt - Section V.11.2. *European Parliament*. Available in: http://www.europarl.europa.eu/workingpapers/agri/s5-11-2_fr.htm#l4-9 [Accessed June 13, 2017].
- Epstein, E., Bloom, A.J. 2004. *Mineral Nutrition of Plants: Principles and Perspectives*. Sinauer.
- Fielding, A.H., Bell, J.F. 1997. A review of methods for the assessment of prediction errors in conservation presence/absence models. *Environmental Conservation* 24: 38–49.
- Fischer, H.S. 2015. On the combination of species cover values from different vegetation layers. *Applied Vegetation Science* 18: 169–170.

- Galloway, J.N., Aber, J.D., Erisman, J.W., Seitzinger, S.P., Howarth, R.W., Cowling, E.B., Cosby, B.J. 2003. The nitrogen cascade. *Bioscience* 53: 341–356.
- Gaudin, S. 2012. Apports des bases de données de valeurs indicatrices pour la validation et l'amélioration de groupes d'espèces indicatrices forestières. *Bull. Soc. Sci. nat. Reims* 26: 3–16.
- Gaudio, N., Belyazid, S., Gendre, X., Mansat, A., Nicolas, M., Rizzetto, S., Sverdrup, H., Probst, A. 2015. Combined effect of atmospheric nitrogen deposition and climate change on temperate forest soil biogeochemistry: A modeling approach. *Ecological Modelling* 306: 24–34.
- Gégout, J.C. 2001. Création d'une base de données phytoécologiques pour déterminer l'autécologie des espèces de la flore forestières de France. *Revue Forestière Française* LIII: 397–403.
- Gégout, J.C., Coudun, C., Bailly, G., Jabiol, B. 2005. EcoPlant: A forest site database linking floristic data with soil and climate variables. *Journal of Vegetation Science* 16: 257–260.
- Gégout, J.C., Hervé, J.C., Houllier, F., Pierrat, J.C. 2003. Prediction of forest soil nutrient status using vegetation. *Journal of Vegetation Science* 14: 55–62.
- Gégout, J.-C., Pierrat, J.-C. 1998. L'autécologie des espèces végétales : Une approche par régression non paramétrique. *Ecologie* 29: 473–482.
- Gilliam, F.S. 2006. Response of the herbaceous layer of forest ecosystems to excess nitrogen deposition. *Journal of Ecology* 94: 1176–1191.
- Guisan, A., Thuiller, W. 2005. Predicting species distribution: offering more than simple habitat models. *Ecology Letters* 8: 993–1009.
- Guisan, A., Weiss, S.W., Weiss, A.A., Weiss, S.B., Weiss, A.D., Weiss, S., Weiss, A. et al. 1999. GLM versus CCA spatial modeling of plant species distribution.
- Gundersen, P., Callesen, I., de Vries, W. 1998. Nitrate leaching in forest ecosystems is related to forest floor C/N ratios. *Environmental Pollution* 102: 403–407.
- Gutiñas, M.E., Leirós, M.C., Trasar-Cepeda, C., Gil-Sotres, F. 2012. Effects of moisture and temperature on net soil nitrogen mineralization: A laboratory study. *European Journal of Soil Biology* 48: 73–80.
- Helm, D.J., Mead, B.R. 2004. Reproducibility of vegetation cover estimates in south-central Alaska forests. *Journal of Vegetation Science* 15: 33–40.
- Hettelingh, J.P., Posch, M., De Smet, P.A.M. 2001. Multi-effect critical loads used in multi-pollutant reduction agreements in Europe. *Water Air and Soil Pollution* 130: 1133–1138.
- Hettelingh, J.P., Posch, M., Slootweg, J. 2008. *Critical load, dynamic modelling and impact assessment in Europe. CCE status report 2008.*
- Hettelingh, J.-P., Posch, M., Slootweg, J., Reinds, G., Spranger, T., Tarrason, L. 2007. Critical loads and dynamic modelling to assess european areas at risk of acidification and eutrophication. *Water, Air, & Soil Pollution: Focus* 7: 379–384.

- Hoffmann, J. 1998. Assessing the effects of environmental changes in a landscape by means of ecological characteristics of plant species. *Landscape and Urban Planning* 41: 239–248.
- INRA. 2011. Laboratoire d'Analyse des Sols d'Arras - SOL-0501: pH Eau. *Laboratoire d'Analyses des Sols d'Arras*. Available in: <https://www6.npc.inra.fr/las/Methodes-d-analyse/Sols/05.-pH-Calcaire/SOL-0501-pH-Eau> [Accessed July 28, 2017].
- Jonard, M., Legout, A., Nicolas, M., Dambrine, E., Nys, C., Ulrich, E., van der Perre, R., Ponette, Q. 2012. Deterioration of Norway spruce vitality despite a sharp decline in acid deposition: a long-term integrated perspective. *Global Change Biology* 18: 711–725.
- Klimeš, L. 2003. Scale-dependent variation in visual estimates of grassland plant cover. *Journal of Vegetation Science* 14: 815–821.
- Kramer, K., Leinonen, I., Loustau, D. 2000. The importance of phenology for the evaluation of impact of climate change on growth of boreal, temperate and Mediterranean forests ecosystems: an overview. *International Journal of Biometeorology* 44: 67–75.
- Kriebitzsch, W.U. 1978. Scripta Geobotanica n°14. Stickstoffnachlieferung in sauren Waldböden Nordwestdeutschlands [Nitrogen supply in acid forest soils of north-west Germany]. Available in: <http://www.cbn-alpin-biblio.fr/Record.htm?idlist=2&record=19185837124919030199> [Accessed August 11, 2017].
- Krupa, S.V. 2003. Effects of atmospheric ammonia (NH₃) on terrestrial vegetation: a review. *Environmental Pollution* 124: 179–221.
- Marage, D., Gegout, J.-C. 2009. Importance of soil nutrients in the distribution of forest communities on a large geographical scale. *Global Ecology and Biogeography* 18: 88–97.
- Mathieu, C., Lozet, J. 2011. *Dictionnaire encyclopédique de science du sol: avec index anglais-français*. Lavoisier.
- McNulty, S.G., Aber, J.D., Boone, R.D. 1991. Spatial Changes in Forest Floor and Foliar Chemistry of Spruce-Fir Forests across New England. *Biogeochemistry* 14: 13–29.
- Menzel, A., Fabian, P. 1999. Growing season extended in Europe. *Nature* 397: 659–659.
- Mod, H.K., Scherrer, D., Luoto, M., Guisan, A. 2016. What we use is not what we know: environmental predictors in plant distribution models. *Journal of Vegetation Science* 27: 1308–1322.
- Paletto, A., Tosi, V. 2009. Forest canopy cover and canopy closure: comparison of assessment techniques. *European Journal of Forest Research* 128: 265–272.
- Pärtel, M. 2002. Local Plant Diversity Patterns and Evolutionary History at the Regional Scale. *Ecology* 83: 2361–2366.
- Pearson, R.G., Dawson, T.P. 2003. Predicting the impacts of climate change on the distribution of species: are bioclimate envelope models useful? *Global Ecology and Biogeography* 12: 361–371.
- Perronnet, A. France métropolitaine. *Tela Botanica*. Available in: <http://www.tela-botanica.org/bdtfx-nn-41756-synthese> [Accessed July 15, 2017].

- Piedallu, C., Gegout, J. 2008. Efficient assessment of topographic solar radiation to improve plant distribution models. *Agricultural and Forest Meteorology* 148: 1696–1706.
- Piedallu, C., Gégout, J.-C. 2007. Multiscale computation of solar radiation for predictive vegetation modelling. *Annals of Forest Science* 64: 899–909.
- Piedallu, C., Gegout, J.-C., Lebourgeois, F., Seynave, I. 2016. Soil aeration, water deficit, nitrogen availability, acidity and temperature all contribute to shaping tree species distribution in temperate forests. *Journal of Vegetation Science* 27: 387–399.
- Pinto, P., Gégout, J.-C., Hervé, J.-C., Dhote, J.-F. 2007. Changes in environmental controls on the growth of *Abies alba* Mill. in the Vosges Mountains, north-eastern France, during the 20th century. *Global Ecology and Biogeography* 16: 472–484.
- Posch, M., Hettelingh, J.P., De Smet, P.A.M. 2001. Characterization of critical load exceedances in Europe. *Water Air and Soil Pollution* 130: 1139–1144.
- Probst, A., Leguédois, S. 2008. French NFC Report. In Hettelingh, J.-P., Slootweg, J., Posch, M. (eds.), *Critical load, dynamic modelling and impact assessment in Europe: CCE Status Report 2008*, pp. 133–140. Coordination Center for Effects, Bilthoven, Netherlands.
- Probst, A., Obeidy, C., Gaudio, N., Belyazid, S., Gégout, J.-C., Alard, D., Corcket, E. et al. 2015. Evaluation of plant-responses to atmospheric nitrogen deposition in France using integrated soil-vegetation models. In de Vries, W., Hettelingh, J.-P., Posch, M. (eds.), *Critical Loads and Dynamic Risk Assessments: Nitrogen, Acidity and Metals in Terrestrial and Aquatic Ecosystems.*, pp. 359–379. Springer, Dordrecht, Netherlands.
- Probst, A., Rizzetto, S., Mansat, A. 2015. French NFC Report. In Slootweg, J., Posch, M., Hettelingh, J.-P. (eds.), *Modelling and MApping the impacts of Atmospheric Deposition of Nitrogen and Sulfur. CCE Status Report 2015*, pp. 81–94. Zagreb, Croatia.
- Rameau, J.-C., Mansion, D., Dumé, G., Lecoïnte, A., Timbal, J., Dupont, P., Keller, R. 2008. *Flore forestière française: Guide écologique illustré, Tome 2, Montagnes*. Institut pour le développement forestier, Paris.
- Rizzetto, S., Belyazid, S., Gegout, J.-C., Nicolas, M., Alard, D., Corcket, E., Gaudio, N. et al. 2016. Modelling the impact of climate change and atmospheric N deposition on French forests biodiversity. *Environmental Pollution* 213: 1016–1027.
- Rustad, L.E., Campbell, J.L., Marion, G.M., Norby, R.J., Mitchell, M.J., Hartley, A.E., Cornelissen, J.H.C., Gurevitch, J. 2001. A meta-analysis of the response of soil respiration, net nitrogen mineralization, and aboveground plant growth to experimental ecosystem warming. *Oecologia* 126: 543–562.
- Salisbury, E.J. 1920. The significance of the calcicolous habit. *Journal of Ecology* 8: 202–215.
- de Schrijver, A., Verheyen, K., Mertens, J., Staelens, J., Wuyts, K., Muys, B. 2008. Nitrogen saturation and net ecosystem production. *Nature* 451: .
- Smith, A.D. 1944. A Study of the Reliability of Range Vegetation Estimates. *Ecology* 25: 441–448.
- Sparks, T.H., Menzel, A. 2002. Observed changes in seasons: an overview. *International Journal of Climatology* 22: 1715–1725.

- SRU, (Rat von Sachverständigen für Umweltfragen). 1996. Umweltgutachten, Metzler-Poeschel, Stuttgart.
- Stengel, P., Gelin, S. 1998. *Sol : interface fragile*. Editions Quae.
- Stevens, C.J., Dise, N.B., Mountford, J.O., Gowing, D.J. 2004. Impact of Nitrogen Deposition on the Species Richness of Grasslands. *Science* 303: 1876–1879.
- Stevens, C.J., Dupre, C., Dorland, E., Gaudnik, C., Gowing, D.J.G., Bleeker, A., Diekmann, M. et al. 2010. Nitrogen deposition threatens species richness of grasslands across Europe. *Environmental Pollution* 158: 2940–2945.
- Stockwell, D.R.B., Peterson, A.T. 2002. Effects of sample size on accuracy of species distribution models. *Ecological Modelling* 148: 1–13.
- Sutton, M.A., Oenema, O., Erisman, J.W., Leip, A., van Grinsven, H., Winiwarter, W. 2011. Too much of a good thing. *Nature* 472: 159–161.
- Sverdrup, H., Belyazid, S., Nihlgard, B., Ericson, L. 2007. Modelling change in ground vegetation response to acid and nitrogen pollution, climate change and forest management at in Sweden 1500-2100 A.D. *Water Air Soil Pollution: Focus* 7: 163–179.
- Sverdrup, H., McDonnell, T.C., Sullivan, T.J., Nihlgard, B., Belyazid, S., Rihm, B., Porter, E. et al. 2012. Testing the feasibility of using the ForSAFE-VEG model to map the critical load of nitrogen to protect plant biodiversity in the Rocky Mountains region, USA. *Water Air and Soil Pollution* 223: 371–387.
- Thuiller, W. 2013. On the importance of edaphic variables to predict plant species distributions – limits and prospects. *Journal of Vegetation Science* 24: 591–592.
- Thuiller, W., Albert, C., Araújo, M.B., Berry, P.M., Cabeza, M., Guisan, A., Hickler, T. et al. 2008. Predicting global change impacts on plant species' distributions: Future challenges. *Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics* 9: 137–152.
- Ulrich, E. 1995. Le réseau RENECOFOR : objectifs et réalisation. *Revue forestière française* XLVII: 107–124.
- Ulrich, E., Lanier, M. 1996. *Notice de présentation du Réseau National de suivi à long terme des écosystèmes Forestiers*. Office National des Forêts, Département des Recherches Techniques.
- Vitasse, Y., Porté, A.J., Kremer, A., Michalet, R., Delzon, S. 2009. Responses of canopy duration to temperature changes in four temperate tree species: relative contributions of spring and autumn leaf phenology. *Oecologia* 161: 187–198.
- de Vries, W., Kros, H., Reinds, G.J., Wamelink, W., van Dobben, H., Bobbink, R., Emmet, B. et al. 2007. *Developments in deriving critical limits and modelling critical loads of nitrogen for terrestrial ecosystems in Europe*.
- de Vries, W., Posch, M. 2011. Modelling the impact of nitrogen deposition, climate change and nutrient limitations on tree carbon sequestration in Europe for the period 1900-2050. *Environmental Pollution* 159: 2289–2299.
- de Vries, W., Wamelink, G.W.W., van Dobben, H., Kros, J., Reinds, G.J., Mol-Dukstra, J.P., Smart, S.M. et al. 2010. Use of dynamic soil-vegetation models to assess impacts of

nitrogen deposition on plant species composition: an overview. *Ecological Applications* 20: 60–79.

Wallman, P., Svensson, M.G.E., Sverdrup, H., Belyazid, S. 2005. ForSAFE - An integrated process-oriented forest model for long-term sustainability assessments. *Forest Ecology and Management* 207: 19–36.

Wamelink, G.W.W., Wieggers, H.J.J., Reinds, G.J., Kros, J., Mol-Dijkstra, J.P., van Oijen, M., de Vries, W. 2009. Modelling impacts of changes in carbon dioxide concentration, climate and nitrogen deposition on carbon sequestration by European forests and forest soils. *Forest Ecology and Management* 258: 1794–1805.

Wilson, E.J., Emmett, B.A. 1999. Factors Influencing Nitrogen Saturation in Forest Ecosystems: Advances in Our Understanding Since the Mid 1980s. In *The Impact of Nitrogen Deposition on Natural and Semi-Natural Ecosystems*, Environmental Pollution, pp. 123–152. Springer, Dordrecht.

3.3. Conclusion

Le principal objectif de la calibration des modèles de distribution présentée dans cet article consistait à dépasser les difficultés de calibration de la réponse des espèces végétales françaises, telles qu'elles ont été rencontrées avec le modèle VEG (cf. paragraphe 3 de ce chapitre). Pour rappel, la finalité de cette étude a toujours été de modéliser la réponse dynamique des espèces forestières de sous-étage à des changements globaux de conditions environnementales. La calibration des modèles de distribution à partir de données mesurées à l'échelle de la France permet donc de s'affranchir d'un problème de disponibilité des données ou d'utiliser des données issues d'une évaluation à dire d'experts. Une calibration à grande échelle (territoire) permet ainsi de déterminer de manière fiable les valeurs optimales des facteurs environnementaux étudiés relativement à chaque espèce, et ce indépendamment des conditions rencontrées sur les sites d'études. L'utilisation de GLM dans l'établissement des modèles de distribution d'espèces permet enfin de garantir la robustesse de l'approche de modélisation.

La modélisation de la réponse des espèces aux conditions environnementales a montré que la prise en compte simultanée de variables climatiques, édaphiques, de disponibilité en eau et de nutrition est indispensable à l'obtention d'une réponse complète. Huit variables constituent donc ces SDM, parmi lesquelles les plus influentes sur la distribution des espèces sont le pH et la nutrition azotée. La disponibilité de milliers de descriptions de profils de sol a permis d'étudier la réponse des espèces selon trois classes d'hydromorphie, l'intensité et la durée d'engorgement du sol étant également des facteurs très influents sur la distribution des espèces.

La notion de modélisation couplée implique que les différents modules « communiquent » entre eux. De fait, les résultats simulés par le module biogéochimique ForSAFE doivent être de même nature et de même type que les données d'entrée des modèles de distribution. Une homogénéisation des variables communes aux deux modules est nécessaire pour assurer la fiabilité du couplage. Celle-ci fait l'objet du paragraphe suivant.

4. Couplage entre le modèle ForSAFE et les modèles de distribution

Les paramètres biogéochimiques du sol influant sur la distribution des espèces végétales sont intégrés comme données d'entrée aux modèles écologiques. La modélisation dynamique par le modèle ForSAFE permet de prédire leurs variations dans le temps en fonction de différents scénarios de changement climatique et de dépôts atmosphériques.

4.1. Variables et nécessité d'homogénéisation

L'étude présentée dans la partie précédente a montré que les deux principales variables influençant la distribution des espèces végétales sont le pH et la nutrition azotée. Les valeurs de pH et de concentration en azote en sortie du modèle biogéochimique ForSAFE sont relatives à la solution du sol. Or, l'instrumentation de sites d'études dans le but d'échantillonner la solution du sol nécessite des moyens importants en matériel et en personnel, l'intérêt étant de disposer de chroniques complètes établies à partir de suivis réguliers des placettes. La mise en place d'un tel suivi est donc quasi-impossible à grande échelle, sur plusieurs milliers de sites par exemple.

Un des objectifs recherchés lors de la mise en place de la base EcoPlant était de disposer d'informations floristiques, édaphiques et climatiques complètes sur un même site, à partir d'observations au cours desquelles une attention toute particulière était portée à l'information pédologique (description très précise de profils et d'horizons de sols, analyses physico-chimiques d'échantillons de sol) (Coudun, 2005). Les variables stockées dans la base sont issues de diverses études indépendantes. Elles ont donc été standardisées pour permettre l'intégration de données en provenance de différentes sources. Les protocoles d'acquisition de données mis en place pour les études les plus récentes, qui concernent par exemple les méthodes d'analyses de sol et sont décrits dans Gégout and Jabiol (2001), intègrent cette même standardisation. Ils garantissent ainsi la compatibilité des variables nouvellement acquises avec la structure de la base, et assurent leur disponibilité par des méthodes d'échantillonnages éprouvées et adaptées au type de données recherché. Cette standardisation, ainsi que l'accès « facile » à des données très communément mesurées,

explique en partie que les variables relatives au pH et à la nutrition azotée stockées dans EcoPlant soient le pH du sol et le rapport C/N.

L'enjeu ici est donc de pouvoir mettre en relation ces paramètres mesurés sur le sol « solide » avec ceux mesurés sur la solution du sol sous tension dans des conditions stationnelles où les deux sont mesurés.

Le pH et le rapport C/N de l'horizon A du sol ont été choisis pour représenter la nutrition du sol et le lien avec les dépôts eutrophisants et acidifiants. Le C/N est un indicateur commun de disponibilité en azote du sol pour les plantes (Janssen, 1996; Andrianarisoa *et al.*, 2009). Le C/N est le rapport du carbone organique sur l'azote total du sol, c'est un indicateur de l'activité biologique qui représente la capacité de nutrition azotée du sol. À la différence des quantités de nitrate et d'ammonium, le C/N est stable à l'échelle annuelle, ce qui en fait une bonne variable explicative pour la régression logistique. Le pH est l'indicateur d'acidité du sol le plus fréquemment utilisé (Schoenholtz *et al.*, 2000), de plus il a été clairement affecté par les dépôts d'origine anthropique au cours du dernier siècle (Krug and Frink, 1983; Psenner and Schmidt, 1992).

4.2. pH

Les liens entre pH_{eau} et pH de la solution du sol sous tension ne sont pas triviaux, et le relativement faible nombre d'études rencontrées dans la bibliographie sur ce sujet atteste de la difficulté à lier ces deux mesures.

La composition de la solution du sol dépend en grande partie du type de sol et de la nature des horizons (Ross and Bartlett, 1996). Elle est également liée à la texture et à la structure du sol, mais aussi à la teneur en eau du sol, l'eau agissant comme un solvant et un transporteur d'éléments influant sur la température du sol, sur son potentiel d'oxydoréduction et sur le pH (Martins, 1992). Une autre étude (Menendez *et al.*, 1995) montre cependant que sur certains sols forestiers, les corrélations observées entre les concentrations en ions de la solution du sol et la teneur en eau du sol ne sont pas significatives et ne peuvent donc pas être liées.

Des analyses de l'évolution temporelle du pH de la solution du sol ont été menées sur les sites du sous-réseau CATAENAT (Ponette *et al.*, 1997). Sur les 26 placettes étudiées, aucune tendance saisonnière de variation du pH de la solution du sol n'a été observée, que ce soit en considérant la valeur mensuelle du pH de la solution moyennée sur 20 ans, ou en analysant la totalité de la chronique sur les 20 ans de mesure (de 1993 à 2013). Des différences intersites, ainsi que des différences interannuelles de valeur de pH ont pu être observées sans aucun lien significatif avec le régime de précipitations. Dans ce contexte, il est impossible de conclure sur une éventuelle influence de la teneur en eau du sol sur l'évolution du pH de la solution.

L'établissement d'une relation entre les variables pH_{eau} de l'horizon A du sol et pH de la solution de sol sous tension prélevée à 20 cm a été effectué en considérant les valeurs mesurées de chacune d'elles sur les 26 placettes du sous réseau CATAENAT. Plusieurs autres variables pouvant permettre d'expliquer les variations de pH de la solution du sol en fonction du pH_{eau} ont été considérées :

- les concentrations en cations basiques Ca^{2+} , Mg^{2+} , K^+ et Na^+ dans la solution (moyennes saisonnières, annuelles, sur 3 ans, sur 5 ans et sur 10 ans)
- la somme des concentrations en cations basiques : $(Ca^{2+} + Mg^{2+} + K^+ + Na^+)$ et $(Ca^{2+} + Mg^{2+} + K^+ + Na^+)$ (moyennes saisonnières, annuelles, sur 3 ans, sur 5 ans et sur 10 ans)
- la concentration en Aluminium Al^{3+} dans la solution du sol
- la concentration en carbonates HCO_3^- dans la solution du sol
- la teneur en cations échangeables Ca^{2+} , Mg^{2+} , K^+

Les valeurs brutes de pH ont été analysées sous la forme de la concentration en protons dans la solution du sol (moyennes saisonnières, annuelles, sur 3 ans, sur 5 ans et sur 10 ans) à partir de l'équation 26 :

$$[H^+] = 10^{-pH} \quad (\text{Éq. 26})$$

Plusieurs régressions linéaires ont été établies afin de tester l'importance de chaque variable notamment vis-à-vis du pouvoir tampon du sol, et d'expliquer au mieux les variations de pH dans la solution du sol en fonction du pH_{eau} du sol. La valeur du coefficient de détermination R^2 , la significativité des variables et la significativité de la régression globale ont à chaque fois été analysées. La relation significative présentant le R^2 le plus élevé a été obtenue entre les concentrations en H^+ du sol et de la solution du sol (Éq. 27).

$$[H^+]_{solution} = [H^+]_{sol} \quad (\text{Éq. 27})$$

La valeur de R^2 ajusté obtenue avec cette relation dépasse les 60%, avec une p-value de l'ordre de 3.10^{-7} .

Plusieurs autres régressions logistiques ont été testées en intégrant tour à tour, pas à pas, différentes variables en complément de la variable pH_{eau} (par exemple la somme des cations basiques). Les coefficients de détermination obtenus avec ces régressions étaient tous inférieurs à 60%, et la significativité des variables testées rarement vérifiée. La relation ainsi obtenue correspond à la plus attendue et la plus évidente possible entre le pH_{eau} et le pH de la solution du sol (Ross and Bartlett, 1996). Après conversion en logarithme de la concentration

en protons, on obtient donc la relation $\text{pH}_{\text{solution}} = \text{pH}_{\text{eau}}$. Le R^2 ajusté obtenu pour cette relation liant directement les valeurs de pH est égal à 53%, avec une p-value de l'ordre de $4,9 \cdot 10^{-6}$.

Le coefficient de détermination maximal obtenu sur ces 26 placettes peut paraître peu élevé par rapport à ce que l'on pourrait attendre. Plusieurs facteurs permettent d'expliquer cette valeur.

Tout d'abord, des études ont montré que la relation entre pH_{eau} et pH de la solution du sol est parfois relativement plus faible qu'entre $\text{pH}_{\text{CaCl}_2}$ et pH de la solution du sol (Aitken and Moody, 1991; Ross and Bartlett, 1996). La méthode d'analyse de pH du sol, à travers le choix du solvant, peut donc être à l'origine de différences entre les régressions linéaires effectuées.

(Ritchie, 1989) suggère que le procédé de mesure le plus approprié pour mesurer le pH du sol est celui permettant de simuler le plus précisément le pH de la solution du sol tout en respectant la concentration ionique de la solution. Dans ce contexte, il est recommandé de choisir le moyen de mesure du pH permettant de représenter au mieux le pH de la solution du sol, et de trouver la plus faible différence entre le pH du sol et le pH de la solution (Dolling and Ritchie, 1985; Bruce *et al.*, 1989). Malgré tout, l'utilisation du CaCl_2 en tant que solvant ne permet pas d'améliorer significativement la mesure du pH par rapport à une mise en solution dans de l'eau distillée (Dolling and Ritchie, 1985). L'impact du solvant sur la mesure du pH étant lié aux caractéristiques du sol analysé, les études citées ne permettent pas de trancher sur le choix d'un solvant plutôt qu'un autre.

Ensuite, le facteur de dilution utilisé lors de la mise en solution de l'échantillon de sol solide peut également avoir son importance. En effet, bien qu'une mise en solution avec un rapport de 1:5 sol:solution soit couramment utilisée (INRA, 2011), un tel ratio représente une dilution très importante qui réduit la probabilité d'obtenir une relation idéale entre pH sol et pH de la solution du sol (Dolling and Ritchie, 1985). Les données de pH du sol mesurées dans EcoPlant ont quant à elles été obtenues par mise en solution d'échantillons de sol dans de l'eau suivant un rapport 1:2.5 sol:solution (Pinto and Gegout, 2005; Marage and Gegout, 2009).

Et enfin, la réalisation des mesures lors des échantillonnages de sol peut constituer une dernière explication. Les prélèvements de solution du sol sur les sites du sous réseau CATENAT sont réalisés à l'aide de bougies poreuses sous-tension (hormis la station du Mont-Aigoual). Les prélèvements solides sont quant à eux réalisés au niveau de profils de sol, révélés par des sondages à la tarière ou par la réalisation de deux fosses pédologiques par placette. Les bougies poreuses et les fosses pédologiques sur lesquelles sont prélevés les échantillons de sol n'étant pas situées exactement au même endroit sur la placette, une dispersion de l'information peut être observée entre sol et solution du sol (par ex. influence des écoulements via la macroporosité du sol, présence ou non de racines majeures etc.). Le biais pouvant découler de cet écart de localisation peut en partie expliquer une plus grande dispersion des valeurs de pH, et donc la valeur de R^2 obtenue lors de cette étude.

4.3. Azote

La caractérisation de la quantité d'azote présent dans le sol représente un autre enjeu important dans le couplage des modèles biogéochimique et écologique. De même que pour le pH, une mise en cohérence des variables de ForSAFE et des SDM, permettant d'exprimer la quantité d'azote présente dans le sol, est nécessaire afin de rendre compatibles les deux modèles.

La principale variable relative à la nutrition simulée en sortie par le modèle biogéochimique ForSAFE, aussi utilisée en entrée du modèle écologique VEG, est la concentration en azote dans la solution du sol. Les modèles de distribution d'espèces sont quant à eux calibrés à partir du rapport C/N. Le développement d'une relation entre concentration en azote dans la solution du sol et le rapport C/N a donc été initié sur les placettes du sous-réseau CATAENAT pour lesquelles étaient disponibles des mesures simultanées de concentration en azote et de C/N.

L'objectif consiste ici à retranscrire les variations temporelles de concentration en azote dans la solution du sol en fonction des autres variables relatives à l'azote disponibles. Les possibilités de régression offertes concernent le ratio C/N du sol, la quantité d'azote déposée par l'intermédiaire des pluviollessivats, la teneur en azote totale du sol. L'établissement d'une telle relation n'est pas évident, en raison des difficultés d'homogénéisation liées à la différence de sensibilité des deux variables principales (concentration en azote et rapport C/N). Aucune des études rencontrées dans la bibliographie n'a, en l'état actuel de nos connaissances, été en mesure d'établir ce genre de relation pour les sols forestiers. La nécessité de disposer d'un très grand nombre de données mesurées à grandes échelles spatiale et temporelle limite les possibilités.

Des études faisant le lien entre différentes variables indicatrices du niveau de saturation de l'écosystème en azote existent cependant. Les principaux résultats issus de ces études démontrent l'existence d'un lien entre la quantité d'azote lessivé et la valeur du C/N de l'horizon OH, qui pourrait donc s'avérer être un bon indicateur (Matzner and Grosholz, 1997; Dise, Matzner and Gundersen, 1998; Gundersen *et al.*, 1998). Ainsi, Matzner et Grosholz (1997) ont mis en évidence l'existence d'une bonne corrélation entre le C/N de l'horizon OH et le flux sortant de nitrates au sein de peuplements d'Épicéas en Allemagne. De plus, il est des cas pour lesquels les variations du flux d'azote lessivé peuvent être expliquées au moyen d'une régression linéaire tenant compte du rapport C/N et des apports en azote à travers les pluviollessivats ($R^2 \in [0.5 ; 0.7]$) (Matzner and Grosholz, 1997; Dise, Matzner and Forsius, 1998; Gundersen *et al.*, 1998). Une évaluation de la propension d'un sol au lessivage de l'azote a été menée par Gundersen (1998). Il estime que le risque de lessivage le plus important est atteint pour une valeur de C/N de l'horizon organique inférieure à 25, modéré pour un C/N compris entre 25 et 30, et faible pour un C/N supérieur à 30.

En complément de ces résultats liant flux d'azote lessivé et C/N des horizons organiques de sols forestiers, une relation linéaire négative significative ($R^2 = 0.6$) liant concentration en azote et C/N a également été vérifiée sur un échantillon de sites forestiers (Gundersen *et al.*, 1998). L'estimation de la quantité d'azote lessivé pour les sols forestiers, ainsi que l'évaluation du stock d'azote d'un site reste donc très liée au rapport C/N (Gundersen *et al.*, 1998). Malgré tout, ces relations ne semblent valables que dans certaines conditions, comme par exemple la présence d'un peuplement déjà mature afin d'éviter un prélèvement excessif d'azote par les jeunes arbres. De plus, compte tenu de la valeur des coefficients de détermination obtenus, il apparaît que la sensibilité temporelle de la concentration en azote dans la solution du sol ne peut être totalement retranscrite par le ratio C/N. Des tests de régression, mettant en relation la teneur en azote total de la solution du sol avec le rapport C/N mesuré au niveau des horizons de surface, ont été menés sur les placettes du sous-réseau CATAENAT pour lesquelles des mesures de chacune des variables étaient disponibles aux mêmes périodes. Seul un très faible nombre de valeurs ont pu être mises en correspondance (entre un et deux couples de variables [N] – C/N disponibles par site). La taille réduite de l'échantillon n'a donc pas permis de d'établir une relation fiable.

Toutes ces approximations font que même si la concentration en azote dans la solution du sol représente la variable la plus influente simulée par ForSAFE en lien avec la nutrition azotée, le couplage entre modèles biogéochimique et écologique ne peut raisonnablement se faire par ce biais-là. ForSAFE étant également capable de simuler l'évolution du C/N au niveau de chaque horizon de sol, le lien avec les modèles de distribution des espèces s'effectuera donc grâce au rapport C/N.

5. Conclusions du chapitre

Les résultats présentés dans ce chapitre sont complémentaires de ceux présentés au chapitre 3. Alors que le principal objectif de ce dernier était de tester deux méthodes d'estimation de la réponse des écosystèmes forestiers à divers dépôts d'azote atmosphérique, le chapitre 4 s'attache lui à déterminer les possibilités d'application de la modélisation dynamique à grande échelle, en fonction de la disponibilité des données d'entrée nécessaires aux modèles. La modélisation dynamique couplée biogéochimique – écologique permet en effet, comme montré dans le chapitre 3, une bonne estimation de l'évolution des espèces végétales de sous-étage dans le temps en fonction de divers scénarios de changement climatique et de dépôts azotés. L'extension du champ d'application de cette méthodologie apparaît donc nécessaire afin d'augmenter au maximum le nombre de sites pour lesquels il sera possible d'estimer l'évolution.

La première étape de ce travail réside dans le complément des jeux de données les plus limitantes, comme par exemple les données climatiques. La recherche de sources de données représentatives, fiables et définies à grande échelle avec une résolution importante s'avère alors importante. Nous avons montré que ces conditions étaient remplies par les données météorologiques issues de la mise en œuvre du modèle SAFRAN de Météo-France, à la résolution de 64 km². Afin de déterminer leur fiabilité, ces données ont été comparées à celles mesurées directement sur les sites instrumentés du sous-réseau CATAENAT, en termes de cumuls de précipitations annuels et mensuels, ainsi que de températures moyennes annuelles et mensuelles. L'analyse des résultats de la comparaison de ces deux sources de données montre que le modèle SAFRAN simule de manière très satisfaisante, à quelques exceptions près dues à la différence de résolution des deux sources, à la différence d'altitude et à la présence de microclimats sur certains sites, les régimes de précipitations et de températures mesurés sur les placettes (R^2 moyen de 79 % pour les précipitations, 99 % pour les températures). Les variables climatiques estimées à partir du modèle SAFRAN seront donc avantageusement utilisées pour tous les sites sur lesquels sera appliquée la modélisation dans la suite de ce travail.

Toujours concernant les données climatiques, une mise à jour des scénarios de changement climatique à l'horizon 2100 a pu être effectuée, grâce à la récupération et à la concaténation de scénarios régionaux de type RCP sur les 102 sites du réseau RENECOFOR. Ces scénarios, également disponibles à l'échelle de la France entière en projection sur la grille SAFRAN, remplacent les anciens scénarios du SRES utilisés jusqu'alors. Une comparaison par site RENECOFOR de ces deux types d'estimation de l'évolution future du climat a montré une précision plus importante de la part des scénarios RCP.

Suite à cela, une phase intermédiaire d'extrapolation de la modélisation sur une dizaine de sites a été testée, afin de valider la mise en œuvre et la reproductibilité de la méthodologie présentée au chapitre 3. Pour ce faire, les espèces végétales observées sur ces sites avec un recouvrement au moins égal à 1% ont été calibrées relativement aux paramètres environnementaux de la table de végétation TabVEG-FR, à partir de bases de données écologiques françaises. La modélisation couplée a été appliquée sur ces placettes afin d'évaluer la reproductibilité et la robustesse de la méthode de calibration, à travers l'étude de l'évolution de ces écosystèmes forestiers à l'échelle du siècle. Les résultats ont montré que la calibration à dire d'experts, ainsi que l'utilisation de bases de données écologiques, ne permettent pas d'assurer un paramétrage adapté de la réponse des espèces de sous-étage à des scénarios de dépôts atmosphériques azotés ou de changement climatique. En effet, les indices de Czekanowski obtenus lors de la validation pour l'année 2010 ne sont pas satisfaisants (< 0.7) et témoignent d'une calibration incomplète du modèle biologique. La

méthode de calibration utilisée jusqu'à présent, basée sur une paramétrisation des espèces à dire d'experts, n'est donc pas adaptée à ce genre de modèles. Le manque d'informations sur l'origine des paramètres présents dans la table de végétation, ainsi que la considération d'informations qualitatives définies à une échelle globale, conduisent à une calibration de la réponse des espèces trop imprécise. Lorsqu'une même espèce est présente sur plusieurs sites, sa calibration à partir de données qualitatives ne peut être adaptée à l'ensemble des sites, dont les caractéristiques environnementales sont parfois très différentes. Seule une paramétrisation réalisée à partir de modèles statistiques peut permettre une adaptation satisfaisante de la réponse des espèces aux conditions des sites sur lesquels elles sont présentes.

Le développement de nouveaux modèles de distribution des espèces fut donc indispensable à la calibration des espèces de sous-étage les plus communes et représentatives des écosystèmes forestiers français. Les milliers de relevés qui composent la base de données phytoécologique EcoPlant ont été utilisés afin de calibrer des modèles linéaires généralisés vis-à-vis des cinq grands facteurs écologiques considérés depuis le début de cette étude que sont l'acidité, la nutrition, la température, l'eau et la lumière. L'introduction de variables quelques peu originales du sol et du climat, testées aux côtés de variables plus classiques, pour expliquer la réponse des espèces à chacun des facteurs, a permis de développer les modèles de distribution les plus complets qui soient à l'heure actuelle, et les mieux adaptés aux espèces de la flore forestière française. Après plusieurs phases de sélection des variables les plus explicatives, les modèles finaux obtenus intègrent simultanément des variables climatiques, édaphiques et de nutrition. L'importance de ces modèles réside dans leur capacité à intégrer de manière globale la réponse des espèces à des contraintes climatiques, édaphiques et d'énergie, le tout à grande échelle et à partir de données mesurées. Le développement de ces modèles, validés à l'aide de tests statistiques, aboutit ainsi à une calibration des espèces végétales parfaitement adaptée aux conditions environnementales rencontrées dans les écosystèmes forestiers français. Ils sont par conséquent tout à fait capables de prédire l'évolution de la composition floristique de sous-étage d'un site donné dans le temps, en fonction des changements climatiques ou d'apports en azote par exemple. Le fait d'avoir inclus des variables édaphiques telles que le rapport C/N et la valeur du pH du sol dans ces modèles permet également de prédire la proportion d'espèces oligotrophes rencontrée sur un site donné. Dans un contexte d'apports atmosphériques azotés toujours importants, prédire l'évolution de ces espèces sensibles à l'azote est un atout de ces modèles.

Enfin, la calibration à grande échelle des espèces les plus représentatives de la flore forestière française, à partir de données mesurées, garantit également une possibilité d'extrapoler la modélisation couplée biogéochimique-écologique à un plus grand nombre de sites et d'écosystèmes. Le couplage entre le modèle ForSAFE et ces nouveaux modèles de distribution d'espèces, par l'intermédiaire d'une uniformisation de leurs données de sortie et

d'entrée respectivement, est donc l'objet de la dernière partie de ce chapitre. Les données biogéochimiques produites par ForSAFE et utilisées en entrée des SMD sont le pH et le taux d'azote présent dans le sol. ForSAFE considère d'un côté le pH et la concentration en azote de la solution du sol, alors que les modèles calibrés à partir de la base de données EcoPlant sont basés sur le pH du sol et le rapport C/N. La recherche de relations entre ces différentes formes de pH et de teneur en azote a été menée d'une part à l'aide de résultats issus de la bibliographie, et d'autre part, à l'aide de tests réalisés sur les placettes du sous-réseau CATAENAT. Une relation linéaire entre la concentration en ions H⁺ dans la solution du sol et celle du sol a été établie ($R^2 = 0.6$), confirmée par des résultats trouvés dans la bibliographie. Aucune relation statistiquement fiable et satisfaisante n'a cependant pu être trouvée entre la concentration en azote de la solution du sol et le rapport C/N des horizons supérieurs. Le couplage des deux modèles s'effectuera donc par l'intermédiaire du rapport C/N, dont une valeur est également prédite par ForSAFE.

La mise en œuvre et le couplage des modèles biogéochimique et écologique est maintenant possible à l'échelle d'un grand nombre de sites. La recherche des données d'entrée nécessaires à la modélisation, ainsi que la calibration des modèles écologiques à grande échelle, ont été réalisées. La modélisation de la réponse des écosystèmes forestiers à divers scénarios de dépôts atmosphériques azotés et de changement climatique peut désormais être appliquée sur un plus grand nombre de sites. Le chapitre 5 suivant, dernier chapitre de résultats, présente les résultats obtenus à l'aide des deux méthodes de modélisation (à l'état stationnaire et dynamique), ainsi que leur analyse à l'aide d'indices de biodiversité tels que l'indice de qualité des habitats (HSi).

Chapitre 5

Modélisation spatialisée des charges critiques azotées à l'échelle du territoire : seuils de charges critiques et indices de biodiversité

Le principal intérêt des modèles utilisés en sciences environnementales réside dans leur capacité à simuler avec précision l'évolution de phénomènes écologiques dans le temps. Une fois calibrés sur quelques sites connus, ces modèles permettent d'estimer la réponse des écosystèmes sur une large période, en lien avec des variations des conditions environnementales dans le temps. Lorsqu'ils sont applicables à l'échelle d'un grand domaine spatial, la mise en œuvre de modèles écologiques présente le double intérêt de pouvoir étudier la réponse des écosystèmes à des variations spatiales et temporelles des conditions environnementales. L'application des modèles sur le domaine spatial le plus vaste possible constitue donc l'objectif final de tout travail de modélisation. La trame principale adoptée dans ce dernier chapitre de résultats s'articule donc autour de la problématique d'application spatialisée des modèles.

Afin d'analyser avec précision la réponse des écosystèmes, ainsi que leur statut vis-à-vis de la teneur en azote dans leurs différents compartiments (sol, atmosphère, tissus végétaux), la méthode de modélisation stationnaire empirique présentée plus haut a dans un premier temps été appliquée sur 25 sites du sous-réseau CATAENAT. Les résultats correspondants sont présentés dans la partie 1 de ce chapitre. Des combinaisons de scénarios de dépôts atmosphériques, et de changements climatiques, ont été prises en compte lors de la modélisation dynamique. Suite à l'application de chacune des méthodes de modélisation, les résultats ont été analysés à travers l'étude de la valeur de différents indices de biodiversité dans le temps. Ces indices, communément utilisés dans la littérature, ont été sélectionnés pour leur robustesse, et parce qu'ils ont été définis, entre les experts des points focaux nationaux des pays participant annuellement à l'appel à données « charges critiques de biodiversité » du CCE, comme indices communs pour représenter l'évolution de la biodiversité forestière en Europe, au Canada et aux Etats-Unis (Posch *et al.*, 2015; Sloomweg *et al.*, 2015). Cette homogénéité d'indices permet ainsi une comparabilité et une intégration spatiale aisée des résultats à l'échelle européenne. L'évolution de la composition floristique du sous-étage des écosystèmes français a donc été caractérisée par la valeur des indices de similarité de Czekanowski, par le nombre d'espèces modélisée sur chaque site, ainsi que par l'intermédiaire de l'indice de qualité des habitats (HSi). Le calcul du HSi a été effectué suivant deux méthodes : l'une utilisant le modèle PROPS (Reinds *et al.*, 2014) dont la base de données de référence est définie à l'échelle européenne (Reinds *et al.*, 2012), et l'autre mettant en application les nouveaux modèles de distribution d'espèces établis dans le chapitre 4 et basés sur les données mesurées d'EcoPlant à l'échelle de la France (Rizzetto *et al.*, to be submitted).

