



HAL
open science

Etude des relations entre les ressources minérales du sol et la végétation forestière dans les Vosges

Jean-Claude Gégout

► **To cite this version:**

Jean-Claude Gégout. Etude des relations entre les ressources minérales du sol et la végétation forestière dans les Vosges. Science des sols. Université Henri Poincaré - Nancy 1, 1995. Français. ⟨NNT : 1995NAN10162⟩. ⟨tel-01747514⟩

HAL Id: tel-01747514

<https://hal.univ-lorraine.fr/tel-01747514v1>

Submitted on 29 Mar 2018

HAL is a multi-disciplinary open access archive for the deposit and dissemination of scientific research documents, whether they are published or not. The documents may come from teaching and research institutions in France or abroad, or from public or private research centers.

L'archive ouverte pluridisciplinaire **HAL**, est destinée au dépôt et à la diffusion de documents scientifiques de niveau recherche, publiés ou non, émanant des établissements d'enseignement et de recherche français ou étrangers, des laboratoires publics ou privés.



HAL Authorization



AVERTISSEMENT

Ce document est le fruit d'un long travail approuvé par le jury de soutenance et mis à disposition de l'ensemble de la communauté universitaire élargie.

Il est soumis à la propriété intellectuelle de l'auteur. Ceci implique une obligation de citation et de référencement lors de l'utilisation de ce document.

D'autre part, toute contrefaçon, plagiat, reproduction illicite encourt une poursuite pénale.

Contact : ddoc-theses-contact@univ-lorraine.fr

LIENS

Code de la Propriété Intellectuelle. articles L 122. 4

Code de la Propriété Intellectuelle. articles L 335.2- L 335.10

http://www.cfcopies.com/V2/leg/leg_droi.php

<http://www.culture.gouv.fr/culture/infos-pratiques/droits/protection.htm>

UNIVERSITE HENRI POINCARÉ - NANCY I
FACULTE DES SCIENCES

U.F.R. : Sciences et Techniques Biologiques
Ecole doctorale : Biologie et Santé

ECOLE NATIONALE DU GENIE RURAL,
DES EAUX ET DES FORETS

Laboratoire de Recherches en Sciences Forestières
Unité Ecosystèmes Forestiers et Dynamique du Paysage



THESE

présentée à l'Université de Nancy I

par

Jean-Claude GÉGOUT

pour l'obtention du diplôme de doctorat de l'Université de Nancy I

Spécialité : Biologie forestière

**Etude des relations entre
les ressources minérales du sol
et la végétation forestière dans les Vosges**

Volume 1

Soutenue le 2 Mars 1995 devant la commission d'examen :

FAVRE J.M.	Président
LEGROS J.P.	Rapporteur
ROMANE F.	Rapporteur
BECKER M.	Examineur
LANDOLT E.	Examineur
MILLIER Cl.	Examineur
RAMEAU J.C.	Examineur

AVANT-PROPOS

Les différentes étapes conduisant à la réalisation de ce travail n'auraient pu être effectuées sans le concours de plusieurs personnes.

- Jacques DRAPIER, Guy LANDMANN, Dominique MORLOT et Dominique OBERTI m'ont aimablement communiqué leurs relevés réalisés dans les Vosges. Nicolas DRAPIER m'a aidé lors de la phase de terrain. J'ai d'autre part utilisé les données mentionnées dans les travaux de Martine PENEL et Lionel GIROMPAIRE.
- Maurice BONNEAU, Jean-Christophe HERVE, Bernard JABIOL, Claude NYS et François TOUTAIN ont accepté de relire attentivement un ou plusieurs chapitres de ce travail.
- Jérôme MICHEL a élaboré le programme de calcul de la fréquence des espèces pour deux dimensions du milieu. Sonia DARRACQ a contribué à la réalisation de plusieurs cartes. Anke HÖLTERMANN m'a permis d'avoir accès aux travaux de langue allemande.
- Sylvie DASCOTTE, Nicole ORY, Sylvie RAPITEAU et Laurette WESTRICH ont pris part à la mise en forme définitive de ce travail.

Que toutes ces personnes soient assurées de ma profonde reconnaissance.

Pour leurs conseils et le temps qu'ils m'ont consacré, je tiens également à exprimer mes sincères remerciements à François HOULLIER, Jean-Claude PIERRAT et Jean-Claude RAMEAU.

SOMMAIRE

INTRODUCTION

1ÈRE PARTIE : MATÉRIELS ET MÉTHODES

1. CADRE DE L'ÉTUDE ET STRATÉGIE D'ÉCHANTILLONNAGE

1.1. La région étudiée	11
1.1.1. Présentation	11
1.1.2. Délimitation précise de la région d'étude.....	11
1.2. L'objet étudié : la communauté végétale.....	12
1.3. Les variables étudiées	12
1.3.2. Les variables floristiques.....	17
1.3.3. Les variables caractérisant la richesse minérale.	17
1.3.4. Les autres variables de milieu	18
1.4. Stratégie d'échantillonnage.....	19
1.4.1. Objectifs de l'étude et choix d'un plan d'échantillonnage	19
1.4.2. Elaboration du plan d'échantillonnage.....	19
1.4.3. Détermination du nombre de relevés échantillonnés par strate.....	22
1.4.4. Présentation du plan d'échantillonnage.....	22
1.4.5. Emplacement des relevés à l'intérieur des strates du plan d'échantillonnage.....	22
1.5. Récolte des données.....	25
1.5.1. Réalisation des relevés.....	25
1.5.2. Les analyses de sol	26

2. RÉSULTATS DE L'ÉCHANTILLONNAGE

2.1. Bilan de l'échantillonnage des variables stratifiées.....	31
2.2. Bilan de l'échantillonnage des variables relatives aux ressources minérales du sol.....	31
2.2.1. Distribution des variables dans les relevés	31
2.2.2. Lien entre les différentes variables.....	33
2.3. Bilan de l'échantillonnage des autres variables du milieu.....	34
2.3.1. Géologie.....	34
2.3.2. Topographie et exposition.....	34
2.3.3. Types de sols.....	35
2.3.4. Texture des sols	35
2.3.5. Bilan hydrique des sols	36
2.4. Bilan de l'échantillonnage des variables floristiques.....	36
2.4.1. Espèces	36
2.4.2. Peuplements.....	39
2.5. Répartition géographique des relevés.....	39

2ÈME PARTIE
ÉCOLOGIE DES ESPÈCES VIS-À-VIS DES RESSOURCES MINÉRALES
DE L'HORIZON A1

3. COMPORTEMENT DES ESPÈCES VIS-À-VIS DE CHAQUE FACTEUR LIÉ À LA NUTRITION MINÉRALE (FACTEURS ÉTUDIÉS SÉPARÉMENT)	
3.1. Introduction	47
3.2. Matériels et méthodes.....	48
3.2.1. Les espèces étudiées.....	48
3.2.2. Les variables édaphiques	50
3.2.3. Méthode d'étude.....	50
3.3. Résultats.....	59
3.3.1. Distributions et résumés numériques de chaque espèce vis-à-vis de chaque variable.....	59
3.3.2. Mesure synthétique de la sensibilité de chaque espèce vis-à-vis de chaque variable.....	60
3.3.3. Hiérarchisation des facteurs nutritionnels.....	63
3.3.4. Évaluation de la similitude d'effet des variables sur les espèces	66
3.4. Discussion	67
3.4.1. Importance et influence des variables nutritionnelles sur les espèces	67
3.4.2. Lien entre la sensibilité des espèces aux facteurs et leur optimum pour le niveau trophique général.....	67
3.4.3. Variation de comportement des espèces en fonction de leur abondance.....	68
3.4.4. Synthèse du comportement des espèces en fonction de leur recouvrement.....	69
3.5. Conclusion.....	72
4. COMPORTEMENT DES ESPÈCES VIS-À-VIS DE DEUX FACTEURS ESSENTIELS DE LA NUTRITION MINÉRALE : LA SOMME DES BASES ÉCHANGEABLES ET LA QUANTITÉ D'ALUMINIUM	
4.1. Introduction.....	77
4.2. Matériels et méthodes.....	77
4.2.1. Les espèces étudiées.....	77
4.2.2. Les variables indépendantes prises en compte.....	78
4.2.3. Méthode d'analyse.....	79
4.2.4. Guide de lecture des diagrammes à deux dimensions.....	80
4.3. Résultats.....	82
4.3.1. Introduction.....	82
4.3.2. Espèces insensibles à l'ion aluminium.....	83
4.3.3. Espèces sensibles à l'ion aluminium	84