La modélisation à l'état stationnaire a de plus été mise en œuvre non plus à l'échelle de sites, mais sur des écosystèmes forestiers définis en fonction de leurs conditions pédoclimatiques et de leur type d'habitat (Probst, Rizzetto, *et al.*, 2015). La définition de ces écosystèmes, basée en partie sur les unités écosystémiques définies et présentées dans le chapitre « Matériel et méthodes », suit les recommandations émises par le CCE pour le calcul

des charges critiques azotées à l'état stationnaire. Ils ont d'ailleurs été éprouvés depuis plusieurs années dans le cadre de données de charges critiques produites par le PFN français (Party *et al.*, 1999; Probst and Leguëdois, 2008; Probst *et al.*, 2011).

Enfin, dans le but d'étendre encore le champ d'application des modèles de calcul des charges critiques azotées sous différents scénarios de changement global, une extrapolation de la modélisation à l'état stationnaire a été réalisée sur des écosystèmes prairiaux. En effet ces écosystèmes prairiaux n'ont encore jamais été renseignés par manque de données, encore moins en zone de montagne. Un dispositif expérimental mis en place sur une prairie d'altitude des Pyrénées a été utilisé. Composé de plusieurs réplicas, ce site expérimental a été instrumenté afin d'observer l'évolution des espèces végétales présentes sur cette prairie, en fonction d'apports réguliers en azote dans des concentrations différentes. La méthodologie de modélisation à l'état stationnaire a alors été utilisée afin de déterminer la valeur des charges critiques en azote sur cet écosystème, et de déterminer la valeur des dépassements atteinte pour chaque quantité d'azote apporté.

1. Prédiction et cartographie des charges critiques à l'état stationnaire

La première modélisation appliquée à un nombre de sites plus important est celle permettant d'évaluer les charges critiques à l'état stationnaire. Sa mise en œuvre reprend l'application des équations du modèle stationnaire SMB, présentées au paragraphe 1.1 du chapitre 2 de ce manuscrit. Le principe général de ce modèle repose sur la réalisation de bilans des entrées et des sorties d'azote au niveau du site, en prenant en compte une concentration critique dans le flux de sortie, de manière à déterminer la quantité maximale d'azote que l'écosystème peut accepter avant de subir des dommages irréversibles. Les deux types de charges critiques azotées ont été calculés dans cette première partie : les charges critiques dites « classiques » et les charges critiques « de biodiversité » (Slootweg *et al.*, 2015).

Une différence existe néanmoins entre les deux. En raison de la diversité et de la nature des données d'entrées nécessaires au calcul des charges critiques dites « classiques », leur évaluation n'a pu être réalisée que sur 25 placettes du sous-réseau CATAENAT, les seules disposant de mesures de la composition chimique de la solution du sol. Pour les charges critiques de biodiversité, la composition floristique, des données climatiques et des mesures de pH et de C/N du sol sont nécessaires à leur évaluation. Les données pédologiques et la composition floristique étant mesurées pour l'ensemble des 102 sites RENCOFOR, la prédiction des charges critiques de biodiversité à l'aide du modèle stationnaire concernera

donc les 102 placettes. Les données climatiques ont quant à elles été complétées à l'aide des estimations issues du modèle SAFRAN.

L'estimation de la sensibilité des écosystèmes aux dépôts azotés sera réalisée à travers l'analyse d'indices de biodiversité tels que l'indice de qualité des habitats. Le HSi a été calculé par application du modèle PROPS et des modèles de distribution des espèces. Des écarts de valeurs prédites par les deux modèles, relativement à la qualité des habitats, existent. Ils peuvent être attribuées aux caractéristiques propres de chaque modèle (équations de régression et variables), ainsi qu'à la résolution de leur champ d'application.

1.1. Charges critiques dites « classiques »

La modélisation des charges critiques azotées à l'aide du modèle SMB suit la méthodologie présentée dans le chapitre 2 « Matériel et méthodes ». Afin de faciliter la lecture de ces résultats, des rappels seront néanmoins effectués au cours de cette partie.

1.1.1 Mise en œuvre

La modélisation à l'état stationnaire a été appliquée sur 25 sites du sous-réseau CATAENAT disposant de mesures de la composition chimique de la solution du sol et de la quantité de dépôts azotés déposée. Les caractéristiques générales des sites étudiés sont détaillées au sein du tableau XXVIII.

Tableau XXVIII : Caractéristiques générales des 25 sites CATAENAT sur lesquels a été appliqué le modèle stationnaire SMB. Les champs « Lon » et « Lat » correspondent aux coordonnées géographiques du site exprimées en longitude et latitude. Les champs « i50 » et « j50 » sont les indices de ligne et de colonne de la maille EMEP au pas de 50 km dans laquelle se trouve le site. Le champ « Protection » indique le statut de protection de l'écosystème du site. Enfin, le champ « EUNIScode » donne le code EUNIS de l'habitat du site.

code_placette	Lon	Lat	I50	J50	Protection	EUNIScode
CHP40	-0.902707	43.7855	60	23	2	G3.72
CHP59	3.69966	50.1786	58	40	2	G1.65
CHS35	-1.51774	48.1751	54	32	2	G1.65
CHS41	1.32344	47.671	59	33	1	G1.A1
CPS77	2.64163	48.4235	59	36	3	G1.A1
DOU71	4.19119	47.2092	63	35	2	G1.65
EPC08	4.76777	49.9694	60	41	3	G1.A1
EPC63	2.91973	45.7328	63	31	2	G1.65
EPC74	6.39	46.2281	67	35	2	G4.6
EPC87	1.84045	45.9018	62	30	3	G1.65
HET30	3.48929	44.0998	66	28	3	G1.65
HET54A	6.6727	48.5242	64	40	2	G1.65
HET64	-0.689916	43.1328	62	22	2	G1.83
PL20	8.8292	42.2679	77	30	3	G4.6
PM40C	0.0251558	44.0608	61	25	2	G3.72
PM72	0.337204	47.7458	57	32	2	G1.A1
PS44	-1.82322	47.5146	54	30	1	G1.83
PS67A	7.77233	48.8256	65	41	3	G1.A1
PS76	0.861874	49.3042	56	36	2	G1.A1
SP05	6.57691	44.4713	70	32	3	G3.23
SP11	2.16461	42.8398	66	24	3	G1.71
SP25	6.48329	46.9967	66	37	9	G4.6
SP38	6.05713	45.3069	68	33	2	G4.6
SP57	7.10151	48.5474	65	40	3	G4.6
SP68	7.09947	47.9087	66	39	3	G4.6

Les charges critiques d'acidité sont au nombre de trois : $CL_{max}(S)$, $CL_{min}(N)$ et $CL_{max}(N)$. Pour rappel, leur principe repose toujours sur l'établissement de masse supposés être à l'équilibre entre les entrées et les sorties du système (cf. chapitre 2, paragraphe 1.1.).

La *charge critique maximale de Soufre* $CL_{max}(S)$, charge critique d'acidité lorsqu'on considère un dépôt d'azote nul, correspond au bilan de masse entre les cations basiques apportés au système par altération et dépôts, et les cations basiques retirés du système par

le prélèvement par la végétation et le flux drainé de capacité à neutraliser les acides (Acid Neutralizing Capacity ANC). Elle est calculée à partir de l'équation 2.

La *charge critique maximale en azote* $CL_{max}(N)$ correspond à la charge critique d'acidité lorsqu'on considère que seul l'azote entre en compte dans le processus d'acidification (Posch *et al.*, 1995; CLRTAP, 2004). La *charge critique maximale en azote acidifiant* est calculée à partir de l'équation 3.

La *charge critique en azote eutrophisant* CL_{eutN} (équation 8) est définie comme étant la valeur minimale entre la *charge critique empirique en azote* CL_{empN} (estimée expérimentalement) et la *charge critique en azote nutritif* CL_{nutN} (équation 4).

Les données nécessaires à la résolution de ces différentes équations doivent être entièrement disponibles pour les sites sur lesquels sont calculées les charges critiques. Bien que le sous-réseau CATAENAT soit constitué des 27 sites de niveaux de description 2 et 3 du réseau RENECOFOR, le calcul des charges critiques à l'aide du modèle stationnaire n'a été réalisé que pour 25 d'entre eux. En effet, les données d'entrée relatives à la quantité de cations basiques issue de l'altération, nécessaires au modèle SMB, sont manquantes pour deux placettes situées au sein d'écosystèmes côtiers (PM17 et PM85). Les calculs de charges critiques n'ont donc pas pu être réalisés sur ces deux placettes. De plus, le suivi et la mesure de composition des pluviollessivats est disponible jusqu'en 2008 (Nicolas, 2015). Les données mesurées après 2008 sur les 17 placettes de niveau III restantes ont été intégrées le cas échéant. Le tableau XXIX résume pour les 25 placettes la valeur des variables intégrées aux équations ci-dessus.

Tableau XXIX : données d'entrée du modèle SMB pour le calcul des charges critiques azotées sur 25 sites du sous-réseau CATAENAT

SiteID	cNacc	bulkdens	Cadept	Mgdept	Kdept	Nadep	Clddep	Cawe	Mgwe	Kwe	Nawe	Caup	Mgupt	Kupt	Qle	cOrgacids	Nimacc	Nupt	fde	Nde
CHP 40	14.28	1.33	360.08	355.32	75.68	1213.83	1552.26	300	150	150	400	275.22	45.04	180.14	423.17	0.00464	150	422.56	0.05	0
CHP 59	0	1.04	389.5	163.34	65.5	492.79	655.57	360	180	180	480	273.00	25.2	121.8	176.18	0.00348	150	455	0.3	0
CHS 35	0	0.96	229.58	211.62	65.58	698.72	956.95	105	52.5	52.5	140	269.88	24.91	120.41	214.72	0.0058	150	449.8	0.05	0
CHS 41	0	1.21	347.86	106.8	51.24	302.91	457.95	7500	7500	7500	7500	179.79	16.6	80.21	147.11	0	150	299.65	0.05	0
CPS 77	0	1.29	424.87	97.86	78.76	279.44	447.15	9	3	9	9	171.21	15.8	76.39	170.75	0.01044	150	285.35	0.05	0
DOU 71	0	0.34	482.03	177.18	79.22	574.45	633.32	1250	500	1250	2000	320.58	29.59	143.03	696.92	0.00464	150	534.3	0.05	0
EPC 08	0	0.87	440.34	205.33	122.2	708.78	865.66	600	300	300	800	237.9	21.96	106.14	590.4	0.00348	150	396.5	0.3	0
EPC 63	11.43	0.4	554.63	116.03	92.6	348.6	447.46	1000	300	100	600	207.87	19.19	92.74	475.89	0.00232	300	346.45	0.05	0
EPC 74	16	0.95	645.9	55.96	55.88	132.18	215.7	7500	7500	7500	7500	224.68	52.87	163.00	637.55	0	150	372.02	0.05	0
EPC 87	0	0.62	404.03	158.55	80.95	585.51	746.67	87.5	35	87.5	140	343.98	31.75	153.47	651.86	0.00464	150	573.3	0.05	0
HET 30	11.43	0.5	934.9	194.62	64.62	631.05	702.96	37.5	15	37.5	60	193.83	17.89	86.48	468.46	0.0116	300	323.05	0.05	0
HET 54a	0	0.99	313.76	66.98	73.53	159.14	251.02	600	300	300	800	230.49	21.28	102.83	292.32	0.00348	150	384.15	0.3	0
HET 64	0	1.1	356.14	173.54	39.15	575.92	721.59	7500	7500	7500	7500	116.92	10.79	52.17	650.17	0	150	449.7	0.05	0
PL 20	28.57	0.9	1125.08	777.09	147.04	2640.95	3039.83	175	52.5	17.5	105	160.65	37.8	116.55	768.5	0.00116	300	266	0.05	0
PM 40c	28.57	1.14	516.17	257.53	105.04	847.74	1093.08	9	3	9	9	275.22	45.04	180.14	379.25	0.02436	150	422.56	0.05	0
PM 72	0	1.09	401.97	214.36	81.68	756.93	951.92	600	300	300	800	317.07	29.27	141.46	218.53	0.00348	150	528.45	0.3	0
PS 44	0	1.01	334.43	473.77	108.21	1853.87	2234.42	300	150	150	400	163.41	15.08	72.91	227.21	0.00348	150	628.5	0.1	0
PS 67a	0	1.16	376.96	79.54	69.49	208.58	308.11	2500	2500	2500	2500	171.21	15.8	76.39	132.96	0	150	285.35	0.1	0
PS 76	0	0.97	560.82	434.08	124.33	1778.34	2095.56	2500	2500	2500	2500	221.52	20.45	98.83	236.47	0	150	369.2	0.05	0
SP 05	8	0.82	1010.97	103.75	44.61	100.25	161.29	7500	7500	7500	7500	72.75	17.12	52.78	319.45	0	300	120.46	0.05	0
SP 11	28.57	1.04	966.61	197.06	74.46	557.17	715.84	2500	2500	2500	2500	113.1	10.44	50.46	418.53	0.0000348	150	435	0.05	0
SP 25	8	0.84	869.07	90.5	55.52	308.07	417.51	7500	7500	7500	7500	215.27	50.65	156.18	1053.15	0	150	356.44	0.05	0
SP 38	8	0.59	558.17	44.93	52.81	104.45	179.57	175	52.5	17.5	105	202.65	47.68	147.02	880.27	0.00116	300	335.54	0.05	0
SP 57	11.11	1.12	349.57	88.37	92.05	267.55	385.3	9	4.5	4.5	12	218.71	51.46	158.67	692.16	0.0116	150	362.14	0.05	0
SP 68	11.43	0.68	251.58	51.49	50.5	201.13	256.29	175	52.5	17.5	105	228.58	53.78	165.83	993.45	0.00116	150	378.48	0.05	0

Le tableau XXX ci-dessous détaille la signification des champs du tableau XXIX, ainsi que les unités dans lesquelles les variables sont exprimées :

Tableau XXX : Signification des champs et unités des variables utilisées dans le tableau précédent

cNacc	Concentration en azote acceptable par l'écosystème, ou limite critique (en meq.m^{-3})
bulkdens	Densité apparente des 20 premiers centimètres de sol
Cadep, Mgdep, Kdep, Nadep, Cldep	Dépôts totaux en Calcium, Magnésium, Potassium, Sodium et Chlorures (en $\text{eq.ha}^{-1}.\text{an}^{-1}$)
Cawe, Mgwe, Kwe, Nawe	Quantité de Calcium, Magnésium, Potassium et Sodium altéré (en $\text{eq.ha}^{-1}.\text{an}^{-1}$)
Caupt, Mgupt, Kupt	Quantité nette de Calcium, Magnésium et Potassium prélevée par les arbres (en $\text{eq.ha}^{-1}.\text{an}^{-1}$)
Qle	Drainage (en mm.a^{-1})
cOrgacids	Concentration totale en acides organiques (m^*COD) (en eq.m^{-3})
Nimacc	Quantité d'azote immobilisé acceptable dans le sol (en $\text{eq.ha}^{-1}.\text{a}^{-1}$)
Nupt	Quantité nette d'azote prélevée par les arbres (en $\text{eq.ha}^{-1}.\text{an}^{-1}$)
fde	Fraction de dénitrification ($0 \leq \text{fde} < 1$)
Nde	Quantité d'azote dénitrifié ($\text{eq.ha}^{-1}.\text{a}^{-1}$)

Les variables d'entrée du modèle SMB présentées dans le tableau XXX proviennent de diverses sources de données que sont les mesures réalisées sur sites par le réseau RENECOFOR (Brêthes and Ulrich, 1997; Ulrich *et al.*, 1998; Nicolas, 2015) concaténées et formatées dans la base de données charges critiques du PFN français (Bortoluzzi, Mansat, *et al.*, 2010), les données issues du modèle SAFRAN, ainsi que des données issues de travaux relatifs à l'estimation des charges critiques sur les écosystèmes forestiers français réalisés au sein du PFN (Party *et al.*, 2001a; b). En fonction de chaque source de données, les valeurs des variables peuvent avoir été directement mesurées *in situ*, ou bien correspondre à des estimations empiriques adaptées aux conditions pédoclimatiques et aux écosystèmes forestiers français.

1.1.2 Résultats

Les résultats du calcul des charges critiques obtenus à l'état stationnaire avec le modèle SMB sont présentés dans le tableau XXXI. Toutes les valeurs contenues dans ce tableau sont exprimées en $\text{eq.ha}^{-1}.\text{an}^{-1}$. Lors de l'analyse de résultats de charges critiques, il est courant d'établir des classes de valeurs caractérisant le degré de sensibilité du site ou de l'écosystème concerné. Sept classes, dont les bornes sont exprimées en $\text{eq.ha}^{-1}.\text{a}^{-1}$, sont généralement utilisées et rencontrées dans la plupart des publications traitant des charges critiques à l'échelle européenne (par exemple : Hettelingh *et al.*, 2008; Slootweg *et al.*, 2015). La figure 45 détaille les bornes de ces six classes, ordonnées des valeurs de charges critiques les plus faibles correspondant aux écosystèmes les plus sensibles (en rouge), aux valeurs de charges critiques les plus élevées relatives aux écosystèmes les moins sensibles (en bleu).

Tableau XXXI : Résultats des calculs de charges critiques d'acidité et en azote eutrophisant calculées à l'aide du modèle SMB pour 25 placettes CATAENAT du réseau RENECOFOR

ID_placette	CLmaxS	CLminN	CLmaxN	CLnutN	CLempN	CLeutN
CHP40	2853.47	572.56	> 3000	636,19	500	500
CHP59	> 3000	605	> 3000	605	1071	605
CHS35	151.57	599.8	759.35	599,8	1071	599,8
CHS41	> 3000	449.65	> 3000	449,65	857	449,65
CPS77	203.602	435.35	649.668	435,35	857	435,35
DOU71	> 3000	684.3	> 3000	684,3	1071	684,3
EPC08	> 3000	546.5	> 3000	546,5	857	546,5
EPC63	> 3000	646.45	> 3000	703,7	1071	703,7
EPC74	> 3000	522.02	> 3000	629,39	857	629,39
EPC87	1235.26	723.3	2023.57	723,3	1071	723,3
HET30	1000.54	623.05	1676.25	679,4	1071	679,4
HET54A	> 3000	534.15	> 3000	534,15	1071	534,15
HET64	> 3000	599.7	> 3000	599,7	714	599,7
PL20	> 3000	566	> 3000	797,12	857	797,12
PM40C	178.48	572.56	760.43	686,62	500	500
PM72	> 3000	678.45	> 3000	678,45	857	678,45
PS44	> 3000	778.5	> 3000	778,5	714	714
PS67A	> 3000	435.35	> 3000	435,35	857	435,35
PS76	> 3000	519.2	> 3000	519,2	857	519,2
SP05	> 3000	420.46	> 3000	447,36	714	447,36
SP11	> 3000	585	> 3000	710,87	1429	710,87
SP25	> 3000	506.44	> 3000	595,12	857	595,12
SP38	2282.88	635.54	> 3000	709,66	857	709,66
SP57	194.20	512.14	716.56	593,09	857	593,09
SP68	1239.39	528.48	1833.10	647,99	857	647,99



Figure 45 : caractérisation des classes de charges critiques en fonction de quantités en azote ou en soufre exprimées en $\text{éq.ha}^{-1}.\text{a}^{-1}$

Les valeurs de *charge critique empirique* CL_{empN} présentées dans ce tableau ont été obtenues à partir de la carte de la végétation potentielle de la France au 1/1 000 000ème (Leguédouis *et al.*, 2011), sur les unités écosystémiques pour lesquelles ont été appliquées les recommandations de valeurs charges critiques azotées proposées par le modèle empirique (CLRTAP, 2004). Le croisement de la carte de végétation potentielle de la France avec ces valeurs de charges critiques empiriques adaptées aux écosystèmes forestiers et prairiaux concernés a alors permis d'établir une carte des charges critiques azotées potentielles pour la France (Party *et al.*, 2001a; b).

1.1.3 Analyses

Une grande majorité des 25 sites RENECOFOR considérés dans le tableau XXXI apparaissent comme peu, voire pas du tout, sensibles aux dépôts soufrés et azotés, leurs charges critiques d'acidité ($CL_{max}(S)$ et $CL_{max}(N)$) prédites étant relativement élevées.

Sur la totalité des placettes analysées, seules 4 apparaissent comme très sensibles aux dépôts soufrés ($CL_{max}(S) \leq 200 \text{ éq.ha}^{-1}.\text{an}^{-1}$) et moyennement sensibles aux dépôts azotés. Il s'agit des placettes CHS35, CPS77, PM40c et SP57. Ces résultats sont totalement cohérents avec ceux de Pascaud (2013). L'altération des cations basiques de ces quatre sites (égale respectivement de 30 à 350 $\text{éq.ha}^{-1}.\text{an}^{-1}$ pour CPS77 et CHS35) est très faible comparée à celle des autres placettes CATAENAT (Tableau XXIX). De cette faible altération découle un pouvoir tampon du sol lui aussi relativement faible, accentué par des prélèvements en cations basiques élevés (respectivement 500 et 429 $\text{éq.ha}^{-1}.\text{an}^{-1}$ pour PM40c et SP57). Ces sites s'avèrent donc logiquement sensibles à l'acidification liée au soufre.

Les placettes EPC87, HET30 et SP68 ont une $CL_{max}(S)$ comprise entre 1000 et 1500 $\text{éq.ha}^{-1}.\text{an}^{-1}$, malgré une altération des cations basiques relativement faible (entre 150 et 350 $\text{éq.ha}^{-1}.\text{an}^{-1}$), mais suffisante pour assurer, en lien avec des apports en cations basiques élevés, une capacité de neutralisation des acides élevée (Tableau XXIX).

Les autres placettes ($CL_{max}(S) > 1500 \text{ \acute{e}q.ha}^{-1}\text{.an}^{-1}$) apparaissent beaucoup moins sensibles aux depots soufres, en lien avec une forte alteration des cations basiques ($> 3000 \text{ \acute{e}q.ha}^{-1}\text{.an}^{-1}$ pour CHS41, EPC74 et HET64 par exemple), des depots atmospheriques en cations basiques eleves (PL20 et SP11), ou encore un fort pouvoir tampon de leur sol calcaire (SP05 et SP25) (Tableau XXIX).

Les valeurs de charges critiques en azote acidifiant $CL_{max}(N)$ sont correlees aux valeurs de $CL_{max}(S)$ et $CL_{min}(N)$ (voir equation 3 dans le chapitre 2). Les quatre sites presentant les plus faibles valeurs de $CL_{max}(N)$ sont aussi ceux qui sont les plus sensibles aux exces de charges critiques de soufre.

Ces resultats concernant les charges critiques d'acidite sont cependant  nuancer. Les quatre sites CHS35, CPS77, PM40c et SP57 se revelent effectivement comme tres sensibles au soufre et  l'azote acidifiant, mais ne semblent que moyennement sensibles au phenomene d'eutrophisation du  l'azote. Leur valeur de *charge critique en azote eutrophisant* $CL_{eut}(N)$ est en effet tres proche de la moyenne ($601 \text{ \acute{e}q.ha}^{-1}\text{.an}^{-1}$). Des sites possedent tout de meme une charge critique en azote eutrophisant $CL_{eut}(N)$ dont l'ecart par rapport  la moyenne est superieur  $100 \text{ \acute{e}q.ha}^{-1}\text{.an}^{-1}$ (figure 46). Ces sites, CPS77, CHS41, PS67a et SP05 pour les quatre principaux, different (hormis pour CPS77) des quatre sites precedemment cites les plus sensibles  l'acidification.

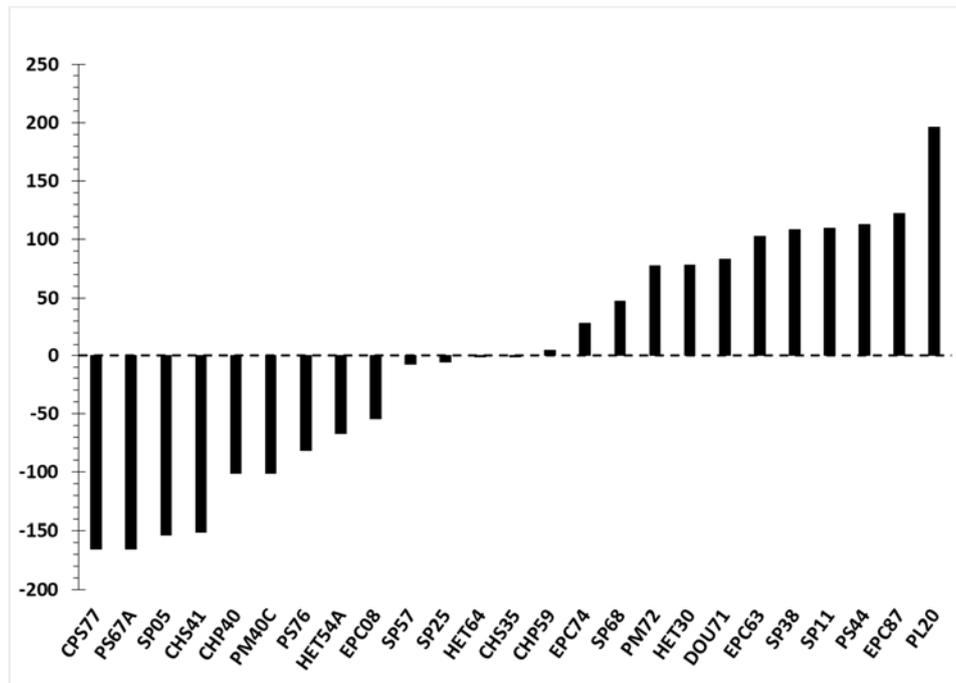


Figure 46 : cart de $CL_{eut}(N)$ par rapport  la moyenne ($601 \text{ \acute{e}q.ha}^{-1}\text{.an}^{-1}$) pour les 25 sites CATAENAT classes par ordre croissant d'cart

Enfin, six sites apparaissent un peu moins sensibles à l'eutrophisation ($CL_{eutN} > 700$ $\text{eq.ha}^{-1}.\text{an}^{-1}$). Cette observation n'est en réalité qu'un artefact dû à un effet de limite de classe. En effet, la charge critique en azote eutrophisant de ces six sites est très proche 700 $\text{eq.ha}^{-1}.\text{an}^{-1}$ (sauf pour EPC87 et PL20), restant très proche de la valeur observée sur tous les autres sites. Cet effet de limite de classe est un des inconvénients de ce raisonnement en intervalles de valeurs de charges critiques.

Les charges critiques empiriques calculées sur la base des préconisations du Mapping Manual (CLRTAP, 2016) adaptées aux écosystèmes terrestres français (Party *et al.*, 2001a) sont supérieures de 30% en moyenne aux charges critiques en azote eutrophisant calculées avec le modèle SMB, ainsi que l'ont observé Probst and Leguédois en 2008. La sensibilité des écosystèmes est donc plus faible lorsqu'elle est déterminée à partir des charges critiques empiriques. Ce décalage observé entre $CL_{nut}(N)$ et $CL_{emp}(N)$ est à attribuer à la nature des estimations et des compartiments environnementaux sur lesquels elles sont basées. Ainsi, quand le modèle SMB évalue $CL_{nut}(N)$ à partir de la composition biogéochimique de la solution du sol, le modèle empirique prend en compte des éléments tels que le type de sol, le type d'habitat rencontré, la zone pédoclimatique du site... Les cibles de protection pour lesquelles sont estimées les charges critiques n'étant pas les mêmes, les charges critiques en azote eutrophisant estimées diffèrent suivant le modèle utilisé.

Les résultats et tendances observés à partir des charges critiques dites « classiques » calculées avec SMB peuvent également être observés lors du calcul des dépassements de charges critiques sur les sites. La figure 47 synthétise les valeurs de charges critiques et de dépôts en soufre et en azote sur les 25 sites, quand le tableau XXXII répertorie les valeurs de dépassement calculées relativement au soufre et à l'azote. Il fournit à la fois l'indication concernant la présence (ou non) d'un dépassement sur chaque site, ainsi que son intensité. Les dépassements sont calculés suivant l'équation 6.

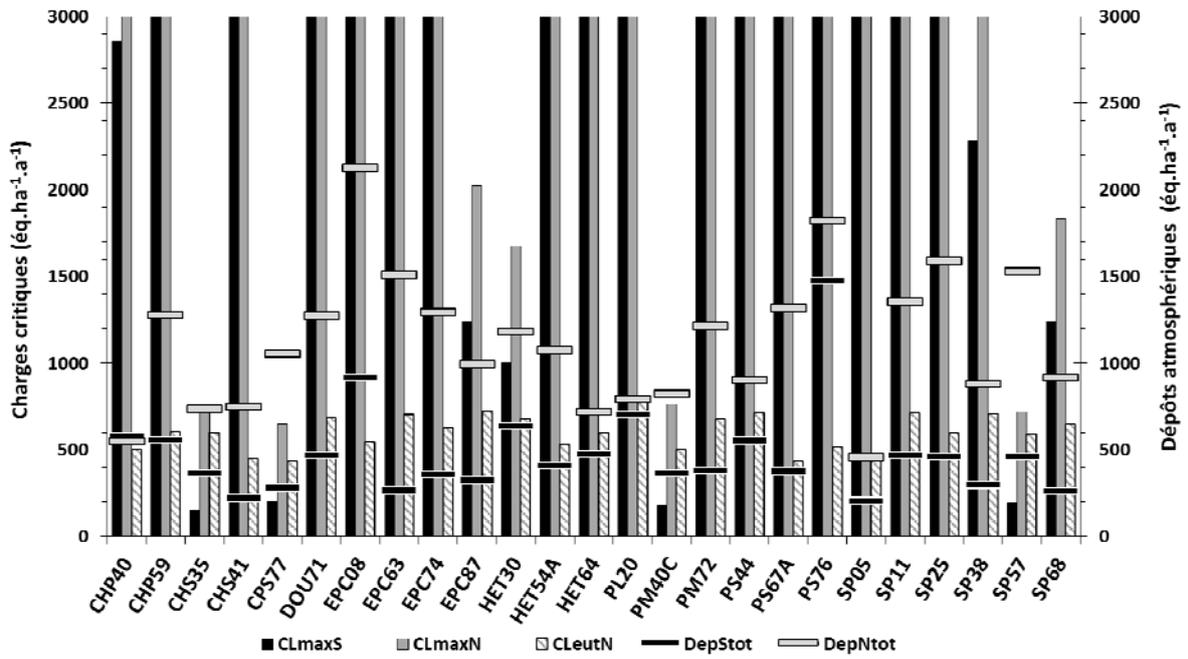


Figure 47 : Charges critiques d'acidité et en azote eutrophisant calculées, et quantités de soufre et d'azote déposées sur les 25 sites du sous-réseau CATAENAT étudiés.

Tableau XXXII : Présence et intensité du dépassement (en $\text{eq.ha}^{-1}.\text{an}^{-1}$) de charges critiques au soufre et à l'azote pour les 25 sites étudiés (en rouge, les sites pour lesquels on observe un dépassement de charge critique ($Ex > 0$), en vert l'absence de dépassement)

ID_placette	Ex(S)	Ex(eutN)
CHP40	-2273.39	47.62
CHP59	-2523.4	674.03
CHS35	212.89	134.94
CHS41	-71393.24	299.71
CPS77	79.52	619.57
DOU71	-11461.84	590.53
EPC08	-4811.77	1582.32
EPC63	-5980.39	804.29
EPC74	-72701.21	667.06
EPC87	-908.73	271.79
HET30	-364.72	504.29
HET54A	-4319.73	540.57
HET64	-72690.46	121.11
PL20	-5098.83	-5.46
PM40C	187.8	322.41
PM72	-4418.81	536.69
PS44	-3112.98	188.24
PS67A	-24167.3	882.49
PS76	-24311.63	1301.58
SP05	-74195.89	8.37
SP11	-26746.08	642.47
SP25	-74034.29	995.5
SP38	-1985.9	170.95
SP57	268.98	935.87
SP68	-977.3	266.3

Les résultats observés sur les quatre sites les plus sensibles au soufre (valeur de charge critique très faible et dépassement atteint) peuvent être attribués à leurs conditions particulières. Sur l'ensemble des 25 sites, les placettes CHS35, CPS77, PM40c et SP57 font en effet partie des sites sur lesquels les dépôts atmosphériques de soufre sont situés en dessous de la valeur de dépôt moyenne, égale à $475.3 \text{ eq.ha}^{-1}.\text{a}^{-1}$. Malgré tout, ces sites présentent la particularité d'avoir un pH relativement faible (compris entre 4.2 pour CHS35 et 4.6 pour CPS77 sur les 20 premiers centimètres de sol). Ces sites à pH bas sont donc très sensibles aux apports atmosphériques d'acidité liée au soufre et à l'azote, car il ne sont pas en mesure de neutraliser ces apports en raison d'un pouvoir tampon des processus d'altération très faible (Probst *et al.*, 1990; Moncoulon *et al.*, 2004). Vis-à-vis des apports en azote atmosphérique, cette sensibilité a été mise en évidence par exemple pour le site CHS41

(Rizzetto *et al.*, 2016). Le dépassement de charge critique le plus faible, observé pour CPS77 concerne d'ailleurs la placette présentant la valeur de pH la plus élevée parmi les quatre.

A ces conditions importantes jouant un rôle sur la sensibilité prédite de l'écosystème face à des dépôts d'acidité, peuvent s'ajouter d'autres caractéristiques des placettes susceptibles d'influencer les valeurs de la charge critique. C'est par exemple le cas de l'altitude comme pour SP57, d'un peuplement de résineux (SP57 et PM40c), de précipitations abondantes (SP57), ou de dépôts de cations basiques peu importants (CHS35, CPS77, PM40c et SP57) (Moncoulon *et al.*, 2004; CLRTAP, 2016).

La fonction de charge critique est un graphique permettant (tout comme l'équation de calcul du dépassement, équation 6), d'évaluer les dépassements subis par les sites lors de dépôts de soufre et/ou d'azote importants. La figure 48 montre l'application de cette fonction au site CPS77.

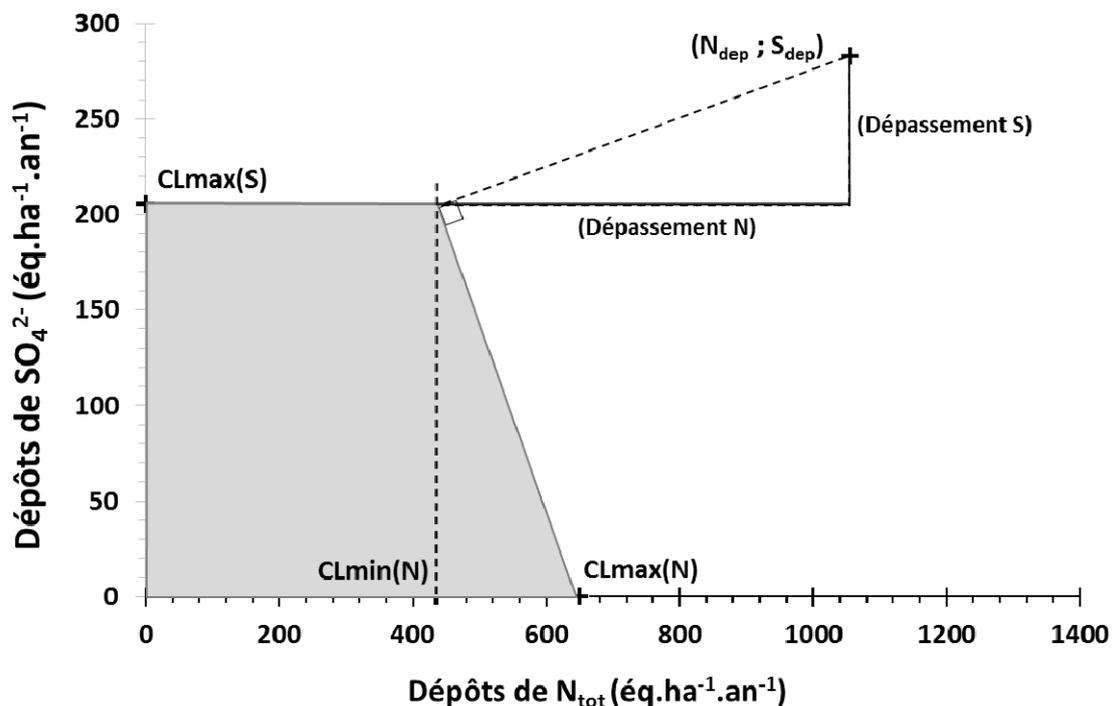


Figure 48 : Fonction de charge critique permettant d'évaluer les dépassements en soufre et en azote sur le site CPS77. La zone grisée représente la zone de non dépassement. Elle est limitée par les valeurs de charges critiques $CL_{max}(S)$, $CL_{min}(N)$ et $CL_{max}(N)$.

Le site CPS77 est caractérisé par la position du couple de valeurs de dépôts (N_{dep} ; S_{dep}). La méthode de la distance euclidienne est appliquée afin de pouvoir estimer la valeur des excédents en soufre et en azote (Posch *et al.*, 2001). Les dépassements calculés avec cette méthode correspondent aux valeurs calculées à partir de l'équation 6, à savoir 80 $\text{égq.ha}^{-1}.\text{a}^{-1}$ de dépassements pour les dépôts de soufre, et 620 $\text{égq.ha}^{-1}.\text{a}^{-1}$ de dépassement pour les dépôts azotés.

Les résultats présentés dans la figure 46 montrent également que ces 25 placettes du sous-réseau CATEANAT sont plus sensibles au processus d'eutrophisation lié aux dépôts atmosphériques d'azote nutritif, plutôt qu'au processus d'acidification. Une explication possible à cette observation peut être reliée aux évolutions des dépôts soufrés et azotés en France depuis les années 1980 (Sicard, 2007; Sicard *et al.*, 2007; Pascaud, 2013). Alors que les émissions de soufre ont diminué de plus de 90% entre 1980 et 2010, les émissions de NOx n'ont été réduites que de 60% et celles de NH₃ sont restées constantes (CITEPA, 2015). Les écarts observés entre charges critiques et dépôts pour le soufre et l'azote respectivement sont donc à l'origine de la différence de sensibilité des écosystèmes.

Les charges critiques d'acidité et en azote eutrophisant calculées avec SMB sont établies sur la base de variables biogéochimiques de l'écosystème. Elles sont donc établies à partir de ses caractéristiques biogéochimiques, qu'elles soient relatives au sol, à l'atmosphère, ou encore aux flux de matière entre les différents compartiments. L'équilibre biogéochimique de l'écosystème est ainsi le principal facteur considéré lors de l'estimation des charges critiques d'acidité et en azote eutrophisant. Les différences de valeurs observées entre $CL_{nut}(N)$ et $CL_{emp}(N)$ montrent qu'en fonction de la nature de l'élément à protéger, la sensibilité de l'écosystème à l'eutrophisation est plus ou moins importante. Une troisième voie de modélisation basée sur la biodiversité végétale peut donc s'avérer particulièrement intéressante pour affiner la sensibilité des écosystèmes vis-à-vis de l'azote eutrophisant (Posch *et al.*, 2011).

1.2. HSi et charges critiques de biodiversité

La prise en compte de la composition floristique et de la diversité végétale d'un écosystème est quant à elle effective dans le cadre de l'estimation de la qualité d'un habitat. Celle-ci se base sur l'étude du cortège floristique et sur la réponse des espèces aux conditions environnementales. Les indicateurs permettant de caractériser la réponse des espèces peuvent être de plusieurs natures : calcul des probabilités de présence, charges critiques de biodiversité, indice de qualité des habitats (HSi).

1.2.1 Indice de qualité des habitats : HSi

Pour rappel, l'indice de qualité des habitats est basé sur la relation entre la diversité végétale d'un écosystème et l'évaluation de son état de conservation. Il est défini comme la moyenne arithmétique des probabilités normalisées d'occurrence des espèces d'intérêt (Posch *et al.*, 2015), ce qui se traduit sous la forme de l'équation suivante (Éq. 28) :

$$HSi = \frac{1}{N} \cdot \sum_{i=1}^N \frac{p_i}{p_{i,max}} \quad (\text{Éq. 28})$$

avec N le nombre d'espèces, p_i la probabilité d'occurrence de l'espèce i , et $p_{i,max}$ la probabilité maximale d'occurrence de l'espèce i . $HSi \in [0 ; 1]$.

La valeur de la qualité de l'habitat est calculée en tenant compte de la probabilité de présence des espèces les plus représentatives, ou présentant un intérêt fort dans la caractérisation de l'habitat. L'utilisation de cet indice a été actée comme référence à l'échelle européenne, afin que tous les pays participant au PIC M&M disposent d'un indice commun d'évaluation de la biodiversité (Posch *et al.*, 2015).

Les charges critiques de biodiversité sont dérivées de la valeur de HSi calculée, et de la forme de ses isolignes dans un repère (N, S) (cf. figure 5 dans le chapitre2). La valeur des charges critiques de biodiversité de soufre et d'azote (CLS_{max} et CLN_{max}) correspondent alors aux quantités de S et N déposées lorsque le HSi est égal à 80% de sa valeur maximale. L'intégralité de cette méthode d'estimation des charges critiques de biodiversité est détaillée dans le chapitre 2, paragraphe 1.2. La précision adoptée dans l'établissement de CLS_{max} et CLN_{max} est variable, et la méthodologie pouvant être adaptée en fonction du temps et des moyens techniques disponibles (Posch *et al.*, 2014; Slootweg *et al.*, 2015).

Le calcul de l'indice de qualité des habitats HSi a été effectué à partir de données issues de deux modèles écologiques. Le premier jeu de données est issu du modèle PROPS.

Mise en œuvre

Le modèle de végétation PROPS (Reinds *et al.*, 2012, 2014; Posch, 2016) permet d'estimer la probabilité de présence des espèces végétales représentatives sur les écosystèmes étudiés. Il prend pour cela en compte la valeur de paramètres environnementaux de type climatique et physico-chimiques. L'équation de base utilisée par le modèle est de la forme suivante (Équations 29 et 30) :

$$p = \frac{1}{1 + e^{-z}} \quad (\text{Éq. 29})$$

où z est le polynôme suivant :

$$z = a_0 + \sum_{i=1}^n a_i \cdot x_i + \sum_{i=1}^n \sum_{j=1}^n a_{i,j} \cdot x_i \cdot x_j \quad (\text{Éq. 30})$$

avec $a_{i,j} = a_{j,i}$ pour tout i et j , et x_i les variables environnementales normées.

Dans la version actualisée de PROPS (Posch, 2016), les données d'entrée nécessaires à l'exécution du modèle sont, pour chaque site d'intérêt considéré individuellement :

- un fichier de végétation regroupant, pour chaque espèce végétale représentative, les paramètres caractérisant sa réponse au pH, au rapport C/N, à la concentration en azote déposé, aux précipitations annuelles et à la température moyenne annuelle
- la valeur de variables édaphiques (C/N, drainage au bas de la zone de prospection racinaire)
- la valeur de variables climatiques (Précipitations annuelles, Température moyenne annuelle)
- la valeur de variables biogéochimiques (pression de CO₂ dans la solution du sol, concentration totale en acides organiques, bilan net d'entrées de cations basiques, bilan net de la quantité d'azote stockée, fraction de dénitrification).

Ces valeurs proviennent de la base de données géographiques charges critiques (BDGCC) (Bortoluzzi, Mansat, *et al.*, 2010), de mesures réalisées sur les sites RENECOFOR (Ulrich, 1995; Ulrich *et al.*, 1998), du modèle météorologique SAFRAN (Le Moigne, 2002). Dans le cas où des données sont absentes, des valeurs par défaut préconisées dans la notice d'utilisation du modèle sont utilisées.

Les listes d'espèces représentatives ont été établies par l'intermédiaire d'un module de sélection inclus dans PROPS. Celui-ci repose sur une base de données écologique définie à l'échelle européenne regroupant, pour les principaux habitats EUNIS de niveau 3, la liste des

espèces les plus représentatives. Ces espèces étant représentatives des écosystèmes définis à l'échelle européenne, il arrive que certaines d'entre elles soient peu ou pas communes de la flore française. Dans ce contexte, ces listes ont été corrigées et/ou complétées par nos soins à l'aide de la classification EUNIS, de données à dire d'experts, et d'études statistiques portant sur des relevés phytoécologiques réalisés pour chaque grande région écologique (GRECO) du territoire national par l'IFN.

Résultats

Les paramètres de réponse de chaque espèce aux variables environnementales mentionnées plus haut permettent au modèle PROPS de calculer, en fonction des conditions de sites, une probabilité de présence par espèce. La somme normalisée des rapports de cette probabilité sur la probabilité de présence théorique maximale de chaque espèce présente sur le site permet d'estimer une valeur de HSi à partir de laquelle il est possible de calculer des valeurs de charges critiques de biodiversité. Les méthodologies de calcul utilisées ont été présentées au paragraphe 1.2 du chapitre 2 « Matériel et méthodes ». Le tableau XXXIII présente les valeurs de HSi et de charges critiques de biodiversité obtenues sur les 17 sites étudiés. Le modèle PROPS utilise des mesures reflétant la composition de la solution du sol en entrée, ce qui explique qu'il n'ait pu être mis en œuvre que sur 17 sites dans un premier temps.

Tableau XXXIII : Charges critiques de biodiversité et valeur de HSi pour les 17 sites CATEANAT considérés (classés par ordre de HSi croissant). Les charges critiques sont exprimées en $\text{éq.ha}^{-1}.\text{a}^{-1}$, et les HSi en %. Le seuil d'affichage des charges critiques maximales a été fixé à $3000 \text{ éq.ha}^{-1}.\text{a}^{-1}$

Code_placette	CLSmax	CLSmin	CLNmin	CLNmax	HSi
PS67a	3000	3000	3000	3000	3,2
SP05	3000	3000	1453.68	1453.68	5,3
HET64	3000	3000	3000	3000	8,3
SP11	3000	3000	2260.33	2260.33	9
CHS41	3000	3000	3000	3000	9,7
PM17	3000	3000	3000	3000	17,8
EPC08	3000	3000	3000	3000	22,6
CHP59	694.03	1	859.78	1801.06	23
PM85	3000	3000	3000	3000	23,5
EPC63	3000	3000	390.61	390.61	39,4
SP38	3000	3000	3000	3000	47,3
EPC87	3000	3000	3000	3000	47,5
HET54a	2488.81	240.92	1356.6	2526.18	50,5
SP57	3000	3000	2865.25	2865.25	52,6
SP68	3000	1	1647.09	1959.07	57,2
CPS77	3000	3000	2135.27	2135.27	71,6
HET30	3000	3000	3000	3000	73,9

Les charges critiques de biodiversité montrent pour la totalité des sites (hormis CHP59) des valeurs très élevées notamment pour le soufre (CLmaxS). Ces résultats montrent de grandes différences avec les charges critiques « classiques » calculées à l'aide du modèle SMB. En général, que ce soit pour le soufre ou pour l'azote, les charges critiques dites « classiques » présentent des valeurs souvent inférieures à celles de charges critiques de biodiversité, hormis pour les sites CHP59, EPC63 et HET54a. Il en va de même pour les charges critiques en azote eutrophisant. Même SP57, dont la charge critique d'acidité calculée avec SMB était extrêmement faible, présente ici une charge critique de biodiversité en soufre supérieure à 3000 $\text{éq.ha}^{-1}.\text{a}^{-1}$. Les différences observées entre les deux types de charges critiques sont d'ailleurs plus importantes pour le soufre que pour l'azote acidifiant.

Il apparaît donc que la valeur des charges critiques calculées d'un point de vue biogéochimique traduit une sensibilité plus importante des écosystèmes aux dépôts atmosphériques azotés et soufrés. La réponse des espèces végétales semble donc moins apte à détecter la sensibilité de l'écosystème à l'acidité que la biogéochimie du sol. Le rapport Al/BC et l'ANC critique de la solution de sol permettent de prévenir de façon plus adaptée les déséquilibres nutritionnels cationiques. L'hypothèse d'une plus large amplitude de réponse des plantes aux dépôts par rapport à celle du sol, entraînant une grande résilience écologique plus que biogéochimique des écosystèmes, est donc à envisager.

1.2.2 Modèles de distribution des espèces

Mise en œuvre

Les calculs de HSi avec les nouveaux modèles de distribution d'espèces (SDM) ont été réalisés en prenant en compte les mêmes listes d'espèces représentatives de chaque site que celles utilisées en entrée du modèle PROPS. A la différence de celui-ci, les calculs de charges critiques de biodiversité réalisés à l'aide des SDM n'ont cependant pas encore été automatisés. La mise en œuvre de ces modèles s'est donc effectuée « à la main ». Le principe consiste tout d'abord à calculer la probabilité de présence réelle des espèces en fonction des conditions pédoclimatiques rencontrées sur chaque site. Celle-ci est calculée à l'aide de la régression logistique définie par l'équation 29, également utilisée par le modèle PROPS.

Les variables d'entrée prises en compte dans cette équation sont cependant différentes de celles « lues » par PROPS. Les valeurs de pH et de C/N sont communes aux deux modèles. Mais les nouveaux SDM prennent en compte de façon originale le bilan hydrique du mois de juillet en lieu et place des précipitations annuelles, et la température minimale de janvier et les GDD plutôt que la température moyenne annuelle. Ils intègrent surtout des variables supplémentaires que sont l'hydromorphie, le cumul de radiations et le couvert de la strate arborée. Les deux dernières variables caractérisent le facteur lumière (Rizzetto *et al.*, to be submitted).

En fonction des conditions rencontrées sur chaque site, les SDM permettent de calculer la probabilité de présence de chaque espèce représentative incluse dans la liste de départ. La probabilité de présence théorique maximale est calculée en considérant, en guise de conditions environnementales de site, les valeurs optimales des différents paramètres pour chaque espèce. Le calcul de HSi s'effectue ensuite par l'intermédiaire de l'équation rappelée dans la partie 1.1.2. de ce chapitre (Eq. 28).

Résultats

Les modèles de distribution d'espèces développés et calibrés au chapitre 4 (Rizzetto *et al.*, submitted) fournissent des probabilités de présence calculées en réponse à des conditions environnementales mesurées. L'estimation de charges critiques de biodiversité à l'aide du modèle PROPS relève d'un processus automatisé de construction de diagrammes d'isolignes de HSi, à partir desquels sont calculées par des routines les valeurs de dépôts de S et N correspondant à 80% de la valeur du HSi maximal. Or, ces routines permettant la construction des isolignes de HSi sont établies à partir de variables et de conditions bien particulières que n'utilisent pas les SDM. En conséquence, leurs spécificités (nature des variables et méthodologies de mise en œuvre) ne permettent pas, en l'état actuel des avancées, d'estimer de la sorte des valeurs de charges critiques de biodiversité. Les résultats présentés dans le tableau XXXIV ne concernent donc que le calcul des valeurs de HSi.

Tableau XXXIV : Valeurs de l'indice de qualité des habitats (en %) pour les 17 sites CATAENAT, calculées à partir des modèles de distribution d'espèces

Code_placette	HSi
CHP59	31.2
CHS41	48.65
CPS77	62.58
EPC08	34.07
EPC63	7.49
EPC87	11.36
HET30	38.99
HET54A	40
HET64	68.14
PM17	23.23
PM85	7.22
PS67A	24.8
SP05	30.5
SP11	28.73
SP38	36.68
SP57	34.23
SP68	25.04

Les valeurs de HSi calculées à l'aide des SDM sur les 17 sites s'échelonnent entre 7.5 et 68.1 %. Comme pour les résultats issus du modèle PROPS, les valeurs les plus élevées de HSi semblent être atteintes pour les peuplements dominés par des essences feuillues, dans ce cas précis. Une généralisation (ou une infirmation) de ce constat à l'échelle de tous les écosystèmes forestiers français (feuillus et résineux) sera à tester. Une comparaison plus poussée des résultats obtenus avec les deux modèles est présentée ci-après.

1.2.3 Comparaison des résultats

La comparaison des résultats de valeurs de HSi obtenues entre PROPS (HSi_{PROPS}) et les SDM (HSi_{SDM}) est présentée sur la figure 49. Les sites du réseau RENECOFOR ont été classés par valeur croissante de HSi calculée avec les SDM. La différence de HSi entre les deux modèles est calculée suivant l'équation suivante (Eq. 31) :

$$Diff = \frac{|(HSi_{SDM} - HSi_{PROPS})|}{(HSi_{SDM} + HSi_{PROPS})} \quad (\text{Eq. 31})$$

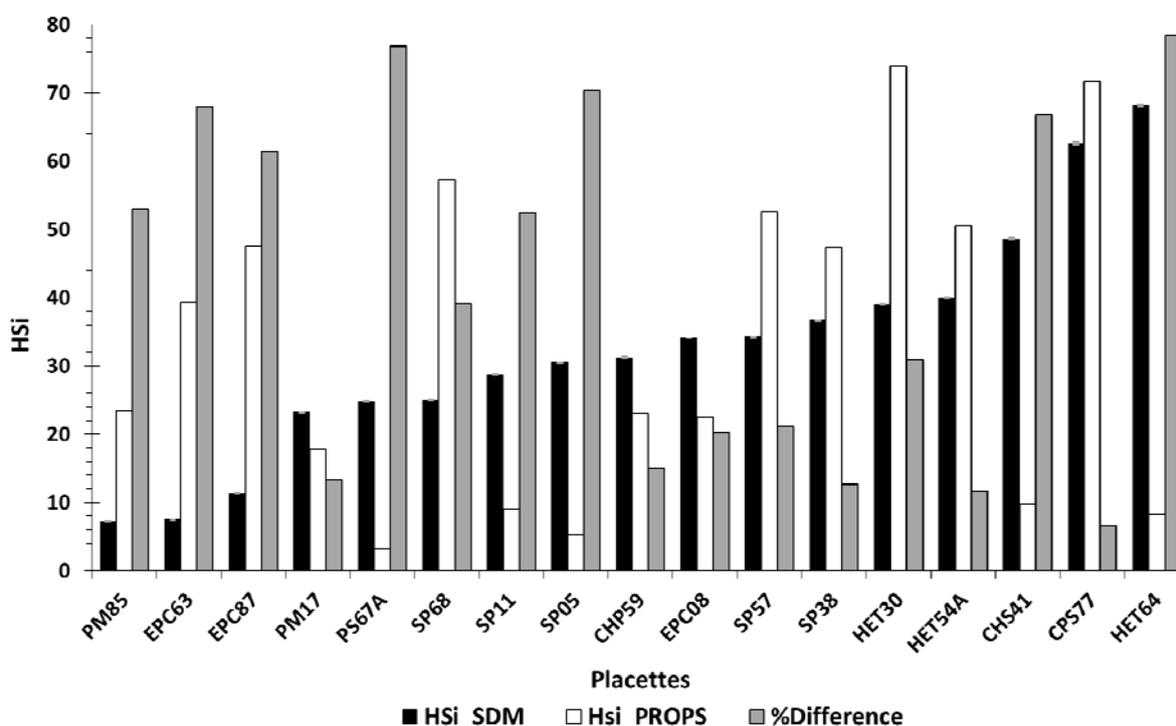


Figure 49 : Comparaison des valeurs de HSi entre le modèle PROPS et les SDM

Les plus fortes valeurs de HSi observées pour les feuillus sont à considérer avec précaution du fait du faible nombre de sites. Elles n'en demeurent pas moins robustes, en raison du nombre important d'espèces communes qui composent les listes d'espèces représentatives

des écosystèmes dominés par des essences feuillues, qui sont lues par les modèles. Le nombre d'espèces communes composant ces listes pour les habitats dominés par des essences résineuses est nettement plus réduit. La composition en espèces représentatives pour les sites dominés par de résineux doit donc être adaptée au cas par cas.

Des différences plus ou moins importantes existent entre les valeurs de HSi calculées à partir des deux modèles. Les écarts observés sont en faveur de l'un ou l'autre des deux modèles de manière assez similaire, avec 9 sites sur 17 présentant un HSi plus important avec le modèle PROPS. Aucune tendance claire ni significative ne se dégage de ces écarts. Cependant, les différences relatives les plus importantes semblent en priorité concerner les valeurs de HSi les plus faibles.

Ces différences peuvent être expliquées du fait de différences importantes inhérentes à la nature même des modèles. En premier lieu, les équations de régression logistique caractérisant les deux modèles ne prennent en compte ni le même nombre de variables explicatives, ni le même type de variables relatives à chaque facteur environnemental considéré. De plus, les modèles de distribution d'espèces ont été calibrés pour des espèces réellement typiques et représentatives des écosystèmes forestiers français (Gégout, 2001), à partir de variables climatiques, édaphiques et écologiques mesurées qui permettaient d'expliquer au mieux la réponse des espèces aux conditions environnementales des sites (Rizzetto *et al.*, to be submitted). En conséquence, les SDM autorisent un calcul de probabilité de présence des espèces avec une bonne précision, en raison d'une calibration initiale à l'échelle locale réalisée à l'aide de mesures *in situ*. Le modèle PROPS utilise quant à lui la réponse d'espèces et des équations de régression calibrées à l'échelle européenne. Cette différence d'échelle entre les deux modèles, ajoutée à la calibration des SDM à partir de données mesurées, peut permettre d'expliquer une grande partie des écarts de valeurs de HSi observés.

En conclusion, ces résultats ne sont pas comparables du fait des spécificités d'établissement propres à chacun des deux modèles (PROPS et SDM). De ce fait, il est recommandé d'utiliser des modèles qui soient établis, calibrés et validés pour les conditions environnementales correspondantes aux sites d'étude, et pour une flore spécifique adaptée. Dans notre cas, nous utiliserons donc les modèles de distribution d'espèces (SDM) dans la suite de notre travail, ceux-ci étant établis à l'aide de données mesurées adaptées aux écosystèmes forestiers français.

1.2.4 Exemple d'application : calcul dynamique du HSi sur un site référence du réseau RENECOFOR

Le calcul des valeurs de HSi réalisé sur les sites références du réseau CATAENAT a montré l'importance de la méthodologie et de la liste d'espèces utilisées. L'intérêt de la modélisation dynamique repose sur la possibilité de simuler l'évolution temporelle d'un indice (tel que le HSi) en fonction des modifications progressives des conditions environnementales. La mise à jour des scénarios climatiques utilisés dans la modélisation à l'aide des scénarios régionaux RCP, ainsi que le développement des modèles de distribution d'espèces calibrés à l'échelle de la France (Rizzetto *et al.*, submitted), ont permis de mettre en œuvre la modélisation de l'évolution dynamique du HSi pour le site de référence CHS41. Six combinaisons de scénarios de dépôts atmosphériques et d'élévation de température ont été considérées. Pour chacune d'elles, les valeurs annuelles des huit variables finales composant les SDM ont été déterminées comme suit :

- pH et C/N : simulation de l'évolution des deux variables à l'aide du modèle biogéochimique ForSAFE, en fonction des différents scénarios testés. L'intégration de ces résultats dans les SDM s'est faite comme présenté au paragraphe 4 du chapitre 4, grâce au couplage des deux modèles
- Température minimale de janvier, GDD et radiations totales : la valeur de ces variables est directement issue des scénarios climatiques RCP4.5 et RCP8.5 (voir paragraphe 4.2. du chapitre 2 « Matériel et méthodes »). La somme des degrés jours au seuil de 5°C a, quant à elle, été recalculée à partir des données de température moyenne mensuelle fournies par les scénarios RCP.
- Bilan hydrique climatique du mois de juillet : une simulation de l'évolution du bilan hydrique climatique de juillet sur des périodes de 30 ans entre 1961 et 2100 a été obtenue à l'aide des modèles HadCM3 (Tyndall Center for Climate Change Research) et Helios (Laboratoire LERFoB, Piedallu *et al.*, 2015).
- Hydromorphie et couvert arboré : les valeurs de l'intensité d'hydromorphie et du recouvrement des essences forestières dans la strate arborée haute ont été considérées comme constantes durant toute la durée de la simulation.

A l'aide de ces données, la simulation des probabilités de présence annuelles des espèces étudiées grâce aux SDM a permis de calculer une valeur annuelle de HSi pour le site CHS41 (Éq. 28). Les résultats obtenus sont présentés sur la figure 50 ci-dessous.

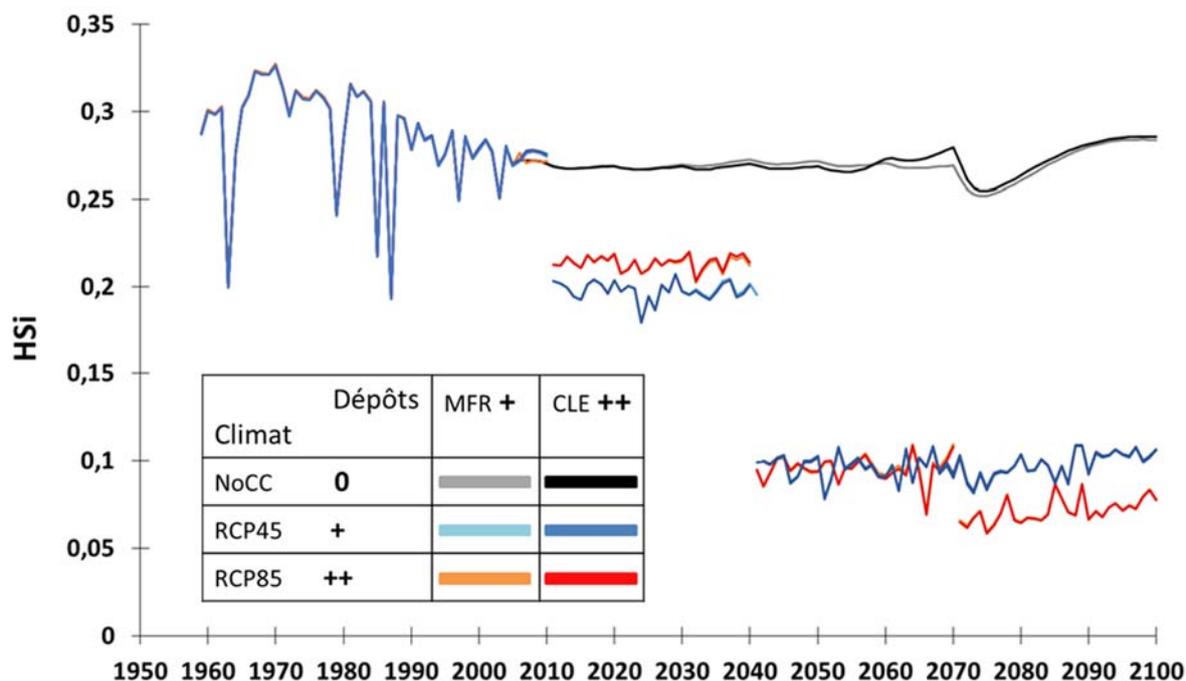


Figure 50 : évolution du HSi du site CHS41 dans le temps, en réponse à six combinaisons de scénarios climatiques et de dépôts atmosphériques différents. Remarque : pour un même scénario climatique, les courbes de réponse du HSi pour les scénarios de dépôts MFR et CLE sont confondues.

Ces résultats montrent que les combinaisons de scénarios ont un impact notable sur l'évolution de la qualité de l'habitat. De même que ceux décrits au chapitre 3, ils montrent un effet prédominant de l'élévation de température sur l'évolution de l'écosystème, par rapport aux dépôts azotés. En effet, à partir de 2010, seule l'élévation de température (par rapport au scénario témoin avec absence de changement climatique) a un rôle significatif sur le HSi.

Plusieurs points de description peuvent être mentionnés ici :

- les différents sauts de HSi observés sur la période d'étude sont principalement liés à des évolutions du bilan hydrique climatique du mois de juillet. En fonction des espèces étudiées, la limitation de l'approvisionnement en eau durant la saison de végétation, liée à l'élévation de température, est un facteur sensible pour le calcul des probabilités de présence
- les effets prédominants des scénarios climatiques montrent que la température minimale de janvier et les GDD sont deux variables indispensables à la modélisation
- l'élévation de température plus importante pour le scénario RCP8.5 prend le pas sur l'évolution de toutes les autres variables à partir de 2070
- cet effet de la température, accentué à partir de 2070, qui prédomine sur l'effet combiné de l'ensemble des autres variables, permet d'expliquer les inversions observées entre 2040 et 2070 pour les scénarios RCP4.5 et RCP8.5
- le HSi, directement lié à l'évolution des probabilités de présence des espèces, semble très peu influencé par la quantité de dépôts atmosphériques azotés introduite sur le site

- l'indice de qualité des habitats correspond approximativement à une moyenne des probabilités de présence des espèces. Ainsi, lors du calcul de la moyenne des rapports de probabilité de présence (voir équation 28), il se trouve minimisé. De ce fait, l'effet indirect des apports en azote sur la croissance des plantes (par modification de la composition chimique de la solution du sol), est rendu secondaire par rapport à l'effet direct de l'élévation de température.

La figure 50 montre donc que le couplage dynamique entre modèles biogéochimique et distribution d'espèces est réalisable, et permet de simuler sur le long terme les effets des dépôts atmosphériques azotés, et d'une élévation de température, sur la probabilité de présence d'espèces végétales, ainsi que sur la qualité de l'habitat qui les abrite. Cependant, ces résultats sont les tout premiers obtenus avec cette nouvelle méthodologie de modélisation. Ils sont donc à considérer avec précaution, cette méthode n'en étant qu'à ses prémices. Des analyses plus poussées, ainsi que des tests complémentaires destinés à valider la mise en œuvre de cette méthode devront être réalisés dans un avenir proche.

2. Extension à d'autres écosystèmes forestiers

En complément de l'estimation des charges critiques azotées à l'échelle de sites, une extrapolation de la modélisation à l'état stationnaire a été appliquée sur des écosystèmes forestiers français. Toujours dans le but d'élargir le champ d'application des modèles, le changement d'échelle constitue une étape complémentaire à l'augmentation du nombre de sites présentée au début de ce chapitre.

Les contraintes liées à la mise en œuvre de la modélisation sur des écosystèmes sont identiques à celles rencontrées lors de l'exécution du modèle SMB à l'échelle des sites. Elles concernent principalement la disponibilité des données nécessaires en entrée du modèle, la constitution d'unités de modélisation homogènes et cohérentes, et la possibilité d'analyser les résultats obtenus par rapport à un référentiel existant (observé ou modélisé). Les données d'entrée nécessaires à la mise en œuvre du modèle stationnaire sont moins nombreuses et plus faciles d'accès que celles que requiert le modèle couplé dynamique. La majorité d'entre elles provient de la base de données géographiques de charges critiques (BDGCC) (Probst *et al.*, 2000; Bortoluzzi *et al.*, 2010). Les données archivées dans cette base sont régulièrement mises à jour depuis 25 ans au gré des résultats et des avancées obtenues dans les différents projets, des thèses, des données d'observation des réseaux comme RENECOFOR. Les principales actualisations réalisées en lien avec l'objectif de modélisation dans le cadre de cette thèse portent sur les variables climatiques, dont plusieurs mises à jour ont permis d'améliorer la précision des résultats obtenus, en intégrant au processus de modélisation des

données actualisées et plus précises. La disponibilité des données climatiques issues du modèle SAFRAN, projetées sur la grille de 8 km x 8 km, a permis cette mise à jour des précipitations et températures moyennes annuelles. La variable exprimant le drainage dans la zone de prospection racinaire, utilisée dans le calcul de la concentration limite en azote, a également été actualisée. Jusqu'à présent estimé sous forme de classes à partir de données de pluies efficaces (Louvrier and Margat, 1983; Daum *et al.*, 1996), le drainage est désormais exprimé de manière quantitative comme la différence entre précipitations et évapotranspiration réelle, suite à une série de tests incluant les données du modèle SAFRAN (Haunold *et al.*, 2016).

Le développement depuis plus de 10 ans, d'une base de données de végétation potentielle au sein du PFN français (Leguëdois *et al.*, 2011), permet d'assurer la disponibilité de données écologiques importantes à l'échelle du territoire, dont la présence en entrée du modèle SMB est indispensable. C'est à partir de cette base de données qu'ont été affinés les écosystèmes forestiers sur lesquels est appliquée la modélisation. La définition et le découpage des écosystèmes, basés sur la superposition de critères géographiques, biogéochimiques, climatiques et édaphiques, sont décrits dans le premier paragraphe de cette partie. Les résultats de la modélisation à l'état stationnaire des charges critiques d'acidité et de biodiversité sur ces écosystèmes sont présentés au sein des paragraphes 2 et 3.

2.1. Définition des écosystèmes étudiés

La définition des écosystèmes forestiers étudiés est basée sur les unités écosystémiques de végétation présentées au paragraphe 3.5. du chapitre 2 « Matériel et méthodes ». Ces entités, obtenues à partir du regroupement en classes et du croisement de données pédologiques (Jamagne *et al.*, 1989; INRA, 1998), géologiques (INRA, 1998), et de végétation potentielle (Party, 1999; Party *et al.*, 1999), sont découpées suivant le contour des unités de végétation potentielle. Elles sont de plus découpées suivant les mailles de la grille EMEP 50 sur lesquelles étaient calculés les anciens scénarios et valeurs de dépôts d'azote et de soufre atmosphériques. La sélection entre écosystèmes forestiers et écosystèmes prairiaux s'est faite sur la base de l'occupation des sols du Corine Land Cover de 2006.

La mise à jour des scénarios de dépôts sur une nouvelle grille EMEP de résolution 0.1° x 0.05° préconisée dans le cadre de l'ICP M&M (Slootweg *et al.*, 2015) a entraîné un nouveau découpage des écosystèmes. Bien évidemment, grâce au croisement des données pédologiques, géologiques et de végétation potentielle réalisé lors de la définition des premiers écosystèmes, chaque entité ainsi découpée est homogène sur la totalité de sa surface relativement au matériau parental, au type de sol, au peuplement et à la végétation principale rencontrée.

Dans le but de disposer d'informations concernant les statuts de protection en vigueur sur les nouveaux écosystèmes (INPN, 2016), un dernier découpage a été réalisé en fonction des différentes zones et statuts de protection (cf. chapitre 3.2. du chapitre 2). Cette multitude de polygones, répartis sur la totalité du territoire français et géoréférencés, a enfin subi une fusion spatiale (outil *Merge* d'ArcGIS) avec pour principaux critères l'égalité des valeurs des principaux champs caractérisant ces écosystèmes. Un des objectifs du renseignement du statut de protection pour chaque unité de modélisation est de permettre, lors de l'estimation des charges critiques à l'aide du modèle dynamique, de déterminer si les mesures de protection appliquées sur les écosystèmes peuvent permettre de limiter les impacts des changements globaux par rapport à des zones non protégées. Si tel est le cas, la distinction entre les différents types de protection nationale et européenne rendra possible la réalisation d'une étude de sensibilité sur l'efficacité de chacun des statuts. Toutes ces opérations spatiales ont débouché sur la création d'un total de 38 992 écosystèmes d'une superficie supérieure à 1 ha.

Les données de précipitations et températures moyennes annuelles, ainsi que les valeurs de drainage nouvellement calculées, toutes spatialisées à l'échelle de la grille SAFRAN, ont été projetées sur ces nouveaux écosystèmes à l'aide de la méthode AAE (Areal Average Estimation method) (Sen, 2016). Cette méthode consiste à effectuer la moyenne des valeurs de précipitations, températures et drainages attribuées par croisement spatialisé à chaque polygone, en pondérant par la superficie de la maille SAFRAN intersectée par l'aire de l'écosystème.

Les données d'entrée restantes, nécessaires à la mise en œuvre du modèle SMB, issues de la BDGCC, ont finalement été rattachées à l'ensemble des polygones par jointures spatiale et attributaire. C'est sur ce nouveau découpage d'écosystèmes que les charges critiques d'acidité et de biodiversité ont pu être estimées.

2.2. Charges critiques à l'état stationnaire

De même que pour l'estimation des charges critiques à l'échelle des sites, les équations mises en œuvre par SMB et détaillées dans la partie 1 du chapitre 2 « Matériel et méthodes » restent valables. Les calculs de CLmaxS, CLmaxN et CLeut ont été réalisés sur les 38 992 écosystèmes. La figure 51 montre une comparaison des valeurs de charges critiques CLmaxS et CLeutN calculées après mise à jour des données climatiques (à gauche), avec celles calculées à partir des valeurs de drainage estimées par classes de pluies efficaces (à droite, (Probst and Leguédois, 2008)). Les charges critiques maximales en Soufre sont présentées sur les cartes du haut (a, b), les charges critiques en azote eutrophisant sur les cartes du bas (c, d). Les résultats sont toujours présentés en classes de charges critiques, dont la gamme de couleurs reprend la gamme standardisée de l'ICP M&M déjà présentée dans la première partie de ce chapitre.

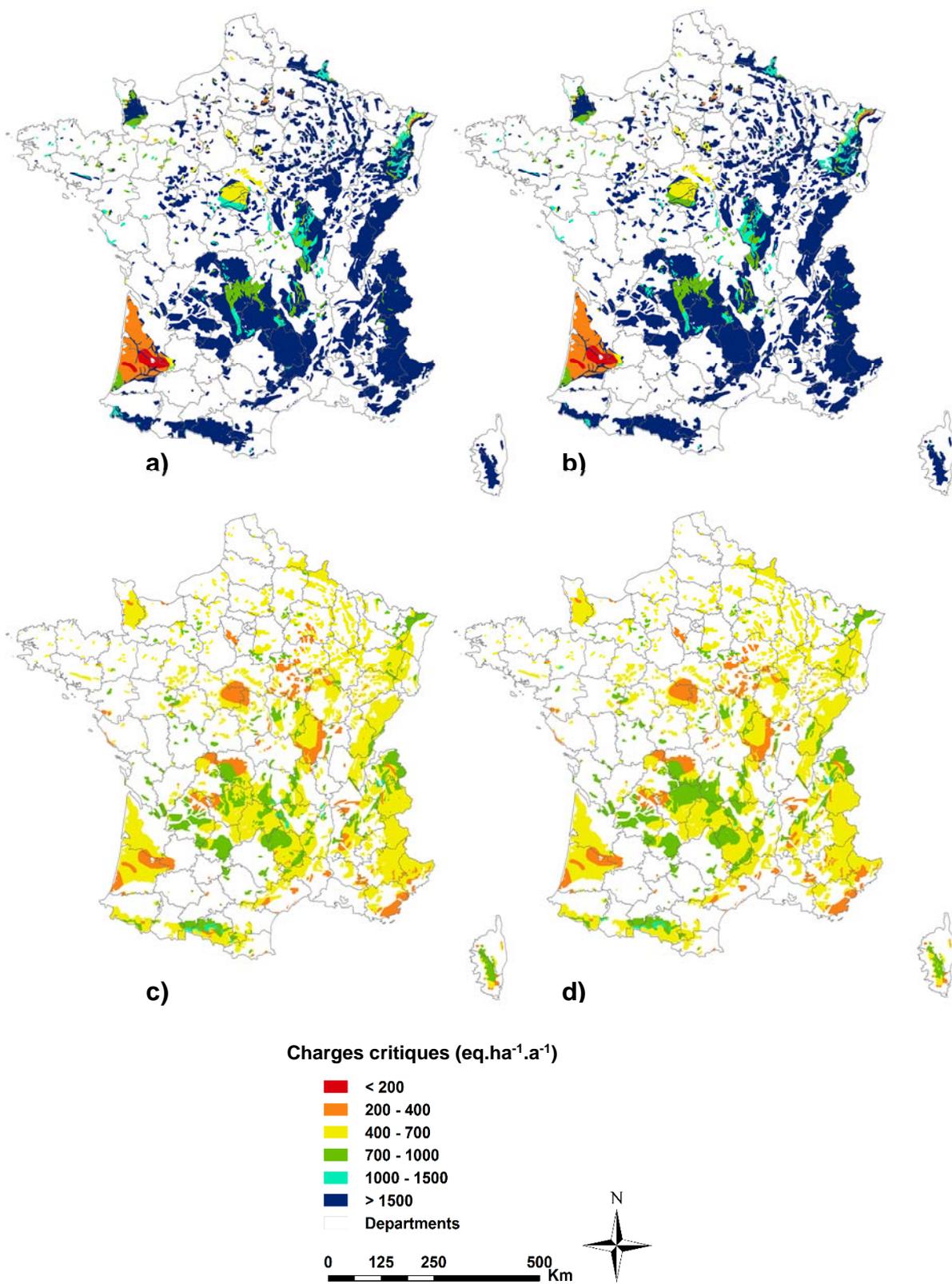


Figure 51 : Cartes des charges critiques en France : a) nouvelles valeurs de CLmaxS ; b) anciennes valeurs de CLmaxS ; c) nouvelles valeurs de CLnutN ; d) anciennes valeurs de CLnutN. Note : seuls les écosystèmes forestiers sont représentés.

Ces cartes montrent des résultats différents entre soufre et azote, mais qui correspondent aux tendances déjà observées à l'échelle des sites et précédemment par Probst and Leguédois (2008).

Mis à part certains écosystèmes bien localisés, la plupart des écosystèmes forestiers apparaissent comme étant peu sensibles aux dépôts atmosphériques de soufre avec une majorité de valeurs de charge critique supérieures à $1500 \text{ \acute{e}q.ha}^{-1}.\text{an}^{-1}$, de façon concordante aux résultats de Party *et al.* (1999, 2001a). A l'inverse, quelques écosystèmes apparaissent comme très sensibles aux dépôts soufrés puisque les charges critiques qui y sont rencontrées appartiennent aux trois classes de valeurs les plus faibles. Ainsi, la quasi-totalité de la pinède à Pin maritime et à Pin taeda des Landes montre des valeurs comprises entre 200 et $400 \text{ \acute{e}q.ha}^{-1}.\text{an}^{-1}$. La zone la plus sensible, située sur la partie nord-ouest du département des Landes et à cheval sur une petite partie du Lot-et-Garonne, possède une charge critique inférieure à $200 \text{ \acute{e}q.ha}^{-1}.\text{an}^{-1}$. Cette zone correspond à des habitats de type tourbières ou bas marais (codes D2 et D4 dans la classification EUNIS au niveau 2), ainsi que la zone de la Sologne dont la charge critique est comprise entre 400 et $700 \text{ \acute{e}q.ha}^{-1}.\text{an}^{-1}$. Ces écosystèmes, déjà caractérisés par un pH très faible ($\text{pH} < 4$), sont donc également très sensibles au processus d'acidification. La présence majoritaire de sols à dominante sableuse sur ces écosystèmes (Guellec, 1987; Gis Sol, 2011), par une accentuation du drainage et de flux d'éléments transportés participe également à ce résultat. Quelques écosystèmes localisés dans le Massif Central et dans le massif des Vosges témoignent également d'une sensibilité notable aux dépôts soufrés (Probst *et al.*, 1990; Party *et al.*, 1999).

Les valeurs globales de charge critique en azote eutrophisant sont plus faibles que celles observées pour le soufre. Les valeurs de charge critique les plus faibles ($< 400 \text{ \acute{e}q.ha}^{-1}.\text{an}^{-1}$ ou $< 5.6 \text{ kgN.ha}^{-1}.\text{a}^{-1}$) concernent des écosystèmes couvrant une superficie de $22\,200 \text{ km}^2$ (soit 12.5 % de la superficie totale des écosystèmes étudiés). Ces valeurs croissent jusqu'à $140\,375 \text{ km}^2$ lorsqu'on considère les charges critiques inférieures à $700 \text{ \acute{e}q.ha}^{-1}.\text{an}^{-1}$ (soit $< 9.8 \text{ kgN.ha}^{-1}.\text{an}^{-1}$). Les mêmes écosystèmes sensibles sont concernés par les dépôts atmosphériques de soufre.

La comparaison des valeurs de charges critiques avant (figure 49 b) et d)) et après mise à jour des données d'entrée des modèles (figure 49 a) et c)) ne permet pas de déceler de différences évidentes à l'échelle de la France. Cependant, une étude approfondie des résultats concernant CLmaxS montre que des changements de classe de charge critique en lien avec l'augmentation de la résolution de la grille de dépôts EMEP utilisée sont observables à l'échelle locale. Ainsi, la partie sud de la Sologne et les écosystèmes situés à l'ouest de Pyrénées apparaissent comme plus sensibles à l'acidité liée au soufre par exemple ; de même que l'est du Bassin Parisien, le nord et le sud du Massif Central, ainsi que la partie centrale des Pyrénées et l'ouest du Jura apparaissent plus sensibles aux dépôts azotés.

L'analyse des différences entre valeurs de charges critiques calculées avant et après mise à jour des données montre qu'aussi bien pour l'azote que pour le soufre, les modifications de valeur de charge critique sont observées pour les classes les plus élevées. La concentration la plus forte d'écosystèmes dont la valeur des charges critiques a changé se trouvant dans les classes élevées, et les écosystèmes les plus sensibles n'étant pas impactés par la mise à jour des données, ces résultats montrent que la version actualisée du modèle SMB apporte une précision supplémentaire dans l'estimation des charge critiques dites « classiques » à l'état stationnaire. La figure 52 illustre la cartographie des charges critiques d'acidité à l'échelle européenne, calculées à l'aide du modèle SMB pour l'année 2012 (Hettelingh *et al.*, 2015).

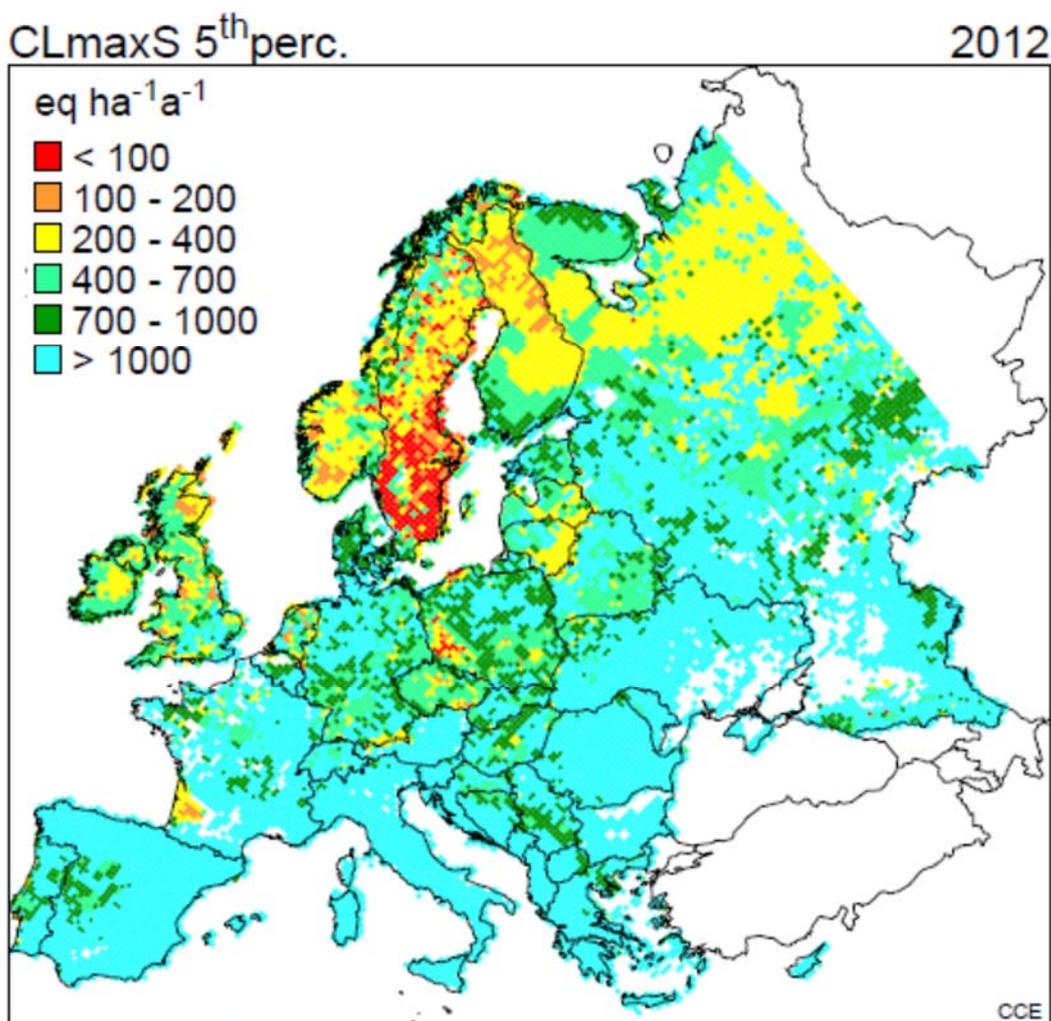


Figure 52 : Carte des charges critiques d'acidité de la base de données de charges critiques européenne calculées au 5ème percentile pour l'année 2012 (from Hettelingh *et al.*, 2015)

2.3. Charges critiques de biodiversité

Les charges critiques de biodiversité ont également été calculées sur les 38 992 écosystèmes forestiers définis au paragraphe 2.1. Pour ce faire, le modèle écologique PROPS a été appliqué en prenant en compte l'ensemble des variables édaphiques, biogéochimiques, climatiques et environnementales des écosystèmes étudiés. Les valeurs de charges critiques de biodiversité CLSmax et CLNmax, ainsi que les valeurs de HSi sont présentées dans la figure 53. Les charges critiques de biodiversité, ainsi que les valeurs de HSi ont été établies à partir de listes d'espèces représentatives de chaque écosystème, basées sur l'utilisation de la base de données interne au modèle PROPS, ainsi que sur la classification EUNIS et sur l'utilisation de bases de données relevées et à dire d'experts. Ces résultats ont été présentés au meeting du CCE 2017 à Wallingford suite au dernier call for data du WGE auquel la France a répondu via son PFN.