4.4. Discussion	87
4.4.1. Effet de l'aluminium sur la végétation	87
4.4.2. Étude des espèces sensibles à la toxicité aluminique dans les conditions naturelles.....	90
4.4.3. Caractérisation et mesure de la sensibilité des espèces.....	91
4.5. Conclusion.....	101
5. COMPORTEMENT DES ESPÈCES VIS-A-VIS D'UN DESCRIPTEUR SYNTHÉTIQUE DE L'ENSEMBLE DES RESSOURCES MINÉRALES DU SOL	
5.1. Introduction.....	105
5.2. Matériels et méthode	105
5.2.1. Données	105
5.2.2. Méthode d'analyse.....	106
5.3. Résultats.....	107
5.3.1. Résultats de l'AFC	107
5.3.2. Importance de chacun des nutriments étudiés pour expliquer le gradient floristique lié aux ressources trophiques du sol.....	109
5.3.3. Recherche des éléments minéraux importants pour expliquer le gradient floristique lié aux ressources trophiques du sol.....	109
5.3.4. Comportement des espèces vis-à-vis du descripteur synthétique de richesse minérale du sol.....	112
5.3.5. Comparaison avec les résultats publiés.....	112
5.3.6. Variation de comportement des espèces en fonction de leur abondance.....	115
5.4. Discussion et conclusion.....	118

3ÈME PARTIE

EFFET DE QUELQUES PARAMÈTRES DU MILIEU SUR LA RÉPONSE DES ESPÈCES AUX VARIATIONS DE RESSOURCES MINÉRALES DE L'HORIZON A1

6. INFLUENCE DE LA RICHESSE MINÉRALE DU DEUXIÈME HORIZON	
6.1. Introduction.....	123
6.2. Matériel et méthodes	123
6.2.1. Variables étudiées.....	123
6.2.2. Méthode d'analyse.....	124
6.3. Résultats.....	124
6.3.1. Les espèces indifférentes au S/T du deuxième horizon.....	125
6.3.2. Les espèces dont la fréquence diminue lorsque le S/T du deuxième horizon augmente.....	126
6.3.3. Les espèces dont la fréquence croît puis diminue lorsque le S/T du deuxième horizon augmente.....	126
6.3.4. Les espèces dont la fréquence augmente lorsque le S/T du deuxième horizon augmente.....	127

6.4. Discussion	127
6.4.1. Analyse des résultats	127
6.4.2. Discussion méthodologique	129
6.5. Conclusion.....	131
7. INFLUENCE DE L'ALTITUDE	
7.1. Introduction.....	135
7.2. Matériels et méthodes.....	135
7.2.1. Données	135
7.2.2. Méthode	136
7.3. Résultats.....	136
7.3.1. Les espèces insensibles au niveau trophique.....	136
7.3.2. Les espèces insensibles à l'altitude.....	137
7.3.3. Les espèces sensibles à l'altitude et aux ressources minérales du sol.....	138
7.4. Discussion	140
7.4.1. Variations de profils écologiques avec l'altitude	140
7.4.2. Répartition de l'optimum des espèces vis-à-vis de l'altitude et des ressources minérales du sol.....	142
7.4.3. Influence des autres facteurs sur la fréquence des espèces.....	145
7.5. Conclusion.....	146
8. INFLUENCE DE LA SITUATION GÉOGRAPHIQUE	
8.1. Introduction.....	151
8.2. Matériels et méthodes.....	152
8.2.1. Sensibilité des espèces à l'influence de la situation géographique.....	152
8.2.2. Délimitation des zones géographiques.....	152
8.2.3. Établissement des profils écologiques des espèces vis-à-vis du gradient de nutrition minérale pour chaque zone.....	152
8.3. Résultats.....	152
8.3.1. Recherche des espèces sensibles.....	152
8.3.2. Délimitation des régions biogéographiques	159
8.3.3. Variations de fréquence des espèces dans chaque région	160
8.3.4. Influence de la situation géographique sur la fréquence des espèces vis-à-vis du gradient trophique.....	163
8.4. Discussion	166
8.4.1. Rappel des résultats	166
8.4.2. Recherche des causes de différenciation des trois régions biogéographiques.....	166
8.4.3. Influence de la région sur les profils écologiques des espèces vis-à-vis des ressources minérales du sol	167
8.4.4. Discussion sur la méthode.....	167
8.5. Conclusion.....	168

4ÈME PARTIE
CONTRIBUTION A L'ÉTUDE DU CARACTÈRE BIOINDICATEUR DES
ESPÈCES

9. EXEMPLE DE L'ESTIMATION DU PH D'UN SITE

9.1. Introduction.....	173
9.2. Matériels et méthodes.....	174
9.2.1. Données.....	174
9.2.2. Présentation de l'approche utilisant la similitude floristique entre relevés.....	175
9.2.3. Présentation des approches utilisant les valeurs indicatrices des espèces.....	177
9.2.4. Présentation de l'approche par la régression logistique.....	178
9.2.5. Présentation de l'approche utilisée par un expert.....	180
9.2.6. Évaluation de la qualité des méthodes.....	180
9.3. Résultats.....	180
9.3.1. Prédiction par la similitude floristique entre relevés.....	180
9.3.2. Prédiction par les valeurs indicatrices.....	183
9.3.3. Prédiction par la régression logistique.....	184
9.3.4. Prédiction par un expert.....	185
9.4. Discussion.....	185
9.4.1. Étude du phénomène de similitude floristique entre milieux différents.....	186
9.4.2. Qualité d'estimation du pH par les différentes approches abordées.....	192
9.5. Conclusion.....	194
CONCLUSION GÉNÉRALE.....	197
BIBLIOGRAPHIE.....	203
Summary.....	213
Resumen.....	214
Zusammenfassung.....	215

TABLE DES FIGURES

Figure 1	Relations entre les différents types de variables.	17
Figure 2	Représentation des distributions des profondeurs de plancher des deux premiers horizons.	31
Figure 3	Représentation des distributions des pH eau et pH KCl des deux premiers horizons.	32
Figure 4	Représentation des distributions des cations échangeables mesurés au pH du sol dans les deux premiers horizons.	32
Figure 5	Représentation des distributions de la somme des bases échangeables et de la capacité d'échange cationique dans les deux premiers horizons.	32
Figure 6	Représentation des distributions des taux de saturation dans les deux premiers horizons.	33
Figure 7	Représentation des distributions du carbone, de l'azote, et du C/N dans le premier horizon.	33
Figure 8	Représentation des variables dans le plan 1-2 de l'ACP normée du tableau relevés-variables relatives à la richesse minérale du sol.	34
Figure 9	Distribution des différents types de sols dans les relevés échantillonnés.	35
Figure 10	Distribution des textures de 299 sols de l'échantillonnage.	35
Figure 11	Distribution des fréquences absolues de l'ensemble des espèces dans les 473 relevés de l'échantillonnage.	48
Figure 12	Fréquence moyenne des différentes notes d'abondance dominance pour les 157 espèces étudiées.	50
Figure 13	Différents types de distributions obtenues à l'aide de fonctions de pondération différentes par la méthode de la fenêtre mobile.	53
Figure 14	Différents types de distributions obtenues à l'aide de tailles de fenêtres différentes.	53
Figure 15	Illustration, à l'aide du profil écologique de <i>Stellaria nemorum</i> pour le pH, des problèmes posés par le calcul de la moyenne avec un faible nombre de points.	54
Figure 16	Exemple de deux espèces <i>Prenanthes purpurea</i> et <i>Deschampsia flexuosa</i> présentes sur toute la gamme des pH mais à amplitude écologique différente.	56
Figure 17	Illustration de la difficulté d'utiliser une probabilité d'occurrence seuil pour la définition de l'amplitude écologique.	56