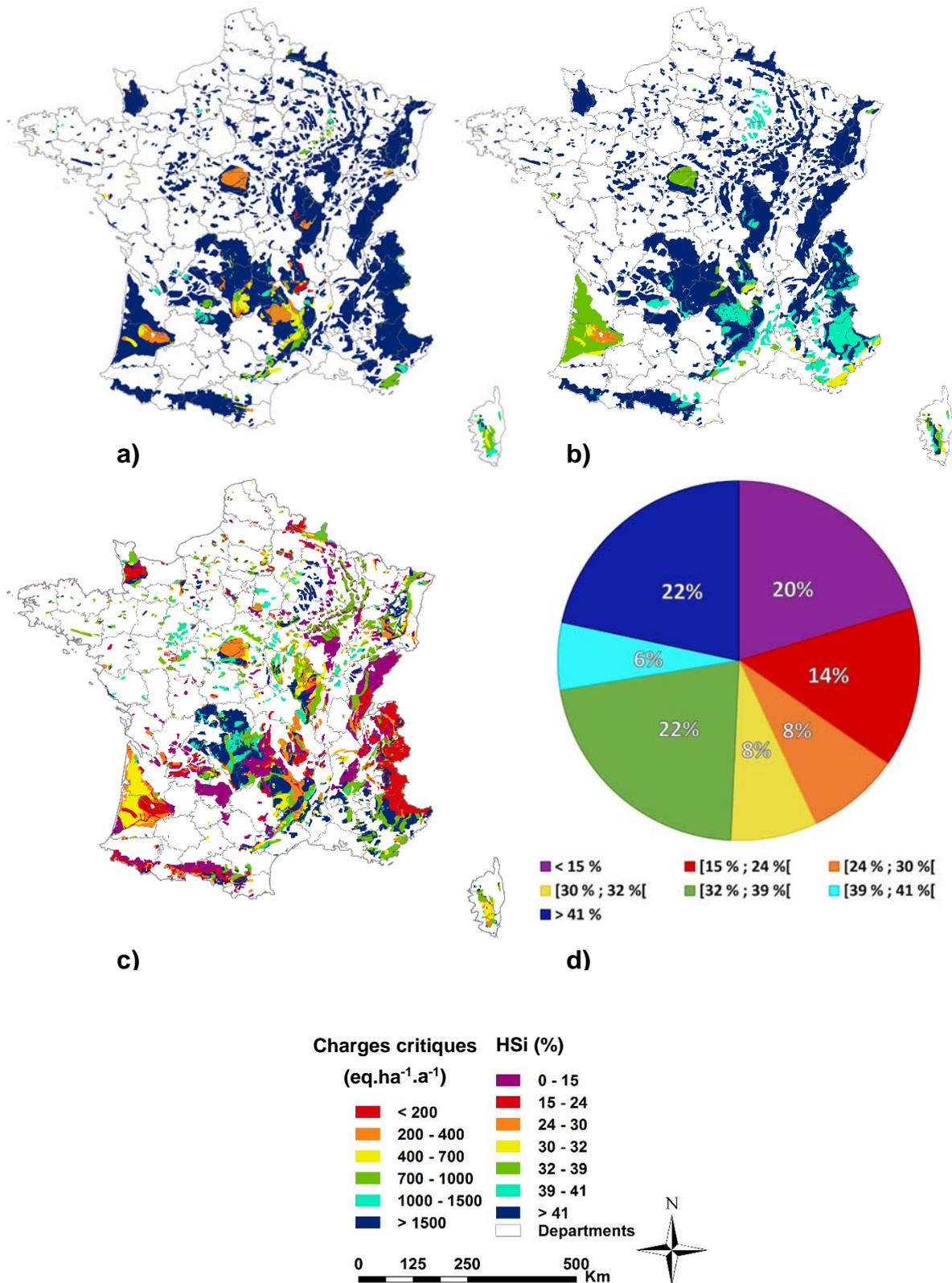


Figure 53 : Cartes des charges critiques de biodiversité en France : a) CLSmax ; b) CLNmax ; c) HSi ; d) proportion d'écosystèmes dans chaque classe de HSi (exprimée en pourcentage de superficie de chaque classe d'écosystèmes par rapport à la superficie totale). Les limites de classes de HSi correspondent aux valeurs des quantiles.

De même que pour les charges critiques dites « classiques », des zones de grande sensibilité des écosystèmes à l'azote et au soufre sont observées (Landes, Sologne, Massif Central ...). Cependant, il apparaît qu'à l'échelle de l'ensemble des écosystèmes, les valeurs de charges critiques de biodiversité soient plus élevées que les charges critiques « classiques ». Ces résultats correspondent aux observations faites au niveau des sites, à savoir que la réponse des espèces végétales aux dépôts atmosphériques semble être moins significative que la réponse biogéochimique du sol aux dépôts acidifiant et eutrophisant. Ces différences de sensibilité marquées par des valeurs des charges critiques « classiques » et de biodiversité différentes en termes de niveau, peuvent être expliquées par la dépendance des résultats produits par PROPS aux listes d'espèces représentatives. Nous avons en effet montré que la composition en espèces est en effet le paramètre le plus influent sur l'évaluation des charges critiques.

Les résultats de HSi indiquent une valeur médiane de 32% de qualité des habitats, et une majorité de la superficie des écosystèmes forestiers distribuée entre les 5^e et 7^e classes de valeurs (Fig. 53 d). Les HSi les plus faibles sont logiquement rencontrés sur les écosystèmes les plus sensibles (Landes, Sologne), ainsi que sur les écosystèmes de montagne (Pyrénées, Alpes, Jura, Massif Central), bien que ces derniers ne soient pas considérés comme les plus sensibles au vu des valeurs de charges critiques obtenues. Pour les écosystèmes de plaine, les valeurs de HSi correspondent assez bien au niveau de sensibilité des écosystèmes établi à partir des valeurs de charges critiques.

Ces différences d'évaluation de la sensibilité des écosystèmes aux dépôts atmosphériques soufrés et azotés peuvent provenir de la difficulté de classer les écosystèmes de montagne au sein de la norme EUNIS. L'établissement des listes d'espèces représentatives sur ces écosystèmes, dont les habitats peuvent être identiques mais dont les conditions microtopographiques et microclimatiques, sont potentiellement à l'origine de différences notables de composition floristique, doit alors se faire au cas par cas. La généralisation de la sélection des espèces les plus représentatives d'un habitat, comme réalisée par le module d'interrogation de la base de données européenne de PROPS, ne peut donc vraisemblablement être appliquée que pour des écosystèmes de plaine. Encore une fois, le paramètre sensible influant grandement sur les résultats de charges critiques de biodiversité reste la composition en espèces typiques. La généralisation à un même habitat EUNIS de niveau 3 d'une seule et unique liste d'espèces représentatives ne permet pas d'estimer la valeur des charges critiques de biodiversité de manière satisfaisante. Une analyse au cas par cas, des espèces à retenir pour appliquer le modèle, en fonction des caractéristiques environnementales de l'écosystème étudié, et de son habitat décrit au niveau 4 voire 5 de la classification EUNIS, est à envisager fortement pour les pays à forte diversité de conditions environnementales comme la France.

Le modèle à l'état stationnaire permet donc d'estimer à grande échelle spatiale la valeur des charges critiques et du HSi. L'application du SMB à d'autres types d'écosystèmes, tels les écosystèmes prairiaux, a été testée localement lors d'expérimentations *in situ*. L'applicabilité de la méthode de modélisation a ainsi pu être testée en dehors des bases de données forestières.

2.4. Dépassements de charges critiques

Des calculs de dépassement de charges critiques d'acidité et de biodiversité ont été réalisés sur ces écosystèmes. Les résultats sont présentés au sein de la figure 54. Les calculs ont été réalisés à partir de l'équation de calcul des dépassements (équation 6 présentée au paragraphe 1.2. du chapitre 2), sur la base des charges critiques d'acidité et de biodiversité présentés aux paragraphes 2.2 et 2.3 précédents, et de la spatialisation par krigeage des dépôts totaux de soufre et d'azote à l'échelle du territoire métropolitain (résolution 10 x 10 km) (Pascaud, 2013; Pascaud and Sauvage, 2015).

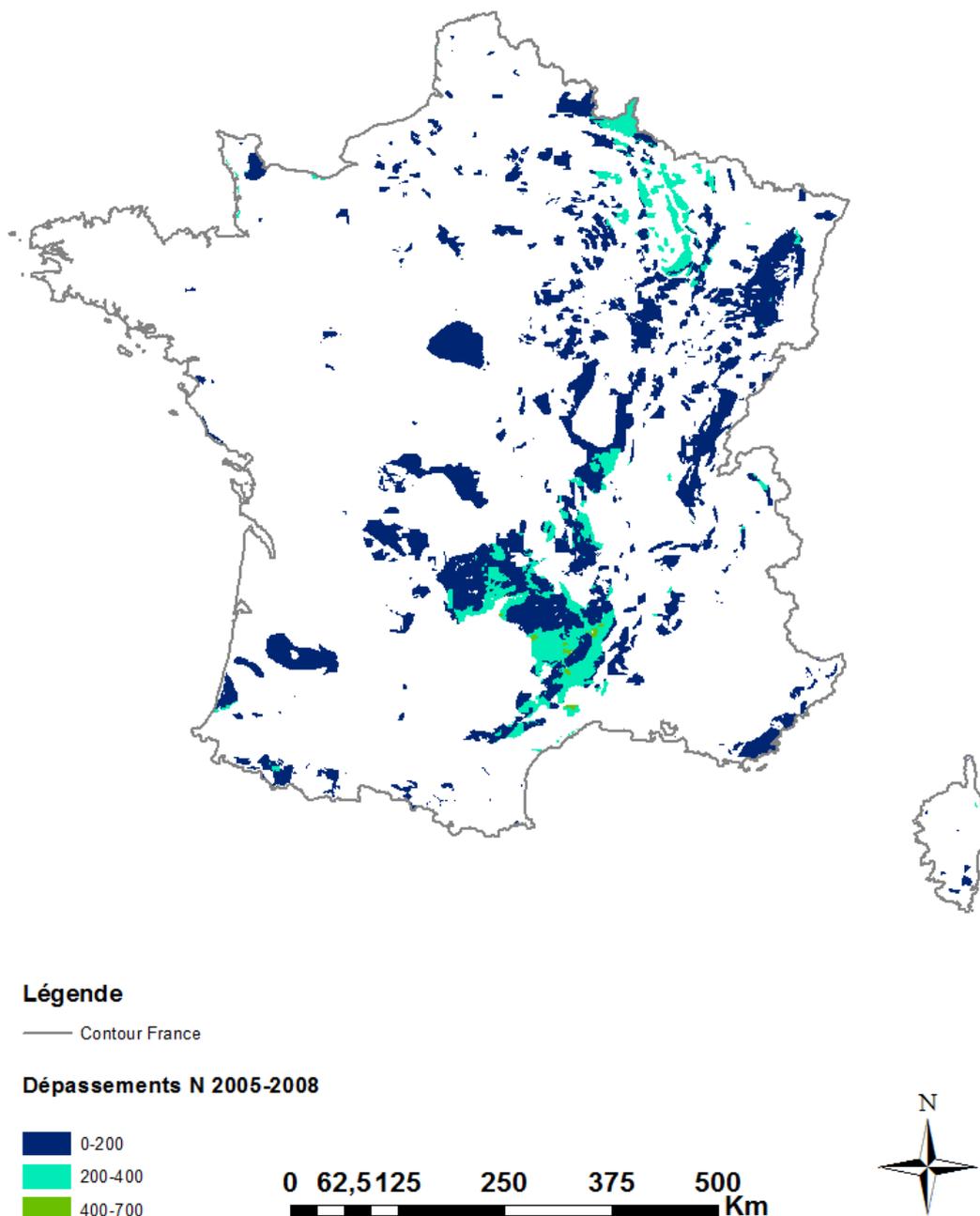


Figure 54 : Spatialisation des dépassements de charge critique en azote eutrophisant $CL_{nut}(N)$ pour les écosystèmes forestiers français (période 2005 – 2008). Les valeurs de dépassement sont exprimées en $\text{eq.ha}^{-1}.\text{an}^{-1}$. Seuls les écosystèmes présentant un dépassement de $CL_{nut}(N)$ sont représentés. Les écosystèmes pour lesquels il n'y a pas d'excès d'azote modélisé sont représentés en blanc.

La figure 54 montre un dépassement de charge critique vis-à-vis de l'azote eutrophisant majoritairement inférieur à 200 $\text{eq.ha}^{-1}.\text{an}^{-1}$. Les dépassements sont localisés préférentiellement sur les écosystèmes présentant les charges critiques en azote eutrophisant les plus faibles (figure 51c). On retrouve la partie sud du Massif Central et les Ardennes. Une spatialisation des dépassements calculés à partir des charges critiques de biodiversité a

également été réalisée (non représentée ici). Elle rend compte d'un nombre beaucoup plus faible d'écosystèmes présentant un excès d'azote par rapport aux charges critiques dites classiques. Ces différences sont à mettre en rapport avec l'objet sur lequel s'applique la modélisation (biogéochimie ou biodiversité), ainsi qu'avec les différences observées entre charges critiques prédites dites « classiques » et de biodiversité.

3. Extrapolation aux milieux ouverts : exemple des prairies

Les écosystèmes de montagne représentent 3% de la surface terrestre européenne mais abritent 20% des espèces végétales. Les massifs montagneux sont des sources d'eau potable très importantes pour la quantité et la qualité de l'eau qu'ils fournissent aux populations européennes. La protection de ces patrimoines biologiques de fort intérêt fait l'objet d'une mobilisation importante, et passe par leur classement en zone Natura2000 par exemple. Très peu de travaux ont cependant étudié la sensibilité de ces écosystèmes d'altitude aux dépôts atmosphériques.

Des données récentes suggèrent que la charge critique atteindrait dans les écosystèmes oligotrophes quelques $\text{kg N ha}^{-1} \cdot \text{an}^{-1}$ (de Vries *et al.*, 2007), la perte de biodiversité par unité d'N déposée étant proportionnellement plus grande pour les faibles dépôts atmosphériques azotés que pour les dépôts élevés (Clark & Tilman 2008). Les conséquences des dépôts atmosphériques sur la structure et le fonctionnement des écosystèmes prairiaux subalpins et l'estimation de leurs charges critiques sont étudiées dans le cadre du projet ANEMONE par une approche expérimentale intégrant les deux voies d'enrichissement en azote (N) minéral (minéralisation accrue dans le sol et pollution atmosphérique), et en mesurant leurs effets sur la biomasse et la diversité végétales, le fonctionnement du sol (minéralisation de l'N, activité microbienne et la diversité de la macrofaune du sol) et leurs impacts potentiels sur la qualité des eaux de ruissellement (Boutin, 2015).

Une approche expérimentale a été menée avec différents niveaux de dépôts atmosphériques azotés (de 3 à 30 kg ha^{-1}) permettant de déterminer le comportement de ces écosystèmes en réponse à ces intrants et d'évaluer le dépassement de charge critique (cette étude). Pour réduire les 'bruits de fond' dus à la pollution ambiante, le site expérimental a été localisé sur l'un des sites où les dépôts sont les plus faibles (plateau de Beille, Pyrénées centrales).

Pour établir les charges critiques à l'échelle nationale, deux types de modélisation ont été jusqu'ici appliqués : une modélisation dite «classique à l'état stationnaire » (modèle Simple Mass Balance (SMB)) et une modélisation dite «empirique» (Probst and Leguédou, 2007 ; Probst and Leguédou, 2008) basée sur une évaluation des sensibilités par types de milieux via une expertise européenne et française (Probst *et al.*, 2008). Ces approches ont surtout

concerné les écosystèmes forestiers, mais très peu de données permettent d'appliquer ces modèles aux prairies d'altitude, notamment.

Ce travail constitue une première puisque cela n'a jamais été réalisé sur les prairies françaises. Les données pour ces écosystèmes ont toujours été modélisées et cartographiées jusqu'ici de façon théorique ou empirique mais sans validation. De plus, l'acquisition de données fiables dans ce type d'écosystème de montagne, pour renseigner au mieux les termes de modèles simples, est déjà un challenge en soit en raison des conditions liées à l'altitude notamment. Pour cela nous avons développé une approche expérimentale minutieuse pour pouvoir appliquer un modèle de flux à l'état stationnaire, et pouvoir le comparer au modèle empirique.

L'évaluation des différents flux via l'expérimentation proposée dans le cadre de ce projet permet ainsi de calibrer la modélisation pour les écosystèmes prairiaux de montagne pour lesquels peu de données sont disponibles actuellement.

3.1. Méthodologie

3.1.1 Paramètres mesurés

Mesure des dépôts azotés

La mesure des dépôts atmosphériques azotés sur le site expérimental est décrite en détails dans la thèse de Boutin (2015).

Mesure des pertes par lessivages: plaques lysimétriques sans tension

Début novembre 2012, 9 plaques lysimétriques (figure 55) sans tension en polyéthylène haute densité (PEHD) de 30cm de côté sont installées à 15 cm sous la surface du sol. Chacune d'elle est reliée à un bidon pour collecter les eaux lessivées gravitaires (sans tension) sous l'horizon racinaire. Ces lysimètres sont installés sous 9 nouvelles plaques de 1m² recevant 0 kg (N0), 10kg (N10) ou 30 kg. ha⁻¹ an⁻¹ (N30) d'N à partir de 2013 (3 répliques pour chaque traitement). Le 18 juin 2013, les bidons sont vidés après l'hiver en raison des conditions climatiques et un premier prélèvement est effectué le 25 juin 2013 postérieurement à la fonte de la neige (avant le premier apport d'azote sur ces placettes).



Figure 55 : Dispositif de collecte des solutions de sol (plaques lysimétriques) à gauche (crédit : M. Boutin). Profil de sol brun ocre podzolique humifère (crédit : A. Probst).

Les eaux de lessivage collectées par les plaques lysimétriques sont prélevées toutes les 2 semaines environ durant la période où le site est accessible en 2013 et 2014. Lors de chaque prélèvement et pour chaque lysimètre, le volume d'eau collecté est mesuré. Les échantillons sont conservés à 4°C avant analyse des concentrations en N-NO₃ (chromatographie ionique, Plateau d'analyses, EcoLab, Toulouse) et N-NH₄ (colorimétrie, Plateau d'analyses, EcoLab, Toulouse).

Des échantillons de sols ont été prélevés sur chaque horizon de sol, et analysés du point de vue des paramètres physicochimiques principaux dans les laboratoires spécialisés de l'INRA d'Arras et à EcoLab (INRA-Arras, 2017). Les paramètres pédologiques principaux ont été décrits pour chaque horizon sur des profils de sols réalisés à l'aide de sondages pédologiques (fosses et tarière).

Données météorologiques

Les données météorologiques quotidiennes (précipitations, températures minimales, maximales et moyennes, évapotranspiration de Penman-Monteith, hauteur de neige fraîche et totale) de la station Aston-Plateau de Beille (n°09024004), située à 1781m d'altitude et à environ 1,8 km du site expérimental proviennent de Météo-France.

3.1.2 Modélisation des charges critiques azotées par la méthode SMB

La résolution de l'équation de bilan de masse (équation 4) permettant d'estimer la charge critique en azote eutrophisant $CLnut(N)$ est réalisée à partir des données obtenues sur le site expérimental, et des hypothèses d'estimations basées sur les données de la littérature. La description détaillée de certains termes de l'équation 4 est rappelée ici, afin de préciser certaines particularités liées aux prairies d'altitude.

N_i : Selon Posch et al. (2004) la masse d'N immobilisé dans les sols de montagne varie entre 0,2 et 1 kg.ha⁻¹.an⁻¹. Toutefois, Party et al.,(2001b) ont montré que l'immobilisation pouvait atteindre 0,3 kéq.ha⁻¹.an⁻¹ (4,2 kg.ha⁻¹.an⁻¹) dans les prairies montagnardes Françaises. En l'absence de données précises, la valeur du terme N_i retenue ici (0,07 kéq.ha⁻¹.an⁻¹ (1,0 kg.ha⁻¹.an⁻¹)) correspond à la borne inférieure de la gamme préconisée pour la France, et à la borne supérieure de la gamme préconisée par Posch et al. (2004).

N_u : représente la masse d'N prélevée et immobilisée dans les tissus végétaux. Les tissus jouent le rôle d'un puits pouvant stocker l'azote déposé. Lors d'un export de matière hors du site, l'azote stocké est également exporté, et n'influence donc plus l'écosystème. C'est par exemple le cas lors d'une coupe forestière, au cours de laquelle l'azote immobilisé dans le bois des arbres exploités est exporté hors du site. Ainsi, plus la capacité des plantes à prélever et à stocker de l'azote est importante, plus la quantité de dépôts (et donc la valeur de la charge critique) supportée par l'écosystème sera grande. Dans le cas des prairies de montagne, nous avons estimé que le flux d'azote prélevé et stocké par la végétation était nul. En effet, l'azote n'est stocké que temporairement sur le court terme. Le bilan de masse est donc nul en raison de l'absence d'export de matière hors du site (pâturage inexistant du fait de la mise en enclos du site), et d'une imperceptible augmentation de la biomasse. Ainsi l'N prélevé est intégralement restitué au sol.

N_{de} : les valeurs de dénitrification sont déterminées en fonction de paramètres pédologiques du sol notamment de leur porosité ou de leur niveau d'hydromorphie (Posch et al., 2004). Pour un sol brun ocre podzolique humifère et compte tenu de sa texture, nous retenons la valeur de 0,5 kg.ha⁻¹.an⁻¹ d'N dénitrifié

$N_{le(acc)}$: N lessivé est égal à :

$$N_{le(acc)} = Q \cdot [N]_{acc} \quad (\text{Éq. 32})$$

avec : - Q : volume d'eau drainé (ou surplus de précipitation) en m³.ha⁻¹.an⁻¹

- $N_{le(acc)}$: concentration acceptable en N exprimée en mg.L⁻¹

La valeur de la concentration en $[N]_{acc}$ dans la solution du sol préconisée par Posch et al. (2004) est 3 mgN. L. Pour ce terme, on suppose que des changements de concentration en

azote dans la solution du sol peuvent induire des changements dans la végétation dans ces milieux spécifiques (Party et al., 2001b).

Outre le lessivage d'N critique ($N_{le(acc)}$) il est possible de calculer le lessivage réel d'azote N_{le} (éq. 33) sur la base de la concentration d'N mesurée (N_{mes}) dans les lysimètres et du volume d'eau drainé

$$N_{le} = Q \cdot N_{mes} \quad (\text{Éq. 33})$$

Deux types de flux sont évalués compte tenu du fait que la concentration hivernale en N dans les lysimètres est inconnue : (1) le flux Min d'N lessivé est calculé en postulant que la concentration en N pendant l'hiver est égale à la moyenne des concentrations estivales dans les lysimètres pondérée par les volumes d'eau ; (2) le flux Max d'N lessivé est estimé en tenant compte de la concentration en N des précipitations pendant la période hivernale, en postulant qu'aucune activité microbienne n'a lieu en période hivernale et que les écoulements sont seulement induits par la fonte du manteau neigeux à la surface du sol.

En première approximation, Q est estimé à partir des volumes d'eau récoltés par les plaques lysimétriques au cours de l'expérimentation.

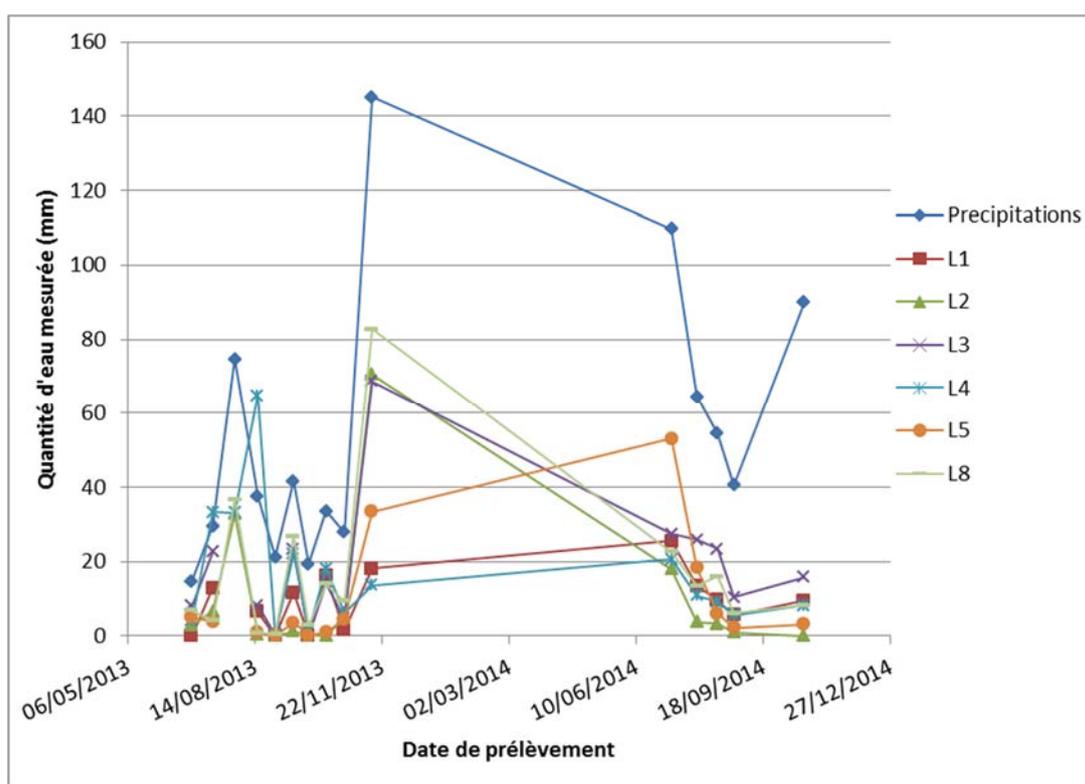


Figure 56 : Quantité d'eau mesurée dans les précipitations et les lysimètres posés *in situ* (L1 à L8)

Les volumes d'eau récoltés dans trois des neuf lysimètres correspondent assez bien, à un facteur multiplicatif près, aux précipitations relevées à la station d'Aston-Plateau de Beille

(Figure 56) alors que la correspondance est moins bonne pour les autres lysimètres. Cette variabilité pourrait provenir de l'hétérogénéité dans la structure et la texture (présence de nombreux rochers/cailloux sur le site par exemple) du sol concentrant ou, au contraire, détournant les écoulements d'eau des plaques lysimétriques lors des épisodes de pluie (écoulements latéraux de subsurface). Compte tenu de ces résultats, Q est estimé à partir des deux lysimètres dont les volumes sont les plus proches du pattern des précipitations (lysimètres 2 et 8), et que l'on considère comme représentatifs du site.

L'estimation de la masse annuelle d'N lessivé est réalisée à l'aide d'un modèle de bilan hydrique permettant de quantifier les écoulements dans le sol durant les périodes hivernales. Compte tenu des données disponibles de précipitation et d'ETP et du pas de temps considéré dans le protocole expérimental, le modèle de bilan hydrique climatique de type $Q = f(P - ETP)$ a été retenu. Le modèle est calibré à partir des mesures de l'année 2013 (figure 57 a), et validé avec celles de l'année 2014 (figure 57 b).

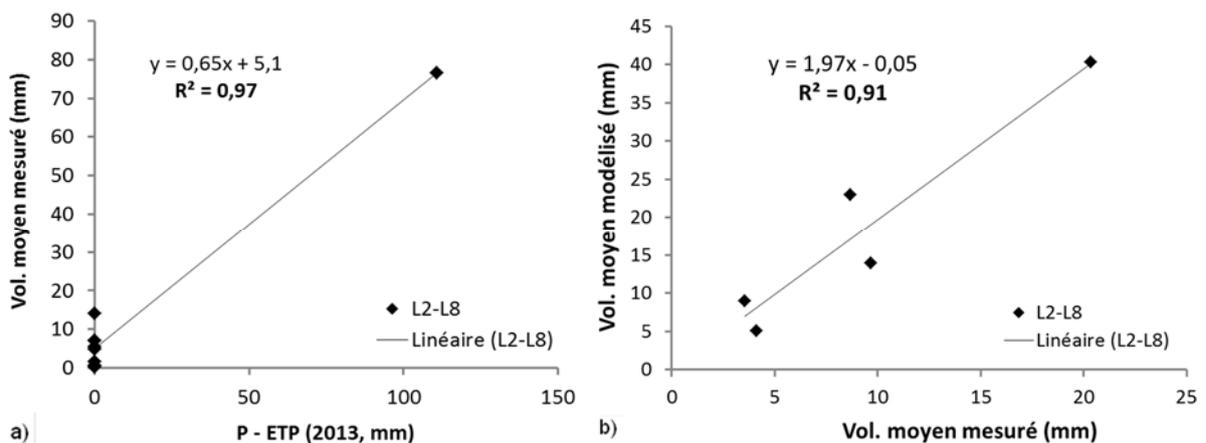


Figure 57 : a) Volumes d'eau (Vol.) moyens collectés par les lysimètres L2 et L8 en 2013 et calibration du modèle de bilan hydrique P-ETP. b) Validation du modèle à partir des données obtenues en 2014.

Pour l'année 2013, les données mesurées font que le modèle ainsi obtenu est pour le moins « trivial ». Cependant, sa validation à partir des données mesurées en 2014 justifie son applicabilité.

A partir du modèle établi, le drainage moyen annuel a été estimé, en ajoutant les valeurs calculées pour les mois d'hiver au drainage estival. Bien que présentant des résultats satisfaisants, ce modèle de bilan hydrique climatique pourrait être amélioré. L'utilisation d'un bilan hydrique édaphique, et l'intégration directe de l'eau drainée due à la fonte de la neige (ici intégrée indirectement à travers les précipitations hivernales) permettrait à la suite de ce travail d'obtenir des résultats plus précis. De plus, le nombre de points d'échantillonnage mériterait

d'être augmenté afin d'améliorer la prédiction du modèle. Cependant, malgré le faible nombre de mesures disponibles, il nous a semblé important de calibrer le modèle sur une année, et de le valider sur l'année suivante.

3.2. Résultats

La valeur de la charge critique en azote eutrophisant pour l'année 2014, calculée à partir de l'équation 4 est égale à **18 kg N. ha⁻¹. an⁻¹**.

D'après ce modèle, l'écosystème du site d'étude peut donc en théorie supporter un dépôt moyen annuel en N total de 18 kg.ha⁻¹.an⁻¹ avant qu'un impact négatif ne soit visible (sur le sol) sur la végétation .

Cette valeur de charge critique comparée aux dépôts d'N (N-NO₃ et N-NH₄) mesurés sur le site permet ensuite de déterminer le dépassement de la charge critique (**Ex** ; 'exceedance') (Posch et al., 2004) :

$$Ex(N_{dep}) = N_{dep} - CL_{nut}(N) \quad (\text{Éq. 34})$$

avec :

- N_{dep} : dépôts N (kg.ha⁻¹.an⁻¹)
- $CL_{nut}(N)$ charge critique en N

Ex(N_{dep}) est calculé pour les dépôts atmosphériques azotés ambiants (chapitre 2) et les enrichissements en azote simulant des apports accrus d'azote (dépôts azotés ambiants + 10 ou 30 kg N .ha⁻¹.an⁻¹ respectivement) (tableaux XXXV et XXXVI)

N_{dep} est une valeur moyenne annuelle calculée à partir des dépôts mesurés sur le site expérimental. Afin de contrôler la validité de cette valeur, N_{dep} est comparée à des valeurs de dépôts azotés moyens annuels estimés pendant 15 ans (1993 - 2008) sur 2 sites hors couvert du réseau RENECOFOR (ONF), l'un dans les Pyrénées Atlantiques (HET64), l'autre dans l'Aude (SP11) (tableau XXXV).

Tableau XXXV : Dépôts d'N atmosphérique : moyennes annuelles sur 2 sites RENECOFOR, et mesures pour 2012, 2013 sur le Plateau de Beille

N-NO₃ + N-NH₄ (kg N. ha⁻¹. an⁻¹)	Moyenne annuelle	2012	2013
Plateau de Beille	8,2	7,9	8,4
Site RENECOFOR SP11*	6,1	*	*
Site RENECOFOR HET64	10,3	*	*

* : Données non disponibles.

Tableau XXXVI : Moyenne des dépôts d’N atmosphérique ambiants (en kg N.ha⁻¹.an⁻¹) ou augmentés par apports expérimentaux (10 : 10 kg.ha⁻¹.an⁻¹ ; 30 : 30 kg.ha⁻¹.an⁻¹) en 2013 et 2014

	2013	2014
Témoin 0	8,4	8,2
Traitement 10	18,4	18,2
Traitement 30	38,4	38,2

Les valeurs de N_{le} , N_{dep} , et $Ex(N_{dep})$ de la charge critique d’N ($CL_{nut}(N)$) pour l’année 2014 sont présentés dans les figures 58 et 59. Les flux d’N lessivé et les dépassements n’ont pu être calculés pour l’année 2013 en raison d’un manque de données dans les concentrations en NH_4^+ .

Les résultats montrent peu d’écarts entre flux Max et flux Min d’N lessivé. De plus les flux n’augmentent pas avec les quantités d’N apportées.

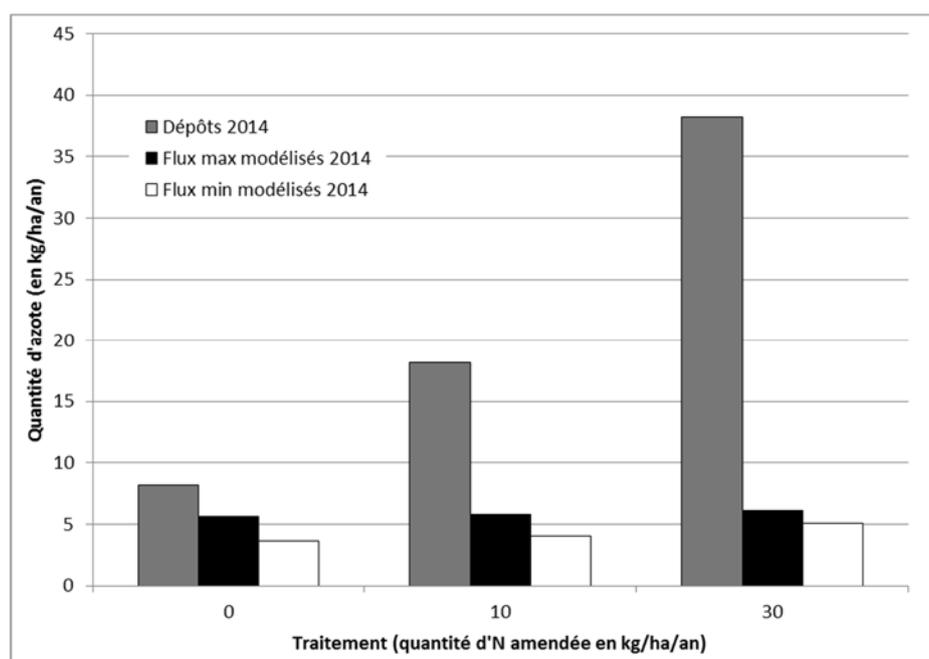


Figure 58 : Dépôts atmosphériques ambiants (0 : 0 kg.ha⁻¹.an⁻¹) ou augmentés par apports expérimentaux d’N (10 : 10 kg.ha⁻¹.an⁻¹ ; 30 : 30 kg.ha⁻¹.an⁻¹), flux minimum et flux maximum d’N lessivé pour 2014

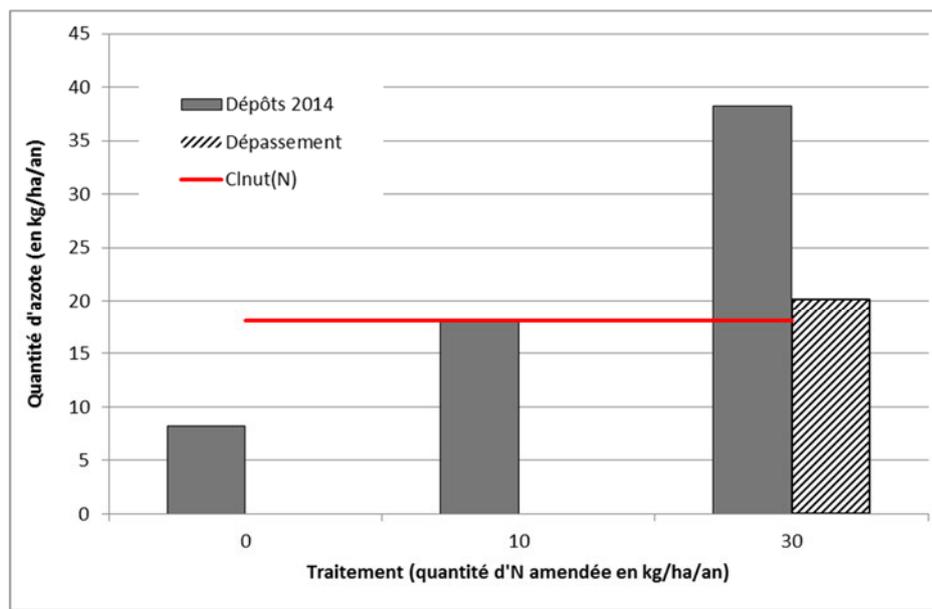


Figure 59 : Dépôts d'azote atmosphérique ambiant (0 : 0 kg.ha⁻¹.an⁻¹) ou augmentés par des apports expérimentaux (10 : 10 kg.ha⁻¹.an⁻¹ ; 30 : 30 kg.ha⁻¹.an⁻¹). Charge critique en N (CL_{nut}(N)) et dépassement de CL_{nut}(N) (modèle SMB)

Comme précisé dans la partie méthodologie, une valeur de la charge critique empirique pour le site d'étude a aussi été utilisée. La charge critique empirique CL_{emp}(N) pour un écosystème donné peut être estimée en le soumettant à des quantités croissantes d'azote déposé, et en identifiant à partir de quelle quantité des effets néfastes sur l'écosystème sont observés. Pour les prairies d'altitude en France, la valeur de la charge critique en azote a été définie à 500 éq.ha⁻¹.an⁻¹, soit CL_{emp}(N) = 7 kg.ha⁻¹.an⁻¹ (Party et al. 2001). Un nouveau dépassement de cette charge critique peut ainsi être déterminé, résultat présenté dans la figure 60.

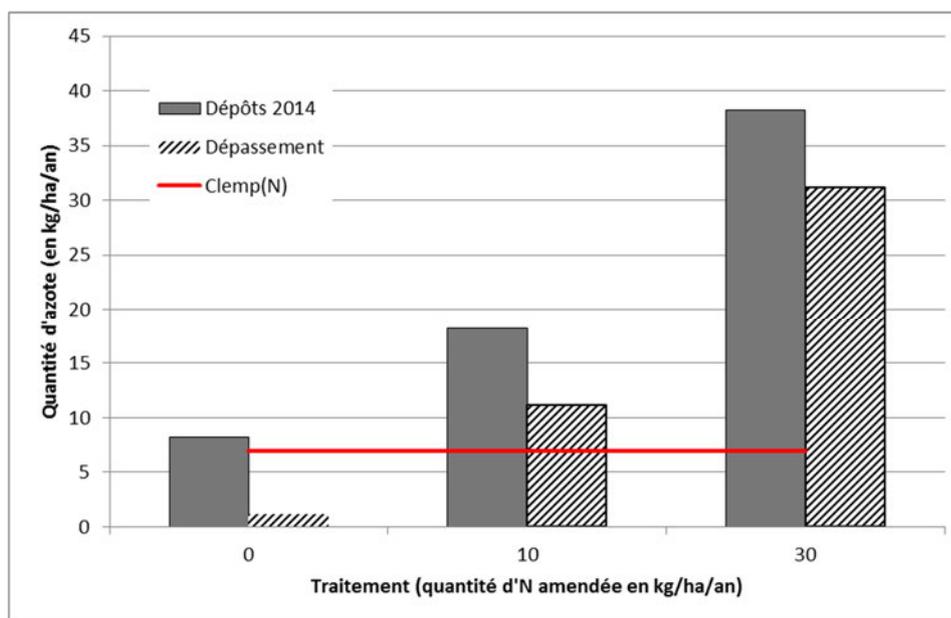


Figure 60 : Dépôts d'azote atmosphérique ambiant (0 : 0 kg.ha⁻¹.an⁻¹) ou augmentés par des apports expérimentaux (10 : 10 kg.ha⁻¹.an⁻¹ ; 30 : 30 kg.ha⁻¹.an⁻¹). Charge critique empirique en N (CL_{emp}(N)) et dépassement de CL_{emp}(N), (modèle SMB)

Les résultats montrent que les dépôts azotés ambiants (traitement témoin) dépassent de 1,2 kg.ha⁻¹.an⁻¹ la $CL_{emp}(N)$, alors que la $CL_{nut}(N)$ est dépassée seulement pour les apports 10 kg.ha⁻¹.an⁻¹ et 30 kg.ha⁻¹.an⁻¹.

3.3. Discussion

La charge critique théorique de la pelouse subalpine étudiée, estimée à partir du modèle de bilan de masse à l'état stationnaire (modèle SMB), est de 18 kgN.ha⁻¹.an⁻¹. Cette valeur basée sur l'équilibre des flux au sein du sol est relativement cohérente avec les résultats des apports expérimentaux qui montrent une réponse de certains paramètres du sol après 3 ans d'apport de 10 kgN.ha⁻¹.an⁻¹ (pH) ou 30 kgN.ha⁻¹.an⁻¹ (teneur en NH₄⁺) en plus des apports ambiants (Boutin, 2015).

Au contraire, elle est nettement plus élevée que la valeur de la charge critique empirique $CL_{emp}(N)$ (estimée à partir d'apports expérimentaux d'N) de 500 éq.ha⁻¹.an⁻¹ soit 7 kg.ha⁻¹.an⁻¹ proposée pour les prairies d'altitude en France (Party et al. 2001). Des données récentes suggèrent même qu'elle atteindrait dans les écosystèmes oligotrophes quelques kg N ha⁻¹ .an⁻¹ (de Vries *et al.*, 2007, Clark & Tilman 2008). La $CL_{emp}(N)$, basée sur les effets potentiels des dépôts azotés sur la végétation, est compatible avec nos résultats qui montrent des effets des dépôts azotés sur la végétation dès 5 kg N ha⁻¹ an⁻¹ (augmentation de la teneur en N dans les tissus (Boutin, 2015)). Les changements de biomasse et de recouvrement de certaines espèces présentes interviennent à des dépôts azotés plus importants.

L'écart entre la charge critique SMB et la charge critique empirique pourrait provenir de la différence de temps de réaction entre les processus physiologiques des plantes et les processus pédologiques. Cependant le traçage isotopique montre qu'une majeure partie de l'N apporté se retrouve dans la biomasse (Boutin, 2015). Il semble donc logique que les effets des apports azotés soient observés surtout au niveau de la végétation et que les compartiments abiotiques et biotiques n'aient pas la même charge critique. Par ailleurs, le temps de réponse des écosystèmes de hautes altitudes aux DA et donc le temps nécessaire à la définition de la charge critique est probablement plus long que pour les écosystèmes de basses altitudes car les processus biologiques et écologiques sont ralentis par les facteurs abiotiques contraignants (basses températures, présence de couvert nuageux, etc). Il est possible qu'une expérimentation plus longue conduise à revoir à la baisse la charge critique de ces habitats. Quoiqu'il en soit à un temps t , la valeur de la charge critique dépend très fortement du compartiment (végétation, sol...) et du type de paramètre (biochimique, physiologique,..) étudié. L'évaluation de la sensibilité d'un écosystème est ainsi fortement liée à la nature du composant que l'on veut protéger.

L'estimation des flux d'N lessivés montre qu'ils n'augmentent pas avec les apports, même aux apports les plus élevés ($30 \text{ kg N ha}^{-1} \text{ an}^{-1}$). Ces résultats sont totalement cohérents avec ceux du traçage isotopique révélant l'étonnante capacité de ces systèmes biologiques à conserver l'N sur plusieurs saisons de végétation, dans un premier temps essentiellement dans la biomasse aérienne (Boutin, 2015).

Cette étude a permis :

- 1 – d'acquérir de nouvelles données, utiles au niveau européen dans le cadre du PIC-Cartographie et Modélisation, et au niveau français en vue de les intégrer dans la Base de Données orientées Charges Critiques (BDCC).
- 2 – d'évaluer la charge critique entre 5 et 18 kg/ha/an d'N pour des prairies d'altitude via deux méthodologies de sensibilité différentes.
- 3 – d'estimer le dépassement de la charge critique empirique en N vis-à-vis des dépôts atmosphériques actuels, et de mettre en évidence un dépassement de la charge critique en N eutrophisant dès $10 \text{ kg.ha}^{-1}.\text{an}^{-1}$ d'apports en N.

La stabilité du flux d'N lessivé quel que soit le niveau d'apport suggèrent que l'N s'accumule dans ces écosystèmes au cours du temps avec des impacts impossibles à définir avec les modèles à l'état stationnaire qui ne peuvent être prédictifs sur les effets à long terme.

4. Conclusions du chapitre

Les objectifs de ce dernier chapitre de résultats visaient à évaluer la possibilité d'appliquer les modèles de calcul des charges critiques détaillés dans le chapitre 4 à un grand nombre de sites, ainsi qu'à l'échelle d'écosystèmes non uniquement forestiers.

Le modèle de calcul des charges critiques à l'état stationnaire SMB a dans un temps été appliqué sur l'ensemble des sites du réseau RENECOFOR. L'extension de son domaine d'application a été rendue possible grâce à la mise à jour et au complément de données réalisés à partir de modèles et de bases de données actualisées. Les données climatiques issues du modèle SAFRAN sont disponibles à l'échelle de la France et permettent d'envisager une modélisation à grande échelle tenant compte de variables telles que précipitations, températures, drainage et radiations lumineuses. Les données édaphiques, issues de croisements de couches géologiques et pédologiques spatialisées, ainsi que les données de dépôts du modèle EMEP, garantissent la mise en œuvre de la modélisation à l'état stationnaire. Les charges critiques « classiques » et de biodiversité ainsi calculées à différentes résolutions montrent une gradation de la sensibilité des sites et des écosystèmes aux dépôts atmosphériques d'azote et de soufre, liée à leurs caractéristiques biogéochimiques, écologiques et stationnelles. Une sensibilité globale plus importante des écosystèmes vis-à-vis de l'azote eutrophisant par rapport au soufre est visible à l'échelle de la France.

L'utilisation de données climatiques quantitatives, actualisées et vérifiées en provenance du modèle SAFRAN, mises à jour à une résolution plus fine et régulière que celles disponibles jusqu'alors, croisée avec la nouvelle grille de projection des simulations de dépôts atmosphériques du modèle EMEP, a abouti à l'obtention de valeurs de charges critiques plus précises.

Les charges critiques dites de biodiversité et l'indice de qualité des habitats ont également pu être calculés sur un plus grand nombre de sites et d'écosystèmes à l'aide du modèle SMB. Les résultats obtenus montrent généralement que les écosystèmes apparaissent comme étant moins sensibles vis-à-vis des dépôts d'azote et de soufre par rapport aux tendances observées à l'aide des calculs de charges critiques dites « classiques ». Ce constat est valable aussi bien à l'échelle de sites que d'écosystèmes, à quelques exceptions près (valeurs de charges critiques dites de biodiversité inférieures aux charges critiques dites classiques) pour certains sites, en lien avec un effet de limite de classe de charges critiques, de précision de séries mesures disponibles, ou de diversité d'espèces représentatives.

Les indices de qualité des habitats ont été calculés à l'aide du modèle écologique PROPS et des modèles de distribution des espèces. La principale difficulté dans ce calcul des HSI repose sur la sélection des espèces représentatives de chaque habitat. La constitution de ces

listes représente le paramètre sensible de la modélisation des HSi. Malgré le croisement de plusieurs sources de données dans le but d'adapter au mieux la composition floristique représentative de chaque habitat, une analyse au cas par cas des conditions environnementales doit être systématiquement effectuée afin d'optimiser le nombre et la nature des espèces sélectionnées.

Les différences de valeurs observées dans les résultats issus des deux modèles reposent quant à elles sur la nature même des équations utilisées. Les SDM, calibrés à l'aide de mesures sur plusieurs milliers de sites, prennent en considération les variables les plus significatives pour expliquer la réponse des espèces aux variations de conditions du milieu. On peut donc supposer que les valeurs prédites par ces modèles, relativement aux résultats obtenus avec le modèle PROPS calibré à l'échelle européenne, puissent être plus en adéquation avec les caractéristiques des écosystèmes forestiers français, et faire preuve d'une précision plus importante.

Conclusions, perspectives

Les émissions de soufre et d'azote dans l'atmosphère ont pour origine principale des activités anthropiques telles que la production industrielle, le trafic routier ou l'agriculture, et des processus naturels dans une moindre mesure. Ces émissions de molécules et de particules polluantes engendrent des dépôts (secs ou humides) sur des aires naturelles ou anthropisées parfois situées à plusieurs centaines de kilomètres du lieu d'émission, par le biais de la circulation des courants atmosphériques sur de longues distances. Parmi les zones sur lesquelles s'effectuent les dépôts, les écosystèmes forestiers, dont le couvert constitue une surface d'interaction importante avec l'atmosphère, apparaissent comme sensibles aux processus d'acidification et d'eutrophisation engendrés par des apports en soufre et en azote. Des dépérissements de peuplements forestiers, notamment en Europe, ont ainsi été observés depuis la fin des années 80, liés à des émissions élevées de soufre dans l'atmosphère à l'origine du phénomène des pluies acides. Plus récemment, des changements importants de biodiversité, se traduisant par exemple par une disparition d'espèces à tendance oligotrophe, ont été observés sur divers types d'écosystèmes en Europe, et mis en relation avec les apports en azote issu des dépôts atmosphériques. Bien que des mesures de restriction des émissions, prises à l'échelle européenne dans le cadre de la convention de Genève de 1979, aient permis une réduction des émissions de soufre dans l'atmosphère de près de 90% en 25 ans, les émissions de composés azotés n'ont pu être réduites significativement. En effet la complexité du cycle de l'azote, de ses transformations et de ses interactions, la multiplicité de ses formes et de ses sources, rend sa maîtrise compliquée au niveau des émissions et de ses retombées. Les mesures de protection des écosystèmes vis-à-vis de la pollution atmosphérique longue distance, plus que jamais en vigueur, sont basées sur la définition de charges critiques.

A ce contexte s'ajoute une modification croissante du climat global, tendant vers une augmentation des températures moyennes et des changements importants de régimes de précipitations. Les écosystèmes forestiers sont également sensibles aux variations climatiques importantes, nombre d'espèces étant inféodées à un régime climatique bien défini. L'évolution du climat sera donc, dans un futur proche, à l'origine de modifications importantes de la composition floristique et de pertes ou gains de biodiversité dans les écosystèmes forestiers. Les mesures de protection à mettre en œuvre doivent donc considérer conjointement les effets des dépôts et du changement climatique.

Bien plus que tout autre phénomène naturel, il apparaît très compliqué d'étudier (et de déceler) les conséquences d'un impact combiné des dépôts atmosphériques et du changement climatique sur les écosystèmes. Ces effets ne sont en effet visibles que sur le long terme, rendant quasiment impossible toute tentative d'expérimentation *in situ*. De plus, la multitude de paramètres et de variables à prendre en compte limite les possibilités de réplification spatiale de l'expérience qui permettrait pourtant d'analyser la réponse

d'écosystèmes aux caractéristiques très diverses. Par conséquent, seules de très rares études relatent les conséquences d'un impact combiné des dépôts et du changement climatique sur des écosystèmes localisés. La modélisation apparaît donc comme la principale méthode raisonnablement utilisable afin d'analyser ces changements à grande échelle. De nombreuses études ont par ce biais prédit les conséquences à long terme d'une élévation de la température, ou d'apports atmosphériques azotés plus importants. L'évolution à l'échelle du siècle des écosystèmes, notamment forestiers, vis-à-vis de la pollution atmosphérique ou du changement climatique a donc déjà été abordée par le biais de la modélisation. Cependant, en raison de la complexité des phénomènes étudiés, et des besoins immenses en données nécessaires à la mise en œuvre des différents types de modèles, il existe très peu d'études capables de modéliser de manière combinée les conséquences biogéochimiques et écologiques d'un tel type de changement global, d'autant plus à vaste échelle. Cela est particulièrement vrai dans le cas des écosystèmes forestiers français.

En tentant de mettre en œuvre une méthode de modélisation couplée, calibrée pour les conditions pédoclimatiques françaises, tenant compte des impacts combinés des dépôts et du changement climatique, cette étude a permis :

- de prédire l'évolution à l'échelle d'un siècle de la composition chimique de la solution du sol, et de la biodiversité végétale de trois sites forestiers instrumentés bien renseignés, sous l'effet de différents scénarios de dépôts atmosphériques et de changements climatiques, à l'aide du modèle couplé ForSAFE-VEG calibré spécifiquement ;
- de mettre en lumière les limites de la modélisation avec VEG dans le cadre de son extrapolation à un grand nombre de sites ;
- de développer des modèles écologiques de distribution des espèces (SDM) à l'échelle de la France, calibrés à l'aide de données édaphiques mesurées et de données climatiques, afin de prédire la réponse de plus de 800 espèces forestières de sous-étage représentatives des habitats français à une combinaison de facteurs environnementaux climatiques, énergétiques, thermiques, hydriques et de disponibilité minérale ;
- de montrer la possibilité de les appliquer à différentes échelles spatiales, des sites aux territoires, sur des espèces sensibles aux dépôts d'azote notamment ;
- de modéliser à l'échelle de sites et d'écosystèmes la valeur des charges critiques et leur dépassement dans le temps, et de calculer des indices de biodiversité caractérisant la sensibilité des habitats (modèles PROPS et SDM), par le biais de deux modèles écologiques permettant d'identifier les facteurs les plus sensibles de la modélisation ;
- d'extrapoler les évaluations de charges critiques à d'autres conditions environnementales sensibles aux dépôts azotés, comme les prairies de montagne.

Les scénarios de changement climatique et de dépôts atmosphériques azotés influent à long terme sur la biogéochimie et la biodiversité végétale des écosystèmes forestiers.

La modélisation combinée de l'impact des dépôts atmosphériques et du changement climatique sur trois sites bien instrumentés du réseau RENECOFOR montre des effets individuels, mais aussi des effets combinés des scénarios sur la biogéochimie et la biodiversité des sites. Les dépôts, en augmentant les flux d'azote internes à l'écosystème, modifient les équilibres biogéochimiques établis dans le sol tels qu'ils sont modélisés dans le modèle ForSAFE. Le changement climatique participe à une accélération des processus de minéralisation de la matière organique et probablement dans les conditions naturelles à une hausse de l'activité des microorganismes par augmentation de la température du sol.

Les dépôts et le changement climatique influent également de manière directe sur la composition floristique et la biodiversité végétale. Ces effets peuvent être indépendants ou combinés. Les modèles utilisés montrent toutefois que le rôle du changement climatique serait prédominant sur l'ensemble des espèces végétales, les dépôts ayant un impact plus marqué dans le cas d'écosystèmes et d'espèces oligotrophes.

Les effets des dépôts et du changement climatique peuvent donc être directs ou indirects, et se superposent dans certains cas à l'effet à plus court terme de la gestion forestière. Celle-ci impacte également la biogéochimie du sol en modifiant les flux d'éléments nutritifs prélevés par les essences ou les flux exportés, ainsi que la biodiversité végétale par modification des conditions microclimatiques observées sur le site (température, lumière, ...). Son effet est plus abrupt mais se distingue cependant de ceux causés par les changements globaux, puisqu'il agit à très court terme suivant l'opération réalisée, et sur une très courte période seulement avant retour à un nouvel état d'équilibre.

Les scénarios de dépôts et de changement climatique pris en compte de manière combinée au sein du modèle montrent une évolution de la biodiversité végétale à l'échelle du siècle liée aux caractéristiques stationnelles des sites. Les scénarios CLE et A2, les plus extrêmes sélectionnés en matière de quantité d'azote déposée et d'augmentation de température, ont un impact important sur l'ensemble des communautés végétales. Le scénario climatique A2 reste le plus influent à long terme sur les communautés végétales de sites aux conditions trophiques moyennes.

Les étapes de calibration et de validation des modèles à plus large échelle restent indispensables afin d'assurer la robustesse et la représentativité des résultats produits par la modélisation.

L'extrapolation des modèles écologiques (et d'autant plus pour les modèles couplés), de quelques sites d'étude à plusieurs centaines voire milliers de sites, est indissociable d'une disponibilité des données permettant d'assurer les indispensables phases de calibration et de validation des modèles.

La mise en œuvre de modèles destinés à prédire l'évolution de communautés végétales à l'échelle de sites nécessite une calibration et une validation des paramètres de modélisation, par confrontation en aller-retours des sorties de modélisation à des données mesurées. Pour être les plus performantes possibles, celles-ci doivent être réalisées sur la même zone géographique et pédoclimatique que les sites sur lesquels le modèle sera appliqué. Ces étapes indispensables dans tout processus de modélisation garantissent une paramétrisation du modèle la plus en adéquation possible avec les conditions environnantes qui définissent un domaine d'application.

La paramétrisation d'un modèle est dépendante de son domaine d'application. En fonction du type et de la nature des données nécessaires en entrée, la paramétrisation peut être effectuée à l'aide de bases de données d'observations, à partir de données issues d'autres modèles, ou bien à dire d'experts. Dans tous les cas, la traçabilité de l'origine des données s'avère être une condition *sine qua non* assurant la validité de la paramétrisation. Le cas des modèles écologiques analysés dans cette étude en est un bon exemple. Le modèle VEG calibré à dire d'expert, dont le domaine d'application était non adapté en raison d'une applicabilité sur des écosystèmes forestiers de la partie nord de l'Europe préférentiellement, n'a pu être raisonnablement appliqué sous nos latitudes en raison d'une non-correspondance concernant la paramétrisation de certaines espèces. Le développement de modèles de distribution d'espèces (SDM) à partir d'une base de données mesurées, dont la validation a été assurée sur un jeu de sites indépendants situés dans le domaine d'applicabilité du modèle, a pu permettre de remédier à ces difficultés. Une adéquation entre le domaine d'application d'un modèle, et les conditions environnementales pour lesquelles il a été conçu et calibré est donc indispensable à l'obtention de résultats robustes.

Le développement de modèles de distribution à partir de milliers de données mesurées permet de calibrer une réponse robuste des espèces végétales aux principaux facteurs environnementaux influant sur leur abondance.

L'élargissement du domaine d'application du modèle couplé biogéochimique-écologique nécessite une calibration à grande échelle du module écologique. La paramétrisation à dire d'experts de la réponse des espèces végétales ne permet pas d'obtenir une précision suffisante lors d'un travail à grande échelle. En revanche, le développement de modèles de

distribution d'espèces (SDM) à partir de modèles linéaires généralisés (GLM), basés sur des observations phytoécologiques réalisées sur des milliers de sites d'étude, permet de calibrer une réponse statistiquement significative des espèces aux facteurs environnementaux testés.

La réponse des plantes est en effet influencée par divers facteurs environnementaux tels que les apports en eau, les conditions de nutrition sur les sites, la quantité de lumière ou la température. Plusieurs études ont montré l'importance de prendre en compte sol et climat dans les modèles de distribution d'espèces. Les difficultés rencontrées pour disposer d'un échantillon suffisant de données écologiques mesurées et de bonne qualité contraignent généralement la plupart des études menées à ne considérer la réponse des plantes que vis-à-vis de variables climatiques. Seules quelques rares études sont en mesure de proposer des modèles combinant sol et climat. Les SDM développés ici combinent des variables édaphiques et climatiques, auxquelles viennent s'ajouter d'autres données comme la contrainte exercée sur la croissance par l'engorgement des sols, ou bien des valeurs mesurées de C/N caractérisant les besoins nutritifs des plantes. Les apports de lumière, variable elle aussi primordiale pour comprendre la croissance, a été estimée à partir de données de couvert.

L'intérêt de ces SDM repose donc sur l'exhaustivité des facteurs considérés, mais également sur la facilité d'acquisition des données nécessaires à la modélisation de la réponse des espèces végétales par l'intermédiaire de variables a priori complexes. La calibration des modèles à partir de mesures réalisées à l'échelle du territoire sur plusieurs milliers de sites garantit la validité de leur nouveau domaine d'application.

La méthode de calibration présente l'avantage de sélectionner les variables environnementales les plus significatives afin de calibrer une réponse des espèces la plus précise possible. Sur la soixantaine de variables candidates disponibles lors de la phase initiale d'élaboration des SDM, seules huit ont été retenues dans la version finale du modèle. Relatives au compartiment du sol, au climat et à la lumière, ces variables forment un modèle complet combinant à la fois, de façon innovante, l'influence des facteurs température, énergie et disponibilité en oxygène, en eau et en nutriments des sols sur la réponse des plantes. La validation du modèle sur un échantillon de sites indépendants des sites de calibration fournit une valeur de coefficient de détermination entre le nombre d'espèces observées et le nombre d'espèces modélisées avoisinant les 50%. La relative faiblesse de la valeur de R^2 obtenue sur les sites de validation est à relativiser en raison de valeurs d'AUC (Area Under Curve) oscillant autour de 90% pour la majorité des espèces.

L'estimation de la réponse des espèces végétales est donc possible sur la plupart des écosystèmes forestiers français rencontrés, à condition que soient disponibles les données d'entrée des modèles, qui correspondent à des variables analysées en routine dans les

laboratoires d'analyses pédologiques. Les SDM ont été testés sur des espèces oligotrophes sensibles à l'azote. Ils permettent une prédiction cohérente de la composition floristique de sites présentant une faible concentration en azote. Le couplage de ces modèles écologiques avec le modèle biogéochimique ForSAFE permet désormais une modélisation dynamique de l'évolution des écosystèmes dans un contexte de changements globaux, adaptée aux conditions rencontrées sur les écosystèmes forestiers français. Le module biogéochimique, du fait du nombre de données nécessaires à sa mise en œuvre, constitue donc le seul élément limitant l'application de la modélisation couplée à un plus grand nombre de sites et d'écosystèmes.

La mise en œuvre de groupes de placettes caractérisés par des variables biogéochimiques de valeurs très proches, permettrait de remédier à ce manque de données. La construction de tels groupes basée sur des méthodes d'analyse statistiques (ACM, AFC, dendrogrammes...) prenant en compte des facteurs biotiques et abiotiques caractérisant les placettes RENECOFOR a été initiée dans ce projet. Elle n'a cependant pas été développée dans ce manuscrit. Le rattachement de chacune des 102 placettes à son groupe référent, contenant au moins une placette CATAENAT, peut permettre d'envisager à terme l'utilisation de variables biogéochimiques génériques au groupe afin de modéliser l'évolution de la composition chimique de sa solution du sol par exemple. Un croisement de ces groupes avec des données de dépôts interpolées à l'échelle de la France assurerait alors l'applicabilité du modèle dynamique couplé sur des placettes pour lesquelles des données sont manquantes. Ce travail sera à poursuivre dans la continuité de cette thèse de manière à extrapoler à plus grande échelle l'utilisation de la modélisation couplée.

La sensibilité des écosystèmes aux changements globaux (dépôts et changement climatique), évaluée à partir des valeurs de charges critiques « classiques » et de charges critiques de biodiversité, détermine la nature des mesures d'adaptation des méthodes de gestion des écosystèmes à mettre en œuvre dans un but d'évitement.

Le calcul des charges critiques d'acidité, d'eutrophisation et de biodiversité à l'échelle des sites et des écosystèmes, montre une sensibilité aux dépôts variable à l'échelle de la France. De même que pour la modélisation dynamique de l'évolution des communautés végétales, les valeurs de charges critiques estimées à l'état stationnaire à l'aide du modèle SMB dépendent des caractéristiques générales des écosystèmes, et du contaminant considéré. Ainsi, les écosystèmes forestiers apparaissent plus sensibles aux dépôts d'azote eutrophisant, présentant des valeurs charges critiques plus faibles que les valeurs de charges critiques d'acidité. Les dépassements de charges critiques les plus nombreux sont d'ailleurs observés pour l'azote eutrophisant. Les habitats les plus sensibles aux dépôts azotés, localisés dans les Landes et en Sologne, correspondent à des tourbières et bas-marais situés sur sols à

dominante sableuse. La présence d'espèces sensibles à l'azote sur ces écosystèmes majoritairement oligotrophes participe à leur sensibilité globale.

Des différences notables de valeurs entre charges critiques « classiques » et charges critiques de biodiversité sont observables sur un grand nombre d'écosystèmes. Outre le fait que ces deux types de charges critiques ne sont pas calculés en prenant en compte le même type de données, les compartiments et éléments de l'écosystème sur lesquels portent ces valeurs diffèrent également. Les charges critiques d'acidité et d'eutrophisation tiennent compte de données édaphiques, caractérisant les équilibres biogéochimiques présents dans le sol et la solution du sol, afin de prédire la quantité maximale de polluants acceptables sans qu'une modification de ces équilibres n'ait lieu. A l'inverse, les charges critiques de biodiversité sont basées sur la composition floristique d'un site, dont l'évolution est estimée en fonction des conditions environnementales. Les délais de réponse aux dépôts vis à vis d'une part, de l'équilibre global d'un écosystème forestier vu à travers la nutrition des arbres et un drainage acceptable d'azote dans la solution de sol à effet limité sur la qualité des eaux de nappe, et d'autre part de la croissance d'espèces végétales de sous-étage, sont donc assez différents.

Ainsi, les seuils de charges critiques acceptables, qu'elles soient « classiques » ou déterminées à partir de la biodiversité, sont à moduler en fonction du type de protection à appliquer aux écosystèmes, de l'indicateur choisi, et de sa plus ou moins grande sensibilité et donc de son délai plus ou moins grand de réaction. Dans le cas d'une protection d'organismes sensibles à l'azote et au soufre, la valeur de la limite critique sera donc plus basse. Le choix des éléments à protéger au sein d'un écosystème détermine en grande partie la valeur limite de charge critique acceptable.

De plus, le paramètre sensible dans l'estimation des charges critiques de biodiversité est la sélection des espèces représentatives de l'écosystème. En fonction des objectifs de protection, des variations dans la composition floristique de référence peuvent être rencontrées. Par exemple, il peut être décidé de choisir de protéger les espèces les plus sensibles à l'azote versus le cortège banal d'espèces dans son ensemble, ou les espèces rares... Elles changent alors de manière non négligeable la valeur des charges critiques modélisées. La difficulté dans l'établissement de ces listes d'espèces par écosystème repose justement sur la possibilité d'être confronté à deux compositions floristiques différentes pour deux sites caractérisés cependant par le même habitat. L'une des pistes d'amélioration à venir de la modélisation des charges critiques de biodiversité à l'échelle de la France, sera donc d'établir des critères de sélection des espèces d'intérêt par type d'habitat ou d'écosystème. De cette composition floristique remarquable dépend en effet le calcul des charges critiques de biodiversité. En fonction des attentes et de l'intensité de protection désirée par les gestionnaires d'espaces naturels, des seuils de charges critiques variables peuvent donc être fixés, modulant les préconisations de gestion à mettre en œuvre.

Bibliographie

- Aber, J.D., Federer, C.A. 1992. A generalized, lumped-parameter model of photosynthesis, evapotranspiration and net primary production in temperate and boreal forest ecosystems. *Oecologia* 92: 463–474.
- Aber, J.D., Magill, A., McNulty, S.G., Boone, R.D., Nadelhoffer, K.J., Downs, M., Hallett, R. 1995. Forest biogeochemistry and primary production altered by nitrogen saturation. *Water Air and Soil Pollution* 85: 1665–1670.
- Aber, J.D., Ollinger, S.V., Driscoll, C.T. 1997. Modeling nitrogen saturation in forest ecosystems in response to land use and atmospheric deposition. *Ecological Modelling* 101: 61–78.
- Achermann, B., Bobbink, R. eds. . 2003. *Empirical critical loads for nitrogen. Proceedings of the expert workshop (Berne, 11-13 November 2002)*. Swiss Agency for the Environment, Forests and Landscape.
- Aherne, J., Farrell, E.P. 2002. Steady state critical loads of acidity for sulphur and nitrogen: a multi-receptor, multi-criterion approach. *Science of the Total Environment* 288: 183–197.
- Aitken, R., Moody, P. 1991. Interrelations Between Soil-PH Measurements in Various Electrolytes and Soil Solution PH in Acidic Soils. *Australian Journal of Soil Research* 29: 483–491.
- Andrianarisoa, K.S., Zeller, B., Dupouey, J.L., Dambrine, E. 2009. Comparing indicators of N status of 50 beech stands (*Fagus sylvatica* L.) in northeastern France. *Forest Ecology and Management* 257: 2241–2253.
- Archaux, F., Boulanger, V., Camaret, S., Corcket, E., Dupouey, J.L., Forgeard, F., Heuzé, P., Leuret-Gallet, M., Marell, A., Payet, K. et al. 2009. *RENECOFOR - Dix ans de suivi de la végétation forestière : avancées méthodologiques et évolution temporelle de la flore (1994/95-2005)*. ONF. Office National des Forêts, Direction Technique et Commerciale Bois, 978 - 2 - 84207 - 339 - 8, 456 p.
- Augusto, L., Dupouey, J.L., Ranger, J. 2003. Effects of tree species on understory vegetation and environmental conditions in temperate forests. *Annals of Forest Science* 60: 823–831.
- Azevedo, L.B., van Zelm, R., Hendriks, A.J., Bobbink, R., Huijbregts, M.A.J. 2013. Global assessment of the effects of terrestrial acidification on plant species richness. *Environmental Pollution* 174: 10–15.
- Badeau, V., Ulrich, E. 2008. *RENECOFOR. Etude critique de faisabilité sur : la comparabilité des données météorologiques "RENECOFOR" avec celles de Météo France, l'estimation de la réserve en eau du sol et le calcul des volumes d'eau drainée en vue du calcul de bilans minéraux sur les placettes du sous-réseau CATAENAT (période d'application : 1995-1999)*. Office National des Forêts (ONF), Fontainebleau.
- Bartoli, F. 1986. Les cycles biogéochimiques dans les écosystèmes forestiers tempérés. *Bulletin de la Société Géologique de France* 39: 195–209.

- Beaulieu, C., Ouarda, T.B.M., Seidou, O. 2007. A review of homogenization techniques for climate data and their applicability to precipitation series. *Hydrological Sciences Journal* 52: 18–37.
- Belyazid, S. 2006. *Dynamic modelling of biogeochemical processes in forest ecosystems*. Thesis. Department of Chemical Engineering Lund University.
- Belyazid, S., Kurz, D., Braun, S., Sverdrup, H., Rihm, B., Hettelingh, J.-P. 2011. A dynamic modelling approach for estimating critical loads of nitrogen based on plant community changes under a changing climate. *Environmental Pollution* 159: 789–801.
- Belyazid, S., Westling, O., Sverdrup, H. 2006. Modelling changes in forest soil chemistry at 16 Swedish coniferous forest sites following deposition reduction. *Environmental Pollution* 144: 596–609.
- Bénichou, P., Le Breton, O. 1987. AURELHY : une méthode d'analyse utilisant le relief pour les besoins de l'hydrométéorologie. In Journées Hydrologiques de l'ORSTOM à Montpellier, 2., Montpellier (FRA), 1986/09/16-17 (ed.), *Deuxièmes journées hydrologiques de l'ORSTOM à Montpellier*, Colloques et Séminaires, pp. 299–304. ORSTOM, Paris.
- Bertrand, R., Lenoir, J., Piedallu, C., Riofrío-Dillon, G., de Ruffray, P., Vidal, C., Pierrat, J.-C., Gégout, J.-C. 2011. Changes in plant community composition lag behind climate warming in lowland forests. *Nature* 479: 517–520.
- Biro, Y., Landmann, G. 2008. Quelles évolutions possibles pour RENECOFOR ? Une analyse basée sur les résultats d'une évaluation scientifique. *Rendez-vous techniques de l'ONF hors-série n°4 "15 ans de suivi des écosystèmes forestiers. Résultats, acquis et perspectives de RENECOFOR"*: 154–158.
- Bloom, S. 1981. Similarity Indexes in Community Studies - Potential Pitfalls. *Marine Ecology Progress Series* 5: 125–128.
- Bobbink, R. 2008. The derivation of dose-response relationships between N load, N exceedance and plant species richness for EUNIS habitat classes. In Hettelingh, J.-P., Posch, M., Sloopweg, J. (eds.), *Critical load, dynamic modelling and impact assessment in Europe.*, pp. 63–72. Bilthoven: CCE Status Report 2008, Coordination Center for Effects, Netherlands Environmental Assessment Agency.
- Bobbink, R., Hettelingh, J.-P. eds. . 2011. Review and revision of empirical critical loads and dose-response relationships, Coordination Centre for Effects, National Institute for Public Health and the Environment (RIVM).
- Bobbink, R., Hicks, K., Galloway, J., Spranger, T., Alkemade, R., Ashmore, M., Bustamante, M., Cinderby, S., Davidson, E., Dentener, F. et al. 2010. Global assessment of nitrogen deposition effects on terrestrial plant diversity: a synthesis. *Ecological Applications* 20: 30–59.
- Bobbink, R., Hornung, M., Roelofs, J.G.M. 1998. The effects of air-borne nitrogen pollutants on species diversity in natural and semi-natural European vegetation. *Journal of Ecology* 86: 717–738.
- Bobbink, R., Roelofs, J.G.M. 1995. Nitrogen critical loads for natural and semi-natural ecosystems: The empirical approach. *Water Air and Soil Pollution* 85: 2413–2418.

- Bortoluzzi, E., Belyazid, S., Gégout, J.-C., Party, J.-P., Gauquelin, T., Alard, D., Corcket, E., Mansat, A., Sverdrup, H., Probst, A. 2010. *DYNAMO : Modélisation DYNAMique des changements de végétation en réponse aux dépôts atmosphériques d'azote sur les écosystèmes forestiers français en vue du prochain appel à données pour la détermination des charges critiques. Rapport scientifique final Convention ADEME n° 09 62C 0029.*
- Bortoluzzi, E., Mansat, A., Probst, A. 2010. *Extension de la base de données géographiques « Charges critiques » pour la France métropolitaine : gestion, acquisition des données et cartographie. Phase 5. Rapport scientifique final, contrat ADEME-CNRS n° 06 62C 0040.*
- Boutin, M. 2015. *Impacts des dépôts atmosphériques azotés sur la biodiversité et le fonctionnement des pelouses subalpines pyrénéennes.* Université Paul Sabatier-Toulouse III.
- Bouwman, A.F., Van der Hoek, K.W., Olivier, J.G.J. 1995. Uncertainties in the global source distribution of nitrous oxide. *Journal of Geophysical Research: Atmospheres* 100: 2785–2800.
- Braun-Blanquet, J., Roussine, N., Nègre, R. 1952. *Les Groupements Végétaux de la France Méditerranéenne.* CNRS (Service de la Carte des Groupements Végétaux) et Direction de la Carte des Groupements Végétaux de l'Afrique du Nord.
- Bray, J.R., Curtis, J.T. 1957. An Ordination of the Upland Forest Communities of Southern Wisconsin. *Ecological Monographs, Vol. 27, No. 4, pp 325 - 349* 325–349.
- Brêthes, A., Ulrich, E. 1997. *RENECOFOR - Caractéristiques pédologiques des 102 peuplements du réseau.* Office National des Forêts, Département des Recherches Techniques, ISBN 2-84207-112-3.
- Bruce, R.C., Bell, L.C., Edwards, D.G., Warrell, L.A. 1989. Chemical attributes of some Queensland acid soils. II. Relationships between soil and soil solution phase compositions. *Soil Research* 27: 353–364.
- Brzeziecki, B., Kienast, F., Wildi, O. 1993. A simulated map of the potential natural forest vegetation of Switzerland. *Journal of Vegetation Science* 4: 499–508.
- Burrough, P.A., McDonnell, R.A. 1998. *Principles of Geographical Information Systems: 2nd Edition.* 2 edition. Oxford University Press, Oxford; New York.
- Burrough, T. late P.P.A., McDonnell, R.A., Lloyd, C.D. 2015. *Principles of Geographical Information Systems.* Third Edition. Oxford University Press, Oxford, New York.
- Butler, S.M., Melillo, J.M., Johnson, J.E., Mohan, J., Steudler, P.A., Lux, H., Burrows, E., Smith, R.M., Vario, C.L., Scott, L. et al. 2012. Soil warming alters nitrogen cycling in a New England forest: implications for ecosystem function and structure. *Oecologia* 168: 819–828.
- Bytnerowicz, A., Omasa, K., Paoletti, E. 2007. Integrated effects of air pollution and climate change on forests: A northern hemisphere perspective. *Environmental Pollution* 147: 438–445.
- Camaret, S., Bourjot, L., Dobremez, J.F. 2004. *Suivi de la composition floristique des placettes du réseau (1994/95-2000) et élaboration d'un programme d'assurance qualité intensif.* Fontainebleau : Office National des Forêts, Direction Technique.

- Cha, G. 1997. The impacts of climate change on potential natural vegetation distribution. *Journal of Forest Research* 2: 147–152.
- Chao, A., Chazdon, R.L., Colwell, R.K., Shen, T.-J. 2005. A new statistical approach for assessing similarity of species composition with incidence and abundance data. *Ecology Letters* 8: 148–159.
- Cinotti, B. 1996. Évolution des surfaces boisées en France : proposition de reconstitution depuis le début du XIXe siècle. *Revue Forestière Française* 547.
- CITEPA. 2017. CITEPA - Centre Interprofessionnel Technique d'Études de la Pollution Atmosphérique. Available in: <https://www.citepa.org/fr/air-et-climat/polluants/aep-item> [Accessed August 19, 2017].
- CITEPA. 2015. Inventaire des émissions de polluants atmosphériques en France – Séries sectorielles et analyses étendues (format SECTEN). *CITEPA Centre Interprofessionnel Technique d'Études de la Pollution Atmosphérique - CITEPA*. Available in: <http://www.citepa.org/fr/> [Accessed June 7, 2017].
- CLRTAP. 2015. *Exceedance calculations, Chapter VII of Manual on methodologies and criteria for modelling and mapping critical loads and levels and air pollution effects, risks and trends*. UNECE Convention on Long-range Transboundary Air Pollution; accessed on 2017 on Web at www.icpmapping.org.
- CLRTAP. 2004. *Manual on methodologies and criteria for modelling and mapping critical loads and levels and air pollution effects, risks and trends, ECE Convention on Long-range Transboundary Air Pollution*. Accessed on 2017 at the websites of the ICP Mapping & Modelling and at the website of the Coordination Centre for Effects.
- CLRTAP. 2016. *Mapping critical loads for ecosystems, Chapter V of Manual on methodologies and criteria for modelling and mapping critical loads and levels and air pollution effects, risks and trends*. UNECE Convention on Long-range Transboundary Air Pollution; accessed 2017 at www.icpmapping.org.
- Cooper, D.M., Jenkins, A. 2003. Response of acid lakes in the UK to reductions in atmospheric deposition of sulfur. *The Science of the Total Environment* 313: 91–100.
- Coudun, C. 2005. *Approche quantitative de la réponse écologique des espèces végétales forestières à l'échelle de la France*. ENGREF.
- Coudun, C., Gégout, J.C. 2005. Ecological behaviour of herbaceous forest species along a pH gradient: a comparison between oceanic and semicontinental regions in northern France. *Global Ecology and Biogeography* 14: 263–270.
- Coudun, C., Gégout, J.C. 2007. Quantitative prediction of the distribution and abundance of *Vaccinium myrtillus* with climatic and edaphic factors. *Journal of Vegetation Science* 18: 517–524.
- Coudun, C., Gégout, J.C. 2006. The derivation of species response curves with Gaussian logistic regression is sensitive to sampling intensity and curve characteristics. *Ecological Modelling* 199: 164–175.
- Cox, P.M., Betts, R.A., Jones, C.D., Spall, S.A., Totterdell, I.J. 2000. Acceleration of global warming due to carbon-cycle feedbacks in a coupled climate model. *Nature* 408: 184–187.

- Crabbe, R.A., Dash, J., Rodriguez-Galiano, V.F., Janous, D., Pavelka, M., Marek, M.V. 2016. Extreme warm temperatures alter forest phenology and productivity in Europe. *Science of the Total Environment* 563: 486–495.
- Daum, J.R., Desprats, J.F., Durand, F. 1996. *Précipitations efficaces moyennes annuelles en France (1965 - 1994). Rapport BRGM R 38 975*. BRGM.
- Davies, C.E., Moss, D., Hill, M.O. 2004. *EUNIS habitat classification revised 2004. Report to: European Environment Agency-European Topic Centre on Nature Protection and Biodiversity*.
- de Schrijver, A., Verheyen, K., Mertens, J., Staelens, J., Wuyts, K., Muys, B. 2008. Nitrogen saturation and net ecosystem production. *Nature* 451: .
- de Vries, W., Kros, H., Reinds, G.J., Wamelink, W., van Dobben, H., Bobbink, R., Emmet, B., Smart, S., Evans, C., Schlutow, A. et al. 2007. *Developments in deriving critical limits and modelling critical loads of nitrogen for terrestrial ecosystems in Europe*.
- de Vries, W., Wamelink, G.W.W., van Dobben, H., Kros, J., Reinds, G.J., Mol-Dukstra, J.P., Smart, S.M., Evans, C.D., Rowe, E.C., Belyazid, S. et al. 2010. Use of dynamic soil-vegetation models to assess impacts of nitrogen deposition on plant species composition: an overview. *Ecological Applications* 20: 60–79.
- Delpech, R., Dume, G., Galmiche, P., Timbal, J. 1985. *Vocabulaire : typologie des stations forestières*. Ministère de l'Agriculture, Paris.
- Dentener, F., Drevet, J., Lamarque, J.F., Bey, I., Eickhout, B., Fiore, A.M., Hauglustaine, D., Horowitz, L.W., Krol, M., Kulshrestha, U.C. et al. 2006. Nitrogen and sulfur deposition on regional and global scales: A multimodel evaluation. *Global Biogeochemical Cycles* 20: GB4003.
- Diekmann, M., Lawesson, J. 1999. Shifts in ecological behaviour of herbaceous forest species along a transect from northern central to North Europe. *Folia Geobotanica* 34: 127–141.
- Dise, N.B., Matzner, E., Forsius, M. 1998. Evaluation of organic horizon C:N ratio as an indicator of nitrate leaching in conifer forests across Europe. *Environmental Pollution* 102: 453–456.
- Dise, N.B., Matzner, E., Gundersen, P. 1998. Synthesis of Nitrogen Pools and Fluxes from European Forest Ecosystems. *Water, Air, and Soil Pollution* 105: 143–154.
- Dobremez, J.-F., Camaret, S., Bourjot, L., Ulrich, E., Brêthes, A., Coquillard, P., Dumé, G., Dupouey, J.-L., Forgeard, F., Gauberville, C. et al. 1997. *RENECOFOR - Inventaire et interprétation floristique de 101 peuplements du réseau. (Campagne 1994/95)*. Office National des Forêts, Département des Recherches Techniques.
- Dolling, P., Ritchie, G. 1985. Estimates of Soil Solution Ionic Strength and the Determination of pH in West Australian Soils. *Australian Journal of Soil Research* 23: 309–314.
- Draaijers, G.P.J., Erisman, J.W. 1995. A canopy budget model to assess atmospheric deposition from throughfall measurements. *Water Air and Soil Pollution* 85: 2253–2258.
- Draaijers, G.P.J., Erisman, J.W., Spranger, T., Wyers, G.P. 1996. The application of throughfall measurements for atmospheric deposition monitoring. *Atmospheric Environment* 30: 3349–3361.