Figure 18	Illustration de la part différente de distribution retenue pour la définition de l'amplitude écologique.	57
Figure 19	Illustration de la difficulté d'utiliser une approche, analogue à celle des mesures de dispersion dans les analyses non paramétriques, pour la définition de l'amplitude écologique.	57
Figure 20	Illustration à l'aide de deux espèces, <i>Prenanthes purpurea</i> (a) et <i>Deschampsia flexuosa</i> (b) des notions d'optimums et d'amplitudes écologiques.	58
Figure 21	Illustration du calcul de l'amplitude écologique d'une espèce unimodale (a) et multimodale (b).	58
Figure 22	Sensibilité de chaque espèce à chaque variable de nutrition minérale.	61
Figure 23	Comparaison des ordinations des espèces par rapport aux différents facteurs.	66
Figure 24	Différence d'amplitude écologique, vis-à-vis du pH eau, entre recouvrements faibles et forts des espèces étudiées.	70
Figure 25	Distribution des optimums des notes de recouvrements fortes et faibles des espèces ordonnées selon leur préférence vis-à-vis du pH.	71
Figure 26	Décalage de l'optimum écologique et variation de l'amplitude écologique entre les notes de recouvrement les plus faibles et les notes les plus fortes des 59 espèces regroupées en trois classes d'espèces indicatrices.	72
Figure 27	Liaison de S et de Al dans les sols et présentation du cadre d'analyse de la fréquence des espèces en fonction de ces deux variables.	79
Figure 28	Exemple théorique d'un diagramme bivarié lorsqu'aucune des deux variables n'a d'influence sur l'espèce étudiée.	80
Figure 29	Exemple théorique d'un diagramme bivarié lorsqu'une seule variable a une influence sur l'espèce étudiée (ici seule A est influente).	81
Figure 30	Exemple théorique d'un diagramme bivarié lorsqu'une seule variable a une influence sur l'espèce étudiée (ici seule B est influente).	81
Figure 31	Exemple théorique d'un diagramme bivarié lorsque les deux variables ont une influence sur l'espèce étudiée.	82
Figure 32	Exemple d'une espèce insensible à S et Al : le sapin (<i>Abies alba</i>).	83
Figure 33	Exemple d'une espèce corrélée négativement à la somme des bases échangeables et indifférente vis-à-vis de l'aluminium : la fougère aigle (<i>Pteridium aquilinum</i>).	83
Figure 34	Exemple d'une espèce sensible à la somme des bases échangeables et indifférente vis-à-vis de l'aluminium : le solidage verge d'or (<i>Solidago virgaurea</i>).	84
Figure 35	Exemple d'une espèce corrélée positivement à la somme des bases échangeables et indifférente vis-à-vis de l'aluminium : la parisette (<i>Paris quadrifolia</i>).	84
Figure 36	Exemple d'une espèce corrélée positivement à l'aluminium échangeable et négativement à S : la Myrtille (<i>Vaccinium myrtillus</i>).	85

Figure 37	Deux exemples d'espèces ayant leur optimum pour Al dans la fenêtre analysée. L'une pour S élevé : l'Adenostyles (<i>Adenostyles alliariae</i>), l'autre pour S faible : la Laïche des bois (<i>Carex pilulifera</i>).	85
Figure 38	Exemple d'espèce corrélée négativement à l'aluminium et à S : la luzule des bois (<i>Luzula sylvatica</i>)	86
Figure 39	Exemple d'une espèce à réponse unimodale pour S et dont la fréquence d'apparition est corrélée négativement à la quantité de Al échangeable : la fougère mâle (<i>Dryopteris filix-mas</i>).	86
Figure 40	Exemple d'une espèce dont la fréquence d'apparition est corrélée négativement à la quantité de Al échangeable du A1 et positivement à la quantité de S : l'Aspérule odorante (<i>Galium odoratum</i>).	87
Figure 41	Moyennes, pour différentes valeurs de S, des fréquences des 34 espèces étudiées en fonction de la quantité d'Al ⁺⁺⁺ échangeable.	90
Figure 42	Fréquence de <i>Poa nemoralis</i> en fonction de la quantité d'aluminium échangeable de l'horizon A1.	91
Figure 43	Évolution de la fréquence d' <i>Atrichum undulatum</i> en fonction de la quantité d'aluminium et de bases échangeables de l'horizon A1.	92
Figure 44	Détermination graphique de la fréquence d'une espèce en fonction de différentes valeurs du rapport S/Al.	93
Figure 45	Variation de la fréquence d' <i>Atrichum undulatum</i> dans les conditions naturelles en fonction du rapport S/Al. Al est constant et trois courbes sont étudiées : Al échangeable dans le A1 = 2 m.e./100g, Al=3 m.e., Al=4 m.e.	93
Figure 46	Variation de la fréquence d' <i>Atrichum undulatum</i> dans les conditions naturelles en fonction du rapport S/Al. S est constant et trois courbes sont étudiées S échangeable dans le A1 = 2 m.e./100g, S=4m.e., S=7m.e.	94
Figure 47	Fréquence d' <i>Atrichum undulatum</i> en fonction de la quantité d'aluminium échangeable dans l'horizon A1 de 399 sols.	95
Figure 48	Évolution de la fréquence de <i>Carpinus betulus</i> en fonction de la quantité d'aluminium et de bases échangeables dans l'horizon A1.	96
Figure 49	Exemple de conditions écologiques pour lesquelles la fréquence de <i>Carpinus betulus</i> varie en fonction de S uniquement, de S/Al ou de Al uniquement.	97
Figure 50	Exemple de deux espèces, d'amplitudes écologiques très différentes, sensibles au rapport S/Al de l'horizon A1.	98
Figure 51	Ordination par rapport à leur amplitude écologique des espèces sensibles à la toxicité aluminique.	100
Figure 52	Représentation des espèces dans le plan 1-2 de l'analyse factorielle des correspondances du tableau floristique en présence-absence.	108
Figure 53	Optimum et amplitude écologique des principales espèces forestières du massif vosgien par rapport à la richesse minérale.	113
Figure 54	Classement des espèces étudiées par M. PENEL (1979) et position de ces espèces dans l'A.C.C..	112