- Dupouey, J.-L., Bachacou, J., Cosserat, R., Aberdam, S., Vallauri, D., Chappart, G., Corvisier de Villèle, M.-A. 2007. Vers la réalisation d'une carte géoréférencée des forêts anciennes de France. *Le Monde des Cartes* 191: 85–98.
- Durand, Y., Brun, E., Merindol, L., Guyomarc'h, G., h, Lesaffre, B., Martin, E. 1993. A meteorological estimation of relevant parameters for snow models. *Annals of Glaciology* 18: 65–71.
- EEA. 2017. European Environment Agency's home page — European Environment Agency. Available in: <https://www.eea.europa.eu> [Accessed June 9, 2017].
- EEA. 2015. *Linking in situ vegetation data to the EUNIS habitat classification: results for forest habitats - EEA Technical report*. European Environment Agency. 38pp. ISSN 1725-2237.
- E&S Environmental Chemistry, Inc. 2009. *Alpine vegetation workshop: Response of alpine and subalpine plant species to changes in atmospheric N deposition. Final report*. Corvallis: E&S Environmental Chemistry.
- Evans, D. 2012. The EUNIS habitats classification - past, present & future. *Revista de Investigacion Marina* 19(2): 28–29.
- Fagerli, H., Aas, W. 2008. Trends of nitrogen in air and precipitation: Model results and observations at EMEP sites in Europe, 1980-2003. *Environmental Pollution* 154: 448–461.
- Fagerli, H., Simpson, D., Tsyro, S. 2003. Model Performance fo Sulphur and Nitrogen compounds for the Period 1980 - 2000. In *Transboundary acidification, eutrophication and ground level ozone in Europe*, Status Report 1/2003. Part II: Unified EMEP Model Performance, pp. 1–66. The Norwegian Meteorological Institute, Oslo, Norway.
- Fagerli, H., Simpson, D., Tsyro, S. 2004. Unified EMEP model: updates. In *Transboundary acidification, eutrophication and ground level ozone in Europe*, EMEP Report 1/2004. Status Report 1/2004, pp. 11–18. The Norwegian Meteorological Institute, Oslo, Norway.
- Finlayson-Pitts, B.J., Pitts, J.N.J. 1986. Atmospheric chemistry. Fundamentals and experimental techniques.
- Friedlingstein, P., Cox, P., Betts, R., Bopp, L., Von Bloh, W., Brovkin, V., Cadule, P., Doney, S., Eby, M., Fung, I. et al. 2006. Climate-carbon cycle feedback analysis: Results from the (CMIP)-M-4 model intercomparison. *Journal of Climate* 19: 3337–3353.
- Galloway, J.N., Aber, J.D., Erisman, J.W., Seitzinger, S.P., Howarth, R.W., Cowling, E.B., Cosby, B.J. 2003. The nitrogen cascade. *BioScience* 53: 341–356.
- Galloway, J.N., Townsend, A.R., Erisman, J.W., Bekunda, M., Cai, Z., Freney, J.R., Martinelli, L.A., Seitzinger, S.P., Sutton, M.A. 2008. Transformation of the nitrogen cycle: recent trends, questions, and potential solutions. *Science* 320: 889–892.
- Galy-Lacaux, C., Laouali, D., Descroix, L., Gobron, N., Liousse, C. 2008. Long term precipitation chemistry and wet deposition in a remote dry savanna site in Africa (Niger). *Atmospheric Chemistry and Physics Discussions* 8: 5761–5812.
- Gaudio, N., Belyazid, S., Alard, D., Corcket, E., Gégout, J.-C., Rizzetto, S., Mansat, A., Party, J.-P., Gauquelin, T., Sverdrup, H., Probst, A. 2013. *DYNAMO II (RAPPORT FINAL)*

MOdélisation DYNAMique des changements de végétation en réponse aux dépôts atmosphériques azotés et au changement climatique : évaluation de la charge critique pour les écosystèmes forestiers français à échéance 2050. Toulouse.

- Gaudio, N., Belyazid, S., Gendre, X., Mansat, A., Nicolas, M., Rizzetto, S., Sverdrup, H., Probst, A. 2015. Combined effect of atmospheric nitrogen deposition and climate change on temperate forest soil biogeochemistry: A modeling approach. *Ecological Modelling* 306: 24–34.
- Ge, Z., Zhou, X., Kellomaki, S., Wang, K., Peltola, H., Vaisanen, H., Strandman, H. 2010. Effects of changing climate on water and nitrogen availability with implications on the productivity of Norway spruce stands in Southern Finland. *Ecological Modelling* 221: 1731–1743.
- Gégout, J.C. 2001. Création d'une base de données phytoécologiques pour déterminer l'autécologie des espèces de la flore forestières de France. *Revue Forestière Française* LIII: 397–403.
- Gégout, J.C., Coudun, C., Bailly, G., Jabiol, B. 2005. EcoPlant: A forest site database linking floristic data with soil and climate variables. *Journal of Vegetation Science* 16: 257–260.
- Gillet, F. 2000. *La Phytosociologie synusiale intégrée. Guide méthodologique.* Documents du Laboratoire d'Ecologie Végétale, Institut de Botanique, Université de Neuchâtel.
- Gilliam, F.S. 2006. Response of the herbaceous layer of forest ecosystems to excess nitrogen deposition. *Journal of Ecology* 94: 1176–1191.
- Gis Sol. 2011. *L'état des sols de France. Groupement d'intérêt scientifique sur les sols, 188 p.*
- Groisman, P.Y., Legates, D.R. 1994. The accuracy of United States precipitation data. *Bulletin of the American Meteorological Society* 75: 215–227.
- Guellec, I. 1987. Caractérisation de quelques sols majeurs de la Sologne centrale. Rôle des facteurs écologiques dans la répartition et l'évolution des profils. In *Annales des sciences forestières*, pp. 489–510. EDP Sciences.
- Gundersen, P., Callesen, I., de Vries, W. 1998. Nitrate leaching in forest ecosystems is related to forest floor C/N ratios. *Environmental Pollution* 102: 403–407.
- Gutiñas, M.E., Leirós, M.C., Trasar-Cepeda, C., Gil-Sotres, F. 2012. Effects of moisture and temperature on net soil nitrogen mineralization: A laboratory study. *European Journal of Soil Biology* 48: 73–80.
- Habets, F., Boone, A., Champeaux, J.-L., Etchevers, P., Franchisteguy, L., Leblois, E., Ledoux, E., Le Moigne, P., Martin, E., Morel, S. 2008. The SAFRAN-ISBA-MODCOU hydrometeorological model applied over France. *Journal of Geophysical Research: Atmospheres* 113: .
- Haunold, S., Rizzetto, S., Mansat, A., Probst, A. 2016. Updates on mapping critical loads and model biodiversity index on French forest ecosystems. Dessau, Germany. Poster.
- Hendriks, M., Clement, C., Di Marco, M., Hennekens, S., van Hinsberg, A., et al. 2016. BioScore 2.0: A species-by-species model to assess anthropogenic impacts on terrestrial biodiversity in Europe, BL Netherlands Environmental Assessment Agency, The Hague.

- Hettelingh, J.P., Posch, M., De Smet, P.A.M. 2001. Multi-effect critical loads used in multi-pollutant reduction agreements in Europe. *Water Air and Soil Pollution* 130: 1133–1138.
- Hettelingh, J.-P., Posch, M., Slootweg, J. 2015. Assessments using the 2015 critical loads database. In Slootweg, J., Posch, M., Hettelingh, J.-P. (eds.), *Modelling and Mapping the Impacts of Atmospheric Deposition of Nitrogen and Sulphur, CCE Status Report 2015*, pp. 13–23.
- Hettelingh, J.P., Posch, M., Slootweg, J. 2008. *Critical load, dynamic modelling and impact assessment in Europe. CCE status report 2008*.
- Hettelingh, J.-P., Posch, M., Slootweg, J., Reinds, G., Spranger, T., Tarrason, L. 2007. Critical loads and dynamic modelling to assess european areas at risk of acidification and eutrophication. *Water, Air, & Soil Pollution: Focus* 7: 379–384.
- Hultberg, H., Grennfelt, P. 1992. Sulfur and Seasalt Deposition as Reflected by Throughfall and Runoff Chemistry in Forested Catchments. *Environmental Pollution* 75: 215–222.
- IGN, 2017. 2017. La surface forestière en France métropolitaine - INVENTAIRE FORESTIER. Available in: <http://inventaire-forestier.ign.fr/spip/spip.php?rubrique3> [Accessed August 29, 2017].
- InfoClimat. Normales et records 1981-2010 à AKHIOK - Infoclimat. Available in: <http://www.infoclimat.fr/stations-meteo/climato-moyennes-records.php?staid=07560&from=1981&to=2010&redirect=1> [Accessed August 5, 2017].
- INPN. 2016. INPN - Espaces protégés. *Inventaire National du Patrimoine Naturel*. Available in: <https://inpn.mnhn.fr/programme/espaces-protoges/protections-reglementaires> [Accessed August 22, 2017].
- INRA. 1998. Carte pédologique de la France (format numérique version 3.2).
- INRA. 2011. Laboratoire d'Analyse des Sols d'Arras - SOL-0501: pH Eau. *Laboratoire d'Analyses des Sols d'Arras*. Available in: <https://www6.npc.inra.fr/las/Methodes-d-analyse/Sols/05.-pH-Calcaire/SOL-0501-pH-Eau> [Accessed July 28, 2017].
- INRA-Arras, 2017. 2017. Laboratoire d'Analyse des Sols d'Arras - Sols. Available in: <https://www6.npc.inra.fr/las/Methodes-d-analyse/Sols> [Accessed September 1, 2017].
- Iversen, T. 1993. Modeled and Measured Transboundary Acidifying Pollution in Europe - Verification and Trends. *Atmospheric Environment Part a-General Topics* 27: 889–920.
- Jamagne, M., Bornand, M., Hardy, R. 1989. La carte pédologique de France à 1 / 100 000. *Science du sol* 21–24.
- Janssen, B.H. 1996. Nitrogen mineralization in relation to C: N ratio and decomposability of organic materials. *Plant and soil* 181: 39–45.
- Jonard, M., Legout, A., Nicolas, M., Dambrine, E., Nys, C., Ulrich, E., van der Perre, R., Ponette, Q. 2012. Deterioration of Norway spruce vitality despite a sharp decline in acid deposition: a long-term integrated perspective. *Global Change Biology* 18: 711–725.
- Jonson, J.E., Simpson, D., Fagerli, H., Solberg, S. 2006. Can we explain the trends in European ozone levels? *Atmospheric Chemistry and Physics* 6: 51–66.

- Jouzel, J. 2014. *Le climat de la France au XXI^e siècle - Volume 4 - Scénarios régionalisés : édition 2014 pour la métropole et les régions d'outre-mer*. Ministère de l'écologie, du développement durable et de l'énergie, France.
- Julve, P. 1998. Baseflor. Index botanique, écologique et chorologique de la flore de France. Version : 2017. *Flore et végétation de la France : CATMINAT*. Available in: <http://philippe.julve.pagesperso-orange.fr/catminat.htm> [Accessed February 7, 2013].
- Jussy, J.-H. 1998. *Minéralisation de l'azote, nitrification et prélèvement radiculaire dans différents écosystèmes forestiers sur sol acide : effet de l'essence, du stade de développement du peuplement et*.
- Koerner, W., Cinotti, B., Jussy, J., Benoît, M. 2000. Evolution des surfaces boisées en France depuis le début du XIX^e siècle : identification et localisation des boisements des territoires agricoles abandonnés. *Revue Forestière Française* 249.
- Koerner, W., Dupouey, J.L., Dambrine, E., Benoit, M. 1997. Influence of Past Land Use on the Vegetation and Soils of Present Day Forest in the Vosges Mountains, France. *Journal of Ecology* 85: 351–358.
- Krug, E.C., Frink, C.R. 1983. Acid rain on acid soil: A new perspective. *Science(Washington)* 217: 520–525.
- Krupa, S.V. 2003. Effects of atmospheric ammonia (NH₃) on terrestrial vegetation: a review. *Environmental Pollution* 124: 179–221.
- Kurz, D., Rihm, B., Alveteg, M., Sverdrup, H. 2001. Steady-state and dynamic assessment of forest soil acidification in Switzerland. *Water Air and Soil Pollution* 130: 1217–1222.
- Landmann, G., Bonneau, M. 2012. *Forest Decline and Atmospheric Deposition Effects in the French Mountains*. Springer Science & Business Media.
- Le Moigne, P. 2002. Description de l'analyse des champs de surface sur la France par le système SAFRAN. *Note de centre GMME, Météo-France* 1–30.
- Lee, J.A., Caporn, S.J.M. 1998. Ecological effects of atmospheric reactive nitrogen deposition on semi-natural terrestrial ecosystems. *The New Phytologist* 139: 127–134.
- Leguédois, S., Party, J.-P., Dupouey, J.-L., Gauquelin, T., Gégout, J.-C., Lecareux, C., Badeau, V., Probst, A. 2011. La carte de végétation du CNRS à l'ère du numérique. *Cybergeo : European Journal of Geography*.
- Lenoir, J., Gégout, J.C., Dupouey, J.L., Bert, D., Svenning, J.-C. 2010. Forest plant community changes during 1989-2007 in response to climate warming in the Jura Mountains (France and Switzerland). *Journal of Vegetation Science* 21: 949–964.
- Leroy, M. 2002. La mesure au sol de la température et des précipitations. *La Météorologie* 52–56.
- Levine, J.S., Winstead, E.L., Parsons, D.A.B., Scholes, M.C., Scholes, R.J., Cofer, W.R., Cahoon, D.R., Sebacher, D.I. 1996. Biogenic soil emissions of nitric oxide (NO) and nitrous oxide (N₂O) from savannas in South Africa: The impact of wetting and burning. *Journal of Geophysical Research: Atmospheres* 101: 23689–23697.
- Li, H., McNulty, S.G. 2007. Uncertainty analysis on simple mass balance model to calculate critical loads for soil acidity. *Environmental Pollution* 149: 315–326.

- Li, J., Heap, A.D. 2014. Spatial interpolation methods applied in the environmental sciences: A review. *Environmental Modelling & Software* 53: 173–189.
- Louvel, J., Gaudillat, V., Poncet, L. 2013. *EUNIS, European Nature Information System, Système d'information européen sur la nature. Classification des habitats. Traduction française. Habitats terrestres et d'eau douce*. MNHN-DIREV-SPN, MEDDE, Paris, 289 p.
- Louvrier, M., Margat, J. 1983. *Précipitations efficaces moyennes annuelles en France (1946 - 1976). Carte à 1/1 500 000*. BRGM, Orléans, France.
- Lovett, G.M., Lindberg, S.E. 1993. Atmospheric deposition and canopy interactions of nitrogen in forests. *Canadian Journal Of Forest Research-Revue Canadienne De Recherche Forestiere* 23: 1603–1616.
- Marage, D., Gegout, J.-C. 2009. Importance of soil nutrients in the distribution of forest communities on a large geographical scale. *Global Ecology and Biogeography* 18: 88–97.
- Martins, A.A.A. 1992. *Génese e evolução de solos derivados de granitos. Estudo de uma climosequência no Norte de Portugal*. Thèse de Doctorat. Universidade de Tras-Os-Montes e Alto Douro, Vila Real, Portugal.
- Matzner, E., Grosholz, C. 1997. Beziehung zwischen NO₃-Austrägen, C/N-Verhältnissen der Auflage und N-Einträgen in Fichtenwald (*Picea abies* Karst.)-Ökosystemen Mitteleuropas. *Forstwissenschaftliches Centralblatt* 116: 39–44.
- McDonnell, T.C., Belyazid, S., Sullivan, T.J., Sverdrup, H., Bowman, W.D., Porter, E.M. 2014. Modeled subalpine plant community response to climate change and atmospheric nitrogen deposition in Rocky Mountain National Park, USA. *Environmental Pollution (Barking, Essex: 1987)* 187: 55–64.
- Menendez, I., Moreno, G., Gallardo, J., Saavedra, J. 1995. Soil Solution Composition in Forest Soils of Sierra-De-Gata Mountains, Central-Western Spain - Relationship with Soil-Water Content. *Arid Soil Research and Rehabilitation* 9: 495–502.
- Mikola, P. 1985. *The effect of tree-species on the biological properties of forest soil*. National Swedish Environmental Protection Board.
- Moncoulon, D., Probst, A., Martinson, L. 2007. Modeling acidification recovery on threatened ecosystems: application to the evaluation of the Gothenburg protocol in France. *Water, Air, & Soil Pollution: Focus* 7: 307–316.
- Moncoulon, D., Probst, A., Party, J.-P. 2004. Weathering, atmospheric deposition and vegetation uptake: role for ecosystem sensitivity to acid deposition and critical load. *Comptes Rendus Geoscience* 336: 1417–1426.
- Moss, D. 2008. *EUNIS habitat classification - a guide for users*. European topic centre on biological diversity.
- Moss, R., Babiker, W., Brinkman, S., Calvo, E., Carter, T., Edmonds, J., Elgizouli, I., Emori, S., Erda, L., Hibbard, K. et al. 2008. *Towards New Scenarios for the Analysis of Emissions: Climate Change, Impacts and Response Strategies*. Intergovernmental Panel on Climate Change Secretariat (IPCC), Geneva, Switzerland.

- Moss, R.H., Edmonds, J.A., Hibbard, K.A., Manning, M.R., Rose, S.K., van Vuuren, D.P., Carter, T.R., Emori, S., Kainuma, M., Kram, T. et al. 2010. The next generation of scenarios for climate change research and assessment. *Nature* 463: 747–756.
- Nakicenovic, N., Alcamo, J., Davis, G., de Vries, B., Fenhann, J., Gaffin, S., Gregory, K., Grübler, A., Jung, T.Y., Kram, T. et al. 2000. *Special Report on Emissions Scenarios : A special report of Working Group III on Mitigation of the Intergovernmental Panel on Climate Change (IPCC)*. Cambridge, U. K.
- Nicolas, M. 2015. *RENECOFOR - Bilan technique de l'année 2014*. Office national des forêts, Direction forêts et risques naturels.
- Nilsson, J., Grennfelt, P. 1988. Critical Loads for Sulphur and Nitrogen. In *Report from a Workshop held at Skokloster, Sweden, March 1988*, pp. 7–32. Nordic Council of Ministers and the United Nations Economic Commission for Europe, Stockholm, Sweden.
- Obeidy, C., Bortoluzzi, E., Javaux, B., Gégout, J.-C., Dupouey, J.-L., Mansat, A., Probst, A. 2012. *VALERIANE : VulnérAbiLité des Écosystèmes à l'azote d'oRlgine Atmosphérique — Vers un modèle de charges critiques en N intégrant la protection de la biodiversité végétale du territoire français. Rapport scientifique final, Convention ADEME-CNRS n° 0962c0073*.
- Party, J.-P. 1999. *Acidification des sols et des eaux de surface des écosystèmes forestiers français : facteurs, mécanismes, et tendances. Taux d'altération sur petits bassins-versants silicatés. Application au calcul des charges critiques d'acidité*. Thèse de Doctorat. Université Louis Pasteur, Strasbourg.
- Party, J.-P., Probst, A., Clément, A., Kreyser, E. 1997. *Calcul des charges critiques acides et azotées. Établissement d'une structure de base de données à l'échelle de la France. Rapport scientifique intermédiaire, Ministère de l'Environnement*.
- Party, J.-P., Probst, A., Thomas, A.-L., Dambrine, É. 2001a. Calcul et cartographie des charges critiques azotées en France : application de la méthode empirique. *Pollution atmosphérique*.
- Party, J.-P., Probst, A., Thomas, A.-L., Dambrine, É. 2001b. Charges critiques d'acidité en polluants atmosphériques en France : conséquences vis-à-vis des sols et des peuplements forestiers. *Pollution atmosphérique*.
- Party, J.-P., Thomas, A.-L., Probst, A., Dambrine, E., Stussi, J.-M. 1999. *Cartographie des calculs de charges critiques acides et azotées pour la France. Premier aperçu régionalisé au pas de 50 km. Charges critiques d'acidité au 1 / 1 000 000 ème. Rapport final pour l'ADEME*. Sol - Conseil.
- Pascaud, A. 2013. *Déterminants des évolutions spatio-temporelles des retombées atmosphériques acidifiantes et eutrophisantes en France et élaboration d'un modèle de projection*. Mines Douai School / University of Lille I, France.
- Pascaud, A., Sauvage, S. 2015. *PRIMEQUAL / SESAME. 20 ans de mesureS des retombÉeS AtMosphériqueS en France (SESAME) ». Rapport de contrat ADEME, n° 0962C0014*.
- Pascaud, A., Sauvage, S., Pagé, C., Roustant, O., Probst, A., Nicolas, M., Croisé, L., Mezdour, A., Coddeville, P. 2016. Composition chimique des dépôts atmosphériques à l'horizon 2020-2040. *La Météorologie* pp.56-65.

- Pearson, R.G., Dawson, T.P. 2003. Predicting the impacts of climate change on the distribution of species: are bioclimate envelope models useful? *Global Ecology and Biogeography* 12: 361–371.
- Peiffer, M., Badeau, V., Breda, N., Ulrich, E. 2008. *RENECOFOR - Suivi de la météorologie forestière locale (France et Grand-Duché de Luxembourg) - Bilan de la période 1995 - 2004*. Office National des Forêts, Direction Technique et Commercial Bois.
- Piedallu, C., Gegout, J.-C., Lebourgeois, F., Seynave, I. 2016. Soil aeration, water deficit, nitrogen availability, acidity and temperature all contribute to shaping tree species distribution in temperate forests. *Journal of Vegetation Science* 27: 387–399.
- Pinto, P.E., Gegout, J.C. 2005. Assessing the nutritional and climatic response of temperate tree species in the Vosges Mountains. *Annals of Forest Science* 62: 761–770.
- Ponette, Q., Ulrich, E., Brêthes, A., Bonneau, M., Lanier, M. 1997. *RENECOFOR: Chimie des sols dans les 102 peuplements forestiers du réseau*. Office National des Forêts, Département des Recherches Techniques.
- Posch, M. 2002. Impacts of climate change on critical loads and their exceedances in Europe. *Environmental Science and Policy* 5: 307–317.
- Posch, M. 2016. *PROPS-CLF: A program to compute Biodiversity Critical Loads based on the PROPS model. User manual Version 1.3. November 2016*. Coordination Center for Effects, Bilthoven, The Netherlands.
- Posch, M., Aherne, J., Hettelingh, J.-P. 2011. Nitrogen critical loads using biodiversity-related critical limits. *Environmental Pollution* 159: 2223–2227.
- Posch, M., De Smet, P.A.M., Hettelingh, J.-P., Downing, R.J. eds. . 1995. In *Calculation and Mapping of Critical Thresholds in Europe: Status Report 1995*, pp. 198. Coordination Center for Effects, Bilthoven, The Netherlands.
- Posch, M., Hettelingh, J.P., De Smet, P.A.M. 2001. Characterization of critical load exceedances in Europe. *Water Air and Soil Pollution* 130: 1139–1144.
- Posch, M., Hettelingh, J.-P., Slootweg, J., Reinds, G.J. 2015. Critical Loads for Plant Species Diversity. In Slootweg, J., Posch, M., Hettelingh, J.-P. (eds.), *Modelling and Mapping the impacts of atmospheric deposition of nitrogen and sulphur: CCE Status Report 2015*, pp. 45–54. Coordination Center for Effects, Bilthoven, Netherlands.
- Posch, M., Hettelingh, J.-P., Slootweg, J., Reinds, G.J. 2014. Deriving critical loads based on plant diversity targets. In Slootweg, J., Posch, M., Hettelingh, J.-P., Mathijssen, L. (eds.), *Modelling and Mapping the impacts of atmospheric deposition on plant species diversity in Europe: CCE Status Report 2014*, pp. 41–46. Coordination Center for Effects, Bilthoven, Netherlands.
- Probst, A., Dambrine, E., Viville, D., Fritz, B. 1990. Influence of Acid Atmospheric Inputs on Surface-Water Chemistry and Mineral Fluxes in a Declining Spruce Stand Within a Small Granitic Catchment (vosges Massif, France). *Journal of Hydrology* 116: 101–124.
- Probst, A., Ertz, O., Party, J.-P., Clément, A. 2000. *Extension de la base de données charges critiques : gestion et acquisition des données, lien avec un SIG. Rapport scientifique définitif, contrat ADEME-ULP n° 98 93 003*.

- Probst, A., Haunold, S., Rizzetto, S. (2017b). CRITICARTO (RAPPORT INTERMEDIAIRE) Outil d'aide aux négociations de réduction des émissions de pollution atmosphérique - Base de données géographique « Charges critiques » pour la France métropolitaine: gestion, acquisition des données et cartographie. Phase 8–Rapport. 70 pages.
- Probst, A., Leguëdois, S. 2008. Critical load, dynamic modelling and impact assessment in Europe. CCE status report. In Hettelingh, J.-P., Slootweg, J., Posch, M. (eds.), pp. 133–140.
- Probst, A., Leguëdois, S. 2007. France. In Slootweg, J., Posch, M., Hettelingh, J. P. (eds.), *European critical load and dynamic modelling and impact assessment in Europe. CCE status report 2007*, pp. 139–145.
- Probst, A., Moncoulon, D., Leguëdois, S., Party, J.P., Dambrine, E. 2008. Qu'a apporté le réseau pour le calcul des charges critiques en polluants atmosphériques en France ? Hors série n°4 "15 ans de suivi des écosystèmes forestiers. Résultats, acquis et perspectives de RENECOFOR": 77–81.
- Probst, A., Obeidy, C., Gaudio, N., Belyazid, S., Gégout, J.-C., Alard, D., Corcket, E., Party, J.-P., Gauquelin, T., Mansat, A. et al. 2015. Evaluation of plant-responses to atmospheric nitrogen deposition in France using integrated soil-vegetation models. In de Vries, W., Hettelingh, J.-P., Posch, M. (eds.), *Critical Loads and Dynamic Risk Assessments: Nitrogen, Acidity and Metals in Terrestrial and Aquatic Ecosystems.*, pp. 359–379. Springer, Dordrecht, Netherlands.
- Probst, A., Obeidy, C., Mansat, A. 2011. National Focal Centre report: France. In Posch, M., Slootweg, J., Hettelingh, J.-P. (eds.), *Modelling Critical thresholds and temporal changes of geochemistry and vegetation diversity. CCE Status report*, pp. 99–108, 86 p.
- Probst, A., Rizzetto, S., Belyazid, S., Gégout, J.C., Alard, D., Corcket, E., Mansat, A., Sverdrup, H. (2014)- MODYCRIN : Modélisation dynamique des charges critiques azotées et de la biodiversité pour les forêts françaises dans un contexte de changement global: apport des groupes écologiques fonctionnels. Rapport scientifique intermédiaire N°1, contrat ADEME-CNRS, n° 13 62C 0008, 36 p + annexes.
- Probst, A., Rizzetto, S., Mansat, A. 2015. French NFC Report. In Slootweg, J., Posch, M., Hettelingh, J.-P. (eds.), *Modelling and MApping the impacts of Atmospheric Deposition of Nitrogen and Sulfur. CCE Status Report 2015*, pp. 81–94. Zagreb, Croatia.
- Probst, A., Rizzetto, S., Belyazid, S., Gégout, J.-C., Alard, D., Corcket, E., Mansat, A., Sverdrup, H. (2016)- MODYCRIN : Modélisation dynamique des charges critiques azotées et de la biodiversité pour les forêts françaises dans un contexte de changement global: apport des groupes écologiques fonctionnels. Rapport scientifique intermédiaire N°2, contrat ADEME-CNRS, n° 13 62C 0008, fev. 2016, 42 p + annexes.
- Probst, A., Rizzetto, S., Belyazid, S., Gégout, J.C., Alard, D., Corcket, E., Mansat, A., Sverdrup, H. (2017a). MODYCRIN : Modélisation dynamique des charges critiques azotées et de la biodiversité pour les forêts françaises dans un contexte de changement global: apport

des groupes écologiques fonctionnels. Rapport scientifique final, contrat ADEME-CNRS, n° 13 62C 0008, fev. 2017, 48 p + annexes.

- Probst, A., Rizzetto, S., Haunold, S. (2017c)- National Focal Centre report: France. In Modelling and Mapping of Atmospheric Deposition of Nitrogen and Sulphur. CCE Status report 2017, Slootweg J., Posch M., Hettelingh J.P. (Eds.)
- Probst, A., Viville, D., Fritz, B., Ambroise, B., Dambrine, E. 1992. Hydrochemical budgets of a small forested granitic catchment exposed to acid deposition: The strengbach catchment case study (Vosges massif, France). *Water, Air, and Soil Pollution* 62: 337–347.
- Psenner, R., Schmidt, R. 1992. Climate-driven pH control of remote alpine lakes and effects of acid deposition. *Nature* 356: 781.
- Quintana-Segui, P., Le Moigne, P., Durand, Y., Martin, E., Habets, F., Baillon, M., Canellas, C., Franchisteguy, L., Morel, S. 2008. Analysis of near-surface atmospheric variables: Validation of the SAFRAN analysis over France. *Journal of Applied Meteorology and Climatology* 47: 92–107.
- Rameau, J.-C., Mansion, D., Dumé, G., Lecointe, A., Timbal, J., Dupont, P., Keller, R. 2008. *Flore forestière française: Guide écologique illustré, Tome 2, Montagnes*. Institut pour le développement forestier, Paris.
- Rameau, J.-C., Mansion, D., Dumé, G., Timbal, J., Lecointe, A., Dupont, P., Keller, R. 1989. *Flore forestière française: Guide écologique illustré, Tome 1, Plaines et collines*. Institut pour le développement forestier, Paris.
- Ranger, J. 2001. Les sols forestiers (Forest soils). *Bulletin de l'Association de géographes français* 78: 119–134.
- Ranger, J., Andreux, F., Dambrine, E. 2005. Le fonctionnement des sols forestiers. In *Sols et environnement*, Dunod.
- Ranger, J., Badeau, V., Dambrine, E., Dupouey, J.-L., Nys, C., Party, J.-P., Turpault, M.-P., Ulrich, E. 2000. Évolution constatée des sols forestiers au cours des dernières décennies. *Revue Forestière Française* LII: 49–70.
- Reinds, G.J., Bonten, L., Mol-Dijkstra, J.P., Wamelink, G.W.W., Goedhart, P. 2012. Combined effects of air pollution and climate change on species diversity in Europe: First assessments with VSD+ linked to vegetation models. In Posch, M., Slootweg, J., Hettelingh, J.-P. (eds.), *Modelling and mapping of atmospherically-induced ecosystem impacts in Europe: CCE Status Report 2012*, pp. 49–61. Coordination Center for Effects, Bilthoven, Netherlands.
- Reinds, G.J., Mol-Dijkstra, J., Bonten, L., Wamelink, W., de Vries, W., Posch, M. 2014. VSD+PROPS: Recent developments. In Slootweg, J., Posch, M., Hettelingh, J. P., Mathijssen, L. (eds.), *Modelling and Mapping impacts of atmospheric deposition on plant species diversity in Europe: CCE Status Report 2014*, Coordination Center for Effects.
- Ritchie, G.S.P. 1989. The Chemical Behaviour of Aluminium, Hydrogen and Manganese in Acid Soils. In *Soil Acidity and Plant Growth*, pp. 1–60. Robson, A. D., Academic Press: Sydney.

- Rizzetto, S., Belyazid, S., Gegout, J.-C., Nicolas, M., Alard, D., Corcket, E., Gaudio, N., Sverdrup, H., Probst, A. 2016. Modelling the impact of climate change and atmospheric N deposition on French forests biodiversity. *Environmental Pollution* 213: 1016–1027.
- Rizzetto, S., Probst, A., Kuhn, É., Seynave, I., Belyazid, S., Gégout, J.-C. to be submitted. Development of plant species distribution models including climate and soil variables: application to poor-nutrient sites species richness prediction. *Environmental Modelling and Software*.
- Rogora, M., Mosello, R., Marchetto, A. 2004. Long-term trends in the chemistry of atmospheric deposition in Northwestern Italy: the role of increasing Saharan dust deposition. *Tellus B* 56: 426–434.
- Ross, D.S., Bartlett, R.J. 1996. Field-Extracted Spodosol Solutions and Soils: Aluminum, Organic Carbon, and pH Interrelationships. *Soil Science Society of America Journal* 60: 589–595.
- Rousseau, P. 1990. L'évolution des forêts françaises métropolitaines d'après les statistiques forestières. *Revue Forestière Française* 56.
- Rowe, E.C., Ford, A.E.S., Smart, S.M., Henrys, P.A., Ashmore, M.R. 2016. Using Qualitative and Quantitative Methods to Choose a Habitat Quality Metric for Air Pollution Policy Evaluation. *PLOS ONE* 11: e0161085.
- Rustad, L.E., Campbell, J.L., Marion, G.M., Norby, R.J., Mitchell, M.J., Hartley, A.E., Cornelissen, J.H.C., Gurevitch, J. 2001. A meta-analysis of the response of soil respiration, net nitrogen mineralization, and aboveground plant growth to experimental ecosystem warming. *Oecologia* 126: 543–562.
- Saetre, P., Saetre, L.S., Brandtberg, P.-O., Lundkvist, H., Bengtsson, J. 1997. Ground vegetation composition and heterogeneity in pure Norway spruce and mixed Norway spruce - birch stands. *Canadian Journal of Forest Research* 27: 2034–2042.
- Saint-Andrieux, C., Barboiron, A., Corti, R., Guibert, B. 2012. La progression récente des grands onglés sauvages en France. *Faune - sauvage* 294: 10–17.
- Sala, O.E., Chapin, F.S., Armesto, J.J., Berlow, E., Bloomfield, J., Dirzo, R., Huber-Sanwald, E., Huenneke, L.F., Jackson, R.B., Kinzig, A. et al. 2000. Global biodiversity scenarios for the year 2100. *Science* 287: 1770–1774.
- Schoenholtz, S.H., Van Miegroet, H., Burger, J.A. 2000. A review of chemical and physical properties as indicators of forest soil quality: challenges and opportunities. *Forest ecology and management* 138: 335–356.
- Schöpp, W., Posch, M., Mylona, S., Johansson, M. 2003. Long-term development of acid deposition (1880-2030) in sensitive freshwater regions in Europe. *Hydrology and Earth System Sciences* 7: 436–446.
- Schulze, E.-D. 1989. Air Pollution and Forest Decline in a Spruce (*Picea abies*) Forest. *Science* 244: 776–783.
- Sen, Z. 2016. *Spatial Modeling Principles in Earth Sciences*. Springer.
- Serengil, Y., Augustaitis, A., Bytnerowicz, A., Grulke, N., Kozovitz, A.R., Matyssek, R., Mueller-Starck, G., Schaub, M., Wieser, G., Coskun, A.A., Paoletti, E. 2011. Adaptation of forest

- ecosystems to air pollution and climate change: a global assessment on research priorities. *Iforest-Biogeosciences and Forestry* 4: 44–48.
- Shannon, C., Weaver, W. 1949. *The Mathematical Theory of Communication*. University of Illinois press. Urbana.
- Sicard, P., Coddeville, P., Sauvage, S., Galloo, J.-C. 2007. Trends in chemical composition of wet-only precipitation at rural French monitoring stations over the 1990–2003 period. *Water, Air, & Soil Pollution: Focus* 7: 49–58.
- Sicard, P.L. 2007. *Caractérisation des retombées atmosphériques en France en zone rurale sous forme de précipitations, gaz et aérosols. Analyse des tendances spatio-temporelles et des séries chronologiques*. Université des Sciences et Technologie de Lille-Lille I.
- Sigg, L., Stumm, W., Behra, P. 1994. *Chimie des milieux aquatiques: chimie des eaux naturelles et des interfaces dans l'environnement*. Masson.
- Simpson, D., Benedictow, A., Berge, H., Bergström, R., Emberson, L.D., Fagerli, H., Flechard, C.R., Hayman, G.D., Gauss, M., Jonson, J.E. et al. 2012. The EMEP MSC-W chemical transport model – technical description. *Atmospheric Chemistry and Physics* 12: 7825–7865.
- Simpson, D., Fagerli, H., Hellsten, S., Knulst, J.C., Westling, O. 2006. Comparison of modelled and monitored deposition fluxes of sulphur and nitrogen to ICP-forest sites in Europe. *Biogeosciences* 3: 337–355.
- Simpson, D., Fagerli, H., Jonson, J., Tsyro, S., Wind, P., Tuovinen, J.-P. 2003. *The EMEP Unified Eulerian Model. Model description. EMEP/MS-CW Report 1/2003*. The Norwegian Meteorological Institute, Oslo, Norway.
- Simpson, D., Winiwarter, W., Börjesson, G., Cinderby, S., Ferreira, A., Guenther, A., Hewitt, C.N., Janson, R., Khalil, M.A.K., Owen, S. et al. 1999. Inventorying emissions from nature in Europe. *Journal of Geophysical Research: Atmospheres* 104: 8113–8152.
- Sleeter, B.M., Sohl, T.L., Bouchard, M.A., Reker, R.R., Soulard, C.E., Acevedo, W., Griffith, G.E., Sleeter, R.R., Auch, R.F., Sayler, K.L. et al. 2012. Scenarios of land use and land cover change in the conterminous United States: Utilizing the special report on emission scenarios at ecoregional scales. *Global Environmental Change-Human and Policy Dimensions* 22: 896–914.
- Slootweg, J., Posch, M., Hettelingh, J.-P. (eds. . 2015. *Modelling and mapping the impacts of atmospheric deposition of nitrogen and sulphur: CCE Status Report 2015*. Coordination Center for Effects.
- Slootweg, J., Posch, M., Hettelingh, J.-P., Mathijssen, L. (Eds. . 2014. *Modelling and Mapping impacts of atmospheric deposition on plant species diversity in Europe: CCE Status Report 2014, Coordination Center for Effects*.
- Smart, S.M., Scott, W.A., Whitaker, J., Hill, M.O., Roy, D.B., Critchley, C.N., Marini, L., Evans, C., Emmett, B.A., Rowe, E.C. et al. 2010. Empirical realised niche models for British higher and lower plants - development and preliminary testing. *Journal of Vegetation Science* 21: 643–656.

- Soubeyroux, J.-M., Martin, É., Franchisteguy, L., Habets, F., Noilhan, J., Baillon, M., Regimbeau, F., Vidal, J.-P., Lemoigne, P., Morel, S. 2008. Safran-Isba-Modcou (SIM): Un outil pour le suivi hydrométéorologique opérationnel et les études.
- Stern, D.I. 2005. Global sulfur emissions from 1850 to 2000. *Chemosphere* 58: 163–175.
- Stevens, C., Dupre, C., Gaudnik, C., Dorland, E., Dise, N., Gowing, D., Bleeker, A., Alard, D., Bobbink, R., Fowler, D. et al. 2011. Changes in species composition of European acid grasslands observed along a gradient of nitrogen deposition. *Journal of Vegetation Science* 22: 207–215.
- Stevens, C.J., Dise, N.B., Mountford, J.O., Gowing, D.J. 2004. Impact of nitrogen deposition on the species richness of grasslands. *Science* 303: 1876–1879.
- Stevens, C.J., Dupre, C., Dorland, E., Gaudnik, C., Gowing, D.J.G., Bleeker, A., Diekmann, M., Alard, D., Bobbink, R., Fowler, D. et al. 2010. Nitrogen deposition threatens species richness of grasslands across Europe. *Environmental Pollution* 158: 2940–2945.
- Susanto, F., de Souza, P., He, J. 2016. Spatiotemporal Interpolation for Environmental Modelling. *Sensors* 16: 1245.
- Sutton, M.A., Oenema, O., Erisman, J.W., Leip, A., van Grinsven, H., Winiwarter, W. 2011. Too much of a good thing. *Nature* 472: 159–161.
- Sverdrup, H., Belyazid, S. 2015. Developing an approach for Sweden, Switzerland, United States and France for setting critical loads based on biodiversity including management, pollution and climate change. *Ecological Modelling* 306: 35–45.
- Sverdrup, H., Belyazid, S., Haraldson, H., Nihlgård, B. 2005. Modelling change in ground vegetation from effects of nutrients, pollution, climate, grazing and land use. In Halldorsson, G., Oddsdottir, E. S., Eggertsson, O. (eds.), *Effects of afforestation on ecosystems, landscape and rural development. Proceedings of the AFFORNORD conference*, pp. 35–45. Reykholt, Iceland.
- Sverdrup, H., Belyazid, S., Kurz, D., Braun, S. 2008. Proposed method for estimating critical loads for nitrogen based on biodiversity using a fully integrated dynamic model, with testing in Switzerland and Sweden. In Sverdrup, H. (ed.), *Background document for the 18th CCE workshop on the assessment of nitrogen effects under the ICP for Modelling and Mapping, LRTAP Convention (UNECE)*, pp. 3–37. Berne, Switzerland.
- Sverdrup, H., Belyazid, S., Nihlgård, B., Ericson, L. 2007. Modelling Change in Ground Vegetation Response to Acid and Nitrogen Pollution, Climate Change and Forest Management at in Sweden 1500–2100 A.D. Brimblecombe, P., Hara, H., Houle, D., Novak, M. (eds.), *Water, Air, & Soil Pollution: Focus* 7: 163–179.
- Sverdrup, H., De Vries, W. 1994. Calculating Critical Loads for Acidity with the Simple Mass-Balance Method. *Water Air and Soil Pollution* 72: 143–162.
- Sverdrup, H., McDonnell, T.C., Sullivan, T.J., Nihlgård, B., Belyazid, S., Rihm, B., Porter, E., Bowman, W.D., Geiser, L. 2012. Testing the feasibility of using the ForSAFE-VEG model to map the critical load of nitrogen to protect plant biodiversity in the Rocky Mountains region, USA. *Water Air and Soil Pollution* 223: 371–387.
- Thimonier, A., Dupouey, J.L., Bost, F., Becker, M. 1994. Simultaneous eutrophication and acidification of a forest ecosystem in North-East France. *New Phytologist* 126: 533–539.

- Thimonier, A., Dupouey, J.L., Timbal, J. 1992. Floristic changes in the herb-layer vegetation of a deciduous forest in the Lorraine Plain under the influence of atmospheric deposition. *Forest Ecology and Management* 55: 149–167.
- Thuiller, W., Albert, C., Araújo, M.B., Berry, P.M., Cabeza, M., Guisan, A., Hickler, T., Midgley, G.F., Paterson, J., Schurr, F.M. et al. 2008. Predicting global change impacts on plant species' distributions: Future challenges. *Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics* 9: 137–152.
- Thuiller, W., Lavorel, S., Araújo, M.B., Sykes, M.T., Prentice, I.C. 2005. Climate change threats to plant diversity in Europe. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* 102: 8245–8250.
- Tilman, D., Cassman, K.G., Matson, P.A., Naylor, R., Polasky, S. 2002. Agricultural sustainability and intensive production practices. *Nature* 418: 671.
- Ulrich, E. 1995. Le réseau RENECOFOR : objectifs et réalisation. *Revue forestière française* XLVII: 107–124.
- Ulrich, E., Lanier, M. 1996. *Notice de présentation du Réseau National de suivi à long terme des écosystèmes Forestiers*. Office National des Forêts, Département des Recherches Techniques.
- Ulrich, E., Lanier, M., Combes, D. 1998. *RENECOFOR - Dépôts atmosphériques, concentrations dans les brouillards et dans les solutions du sol (sous-réseau CATAENAT) - Rapport scientifique sur les années 1993 à 1996*. Office National des Forêts, Département des Recherches Techniques (Ed.).
- UNECE. 2005. Convention on Long-range Transboundary Air Pollution - Air Pollution - Environmental Policy - UNECE. Available in: <http://www.unece.org/env/lrtap> [Accessed April 18, 2013].
- van Dobben, H., de Vries, W. 2010. Relation between forest vegetation, atmospheric deposition and site conditions at regional and European scales. *Environmental Pollution* 158: 921–933.
- Vandermaarel, E. 1979. Transformation of Cover-Abundance Values in Phytosociology and Its Effects on Community Similarity. *Vegetatio* 39: 97–114.
- Viney, R. 1977. L'évolution du commerce des bois. *Revue Forestière Française* 27.
- de Vries, W., Posch, M. 2011. Modelling the impact of nitrogen deposition, climate change and nutrient limitations on tree carbon sequestration in Europe for the period 1900-2050. *Environmental Pollution* 159: 2289–2299.
- Vuuren, D.P. van, Edmonds, J.A., Kainuma, M., Riahi, K., Weyant, J. 2011. A special issue on the RCPs. *Climatic Change* 109: 1.
- Wallman, P., Svensson, M.G.E., Sverdrup, H., Belyazid, S. 2005. ForSAFE - An integrated process-oriented forest model for long-term sustainability assessments. *Forest Ecology and Management* 207: 19–36.
- Wamelink, G.W.W., van Dobben, H.F., Mol-Dijkstra, J.P., Schouwenberg, E.P.A.G., Kros, J., de Vries, W., Berendse, F. 2009. Effect of nitrogen deposition reduction on biodiversity and carbon sequestration. *Forest Ecology and Management* 258: 1774–1779.

- Warfvinge, P., Falkengrengrerup, U., Sverdrup, H., Andersen, B. 1993. Modeling Long-Term Cation Supply in Acidified Forest Stands. *Environmental Pollution* 80: 209–221.
- Weemstra, M., Eilmann, B., Sass-Klaassen, U.G.W., Sterck, F.J. 2013. Summer droughts limit tree growth across 10 temperate species on a productive forest site. *Forest Ecology and Management* 306: 142–149.
- Williams, E.J., Hutchinson, G.L., Fehsenfeld, F.C. 1992. NO_x And N₂O Emissions From Soil. *Global Biogeochemical Cycles* 6: 351–388.
- Wolda, H. 1981. Similarity Indexes, Sample-Size and Diversity. *Oecologia* 50: 296–302.
- Wright, R.F., Alewell, C., Cullen, J.M., Evans, C.D., Marchetto, A., Moldan, F., Prechtel, A., Rogora, M. 2001. Trends in nitrogen deposition and leaching in acid-sensitive streams in Europe. *Hydrol. Earth Syst. Sci.* 5: 299–310.
- www.climat-en-questions.fr. 2014. Projections climatiques, par Pascale Braconnot. *Le climat en questions*. Available in: <http://www.climat-en-questions.fr/reponse/evolution-future/projections-climatiques-par-pascale-braconnot> [Accessed August 8, 2017].
- www.infoclimat.fr. 2017. Présentation du réseau StatlC - Infoclimat. *InfoClimat*. Available in: <http://www.infoclimat.fr/stations/static.php> [Accessed August 7, 2017].
- www.meteofrance.fr. 2012. Changement climatique : les nouvelles simulations françaises pour le GIEC. *Comprendre : Tout savoir sur la météo, le climat et Météo-France*. Available in: <http://www.meteofrance.fr/actualites/210785-changement-climatique-les-nouvelles-simulations-francaises-pour-le-giec> [Accessed August 8, 2017].
- www.meteofrance.fr. 2017a. Climatologie et records de précipitations. Available in: <http://education.meteofrance.fr/climatologie-et-records-de-precipitations> [Accessed August 5, 2017].
- www.meteofrance.fr. 2017b. Les stations en surface - Météo-France. Available in: <http://www.meteofrance.fr/prevoir-le-temps/observer-le-temps/moyens/les-stations-au-sol> [Accessed August 7, 2017].
- www.ONF.fr. 2017a. ONF - Le site météorologique de la forêt domaniale de Ban (Doubs) - SP 25. *RENECOFOR*. Available in: http://www.onf.fr/renecofor/sommaire/resultats/climat/sites_meteorologiques/franche-comte/20090206-150235-254611/@@index.html [Accessed August 5, 2017].
- www.ONF.fr. 2017b. ONF - Le site météorologique de la forêt domaniale de Voirons (Haute-Savoie) - EPC 74. Available in: http://www.onf.fr/renecofor/sommaire/resultats/climat/sites_meteorologiques/rhones-alpes/20090209-111242-65684/@@index.html [Accessed August 6, 2017].
- Xu, H., De Jong, R., Gameda, S., Qian, B. 2010. Development and evaluation of a Canadian agricultural ecodistrict climate database. *Canadian Journal of Soil Science* 90: 373–385.

Index des figures

Figure 1 : Évolution des émissions soufrées et azotées en France (source : CITEPA – Format SECTEN, 2017)	31
Figure 2 : Fonction de la charge critique en soufre et azote acidifiant. L'aire sous la courbe marque la présence des couples de valeurs de S et N déposés dont résulte une ANC supérieure à l'ANC critique, à l'origine d'un non dépassement de la charge critique. Les couples (S,N) situés en dehors de l'aire grisée sont responsables d'un dépassement de la charge critique, à l'origine d'impacts néfastes pour l'écosystème	44
Figure 3 : Organisation du modèle dynamique biogéochimique ForSAFE.....	48
Figure 4 : distribution des sites forestiers sur lesquels ont été réalisés les relevés compilés dans EcoPlant	53
Figure 5 : isolignes de l'indice de qualité d'un habitat calculé à l'aide d'un modèle de végétation. Les valeurs de HSi ont été normalisées à 1, en les divisant par la valeur maximale de HSi calculée. La ligne rouge marque la limite fixée à 80% de la valeur du HSi. La ligne blanche marque la fonction CLF (Critical Load Function) (Posch, 2016) permettant l'estimation des charges critiques de biodiversité.	56
Figure 6 : Construction et distribution des points définissant les fonctions de charges critiques d'azote et de soufre (adapté de (Posch, 2016)).....	57
Figure 7 : représentation schématique d'une fonction de charges critiques de biodiversité, prise dans un cas général.	58
Figure 8 : Distribution des 11 principales essences forestières françaises au sein des 102 placettes du réseau RENECOFOR.....	61
Figure 9 : Carte localisant les 102 placettes (●) du réseau RENECOFOR, les 17 placettes (●) de niveau 3 du sous-réseau CATAENAT	64
Figure 10 : Représentation schématiques des deux types de dépôts : hors-couvert (dépôts totaux = dépôts secs + dépôts humides) et sous-couvert (ou pluviollessivats). 68	
Figure 11 : Modèle Numérique de Terrain au pas de 250 m, représentation des départements (IGN, 2016).....	75
Figure 12 : Distribution des espaces protégés en France (source : www.inpn.mnhn.fr, 2016).....	81

Figure 13 : illustration de la création de nouvelles entités pour le calcul des charges critiques, à partir du croisement des entités écosystémiques et de la grille EMEP (d'après Probst *et al.* (2000), modifié)83

Figure 14 : évolution de la quantité d'azote déposée sur la placette SP57 (*Abies alba*) entre 1880 et 2100, suivant les deux scénarios MFR et CLE. Le scénario BKG (« Background ») est mentionné en référence.91

Figure 15 : Caractéristiques et principaux facteurs d'influence des quatre familles de scénarios du rapport spécial du GIEC (SRES) (adapté d'après (Nakicenovic *et al.*, 2000; Sleeter *et al.*, 2012).....94

Figure 16 : Time evolution, from 1850 to 2100, of the atmospheric NO_x (mEq.m⁻².year⁻¹) deposition under a Norway spruce stand (EPC87, ICP forests, France), according to two deposition scenarios: CLE (Current Legislation in Europe), MFR (Maximum Feasible Reduction) 118

Figure 17 : Time evolution, from 1959 to 2100, of the three climate scenarios – current climate (no climate change, black line), A2 (light grey line), B1 (dark grey line) – on an oak forest site (CHS41, ICP Forests, France). Climate differences were illustrated here by the average temperature (°C) evolution. 123

Figure 18 : Temporal trends of simulated (grey line) and measured (black circles) major elements soil solution concentrations and pH on a Norway Spruce stand (EPC87, ICP Forest, France), from 1993 to mid-2009. Chloride (a) is an inert element reflecting soil hydrology processes of the biogeochemical model ForSAFE whereas Base cations (b), nitrogen (c) and pH (d) reflected soil processes. 127

Figure 19 : Simulated soil base saturation (no unit) and N concentration in soil solution (Eq.l⁻¹), with ForSAFE, on two French forest sites dominated by oak (CHS41) and Norway spruce (EPC87), under the combination of two atmospheric N deposition (CLE and MFR) and three climate scenario (no climate change – noCC, B1 and A2). BS is represented on figures (a) and (b) and N is represented on figures (c) and (d), for CHS41 and EPC87 respectively. BS and N are average over the course of ten years before the final forest clearcut, i.e. from 2060 to 2070 for CHS41 and from 2026 to 2036 for EPC87. 129

Figure 20 : Nitrogen atmospheric deposition (left) and climate change (right) scenarios for the three studied sites: a) sessile oak (CHS41), b) Norway spruce (EPC87), c) silver fir (SP57). Total atmospheric deposition for the period 1800 to 2100 was a) 9050 meq.m⁻², b) 11450 meq.m⁻², c) 19136 meq.m⁻² for the three sites respectively 147

Figure 21 : Calibration of the species for the three studied sites: a) sessile oak (CHS41), b) Norway spruce (EPC87), c) silver fir (SP57). Calibration was performed on the year 1995 and validation on the years 2000 – 2100. Czi is the value of the Czekanowski similarity index between observed and modelled cover percentages ..152

Figure 22 : Evolution in the similarity index between a standard reference (“no climate change” for climate and “BKG” for nitrogen deposition) and the four possible combinations between the MFR or the CLE scenario for N deposition, and the “no

climate change” or the “A2-high growth” scenario for climate change. The results are presented for the three sites: a) CHS41, b) EPC87, c) SP57 154

Figure 23 : Evolution of plant cover (%) under combinations of N deposition and climate change scenarios: a) *Hedera helix* L. and b) *Holcus mollis* L. for the oak site CHS41, c) *Oxalis acetosella* L. and d) *Abies alba* Mill. for the fir site SP57..... 156

Figure 24 : Régression linéaire (n = 233) entre les cumuls de précipitation mensuels issus des mesures RENECOFOR et des prédictions SAFRAN pour la placette CHS41, période mars 1995 - novembre 2014 178

Figure 25 : Évolution des précipitations moyennes mensuelles mesurées RENECOFOR et simulées SAFRAN sur une année pour la placette SP57 179

Figure 26 : Valeurs des précipitations moyennes annuelles RENECOFOR et SAFRAN pour la période 1995 – 2014, pour les 26 placettes du sous-réseau CATAENAT. 180

Figure 27 : Valeurs de précipitations mensuelles moyennes RENECOFOR et SAFRAN sur la période 1995-2014 pour la placette HET30..... 182

Figure 28 : Régression linéaire entre les températures moyennes mensuelles issues des mesures RENECOFOR et des prédictions SAFRAN : 184

- à gauche : placette EPC74, période septembre 1995 - juillet 2008 184

- à droite : placette CHS41, période mars 1995 - novembre 2014 184

Figure 29 : Moyennes des températures annuelles des mesures RENECOFOR et des prédictions SAFRAN sur la période 1995 – 2014 pour les 26 placettes du sous – réseau CATAENAT 185

Figure 30 : Évolution des moyennes de températures mensuelles des mesures RENECOFOR et des prédictions SAFRAN pour la placette EPC74, période septembre 1995 – juillet 2008 186

Figure 31 : Évolution des températures minimales, moyennes et maximales exprimées en moyennes annuelles suivant les scénarios SRES-B1 et RCP-4.5 pour les placettes CHS41 (a), EPC87 (b), et SP57 (c). Pour toutes les températures, les courbes annuelles et les tendances sont indiquées sur les graphes..... 191

Figure 32 : Évolution des températures minimales, moyennes et maximales exprimées en moyennes annuelles suivant les scénarios SRES-A2 et RCP-8.5 pour les placettes CHS41 (a), EPC87 (b), et SP57 (c). 193

Figure 33 : Évolution des cumuls de précipitations annuelles suivant les scénarios SRES-B1 et RCP-4.5 pour les placettes CHS41 (a), EPC87 (b), et SP57 (c)..... 196

Figure 34 :	Évolution des cumuls de précipitations annuelles suivant les scénarios SRES-A2 et RCP-8.5 pour les placettes CHS41 (a), EPC87 (b), et SP57 (c).	198
Figure 35 :	Moyenne des précipitations mensuelles (en mm) sur la période 1991 - 2100 pour les trois placettes CHS41 (a), EPC87 (b) et SP57 (c), en fonction des scénarios SRES-B1 et RCP-4.5 à gauche, et SRES-A2 et RCP-8.5 à droite	199
Figure 36 :	Location of forest sites stored into the EcoPlant database and used for calibration (a.) and for validation (b.) of the plants distribution models	217
Figure 37 :	comparison between modelled and observed values of trees cover on validation sites. The grey line represents the linear regression line	224
	(equation: $y = 0.79 x + 7.39$, adj. $R^2 = 0.7$)	224
Figure 38 :	Changes in the presence probability response of <i>Melica uniflora</i> (a), <i>Iris pseudacorus</i> (b), and <i>Luzula pilosa</i> (c) to soil pH, depending on the considered waterlogging class. Diragram (d) shows specific response of <i>Luzula pilosa</i> to waterlogging with its optimum values on temporary or permanent waterlogging conditions, relatively to drained soil conditions (dotted line).	226
Figure 39 :	Species occurrences and weights for the statistically significant variables, classified per environmental driver in a descending order of occurrence. The variables presented here are those selected after an intermediary GLM run. “Sum First” designs the cumulative weights of a variable when selected in the first position into the model. “Sum Last” designed the cumulative weights of the last variable selected into the model.	230
Figure 40 :	Respective contribution of the single variable in the distribution models (a); groups of variables emphasizing main environmental drivers’ contributions in the distribution models (b). Variables and groups are presented classified in an AUC increasing order.	233
Figure 41 :	Linear relationships between specific and homogeneous distribution models’ AUC. Mean and median AUC values are similar for both models (0.92 and 0.94 respectively).	235
Figure 42 :	Curves response of <i>Arum maculatum</i> (on the left) and <i>Vaccinium myrtillus</i> (on the right) relatively to the eight final variables of the species distribution model tested. As a qualitative variable, waterlogging is represented by histograms.	236
Figure 43 :	Number of species that respond significantly to each of the eight final variables modelled in the SDM (among the 446 with an occurrence > 50). Each variable is divided into classes in which are indicated the number of species optimum values.	238
Figure 44 :	The diagram (a) illustrates the proportion of observed oligotrophic species relatively to measured C:N ratio values. Validation of the species distribution models is presented through the prediction of oligotrophic species proportion relatively	

to measured C:N ratio values (b), and to observed oligotrophic species proportion (c) on the validation sites.....242

Figure 45 : caractérisation des classes de charges critiques en fonction de quantités en azote ou en soufre exprimées en $\text{éq.ha}^{-1}.\text{a}^{-1}$ 275

Figure 46 : Écarts de $CL_{eut}(N)$ par rapport à la moyenne ($601 \text{ éq.ha}^{-1}.\text{an}^{-1}$) pour les 25 sites CATAENAT classés par ordre croissant d'écart.....276

Figure 47 : Charges critiques d'acidité et en azote eutrophisant calculées, et quantités de soufre et d'azote déposées sur les 25 sites du sous-réseau CATAENAT étudiés. 278

Figure 48 : Fonction de charge critique permettant d'évaluer les dépassements en soufre et en azote sur le site CPS77. La zone grisée représente la zone de non dépassement. Elle est limitée par les valeurs de charges critiques $CL_{max}(S)$, $CL_{min}(N)$ et $CL_{max}(N)$. 280

Figure 49 : Comparaison des valeurs de HSi entre le modèle PROPS et les SDM 287

Figure 50 : évolution du HSi du site CHS41 dans le temps, en réponse à six combinaisons de scénarios climatiques et de dépôts atmosphériques différentes. Remarque : pour un même scénario climatique, les courbes de réponse du HSi pour les scénarios de dépôts MFR et CLE sont confondues.290

Figure 51 : Cartes des charges critiques en France : a) nouvelles valeurs de $CL_{max}S$; b) anciennes valeurs de $CL_{max}S$; c) nouvelles valeurs de $CL_{eut}N$; d) anciennes valeurs de $CL_{nut}N$. Note : seuls les écosystèmes forestiers sont représentés.294

Figure 52 : Carte des charges critiques d'acidité de la base de données de charges critiques européenne calculées au 5ème percentile pour l'année 2012 (from Hettelingh et al., 2015) 296

Figure 53 : Cartes des charges critiques de biodiversité en France : a) CL_{Smax} ; b) CL_{Nmax} ; c) HSi ; d) proportion d'écosystèmes dans chaque classe de HSi (exprimée en pourcentage de superficie de chaque classe d'écosystèmes par rapport à la superficie totale). Les limites de classes de HSi correspondent aux valeurs des quantiles. 298

Figure 54 : Spatialisation des dépassements de charge critique en azote eutrophisant $CL_{nut}(N)$ pour les écosystèmes forestiers français (période 2005 – 2008). Les valeurs de dépassement sont exprimées en $\text{éq.ha}^{-1}.\text{an}^{-1}$. Seuls les écosystèmes présentant un dépassement de $CL_{nut}(N)$ sont représentés. Les écosystèmes pour lesquels il n'y a pas d'excès d'azote modélisé sont représentés en blanc.....301

Figure 55 : Dispositif de collecte des solutions de sol (plaques lysimétriques) à gauche (crédit : M. Boutin). Profil de sol brun ocre podzologique humifère (crédit : A. Probst). 304

Figure 56 : Quantité d'eau mesurée dans les précipitations et les lysimètres posés <i>in situ</i> (L1 à L8).....	306
Figure 57 : a) Volumes d'eau (Vol.) moyens collectés par les lysimètres L2 et L8 en 2013 et calibration du modèle de bilan hydrique P-ETP. b) Validation du modèle à partir des données obtenues en 2014.	307
Figure 58 : Dépôts atmosphériques ambiants (0 : 0 kg.ha ⁻¹ .an ⁻¹) ou augmentés par apports expérimentaux d'N (10 : 10 kg.ha ⁻¹ .an ⁻¹ ; 30 : 30 kg.ha ⁻¹ .an ⁻¹), flux minimum et flux maximum d'N lessivé pour 2014	309
Figure 59 : Dépôts d'azote atmosphérique ambiant (0 : 0 kg.ha ⁻¹ .an ⁻¹) ou augmentés par des apports expérimentaux (10 : 10 kg.ha ⁻¹ .an ⁻¹ ; 30 : 30 kg.ha ⁻¹ .an ⁻¹). Charge critique en N ($CL_{nut}(N)$) et dépassement de $CL_{nut}(N)$ (modèle SMB)	310
Figure 60 : Dépôts d'azote atmosphérique ambiant (0 : 0 kg.ha ⁻¹ .an ⁻¹) ou augmentés par des apports expérimentaux (10 : 10 kg.ha ⁻¹ .an ⁻¹ ; 30 : 30 kg.ha ⁻¹ .an ⁻¹). Charge critique empirique en N ($CL_{emp}(N)$) et dépassement de $CL_{emp}(N)$, (modèle SMB).....	310

Index des Tableaux

Tableau I : valeurs de référence acceptables de lixiviation de l'azote selon la nature des écosystèmes. Données compilées à l'échelle de l'Europe, extrait du Mapping Manual (CLRTAP, 2004).....	45
Tableau II : Observations, mesures et analyses réalisées dans le cadre du réseau RENECOFOR ((Ulrich, 1995). Ce tableau présente la configuration initiale du réseau, le nombre de placettes de niveau 2 ayant diminué après 2006.	62
Tableau III : Caractéristiques des 10 sites RENECOFOR utilisés dans la première partie de l'étude : localisation, essence principale, altitude, zone climatique (Dobremez <i>et al.</i> , 1997; Ponette <i>et al.</i> , 1997) ; précipitations annuelles, température moyenne annuelle (Peiffer <i>et al.</i> , 2008), pH _{CaCl2} (Ponette <i>et al.</i> , 1997)	65
Tableau IV : Dépôts atmosphériques totaux moyens annuels sur la période 1993 – 2013 (cette étude) pour les 27 sites du réseau CATENAT de niveau II équivalents aux pluviollessivats (S, Cl, Na) et calculés à partir des dépôts hors couverts corrigés du rapport aux chlorures dans les dépôts hors couverts vs les pluviollessivats (N, Ca, Mg, K). Les valeurs sont exprimées en mEq.m ⁻² .a ⁻¹	70
Tableau V : Conversion des indices d'abondance / dominance de l'échelle de Braun-Blanquet en pourcentages de recouvrement moyens.....	72
Tableau VI : Grands types d'habitats décrits au niveau 1 de la classification EUNIS 86	
Tableau VII : Forçage radiatif associé à chaque scénario RCP	96
Tableau VIII : Modèles climatiques globaux et régionaux utilisés afin d'établir l'évolution de la température et des précipitations à l'échelle régionale sur nos sites d'étude. 97	
Tableau IX : Liste des variables d'entrée du modèle SMB et valeurs sélectionnées pour chaque site étudié	104
Tableau X : Charges critiques d'acidité calculées à l'aide du modèle SMB. Les résultats sont exprimés en éq.ha ⁻¹ .a ⁻¹	107
Tableau XI : Charge critiques en azote eutrophisant calculées à l'aide du modèle SMB. Les résultats sont exprimés en éq.ha ⁻¹ .a ⁻¹	109
Tableau XII : Caractéristiques stationnelles, climatiques et chimiques des deux sites RENECOFOR CHS41 et EPC87. Les précipitations et les dépôts correspondent à des mesures réalisées sur la période 1993 – 2008. La quantité totale de dépôts de chaque élément a été calculée à partir des mesures de la base de données RENECOFOR (Ulrich <i>et al.</i> , 1998).....	117

Tableau XIII :	Main soil characteristics per soil layer (Brêthes and Ulrich, 1997) for the two RENECOFOR forest sites (ICP Forests) CHS41 and EPC87, that were respectively characterized by four and five soil layers. Data were measured or calculated from measured data. If no data were available, generic data were taken from literature. References used to choose the formulas applied for the calculations or the generic data were specified.	120
Tableau XIV :	Comparison between measured and simulated (with ForSAFE model) stem biomass (g.m^{-2}) for the two RENECOFOR forest sites CHS41 and EPC87 from 1991 to 2011.	125
Tableau XV :	Comparison between measured and simulated (with ForSAFE model) soil solution characteristics for the two RENECOFOR forest sites CHS41 and EPC87, from 1993 to mid-2009. NAE (Normalised Average Error), NRMSE (Normalised Root Mean Square Error) and ME (Modelling Efficiency) were calculated for the soil solution concentration of chloride (Cl), sulphur (S-SO₄), sodium (Na), base cations (Bc) and nitrogen (N), and pH. 149 and 186 measurements were respectively collected for CHS41 and EPC87, and the simulated data have a monthly time step.....	126
*	= simulated and measured data perfectly matched.....	126
Tableau XVI :	Predicted average soil base saturation and inorganic nitrogen concentration (Eq.l^{-1}) in soil solution over the course of the ten years before the final forest clearcut, i.e. from 2060 to 2070 for CHS41 and from 2026 to 2036 for EPC87. Results were given for six atmospheric N deposition and climate scenarios combinations: CLE-no climate change (noCC), CLE-B1, CLE-A2, MFR-noCC, MFR-B1, MFR-A2.	130
Tableau XVII :	Extrait de la table de végétation TabVEG.....	141
Tableau XVIII :	Description of the environmental characteristics for the three selected forest sites	146
Tableau XIX :	Coefficients de détermination entre les valeurs moyennes mensuelles de précipitations issues des relevés RENECOFOR et des prédictions de SAFRAN sur 26 sites du sous-réseau CATAENAT.....	177
Tableau XX :	Coefficients de détermination relatifs à la comparaison des valeurs de températures moyennes mensuelles mesurées sur le réseau RENECOFOR avec celles estimées à partir du modèle SAFRAN. Les résultats sont présentés pour les 26 placettes du sous-réseau CATAENAT.....	183
Tableau XXI :	Différences de température moyenne entre les années 2100 et 2000, par scénario et pour chacune des placettes (exprimées en °C).....	194
Tableau XXII :	Caractéristiques géographiques et pédoclimatiques des 10 sites sélectionnés pour l'application de la modélisation couplée.....	202

Tableau XXIII : Table de végétation paramétrée pour les espèces des dix sites considérés (pour les détails des paramètres se référer à la partie 1.3. du chapitre II).	204
Tableau XXIV : List and description of the 34 variables that composed the first initial dataset (CWB: Climatic Water Balance, Pcum : cumulative annual precipitations, T: Temperature, PET: Potential Evapotranspiration, rad: solar radiations).....	220
Tableau XXV : Conversion scale between A/D indices and cover percentages.....	223
Tableau XXVI : Table III: final variables composing the “binding” distribution model	232
Tableau XXVII : Limit values that define the <i>Min</i> , <i>Max</i> and <i>Intermediate</i> classes relatively to each variable (see table 3 for the units of each variable).....	239
Tableau XXVIII : Caractéristiques générales des 25 sites CATAENAT sur lesquels a été appliqué le modèle stationnaire SMB. Les champs « Lon » et « Lat » correspondent aux coordonnées géographiques du site exprimées en longitude et latitude. Les champs « i50 » et « j50 » sont les indices de ligne et de colonne de la maille EMEP au pas de 50 km dans laquelle se trouve le site. Le champ « Protection » indique le statut de protection de l'écosystème du site. Enfin, le champ « EUNIScode » donne le code EUNIS de l'habitat du site.....	270
Tableau XXIX : données d'entrée du modèle SMB pour le calcul des charges critiques azotées sur 25 sites du sous-réseau CATAENAT	271
Tableau XXX : Signification des champs et unités des variables utilisées dans le tableau précédent.....	273
Tableau XXXI : Résultats des calculs de charges critiques d'acidité et en azote eutrophisant calculées à l'aide du modèle SMB pour 25 placettes CATAENAT du réseau RENECOFOR	274
Tableau XXXII : Présence et intensité du dépassement (en $\text{éq.ha}^{-1}.\text{an}^{-1}$) de charges critiques au soufre et à l'azote pour les 25 sites étudiés (en rouge, les sites pour lesquels on observe un dépassement de charge critique ($Ex > 0$), en vert l'absence de dépassement)	279
Tableau XXXIII : Charges critiques de biodiversité et valeur de HSi pour les 17 sites CATEANAT considérés (classés par ordre de HSi croissant). Les charges critiques sont exprimées en $\text{éq.ha}^{-1}.\text{a}^{-1}$, et les HSi en %. Le seuil d'affichage des charges critiques maximales a été fixé à $3000 \text{éq.ha}^{-1}.\text{a}^{-1}$	284
Tableau XXXIV : Valeurs de l'indice de qualité des habitats (en %) pour les 17 sites CATAENAT, calculées à partir des modèles de distribution d'espèces	286
Tableau XXXV : Dépôts d'N atmosphérique : moyennes annuelles sur 2 sites RENECOFOR, et mesures pour 2012, 2013 sur le Plateau de Beille	308

Tableau XXXVI : Moyenne des dépôts d’N atmosphérique ambiants (en kg N.ha⁻¹.an⁻¹) ou augmentés par apports expérimentaux (10 : 10 kg.ha⁻¹.an⁻¹ ; 30 : 30 kg.ha⁻¹.an⁻¹) en 2013 et 2014 309

ANNEXES

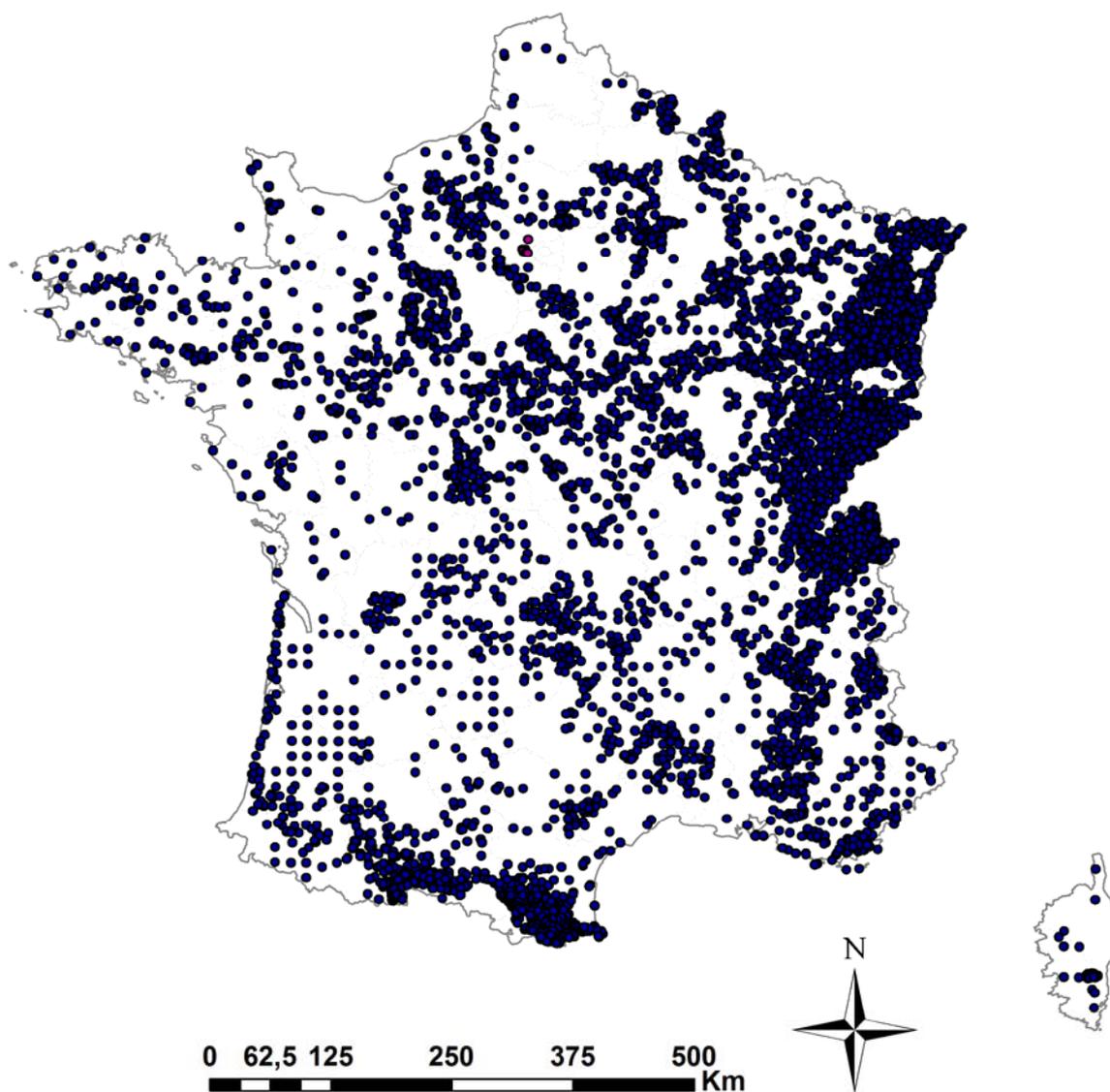
Index des Annexes

Annexe 1 : Caractéristiques et comparaison des différents modèles étudiés.....	355
Annexe 2 : Distribution des placettes EcoPlant.....	356
Annexe 3 : Distribution des 11 principales essences forestières françaises au sein des 102 placettes du réseau RENECOFOR.....	357
Annexe 4 : Distribution des 102 placettes RENECOFOR et des 17 placettes du sous-réseau CATAENAT	358
Annexe 5 : Modèle Numérique de Terrain au pas de 250m, représentation des départements (source IGN, 2016)	359
Annexe 6 : Distribution des espaces protégés en France (source : www.inpn.mnhn.fr, 2016)	360
Annexe 7 : Carte des charges critiques d'acidité relatives au Soufre (CLmaxS) pour la France (résultats 2017)	361
Annexe 8 : Carte des charges critiques en azote eutrophisant (CLEutN) pour la France (résultats 2017).....	362
Annexe 9 : Carte des charges critiques de biodiversité relatives au Soufre (CLSmax) pour la France (résultats 2017)	363
Annexe 10 : Carte des charges critiques de biodiversité relatives à l'Azote (CLNmax) pour la France (résultats 2017)	364
Annexe 11 : Distribution des valeurs de HSi pour les écosystèmes forestiers français (résultats 2017).....	365

Annexe 1 : Caractéristiques et comparaison des différents modèles étudiés

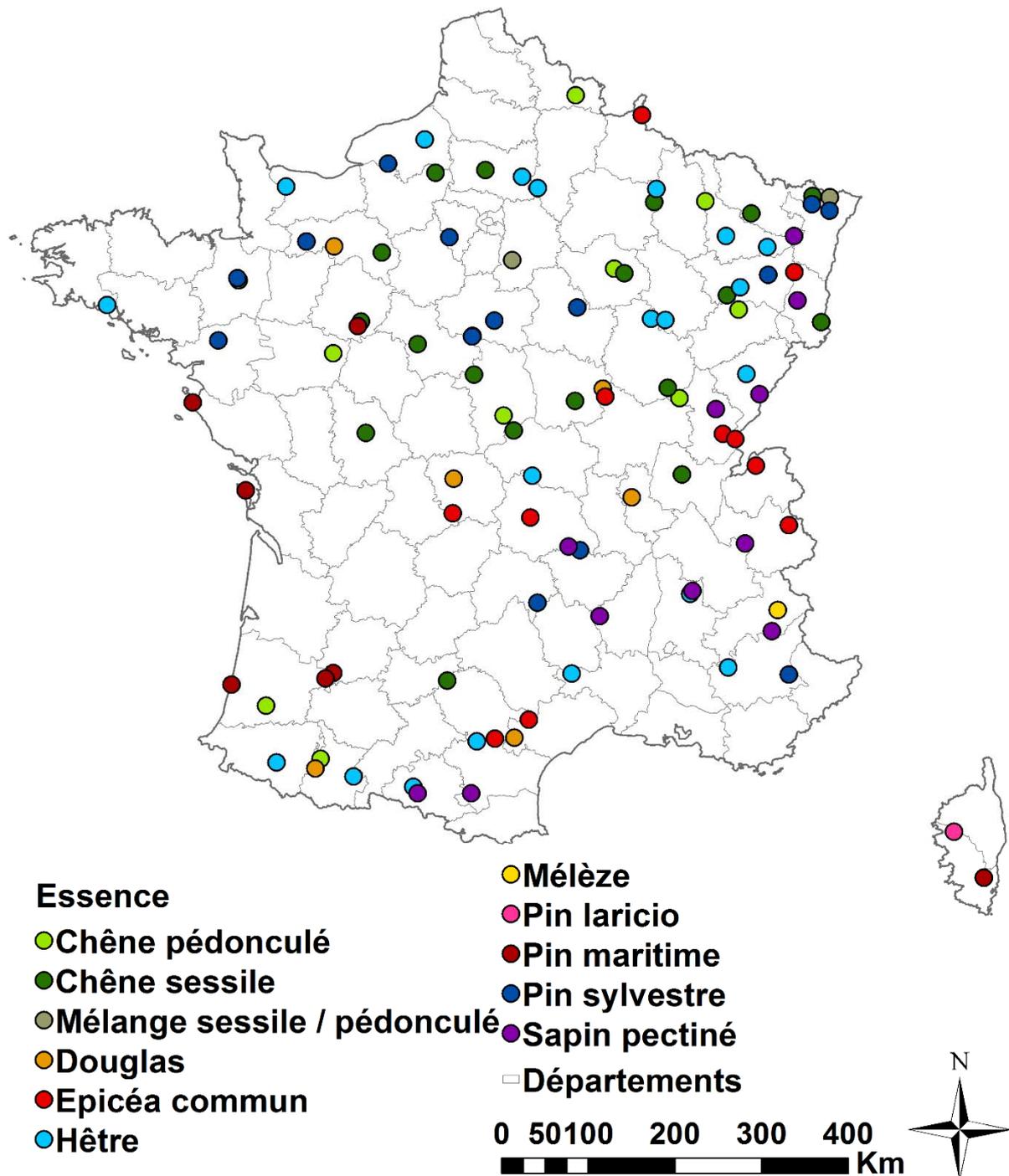
Nom	Type	Objectifs	Calibration	Champ d'application	Entrées / Sorties
SMB	Stationnaire / Bilans de masse	Calculer la valeur des charges critiques d'acidité et azotées à un instant t	Base de données européenne	Europe, résolution de la grille EMEP (50 km x 50 km ou 0.1° x 0.05°)	Biogéochimie, climat, dépôts / valeurs de charges critiques
ForSAFE	Dynamique / mécaniste	Prédire l'évolution de la biogéochimie du sol dans le temps	Dires d'expert, observations empiriques	Europe du nord, échelle de sites ou d'écosystèmes	Biogéochimie, pédologie, scénarios de climat et dépôts / Biogéochimie de la solution de sol
VEG	Dynamique / mécaniste	Prédire l'évolution de la composition floristique dans le temps	Dires d'expert	Pays scandinaves et Europe du nord, échelle de sites et d'écosystèmes	Biogéochimie de la solution de sol, caractéristiques écologiques des espèces / Abondance relative
PROPS	Stationnaire	Calculer la valeur des charges critiques dites de biodiversité, et de l'indice de qualité des habitats	Base de données écologiques européenne (observations et dire d'experts), régression logistique	Europe, échelle régionale et d'habitats	Type d'habitat, caractéristiques biogéochimiques et liste des espèces représentatives / valeurs de charges critiques de biodiversité et de HSi
SDM (EcoPlant)	Dynamique	Prédire l'évolution de la probabilité de présence des espèces végétales et de la qualité des habitats dans le temps	Base de données écologiques française (relevés de terrain), régression logistique statistique	France, échelle d'écosystèmes et d'habitats	Liste des espèces représentatives, caractéristiques pédoclimatiques, scénarios de dépôt / probabilité de présence des espèces, HSi

**Annexe 2 : Distribution des placettes EcoPlant
(d'après Gégout et al., 2005)**

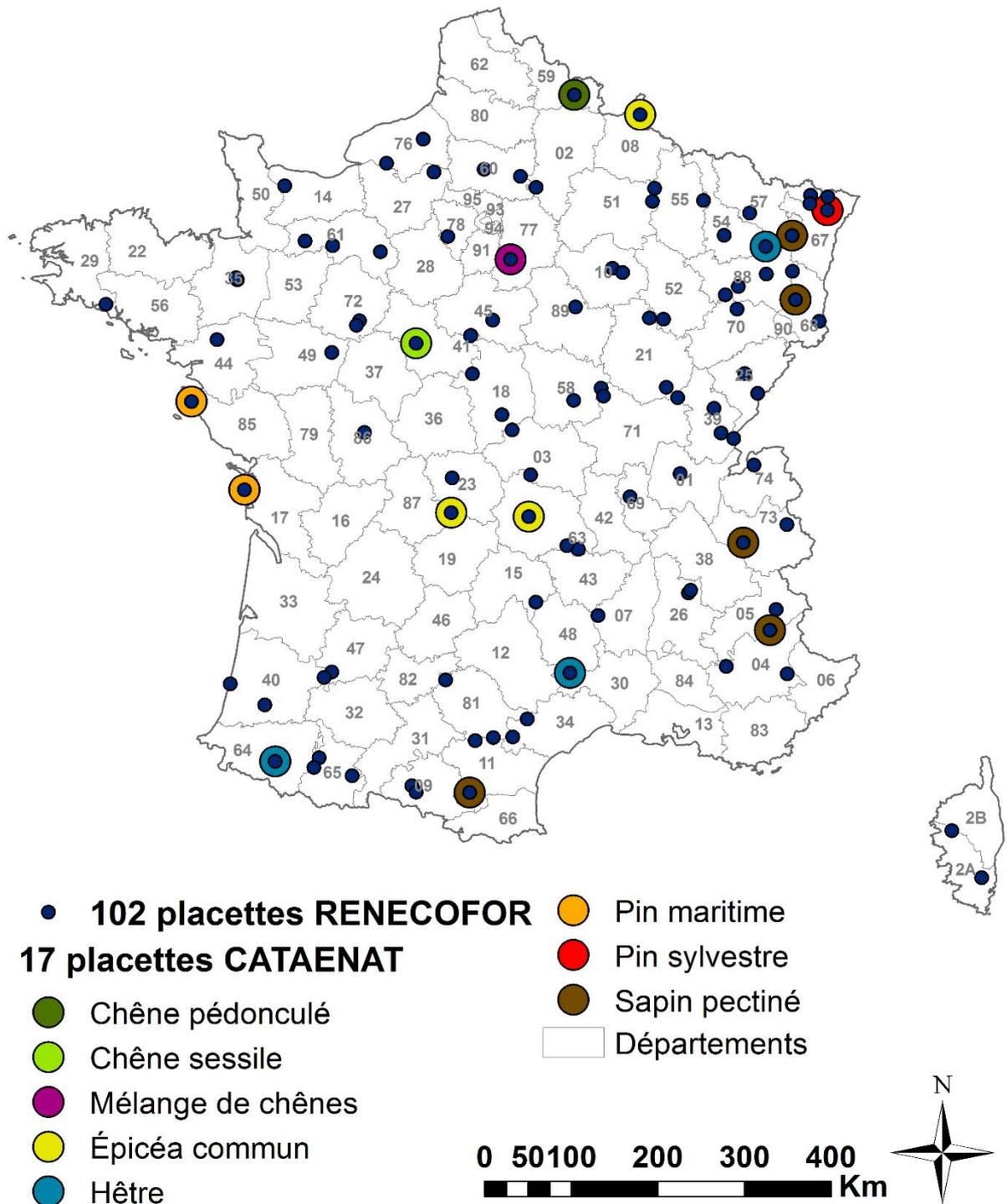


**Annexe 3 : Distribution des 11 principales essences forestières françaises
au sein des 102 placettes du réseau RENECOFOR**