Figure 55	Coordonnées des espèces dans l'A.C.C. en fonction des coefficients N et R établis pour la Suisse.	114
Figure 56	Coordonnées des espèces dans l'A.C.C. en fonction des coefficients N et R établis pour l'Allemagne.	115
Figure 57	Amplitude écologique des classes d'abondance forte et faible des espèces ordonnées suivant le gradient trophique défini par l'A.C.C.	116
Figure 58	Position des classes d'abondance minimale et maximale de chaque espèce sur le gradient trophique défini par l'A.C.C..	117
Figure 59	Quatre exemples d'espèces insensibles au S/T du second horizon. <i>Dryopteris carthusiana</i> est également insensible au S/T du premier horizon, <i>Melampyrum pratense</i> réagit négativement à l'augmentation du S/T du premier horizon, <i>Adenostyles alliariae</i> réagit positivement puis négativement, <i>Circaea lutetiana</i> réagit positivement à l'augmentation du S/T du premier horizon.	125
Figure 60	Exemple de deux espèces dont la fréquence diminue avec l'augmentation du S/T du deuxième horizon : <i>Vaccinium myrtillus</i> et <i>Luzula luzuloides</i> .	126
Figure 61	Exemple de deux espèces dont la fréquence augmente puis diminue avec l'augmentation du S/T du deuxième horizon : <i>Mercurialis perennis</i> et <i>Deschampsia cespitosa</i> ..	127
Figure 62	Exemple d'espèce (<i>Euphorbia amygdaloides</i>) dont la fréquence augmente avec l'augmentation du S/T du premier et du deuxième horizon.	127
Figure 63	Influence du S/T du deuxième horizon sur l'éventail des milieux colonisables par une espèce. Exemple de <i>Brachypodium sylvaticum</i> , neutrophile pour les deux horizons, et de <i>Luzula luzuloides</i> , acidiphile pour les deux horizons.	129
Figure 64	Profil écologique de <i>Melampyrum pratense</i> par rapport au S/T du 1er et du 2ème horizon.	129
Figure 65	Profil écologique de <i>Melampyrum pratense</i> par rapport au S/T du 1er et du 2ème horizon en fixant à 30 % le S/T de l'horizon non étudié.	130
Figure 66	Représentation des relevés en fonction du S/T de leur deux premiers horizons.	130
Figure 67	Exemple de deux espèces insensibles aux ressources minérales du sol. <i>Teucrium scorodonia</i> est insensible à l'altitude, <i>Quercus petraea</i> (stade arboré) est localisé à basse altitude.	136
Figure 68	Exemple de deux espèces insensibles aux ressources minérales du sol. <i>Dryopteris dilatata</i> est plutôt localisé à altitude moyenne, <i>Solidago virgaurea</i> est localisé à altitude élevée.	137
Figure 69	Exemple de trois espèces insensibles à l'altitude <i>Deschampsia flexuosa</i> est plutôt localisée sur les milieux acide, <i>Luzula luzuloides</i> est localisée dans les milieux à richesse minérale faible à moyenne, <i>Plagiomnium undulatum</i> a sa fréquence maximale dans les milieux les plus riches.	137
Figure 70	Exemple d'une espèce sensible à l'altitude et aux ressources minérales du milieu. <i>Pteridium aquilinum</i> est localisée de préférence à altitude faible ou moyenne et dans les milieux acides.	138

Figure 71	Exemple de trois espèces sensibles à l'altitude et aux ressources minérales du sol. Ces trois espèces ont leur optimum pour des milieux à ressources minérales intermédiaires. <i>Luzula pilosa</i> est localisée à faible altitude, <i>Festuca altissima</i> est localisée à altitude moyenne, <i>Rumex arifolius</i> a sa fréquence maximale pour les altitudes les plus élevées.	138-139
Figure 72	Exemple de trois espèces sensibles à l'altitude et aux ressources minérale du sol. Ces trois espèces ont leur optimum pour des milieux à ressources minérales élevées. <i>Hedera helix</i> est localisée à faible altitude, <i>Euphorbia amygdaloides</i> est localisée à altitude moyenne, <i>Dryopteris filix-mas</i> a sa fréquence maximale pour les altitudes les plus élevées.	139
Figure 73	Distribution de <i>Geranium robertianum</i> vis-à-vis d'un gradient synthétique de richesse minérale pour deux altitudes.	140
Figure 74	Distribution de <i>Melica uniflora</i> vis-à-vis d'un gradient synthétique de richesse minérale à différentes altitudes. L'amplitude écologique de cette espèce pour les ressources minérales du sol diminue à proximité de son optimum pour l'altitude.	141
Figure 75	Distribution de <i>Milium effusum</i> vis-à-vis d'un gradient synthétique de richesse minérale à différentes altitudes. La zone de fréquence maximale vis-à-vis des ressources minérales du sol varie avec l'altitude.	141
Figure 76	Distribution de <i>Quercus petraea</i> (arbre) vis-à-vis d'un gradient synthétique de richesse minérale à différentes altitudes. Le Chêne sessile a un optimum trophique marqué pour les milieux acides à altitude élevée.	142
Figure 77	Fréquence de quatre essences au stade arboré en fonction d'un gradient synthétique de richesse minérale du sol et de l'altitude.	145
Figure 78	Représentation des différentes étapes du calcul de la différence entre note réelle et probabilité de présence ; exemple de <i>Lamiastrum galeobdolon</i> .	155-157
Figure 79	Carte de délimitation pour une espèce (<i>Lamiastrum galeobdolon</i>) des différentes zones de différences de fréquence homogènes.	158
Figure 80	Profils écologiques d' <i>Acer pseudoplatanus</i> (régénération) vis-à-vis de la nutrition minérale du sol pour chaque région biogéographique.	164
Figure 81	Profils écologiques de <i>Pleurozium schreberi</i> vis-à-vis de la nutrition minérale du sol pour chaque région biogéographique.	164
Figure 82	Profils écologiques d' <i>Athyrium filix-femina</i> vis-à-vis de la nutrition minérale du sol pour deux régions biogéographiques.	165
Figure 83	Profils écologiques de <i>Festuca altissima</i> vis-à-vis de la nutrition minérale du sol pour deux régions biogéographiques.	165
Figure 84	Démarche générale d'estimation d'une variable environnementale à l'aide du caractère bio-indicateur de la végétation.	176
Figure 85	Probabilité d'occurrence et d'absence pour <i>Anemone nemorosa</i> , <i>Acer pseudoplatanus</i> (arbre) et <i>Betula pendula</i> (arbre).	179
Figure 86	Deux exemples de fonctions P(pH) pour deux relevés réels.	179
Figure 87	Relations entre le pH eau estimé par le nombre d'espèces communes et le pH eau mesuré sur les relevés.	181

Figure 88	Nombre moyen d'espèce communes, estimé par la méthode de la fenêtre mobile, entre un relevé de pH 3,9 et des relevés situés sur toute la gamme de pH.	181
Figure 89	Relations entre le pH eau estimé par le nombre de notes communes et le pH eau mesuré sur les relevés.	182
Figure 90	Relations entre le pH eau estimé par l'indice de Dice et le pH eau mesuré sur les relevés.	183
Figure 91	Présentation des résultats de l'estimation du pH eau d'un lot de 134 relevés par les coefficients d'ELLENBERG.	183
Figure 92	Présentation des résultats de l'estimation du pH eau d'un lot de 134 relevés à l'aide de l'A.C.C.	184
Figure 93	Présentation des résultats de l'estimation du pH eau d'un lot de 134 relevés par la méthode de la moyenne des optimums écologiques des espèces.	184
Figure 94	Présentation des résultats de l'estimation du pH eau d'un lot de 134 relevés par la régression logistique	185
Figure 95	Présentation des résultats de l'estimation du pH eau d'un lot de 134 relevés par un expert.	185
Figure 96	Présentation de la technique de calcul du coefficient de similitude moyen entre classes de pH.	186
Figure 97	Comparaison des résultats des différentes méthodes de prédiction du pH.	193

SOMMAIRE DES TABLEAUX

Tableau 1	Présentation des différentes strates du plan d'échantillonnage et du nombre de relevés minimum devant être réalisé dans chaque strate.	22
Tableau 2	Répartition de l'ensemble des relevés traités dans les différentes strates du plan d'échantillonnage.	31
Tableau 3	Fréquence des abondances, fréquence des occurrences, rang de fréquence des espèces traitées lors des analyses.	36 à 39
Tableau 4	Fréquence des types de peuplements présents dans les 473 relevés.	39
Tableau 5	Intervalle étudié, pour chaque variable de niveau trophique, dans l'étude du comportement nutritionnel des espèces.	54
Tableau 6	Corrélations des variables de nutrition minérale dans le sol.	64
Tableau 7	Amplitudes écologiques moyennes des 157 espèces pour les 15 variables étudiées.	65
Tableau 8	Variation de l'amplitude écologique des espèces pour 3 marqueurs de la richesse minérale du sol.	68
Tableau 9	Optimums moyens des différents groupes d'espèces et différentes variables édaphiques en fonction de l'abondance des espèces.	69
Tableau 10	Liste des espèces étudiées dans le cadre de l'analyse de la toxicité aluminique.	78
Tableau 11	Comparaison des résultats de SVERDRUP et WARFINGE (1986) avec les nôtres. Toutes les espèces abordées dans les deux approches sont mentionnées.	88
Tableau 12	Bilan de l'effet de l'aluminium et de la nutrition minérale (somme des bases échangeables) sur 72 espèces (ou strates) fréquentes sur substrat drainé et sous couvert forestier dans le massif vosgien.	89
Tableau 13	Relations entre la sensibilité des espèces à un paramètre et l'allure des courbes de niveau dans les diagrammes bivariés.	97
Tableau 14	Sensibilité des espèces (sensibles à la toxicité aluminique) aux variations respectives de Al, S/Al et S.	98
Tableau 15	Distribution des relevés dans les différentes strates du plan d'échantillonnage pour l'étude du comportement des espèces vis-à-vis d'un facteur synthétique de la nutrition minérale du sol.	106
Tableau 16	Estimation des coordonnées des relevés sur l'axe trophique de l'A.F.C. par une régression multiple pas à pas.	110
Tableau 17	Classement des espèces suivant leur comportement vis-à-vis des ressources minérales du sol et de l'altitude.	142