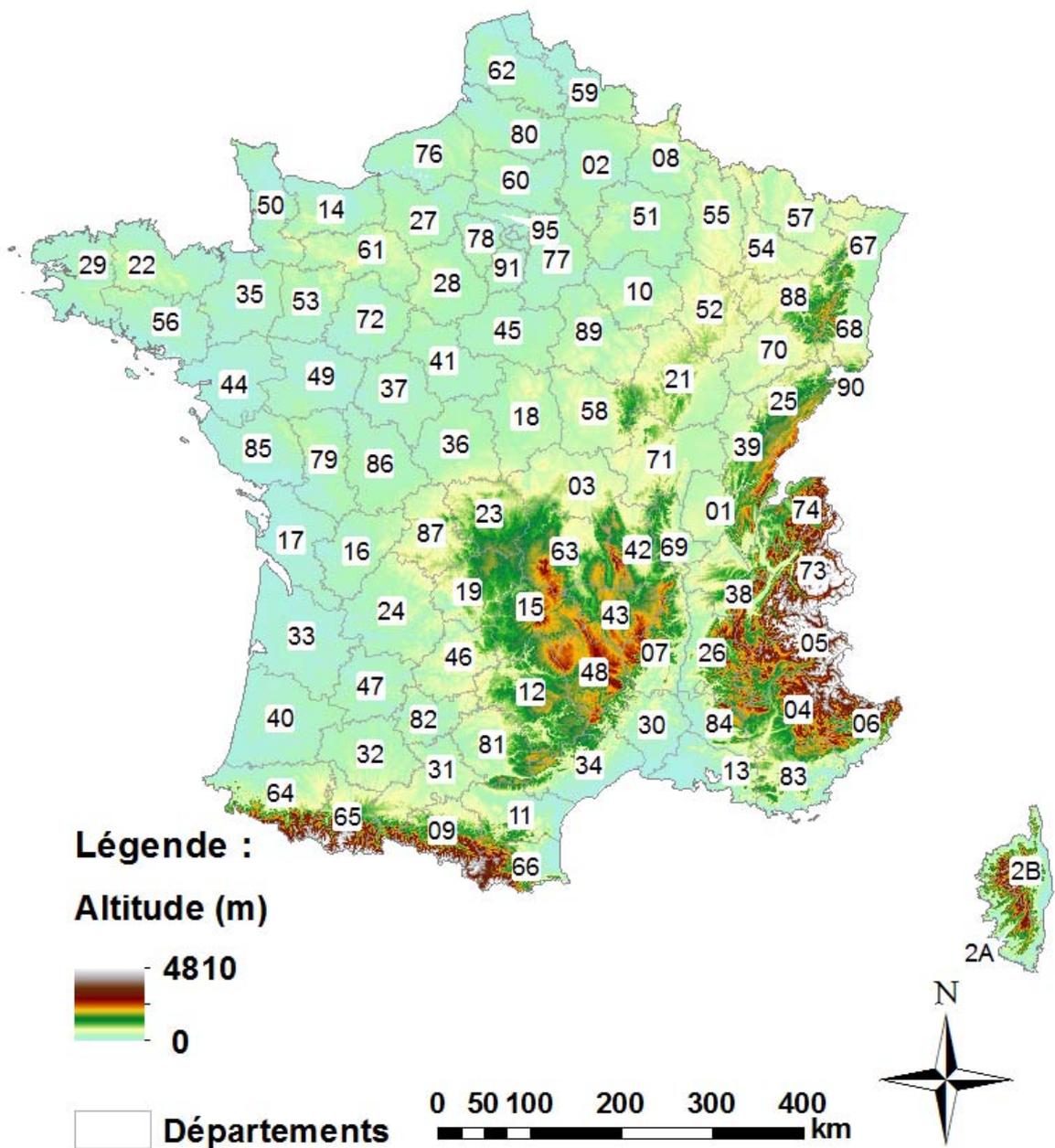
(adapté de www.onf.fr, 2016)



Annexe 4 : Distribution des 102 placettes RENEFOFOR et des 17 placettes du sous-réseau CATAENAT (adapté de www.onf.fr, 2016)

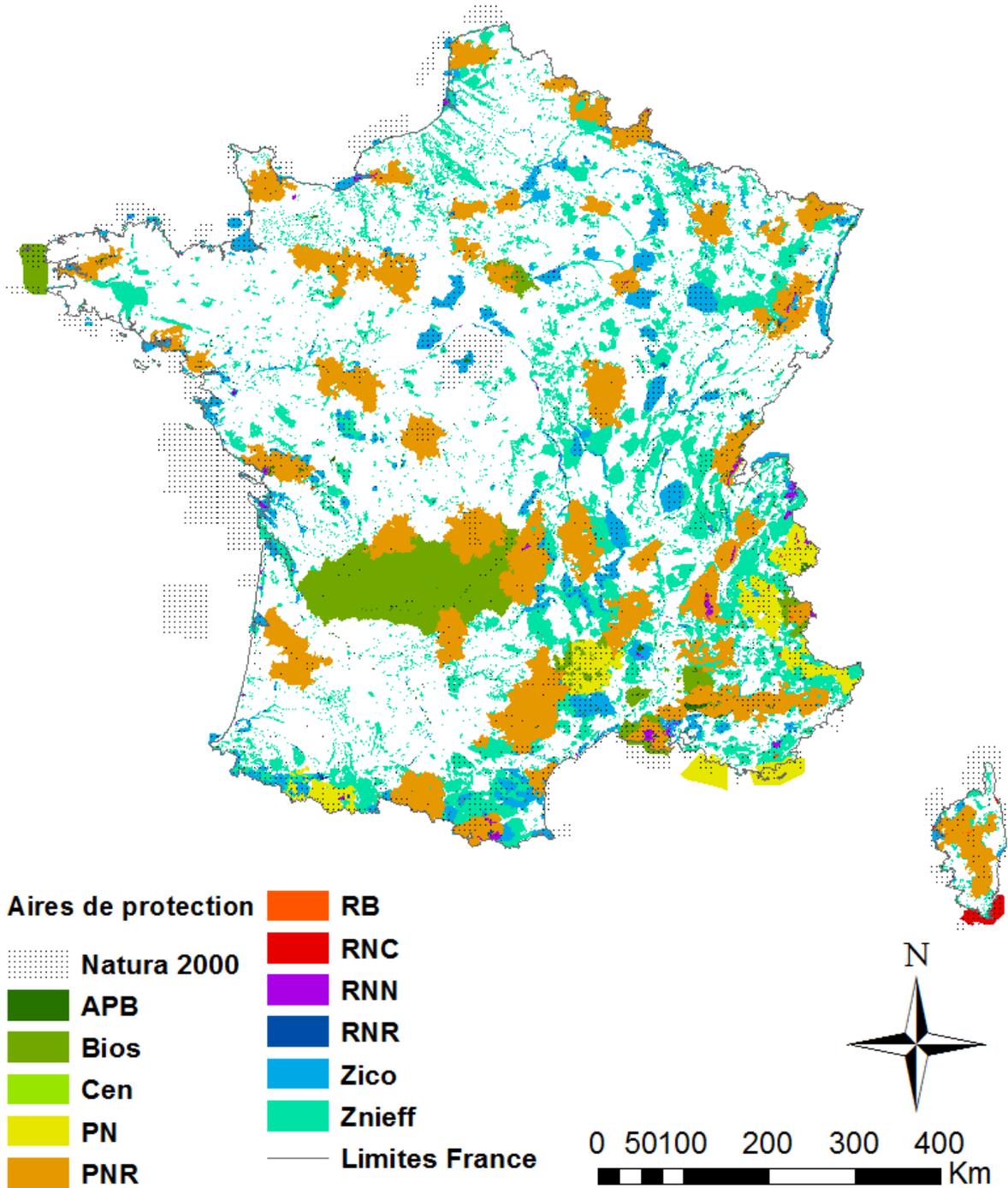


Annexe 5 : Modèle Numérique de Terrain au pas de 250m, représentation des départements (source www.IGN.fr, 2016)

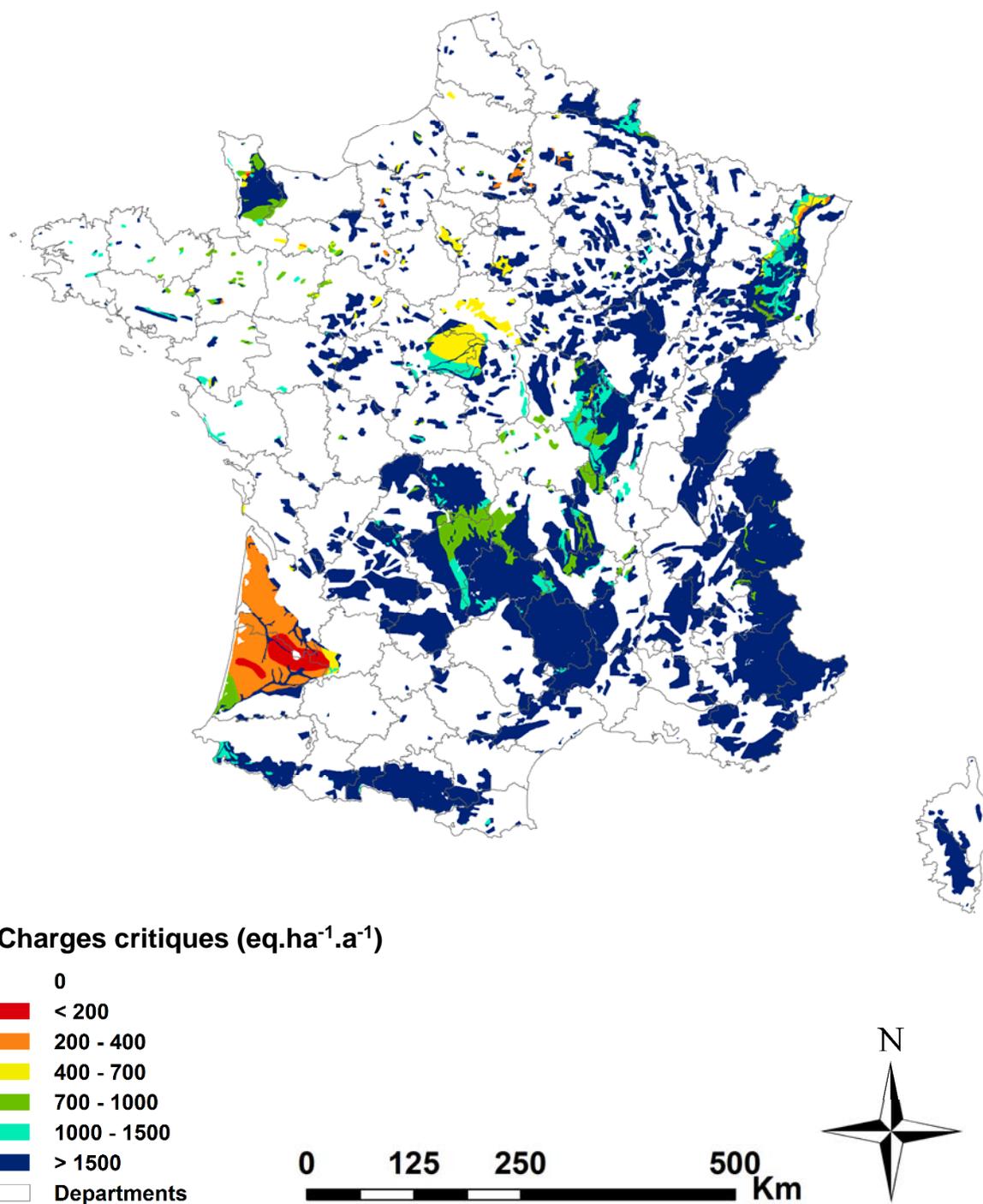


Annexe 6 : Distribution des espaces protégés en France

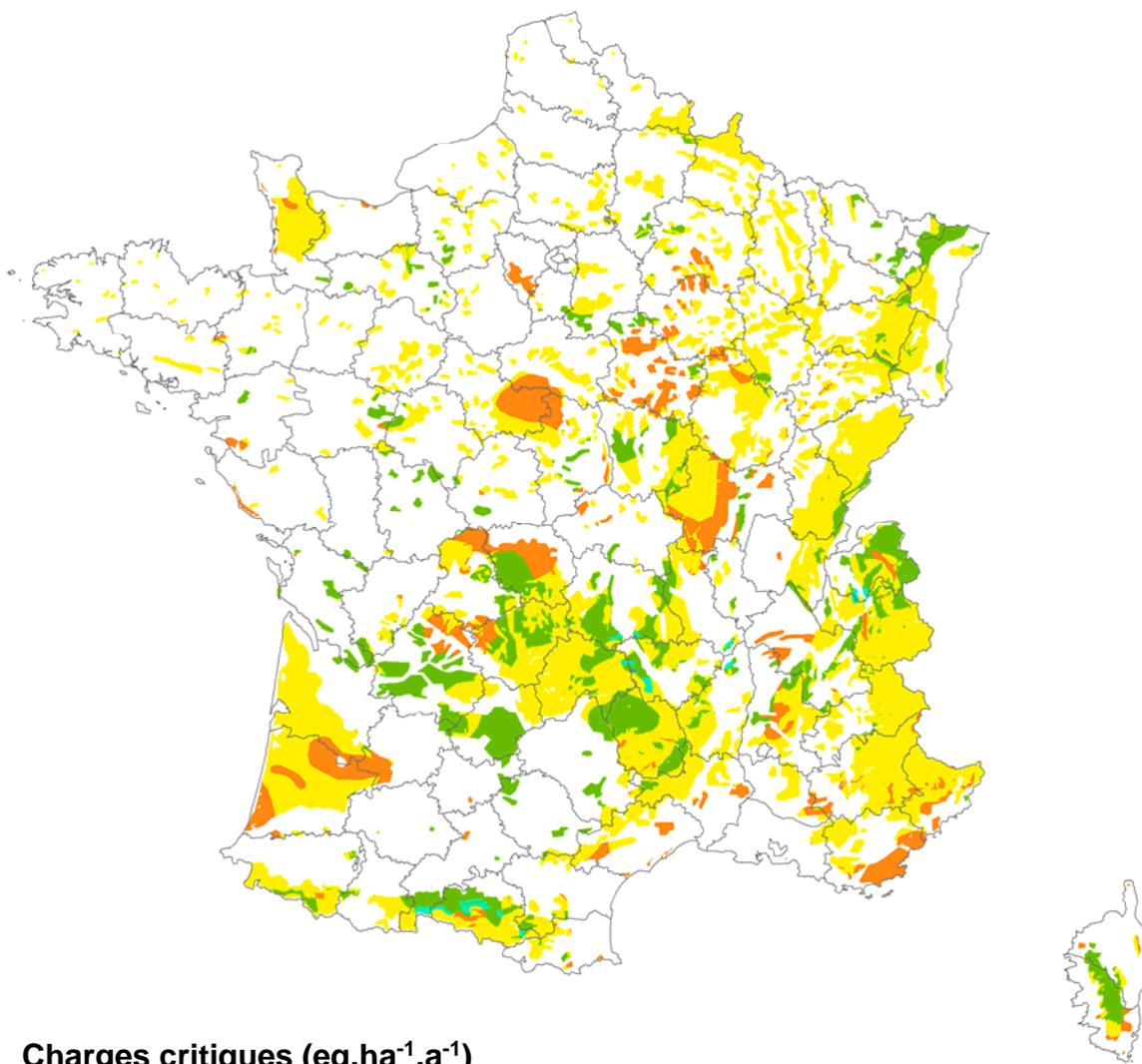
(adapté de www.inpn.mnhn.fr, 2016)



**Annexe 7 : Carte des charges critiques d'acidité relatives au Soufre
(CLmaxS) pour la France (résultats 2017, Probst *et al.*, 2017c)**



Annexe 8 : Carte des charges critiques en azote eutrophisant (CLEutN) pour la France (résultats 2017, Probst *et al.*, 2017c)



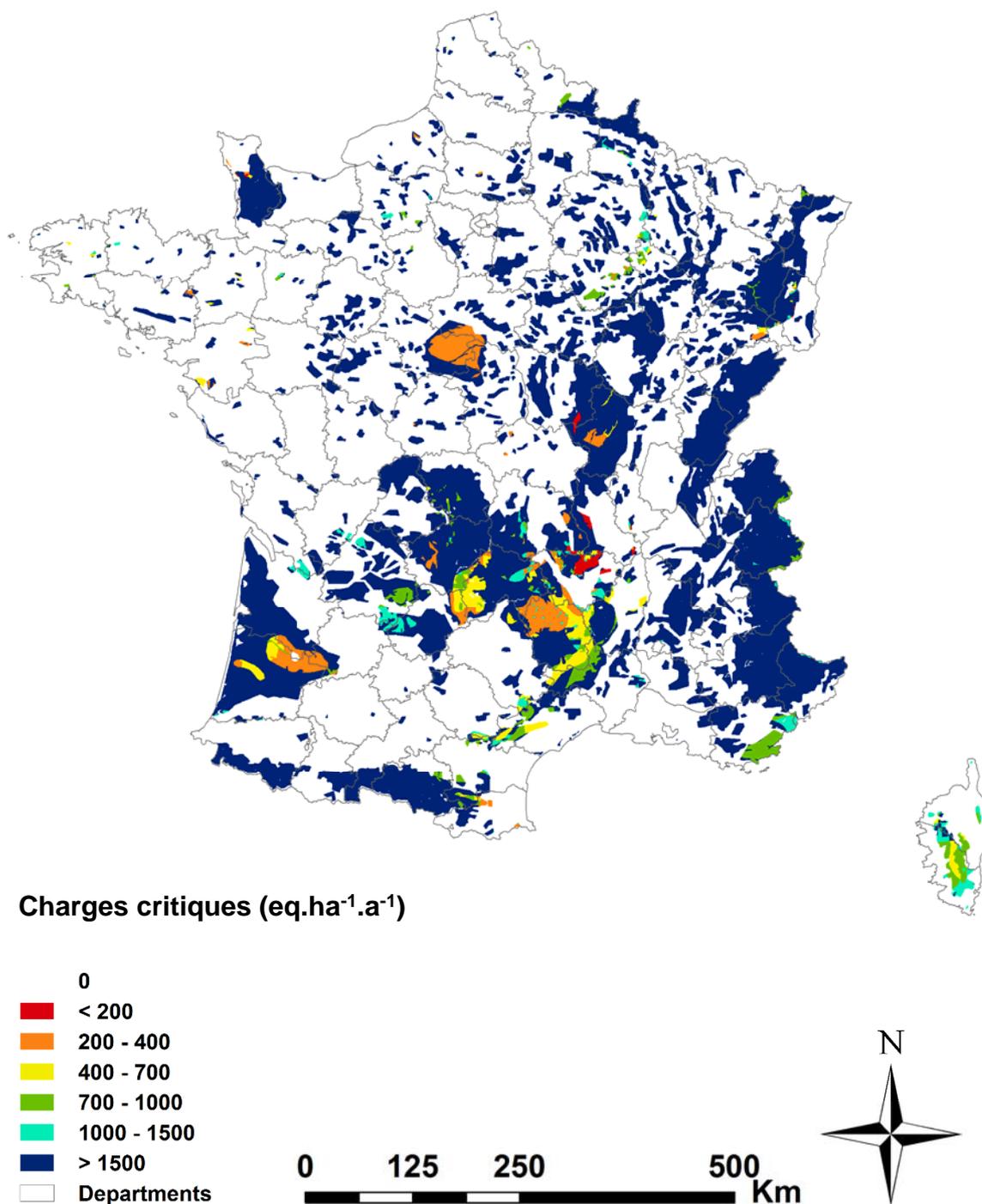
Charges critiques (eq.ha⁻¹.a⁻¹)

- 0
- < 200
- 200 - 400
- 400 - 700
- 700 - 1000
- 1000 - 1500
- > 1500
- Departments

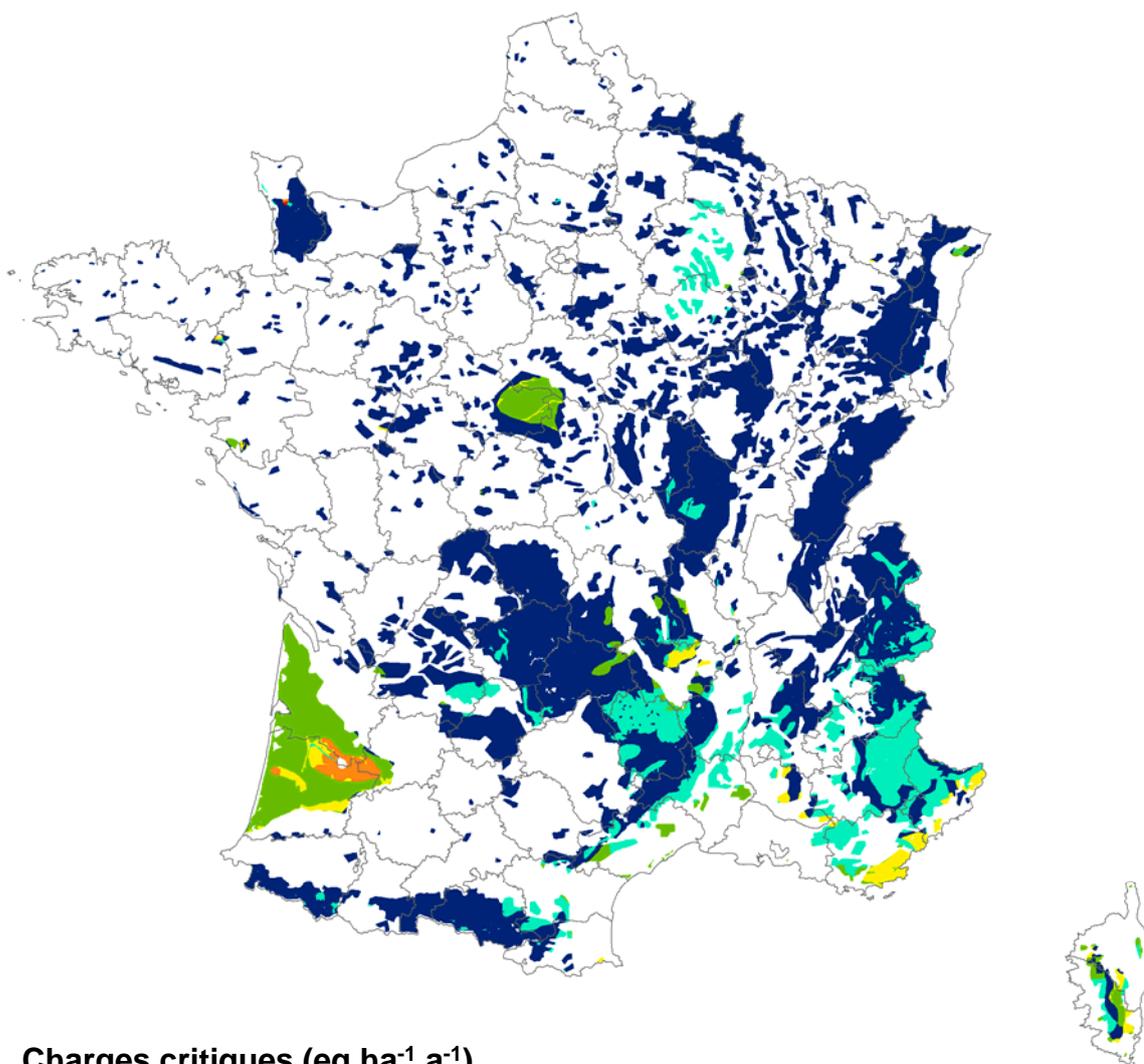
0 125 250 500 Km



**Annexe 9 : Carte des charges critiques de biodiversité relatives au Soufre
(CLSmax) pour la France (résultats 2017, Probst *et al.*, 2017c)**



**Annexe 10 : Carte des charges critiques de biodiversité relatives à l'Azote
(CLNmax) pour la France (résultats 2017, Probst *et al.*, 2017c)**



Charges critiques (eq.ha⁻¹.a⁻¹)



Annexe 11 : Distribution des valeurs de HSi pour les écosystèmes forestiers français (résultats 2017, Probst *et al.*, 2017c)

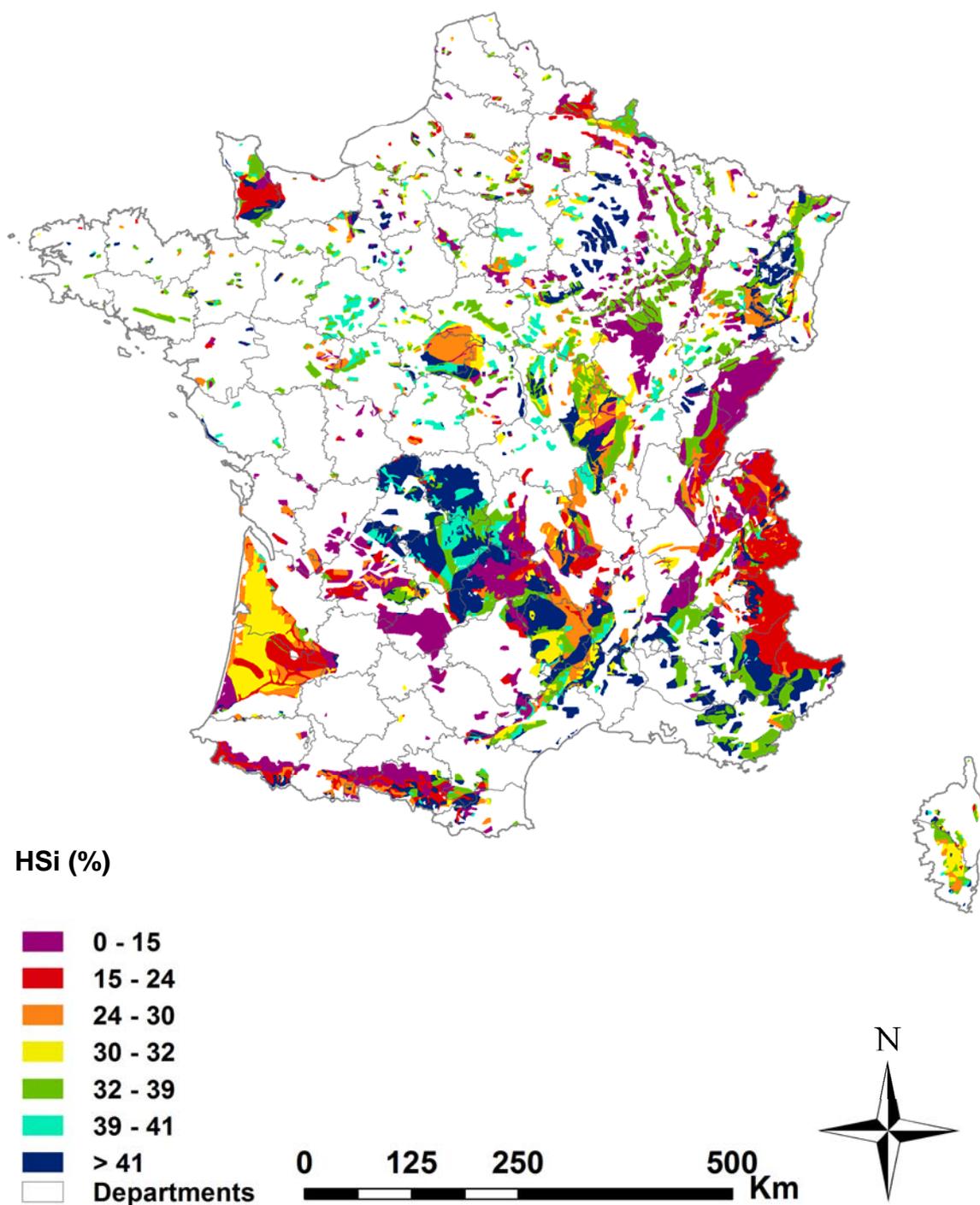


Table des matières

Remerciements.....	5
Avant-Propos.....	13
Index des sigles utilisés	15
Introduction générale.....	17
Chapitre 1.....	23
Contexte et objectifs	23
1. Objets d'études.....	25
1.1. État des lieux des écosystèmes forestiers.....	25
1.2. Les dépôts atmosphériques dans les écosystèmes forestiers	26
1.3. Risques pour les écosystèmes	27
2. Caractérisation de la pollution atmosphérique	28
2.1. Les sources d'émissions.....	28
2.1.1 Sources anthropiques	28
2.1.2 Sources naturelles	29
2.2. Le transport et la pollution longue distance	30
2.3. Émissions soufrées et azotées : situation actuelle et conséquence sur les dépôts	31
3. Démarche et objectifs de l'étude	33
3.1. Approche de modélisation	33
3.2. Objectifs et questions posées.....	34
Chapitre 2.....	37
Matériel et méthodes.....	37
1. Modèles de charges critiques.....	40
1.1. Les charges critiques dites « classiques » pour l'azote et le soufre	41
1.1.1 Le modèle stationnaire SMB	41
Principe général.....	42
Charges critiques d'acidité	43
Charges critiques en azote eutrophisant	44
Dépassements de charges critiques	45
1.1.2 Le modèle empirique pour l'azote eutrophisant	46

1.2.	Les modèles dynamiques	47
1.2.1	Modèles biogéochimiques.....	47
1.3.	Modèles de végétation.....	49
1.3.1	Le modèle VEG.....	50
1.3.2	Le modèle PROPS.....	51
1.3.3	La base de données EcoPlant	52
1.3.4	Indices de biodiversité.....	54
1.3.5	Charges critiques dites de biodiversité	56
2.	Les sites forestiers de référence : le réseau RENECOFOR.....	59
2.1.	Présentation.....	59
2.2.	Choix des sites	63
2.3.	Caractéristiques des sites d'étude.....	64
3.	Données d'entrée pour l'application, la calibration et la validation des modèles.....	66
3.1.	Données observées sur les sites du réseau RENECOFOR	67
3.2.	Données de base de l'IGN.....	74
3.3.	Données météorologiques : le modèle SAFRAN.....	76
3.4.	Données environnementales : « la base de données du Muséum ».....	78
3.5.	La base de données géographiques charges critiques (BDGCC).....	82
3.6.	La classification des habitats EUNIS	84
4.	Les scénarios de changement global	86
4.1.	Dépôts atmosphériques.....	87
4.1.1	Modélisation des dépôts : modèle MSC-W	87
4.1.2	Construction des scénarios de dépôts entre 1880 à 2100.....	90
4.2.	Changement climatique	92
4.2.1	Contexte et cadre général.....	92
4.2.2	Scénarios considérés.....	93
Chapitre 3.....		99
Modélisation de l'impact combiné des dépôts atmosphériques azotés et du changement climatique : application sur 3 sites à l'horizon 2100.....		99
1.	Modélisation des charges critiques acides et azotées à l'état stationnaire	103
1.1.	Données d'entrée	103
1.2.	Charges critiques d'acidité.....	107
1.3.	Charges critiques d'azote eutrophisant	108
1.4.	Principales conclusions	110

2.	Modélisation dynamique de la réponse biogéochimique des sols à l'impact simultané des dépôts atmosphériques et du changement climatique	111
	Résumé	111
	Abstract	112
2.1.	Introduction	113
2.2.	Material and methods	115
2.2.1	Modelling tool: ForSAFE	115
	Description.....	115
	Calibration	115
	Validation.....	116
2.2.2	Forest sites.....	116
	Description.....	116
	Input data.....	117
	Validation data.....	123
2.2.3	Data analysis.....	124
	Data were analysed using R software (http://www.r-project.org/).....	124
2.3.	Results and discussion	125
2.3.1	Validation: model performance	125
2.3.2	Long-term simulations.....	128
	Effect of atmospheric N deposition and climate change on base saturation (BS)	128
	Effect of atmospheric N deposition and climate change on inorganic nitrogen concentration in soil solution (N).....	130
2.4.	Conclusion	131
	Acknowledgements	132
	REFERENCES	132
3.	Modélisation dynamique de la réponse écologique des écosystèmes forestiers à l'impact simultané des dépôts atmosphériques et du changement climatique.....	139
3.1.	Mise à jour de la table de végétation (TabVEG) : version adaptée aux écosystèmes forestiers français	139
3.2.	Modélisation de l'impact simultané des dépôts atmosphériques et du changement climatique sur la biodiversité végétale des écosystèmes forestiers français.	141
	Abstract	143
3.2.1	Introduction	144
3.2.2	Material and methods.....	145
	Coupled biogeochemical - ecological ForSAFE-VEG model.....	145
	Forest sites	145
	Atmospheric nitrogen deposition and climate change scenarios.....	146

Atmospheric nitrogen deposition	146
Climate change.....	148
Plant species	148
Similarity index	149
Presentation of the VEG module	149
3.2.3 Calibration and validation of the VEG table	150
Calibration	150
Model evaluation	152
3.2.4 Results	153
Species composition trends under nitrogen scenarios	154
Species composition trends under climate change scenarios.....	155
Species composition trends under a combination of climate and nitrogen scenarios	155
Species cover trends under a combination of climate and nitrogen scenarios.....	156
3.2.5 Discussion.....	157
Long-term trends in biodiversity: the role of nitrogen deposition and temperature	157
Short-term trends in biodiversity: the role of forest management and disturbance	159
Influence of site characteristics	159
3.2.6 Limitations and perspectives.....	160
Conclusions	162
Acknowledgements	162
References	163
4. Conclusions du chapitre	168
Chapitre 4.....	171
Spatialisation des impacts des dépôts d'azote atmosphérique et des changements climatiques : changements d'échelles, des sites au territoire	171
1. Changement d'échelle : nouvelles données climatiques.....	174
1.1. Données climatiques actuelles	175
1.1.1 Sources de données météorologiques à l'échelle de la France.....	175
1.1.2 Données du modèle SAFRAN	176
1.1.3 Comparaison des cumuls de précipitations	177
• Précipitations moyennes mensuelles	177
• Évolution au cours de l'année des précipitations moyennes mensuelles.....	178
• Précipitations moyennes annuelles	179

•	Cas des placettes HET30, SP25 et SP68	181
1.1.4	Comparaison des températures moyennes mensuelles	183
•	Températures moyennes mensuelles.....	183
•	Températures moyennes annuelles	184
•	Cas des placettes EPC63, EPC74, PL20 et SP25	185
1.1.5	Conclusions sur l'utilisation des données du modèle SAFRAN	187
1.2.	Scénarios de changement climatique	188
1.2.1	Bilan des données acquises	188
1.2.2	Comparaison entre les scénarios SRES et RCP	189
•	Températures annuelles	190
•	Précipitations annuelles.....	195
•	Précipitations moyennes mensuelles	199
•	Conclusions sur la comparaison des deux familles de scénarios.....	200
2.	Modélisation couplée de la réponse des écosystèmes aux dépôts azotés : extension de 3 à 10 sites	201
2.1.	Sélection des 10 sites et choix des espèces simulées	202
2.2.	Méthodologie de modélisation	203
2.3.	Résultats.....	205
3.	Modélisation couplée de la réponse des écosystèmes aux dépôts azotés : application à grande échelle	206
3.1.	Évolution du modèle ForSAFE-VEG.....	207
3.2.	Nouveaux modèles écologiques de distribution des espèces	209
	Abstract	212
	Keywords.....	212
3.2.1	Introduction	213
3.2.2	Material and methods.....	216
	Data sets	216
	The ecological database EcoPlant	216
	Other environmental databases	217
	Calibration and validation	218
	Studied plant species	218
	Considered environmental drivers.....	219
	Composition of the whole initial dataset	219
	Climatic variables: temperature and water availability.....	219
	Implementation of new variables for light and soil drivers	221
a)	Light variables.....	221
b)	Soil oxygen availability.....	224

c)	pH and nutrition variables	227
	Generalized linear models and calibration	228
	Selection of the most efficient candidate variables.....	229
3.2.3	Results	230
	Selection methodology and variables weights.....	230
	Final set of variables and weights analysis	232
	SDM applications: results at the species scale	235
	Example for two species.....	236
	Response to all variables at the global species scale	237
	SDM applications: prediction of oligotrophic species presence.....	240
	Characterization of oligotrophic species.....	240
	Oligotrophic species presence probability and models validation	241
3.2.4	Conclusion	245
	References	247
3.3.	Conclusion	254
4.	Couplage entre le modèle ForSAFE et les modèles de distribution	255
4.1.	Variables et nécessité d'homogénéisation	255
4.2.	pH.....	256
4.3.	Azote.....	259
5.	Conclusions du chapitre	260
Chapitre 5.....	265	
Modélisation spatialisée des charges critiques azotées à l'échelle du territoire : seuils de charges critiques et indices de biodiversité	265	
1.	Prédiction et cartographie des charges critiques à l'état stationnaire	268
1.1.	Charges critiques dites « classiques »	269
1.1.1	Mise en œuvre	269
1.1.2	Résultats	274
1.1.3	Analyses.....	275
1.2.	HSi et charges critiques de biodiversité.....	282
1.2.1	Indice de qualité des habitats : HSi.....	282
	Mise en œuvre.....	283
	Résultats.....	284
1.2.2	Modèles de distribution des espèces	285
	Mise en œuvre.....	285
	Résultats.....	286
1.2.3	Comparaison des résultats	287

1.2.4	Exemple d'application : calcul dynamique du HSi sur un site référence du réseau RENECOFOR	289
2.	Extension à d'autres écosystèmes forestiers	291
2.1.	Définition des écosystèmes étudiés	292
2.2.	Charges critiques à l'état stationnaire.....	293
2.3.	Charges critiques de biodiversité.....	297
2.4.	Dépassements de charges critiques.....	300
3.	Extrapolation aux milieux ouverts : exemple des prairies.....	302
3.1.	Méthodologie	303
3.1.1	Paramètres mesurés.....	303
	Mesure des dépôts azotés	303
	Mesure des pertes par lessivages: plaques lysimétriques sans tension	303
	Données météorologiques.....	304
3.1.2	Modélisation des charges critiques azotées par la méthode SMB.....	305
3.2.	Résultats	308
3.3.	Discussion	311
4.	Conclusions du chapitre	313
	Conclusions, perspectives.....	315
	Bibliographie	323
	Index des figures.....	343
	Index des Tableaux	349
	ANNEXES.....	353
	Index des Annexes.....	353

Résumé

Depuis des décennies, les dépôts atmosphériques azotés sont connus pour agir de manière sévère sur le fonctionnement des écosystèmes forestiers. Ils influent en effet sur la biogéochimie du sol, l'équilibre des éléments nutritifs et, en conséquence, la croissance des espèces végétales, la biodiversité végétale de sous-étage et plus globalement la santé des forêts. Dans le cadre de la convention internationale de Genève visant à limiter la pollution atmosphérique transfrontalière à longue distance, le concept de « Charges Critiques », défini à la fin des années 1980, a été retenu comme outil permettant d'évaluer la sensibilité d'un écosystème aux contaminants. Il permet d'estimer la quantité maximale de polluants atmosphériques acceptable par l'écosystème avant l'apparition de conséquences néfastes à son fonctionnement. De plus, en raison de l'impact des changements globaux sur les processus biogéochimiques régissant le fonctionnement des écosystèmes, l'influence des dépôts atmosphériques et du changement climatique doit être considérée de manière simultanée pour évaluer l'évolution de l'état des écosystèmes au cours du temps. Dès lors l'enjeu majeur est de pouvoir prédire l'effet combiné de ces facteurs sur les écosystèmes forestiers français. C'est l'objectif de ce travail de thèse. Des modèles dynamiques couplés biogéochimiques – écologiques, tels que les modèles ForSAFE-VEG ou PROPS, ou écologiques (basés sur la base de données EcoPlant) ont été développés ou adaptés à ces fins, et appliqués à différentes échelles locale, régionale et nationale, selon différents scénarios de dépôts et climatiques.

L'application et la calibration du modèle couplé ForSAFE-VEG sur des placettes forestières permanentes du réseau RENECOFOR ont permis de prédire l'évolution de la composition biogéochimique de la solution du sol et en cascade de la composition floristique de trois sites, sous différents scénarios de dépôts atmosphériques et de changement climatique. Les principales évolutions des sites sont liées à leurs caractéristiques stationnelles. Si le changement climatique joue un rôle prédominant sur la réponse des espèces, les écosystèmes oligotrophes restent sensibles aux dépôts azotés. A court terme, l'effet combiné des dépôts et du changement climatique sur le long terme est modulé par les effets de la gestion forestière.

L'extrapolation du modèle couplé à plus large échelle nécessite une continuité dans la disponibilité des données d'entrée et de calibration de la réponse des espèces. Les données et scénarios de changement climatique ont été complétés et actualisés à l'aide du modèle SAFRAN et des nouveaux scénarios RCP régionalisés. La calibration de la réponse des espèces végétales à l'échelle de la France a été réalisée à partir des mesures de la base de données phytoécologiques EcoPlant, par le développement de modèles de distribution d'espèces (SDM), en intégrant simultanément des variables climatiques, édaphiques, d'énergie et de nutrition. Le couplage entre le modèle ForSAFE et les SDM assure une modélisation robuste à l'échelle du territoire de la réponse des écosystèmes forestiers dans le temps, calibrée pour les conditions pédoclimatiques françaises.

La modélisation des charges critiques d'acidité, d'eutrophisation et de biodiversité sur l'ensemble des sites RENECOFOR et la totalité des écosystèmes forestiers français montre des sensibilités variées aux dépôts de soufre et d'azote en fonction des écosystèmes, avec parmi les plus sensibles les Landes, la Sologne et le Massif Central. Des indices de qualité des habitats (HSi) ont été calculés à l'échelle de tous les écosystèmes par le modèle PROPS et les SDM. La sélection des espèces représentatives reste primordiale car elle conditionne la valeur finale de HSi. Ce paramètre est l'un des plus sensibles à prendre en compte dans la modélisation. Il est à mettre en relation avec les objectifs de protection des écosystèmes voulus par les gestionnaires.

Abstract

For decades, it has been known that atmospheric nitrogen depositions have a severe impact on the operations of forest ecosystems. Indeed, they affect the soil biogeochemistry, the balance of the nutritive elements and consequently the plant species growth, the biodiversity of the understory vegetation and more globally the forest health. As part of the Geneva Agreement to limit the long-range transboundary air pollution, the concept of "critical loads", defined towards the end of the 1980s, was adopted as a tool to enable the assessment of the sensitivity of the ecosystems to contaminants. It can be used to estimate the maximal amount of atmospheric contaminants which can be accepted by the ecosystem before significant harmful effects on specified sensitive biological indicators appear. In addition, because of the impact of global warming on biogeochemical processes regulating the functioning of ecosystems, the influence of atmospheric depositions and climate change must be considered simultaneously to evaluate the evolution of ecosystem conditions over time. Since then, the major issue has been to be able to predict the combined effect of these factors on the French forest ecosystems. This is the aim of this PhD work. Coupled dynamic biochemical-ecological models, such as ForSAFE-VEG or PROPS models, or ecological (based on EcoPlant database) were developed or adapted for this purpose and applied to different local, regional and national scales against different deposition and climatic scenarios.

The application and calibration of the coupled model ForSAFE-VEG on permanent forest plots from the RENECOFOR network enabled prediction of the evolution of the soil solution biogeochemical composition, as well as monitoring of the floristic composition of three sites, under different scenarios of atmospheric deposition and climate change. The principal site evolutions are related to their stational characteristics. If the climate change plays a primary role on a species' response, the oligotrophic ecosystems remain sensitive to nitrogen depositions. On a short term basis, the combined effect of the deposits and long term climate change is modulated by forest management. The extrapolation of the coupled model on a larger scale requires continuity in the availability of input data and calibration of the species' response.

The data and climate changes scenarios were completed and updated with the SAFRAN model and new regionalised RCP scenarios. The calibration of the response of plant species throughout France was carried out using measurements of the phytoecological database EcoPlant, via development of species distribution models (SDM). The coupling between ForSAFE and the SDM ensures a robust global modelling of the forest ecosystems' response over time, calibrated for the French pedoclimatic conditions.

The modelling of the acidic, eutrophication and biodiversity critical loads, on all the RENECOFOR sites and French forest ecosystems, shows the various sensitivities to sulphur and nitrogen depositions depending on the ecosystem. Ecosystems located in the Landes, Sologne and Massif Central appear to be amongst the most sensitive ones.

The Habitats Suitability Index (HSI) was calculated throughout all the ecosystems via PROPS models and the SDM. The selection of representative species remains pivotal as the final HSI value is conditional, depending on this factor. This parameter is one of the most sensitive factors to take into account with the model. It must be linked with forest managers' objectives for the protection of the ecosystems.