Tableau 18	Évaluation du nombre d'espèces de chaque groupe pour trois altitudes et quatre valeurs du gradient synthétique de nutrition minérale. La proportion d'espèces de chaque groupe dans chaque milieu est mentionnée dans la partie droite du tableau.	144
Tableau 19	Visualisation des symboles utilisés pour mettre en évidence des effets régionaux.	159
Tableau 20	Différence moyenne (en %) entre fréquence réelle et fréquence attendue du groupe d'espèces moins répandues que prévu à l'ouest et/ou à l'est du massif vosgien. Les différences de fréquence sont fournies pour chacune des 3 régions individualisées par l'analyse cartographique.	160
Tableau 21	Différence moyenne (en %) entre fréquence réelle et fréquence attendue des autres groupes d'espèces sensibles à la situation géographique. Les différences de fréquence sont fournies pour chacune des 3 régions individualisées par l'analyse cartographique.	163
Tableau 22	Nombre moyen d'espèces communes entre deux relevés, pour chaque couple de classes de pH.	187
Tableau 23	Nombre moyen de notes communes entre deux relevés, pour chaque couple de classes de pH.	187
Tableau 24	Indice de similitude moyen entre 2 relevés, pour chaque couple de classes de pH.	187
Tableau 25	Caractéristiques spécifiques des milieux de pH compris entre 3,1 et 3,8 et des milieux de pH compris entre 3,8 et 4,5.	190
Tableau 26	Présentation des résultats expliquant un plus grand nombre d'espèces communes entre milieux de pH proche de 4 et milieux de pH proche de 3,5 qu'entre milieux de pH proche de 4 et autres milieux de pH proches de 4.	191
Tableau 27	Caractéristiques spécifiques moyennes des groupes de relevés présents sur des sols de pH compris entre 4,5 et 5,2 et sur des sols de pH compris entre 5,2 et 6,3.	191
Tableau 28	Présentation des résultats expliquant un plus grand nombre d'espèces communes entre milieux de pH proche de 5 et milieux de pH proche de 6 qu'entre milieux de pH proche de 5 et autres milieux de pH proche de 5.	192

TABLE DES CARTES

Carte 1	Localisation de la région étudiée.	13
Carte 2	Présentation de la région d'étude.	15
Carte 3	Représentation des strates du plan d'échantillonnage.	23
Carte 4	Représentation des relevés dans les strates du plan d'échantillonnage.	41
Carte 5	Localisation des relevés utilisés pour évaluer l'effet de la situation géographique sur le comportement nutritionnel des espèces.	153
Carte 6	Localisation des régions biogéographiques.	161

SOMMAIRE

VOLUME 2 : ANNEXES

ANNEXE 1 - Distribution des espèces par rapport aux principaux facteurs de la nutrition minérale.....1

• Probabilité de présence des espèces en fonction du pH eau de l'horizon A1.....	3
• Probabilité de présence des espèces en fonction du pH KCl de l'horizon A1	7
• Probabilité de présence des espèces en fonction du Ca ⁺⁺ échangeable de l'horizon A1.....	11
• Probabilité de présence des espèces en fonction du Mg ⁺⁺ échangeable de l'horizon A1.....	15
• Probabilité de présence des espèces en fonction du K ⁺ échangeable de l'horizon A1	19
• Probabilité de présence des espèces en fonction du Fe ⁺⁺ échangeable de l'horizon A1	23
• Probabilité de présence des espèces en fonction du Mn ⁺⁺ échangeable de l'horizon A1.....	27
• Probabilité de présence des espèces en fonction du Al ⁺⁺⁺ échangeable de l'horizon A1	31
• Probabilité de présence des espèces en fonction des protons échangeables de l'horizon A1	35
• Probabilité de présence des espèces en fonction de la somme des bases échangeables de l'horizon A1	39
• Probabilité de présence des espèces en fonction de la CEC de l'horizon A1	43
• Probabilité de présence des espèces en fonction du S/T de l'horizon A1	47
• Probabilité de présence des espèces en fonction du carbone organique total de l'horizon A1.....	51
• Probabilité de présence des espèces en fonction de l'azote organique total de l'horizon A1	55
• Probabilité de présence des espèces en fonction du C/N de l'horizon A1	59

ANNEXE 2 - Ordination des espèces par rapport aux principaux facteurs de la nutrition minérale..... 63

• Ordination des espèces selon le pH eau de l'horizon A1.....	65
• Ordination des espèces selon le pH KCl de l'horizon A1	66
• Ordination des espèces selon la quantité de Ca ⁺⁺ échangeable de l'horizon A1.....	67
• Ordination des espèces selon la quantité de Mg ⁺⁺ échangeable de l'horizon A1.....	68
• Ordination des espèces selon la quantité de K ⁺ échangeable de l'horizon A1	69
• Ordination des espèces selon la quantité de Fe ⁺⁺ échangeable de l'horizon A1	70

• Ordination des espèces selon la quantité de Mn^{++} échangeable de l'horizon A1.....	71
• Ordination des espèces selon la quantité d' Al^{+++} échangeable de l'horizon A1.....	72
• Ordination des espèces selon les protons échangeables de l'horizon A1.....	73
• Ordination des espèces selon la somme des bases échangeables de l'horizon A1.....	74
• Ordination des espèces selon la CEC de l'horizon A1.....	75
• Ordination des espèces selon le S/T de l'horizon A1.....	76
• Ordination des espèces selon la quantité de carbone organique total de l'horizon A1.....	77
• Ordination des espèces selon la quantité d'azote organique total de l'horizon A1.....	78
• Ordination des espèces selon le C/N de l'horizon A1.....	79

ANNEXE 3 - Optimum et amplitude écologiques des espèces par rapport aux principaux facteurs de la nutrition minérale.....	81
--	-----------

ANNEXE 4 - Distribution des espèces vis-à-vis de l'ion Al^{3+} échangeable de l'horizon A1.....	95
---	-----------

ANNEXE 5 - Optimum et amplitude écologiques des espèces vis-à-vis d'un facteur synthétique de la nutrition minérale du sol.....	103
--	------------

ANNEXE 6 - Coefficients significatifs (au seuil de 5 %) des équations de la régression logistique linéaire.....	107
--	------------

INTRODUCTION GÉNÉRALE

La composition floristique du tapis végétal d'une région varie sensiblement d'un site à l'autre. Depuis longtemps, les chercheurs travaillent sur le déterminisme de la distribution des espèces, soit directement en étudiant leur comportement vis-à-vis des divers descripteurs écologiques (approche autécologique), soit indirectement en passant par la définition de communautés végétales (approche synécologique). Les auteurs invoquent généralement trois types de causes pour expliquer cette diversité floristique du tapis végétal : la réponse des espèces aux facteurs environnementaux, les interactions entre espèces (compétition, facilitation...) et les variations dues au hasard telles que la dispersion des graines ou les perturbations de l'environnement (NOY MER et VAN DER MAAREL, 1987). En outre, la réaction de ces cortèges floristiques vis-à-vis de ces trois types de facteurs n'est pas indépendante de leur localisation spatiale et temporelle. Les effets de la concurrence, par exemple, sont différents suivant le statut dynamique de la communauté étudiée (RAMEAU, 1987). D'autre part, dans des territoires différents, les migrations floristiques holocènes ont pu engendrer des stocks floristiques plus ou moins dissemblables.

La plupart des auteurs s'accordent à donner une place prépondérante **aux facteurs environnementaux** pour expliquer les variations de composition floristique des stations présentant le même degré de maturation dynamique. L'étude des relations entre les communautés ou les espèces et les descripteurs du milieu repose sur la saisie simultanée de données floristiques et écologiques sur des placettes de surface déterminée.

Deux grandes séries d'approches sont utilisées pour exploiter les relevés phytoécologiques réalisés. Des **méthodes indirectes** qui lient, a posteriori, les descripteurs du milieu aux résultats obtenus par le traitement statistique des données floristiques et des **méthodes directes** qui étudient la distribution des espèces vis-à-vis de chaque variable environnementale. Ces deux séries d'approches permettent d'**estimer les facteurs responsables des variations de fréquence des espèces**.

L'analyse indirecte des données phytoécologiques est réalisée à l'aide de diverses techniques dont les plus fréquentes sont l'**analyse factorielle des correspondances (AFC)** et l'**analyse en composantes principales (ACP)** (LEGENDRE et LEGENDRE, 1983 ; SAPORTA, 1990). Le traitement des tableaux floristiques par ces techniques permet d'ordonner les relevés et les espèces par rapport à un petit nombre de gradients synthétiques, non corrélés entre eux. Ceux-ci correspondent, par construction, aux gradients majeurs responsables de la diversité de la végétation. La possibilité d'un dépouillement graphique des résultats constitue un gros avantage de ces méthodes. Les relevés ou les espèces peuvent, en effet, être représentés à l'aide de leurs codes pour deux gradients synthétiques sur un système d'axes orthonormés appelé plan factoriel. Le positionnement, a posteriori, des variables écologiques sur ces plans factoriels permet de déterminer les variables les plus pertinentes pour expliquer les variations de la végétation. Cependant, l'absence de lien direct entre les variables environnementales et les variables synthétiques rend l'interprétation de ces dernières délicates. En effet, les gradients issus des analyses sont complexes et constituent souvent une synthèse de plusieurs facteurs écologiques (MERCIER, 1988 ; GEGOUT et HOULLIER, 1993).

Par rapport aux méthodes d'analyse directe, la détermination de l'écologie des espèces à l'aide de l'approche multivariée permet de résoudre les problèmes de redondance entre descripteurs ; par contre, le lien direct entre ceux-ci et les espèces n'est pas assuré.

Plusieurs stratégies, analytiques ou synthétiques, d'analyse directe de l'influence des variables sur les espèces ont été développées.

La première méthode, analytique, est basée sur l'étude de la **distribution des fréquences des espèces vis-à-vis des différentes classes du descripteur écologique étudié**. C'est la méthode des **profils écologiques** développée essentiellement par l'école de Montpellier (DAGET et GODRON, 1982 ; GUILLERM, 1971). Cette approche permet d'étudier précisément le comportement de chaque espèce. Elle a cependant pour inconvénient de ne pas fournir, directement, de résumés numériques faciles à manipuler.

La seconde approche, la **méthode des moyennes pondérées** (ELLENBERG, 1948 *in* LEBRETON *et al.*, 1988a ; CHESSEL et MERCIER, 1993) s'attache à définir, pour chaque espèce, des valeurs caractéristiques de leur distribution vis-à-vis du gradient analysé. Ces indices correspondent le plus souvent

aux notions d'optimum et d'amplitude écologiques des espèces pour les descripteurs étudiés. Ils sont généralement calculés en réalisant la moyenne et l'écart-type des valeurs prises par le descripteur dans les relevés où l'espèce est présente. La moyenne peut être pondérée par l'abondance de l'espèce.

Récemment les relations entre les variables environnementales et les espèces ont été analysées à l'aide de la **régression logistique**. Les modèles de régression mis en oeuvre permettent de prédire la probabilité d'occurrence ou d'absence des espèces le long des gradients étudiés. Ils fournissent également la signification statistique des différents paramètres du modèle. Ils permettent enfin de calculer divers résumés numériques ayant trait à l'optimum et à l'amplitude écologique des espèces (AUSTIN *et al.*, 1984 ; TER BRAAK et LOOMAN, 1986). La régression logistique a pour principal inconvénient d'être basée sur un modèle a priori de réponse des espèces au gradient analysé.

La méthode analytique la plus récente s'oppose à la précédente par son approche complètement descriptive. C'est la **méthode de la fenêtre mobile**. La probabilité de présence d'une espèce, pour une valeur x_j du gradient, est calculée en réalisant la moyenne des occurrences et des absences de l'espèce pour des valeurs x_j proches de x_j . Cette approche semble avoir été très rarement mise en oeuvre en phytoécologie (WORTON B.J., 1989 ; YEE T.W. et MITCHELL N.D., 1991). Elle présente cependant l'intérêt d'offrir des courbes de probabilité d'occurrence continues, réalisées avec un minimum d'hypothèses préalables sur la distribution des espèces.

Le nombre de variables de milieu influant sur la végétation, la liaison entre ces variables et la difficulté de hiérarchiser leur importance constituent les principaux inconvénients des méthodes analytiques directes d'étude des relations entre les espèces et les variables du milieu.

Deux approches synthétiques principales permettent l'analyse des liens entre les espèces et les données écologiques. La plus ancienne correspond à l'AFC du tableau des fréquences absolues des espèces dans les modalités d'un certain nombre de variables écologiques (ROMANE, 1972). L'impossibilité de représenter les relevés, qui ont permis de calculer les fréquences des espèces, représente l'inconvénient majeur de cette approche.

Une méthode récente d'analyse, l'**analyse canonique des correspondances** ou ACC est une approche multivariée qui traite simultanément les relevés, les espèces et les variables écologiques (TER BRAAK, 1986 et 1987 ; CHESSEL *et al.*, 1987 ; LEBRETON *et al.*, 1988a et 1988b). Elle permet, comme en AFC, de résumer le tableau floristique par quelques variables synthétiques non corrélées entre elles. Mais, à la différence des analyses multivariées classiques, les codes des relevés sont des combinaisons linéaires des variables de milieu. Le lien entre variables floristiques et variables écologiques est donc assuré comme dans les autres analyses directes.

La relation entre les espèces et leur milieu, observée par l'intermédiaire des analyses multivariées classiques met en évidence l'**importance des facteurs édaphiques** pour expliquer la diversité de la végétation. Plus particulièrement, les études portant sur les milieux forestiers dégagent l'influence de deux grands types de facteurs : les **facteurs hydriques** (BARKHAM et NORRIS, 1970 ; BECKER, 1973) et les **facteurs nutritionnels** (JOHNSON et RISSER, 1972 ; KEITH et SANDERS, 1990).

Les **relations entre la végétation et les nutriments** pris individuellement sont fréquemment analysées. Les variables étudiées sont les bases échangeables de l'horizon A1, les ions liés à l'acidité d'échange, les variables décrivant la nutrition azotée ou phosphorée, et enfin diverses variables plus synthétiques comme le pH ou le type d'humus. L'analyse individuelle de l'effet de ces variables sur les espèces a notamment permis d'établir l'effet toxique de l'aluminium (HEINRICHFREISE, 1981 ; SVERDRUP et WARFVINGE, 1993). Cependant, dans la nature, la corrélation étroite entre la plupart des variables complique l'interprétation des résultats. Cette corrélation est responsable de la difficulté d'évaluer dans les conditions naturelles l'effet réel des éléments toxiques. D'autre part, l'analyse des relations entre les variables de richesse minérale et les espèces est souvent partielle et ne concerne que quelques variables ou quelques espèces. Il est alors impossible d'avoir une vue générale de la distribution de l'ensemble des espèces vis-à-vis des nombreux facteurs relatifs à la nutrition minérale.

L'influence des ressources minérales sur la végétation peut d'autre part être abordée en regroupant certaines variables en descripteurs plus synthétiques. Généralement deux descripteurs sont créés : l'un combine les cations échangeables de façon à refléter l'équilibre entre la richesse en bases et la quantité d'ions de l'acidité d'échange et l'autre est un indicateur de la nutrition azotée. Plusieurs ouvrages qui fournissent des valeurs indicatrices pour les espèces dans divers pays européens adoptent cette démarche (ELLENBERG *et al.*, 1991 ; LANDOLT, 1977).

Enfin, la totalité des ressources minérales du sol peut être représentée par un descripteur global (RAMEAU, 1989 et 1993). La variable mesurable à laquelle correspond ce descripteur est presque toujours synthétique comme le type d'humus (LE TACON et TIMBAL, 1973 ; FROMENT *et al.*, 1970), le pH (DETHIOUX *et al.*, 1983), le taux de saturation ou d'autres rapports qui représentent les potentialités nutritionnelles du sol (DUCHAUFOR, 1989 ; VERGER, 1989). Cependant, l'efficacité de ces descripteurs pour rendre compte de l'influence de la richesse minérale sur le comportement des espèces a rarement été évaluée.

Qu'elles soient analytiques ou synthétiques, la plupart des études, qui abordent l'analyse du comportement nutritionnel des espèces, mettent en évidence plusieurs difficultés. L'influence de la richesse minérale des horizons de profondeur constitue l'une d'entre elles. En effet, les variables trophiques prises en compte sont fréquemment mesurées dans l'horizon organo-minéral A1. L'effet des variations de richesse minérale en profondeur est donc le plus souvent négligé.

L'action des grands facteurs du milieu sur le comportement nutritionnel des espèces est généralement délaissée. En France, seules les études de MANDIN (1990) et de LE TACON et TIMBAL (1972) ont abordé l'influence de descripteurs environnementaux sur le profil écologique de certaines espèces vis-à-vis des ressources minérales du sol.

L'effet de la richesse minérale sur les variations d'abondance des espèces est un autre problème souvent étudié. La difficulté de l'analyse statistique de l'abondance des espèces est probablement responsable de cet état de fait.

Enfin, la prédiction des variables à l'aide du caractère bio-indicateur des espèces est rarement abordée en tant que telle par les phytoécologues. Il est pourtant sous-jacent à tous les travaux qui traitent du caractère "indicateur" des espèces.

L'objectif de cette thèse est l'analyse descriptive du comportement des espèces vis-à-vis des ressources minérales du sol. Ce travail, réalisé sur le massif vosgien, est limité aux formations forestières fermées situées sur substrats siliceux (magmatique ou gréseux) et en conditions de sol drainé. Le traitement de ce sujet s'appuie sur de nombreux relevés (473) destinés à conférer aux résultats une réelle validité. Le grand nombre de données permet de généraliser et de compléter les résultats obtenus dans les Vosges sur le même sujet par PENEL (1979) et VALDENAIRE (1979). Les thèmes traités abordent différentes problématiques soulevées par les travaux réalisés sur ce sujet.

Le but central est de connaître le **comportement de toutes les espèces fréquentes dans le massif vis-à-vis des principales variables relatives à la richesse minérale du sol : bases échangeables, cations de l'acidité d'échange, taux de saturation, pH, carbone, azote et C/N.** L'influence des ressources minérales sur l'abondance des espèces est étudiée grâce à l'élaboration de profils écologiques prenant en compte les différentes classes d'abondance des espèces.

En plus de la distribution, le propos de ce travail est de déterminer des **valeurs caractéristiques de l'optimum et de l'amplitude écologique des espèces.** Ces données ne semblent pas avoir été recueillies dans des études françaises. Elles doivent permettre de connaître les espèces indicatrices et les variables influentes.

L'observation de l'**effet réel de l'ion aluminium** dans les conditions forestières est également abordée. Elle est basée sur la prise en compte simultanée des quantités de bases et d'aluminium présentes dans le sol. Elle vient compléter les nombreuses recherches réalisées, essentiellement en laboratoire, liées à la toxicité aluminique (ANDERSSON, 1988 ; SVERDRUP et WARFVINGE, 1993).

La similitude des effets des différents nutriments est étudiée. Le but est de déterminer si la nutrition minérale peut être synthétisée à l'aide d'un **seul descripteur trophique**. A la suite de ces travaux, l'efficacité de différents descripteurs synthétiques pour représenter l'ensemble des ressources minérales est mesurée.

L'évaluation de **l'influence de descripteurs importants du milieu sur le comportement nutritionnel des espèces** constitue un autre objectif essentiel de ce travail. Les descripteurs étudiés sont la richesse minérale du deuxième horizon et l'altitude. Cette analyse vient combler une lacune laissée par les études menées dans le nord-est de la France.

La possibilité de **prédiction des variables à l'aide du caractère bio-indicateur des espèces** est le dernier thème abordé. Trois objectifs sont recherchés : introduire des nouvelles méthodes de prédiction, comparer et discuter les résultats des différentes méthodes disponibles pour prédire la valeur d'un descripteur et enfin, évaluer la fiabilité générale de l'ensemble des méthodes présentées.

Du point de vue méthodologique, les techniques de traitement des données utilisées varient selon les sujets abordés. La problématique, dans la plupart des cas, s'attache à définir les relations entre chaque espèce et une ou deux variables du milieu. Elle relève donc de l'analyse directe des gradients écologiques. L'outil, qui semble le plus performant pour décrire, sans a priori, le comportement des espèces vis-à-vis de la richesse minérale, est la **méthode de la fenêtre mobile**. Celle-ci permet de calculer et de représenter graphiquement la probabilité d'apparition des espèces pour une ou deux variables environnementales. Cependant, la méthode de la fenêtre mobile ne fournit pas directement de résumés numériques. C'est pourquoi, des indices caractérisant l'optimum et l'amplitude écologique des espèces sont recherchés.

La plupart des autres méthodes, concernant l'analyse directe ou indirecte des gradients écologiques, sont utilisées pour résoudre des problèmes particuliers. Les analyses multivariées classiques -AFC et ACP- sont employées dans certains traitements préparatoires pour fournir une représentation et des indices synthétiques des données floristiques et écologiques. L'ACC est utilisée pour définir un indice synthétique de richesse minérale. Avec la régression logistique, elle est également employée comme méthode de prédiction d'une variable environnementale.

Les différents axes de recherches abordés sont structurés de la façon suivante.

Dans une première partie nous définissons la région d'étude, les variables retenues et la stratégie d'échantillonnage employée. La description des caractéristiques des 473 relevés analysés est ensuite mentionnée. Les données utilisées proviennent de deux origines : origine bibliographique pour 285 relevés et relevés personnels (188) réalisés de manière à compléter un plan d'échantillonnage stratifié. Les relevés d'auteurs sont issus des travaux de BONNEAU et LANDMANN (1988), DRAPIER (1983), GIROMPAIRE (1986), OBERTI (1990) et PENEL (1979).

Le comportement des espèces vis-à-vis des **ressources minérales de l'horizon A1** est étudié dans la deuxième partie. La distribution des espèces vis-à-vis de chacune des 15 variables nutritionnelles est d'abord analysée. L'examen plus global de l'influence simultanée des bases échangeables et de l'aluminium sur le comportement des espèces est ensuite abordé. L'étude de la réaction des plantes à un descripteur synthétique de la richesse minérale complète cette section.

Dans la troisième partie, nous analysons **l'influence de quelques grands paramètres du milieu sur le comportement nutritionnel des espèces**. L'effet des facteurs édaphiques est abordé par l'étude de la **richesse minérale du deuxième horizon**. L'influence des effets climatiques est évalué par la prise en compte de l'**altitude** et de la **situation géographique des relevés**.

La dernière partie aborde la question du **caractère indicateur des espèces**. Par ses prolongements pratiques indéniables, elle constitue l'aboutissement logique de notre travail.

1ÈRE PARTIE

MATÉRIELS ET MÉTHODES

**1. CADRE DE L'ÉTUDE ET STRATÉGIE
D'ÉCHANTILLONNAGE**

1.1. LA RÉGION ÉTUDIÉE

1.1.1. Présentation

La région concernée par cette étude est le massif Vosgien situé dans le nord-est de la France (cartes 1 et 2). Ce massif, allongé dans le sens nord-sud, présente une forte dissymétrie entre le versant lorrain étendu, aux pentes douces et le versant alsacien de superficie plus réduite et aux pentes abruptes. De nombreuses études ont abordé les principales caractéristiques écologiques du massif. C'est pourquoi, nous ne retiendrons ici que les traits fondamentaux, importants pour la végétation. Nous renvoyons le lecteur à la bibliographie signalée pour un éventuel approfondissement des domaines abordés.

Les précipitations annuelles moyennes varient de 1000 mm environ au pied du versant lorrain pour atteindre 2000 mm sur les sommets du sud du massif et tomber à 600 mm à la base orientale du massif. (CACHAN, 1974).

Les températures moyennes annuelles varient de 9° C à 350 m à 4° C sur les sommets les plus élevés du massif. L'isotherme 7° C est situé à 700 m en moyenne sur les ubacs et au fond des vallées. Il passe à 850 m en moyenne sur les adrets (Cartes climatiques détaillées de Strasbourg 1983 et de Mulhouse 1988). Le nombre de mois "froids" ($T < 7^{\circ}\text{C}$) varie de 4 à 8 dans la région (les mois de novembre à février sont systématiquement concernés).

Sur le plan géologique, le massif Vosgien peut être subdivisé en deux grands ensembles : les Vosges gréseuses et les Vosges hercyniennes cristallines.

Les Vosges gréseuses correspondent à des couvertures sédimentaires déposées au permien et au trias inférieur. Elles occupent de vastes surfaces à l'ouest et au nord du massif. Elles sont constituées de grès de couleur rose le plus souvent et de granulométrie variable. Plusieurs niveaux forment ce substrat géologique (PERRIAUX, 1961) : les grès permien, les plus anciens, précèdent généralement une couche de grès Vosgien très épaisse (sa puissance peut dépasser 300 m) ; celle-ci s'étend sur de vastes surfaces au nord du massif. Le grès Vosgien est surmonté du conglomérat principal silicifié et très résistant à l'érosion. Il occupe la partie supérieure de nombreux sommets auxquels il confère un aspect tabulaire marqué. Les grès du Buntsandstein supérieur (grès intermédiaires et grès à Voltzia) sont fréquents au sud-ouest et à l'ouest du massif. Ils sont parfois recouverts de grès coquilliers déposés au Muschelkalk inférieur.

Trois grandes régions sont individualisées dans les Vosges hercyniennes (VON ELLER, 1984). Les Vosges cristallines du nord s'étendent à proximité de la ville de Schirmeck. Les substrats sont composés de granites, de diorites et de formations volcaniques d'âge silurien ou carbonifère. Les Vosges moyennes sont situées entre les latitudes de Saint-Dié et de Gérardmer. Les substrats géologiques sont formés de roches métamorphiques (gneiss, migmatites) qui alternent avec des granites et des syénites. Les Vosges méridionales sont occupées par des terrains carbonifères et granitiques.

Les sols les plus développés dans le massif appartiennent aux classes des sols brunifiés et des sols podzolisés (BONNEAU *et al.*, 1978 ; SOUCHIER, 1971).

Les sols à tendance podzolique sont plutôt localisés dans les Hautes-Vosges où ils sont souvent (GUILLET, 1974) humifères. Ils sont également fréquents sur les substrats géologiques acides tels que le grès Vosgien ou les positions topographiques de haut de pente.

Les sols bruns sont localisés de préférence à faible altitude sur substrat peu acide (grès intermédiaires et grès à Voltzia) ou en position topographique de bas de pente.

La végétation est caractérisée par un étagement altitudinal classique, avec plusieurs grands types de climax climatiques forestiers successifs.

Trois grands étages bioclimatiques sont distingués (DION, 1979 ; ISSLER, 1937 ; RAMEAU, 1985 ; RAMEAU *et al.*, 1988 et 1993 ; TIMBAL, 1979). L'étage collinéen occupe toute la partie basse du massif, jusqu'à 400 m d'altitude environ. C'est le domaine des hêtraies chênaies. L'étage montagnard s'étend de 400 à 1100 m. Il est divisé en trois horizons : le montagnard inférieur dominé par le Hêtre, le montagnard moyen occupé essentiellement par la sapinière hêtraie, et le montagnard supérieur dominé à nouveau par le hêtre. L'étage subalpin commence par la hêtraie à érables et se termine par des landes et des pelouses.

Les climax climaciques montrent de multiples variations de leur cortège floristique, occasionnées par diverses variables :

- la modification de la richesse minérale du sol avec des variantes acidiphiles (à *Deschampsia flexuosa*, *Vaccinium myrtillus*, *Luzula luzuloides*...) opposées aux variantes acidiclinales (à *Milium effusum*, *Festuca altissima* ...) ou neutrophiles (à *Mercurialis perennis*, *Brachypodium sylvaticum*...);
- les régimes hydriques des sols ;
- les situations topographiques plus ou moins confinées...

Parfois, les climax climaciques ne peuvent se réaliser du fait de l'existence de blocages liés à des conditions stationnelles marginales. On observe alors des aulnaies marécageuses et des aulnaies frênaies sur certains sols humides, des érablières frênaies et ormaies sur des versants couverts d'éboulis, des pessières sur blocs ou tourbe ou des formations à pin sylvestre sur sols superficiels acides.

1.1.2. Délimitation précise de la région d'étude

Plusieurs critères ont été étudiés pour délimiter avec précision la région d'étude. Les limites basées sur la géologie, qui permettent d'avoir une région d'étude continue, ont été jugées plus pertinentes que celles établies à partir de considérations altitudinales. C'est pourquoi les limites ont été définies de façon à respecter une certaine homogénéité géologique, géomorphologique et géographique.

Pour ces raisons, la borne géologique des grès coquilliers du Muschelkalk inférieur a été fixée. Toutes les zones situées sur des substrats plus récents, donc marneux ou calcaires, sont exclues de l'étude.

Il en résulte que seules les surfaces à substrat magmatique ou gréseux offrant un relief marqué sont étudiées. Spatialement cette zone d'étude est continue (cartes 2 et 3).

En fait, deux problèmes se sont posés dans le choix des limites de la région d'étude. Le premier repose sur la prise en compte ou non des formations gréseuses d'origine marine (enrichies en calcium et magnésium) constituées par une partie des grès à *Voltzia* ainsi que par les grès coquilliers (PERRIAUX J., 1961). La différenciation difficile voire impossible des grès terrestres et des grès marins sur le terrain et sur certaines cartes géologiques (voir par exemple la carte géologique d'Épinal, 1988) a permis de trancher en faveur de la prise en compte de tous les grès quelle que soit leur origine.

Le second problème est la limite nord de la zone d'étude : en effet, les substrats cristallins sont continus de Belfort au sud jusqu'au delà de la frontière allemande au nord. Une certaine homogénéité phytogéographique et climatique a conduit à fixer la limite nord au niveau du plus fort rétrécissement du massif, c'est à dire au niveau de Saverne. Toute la région dite des Vosges du nord est donc exclue du contexte de l'étude.

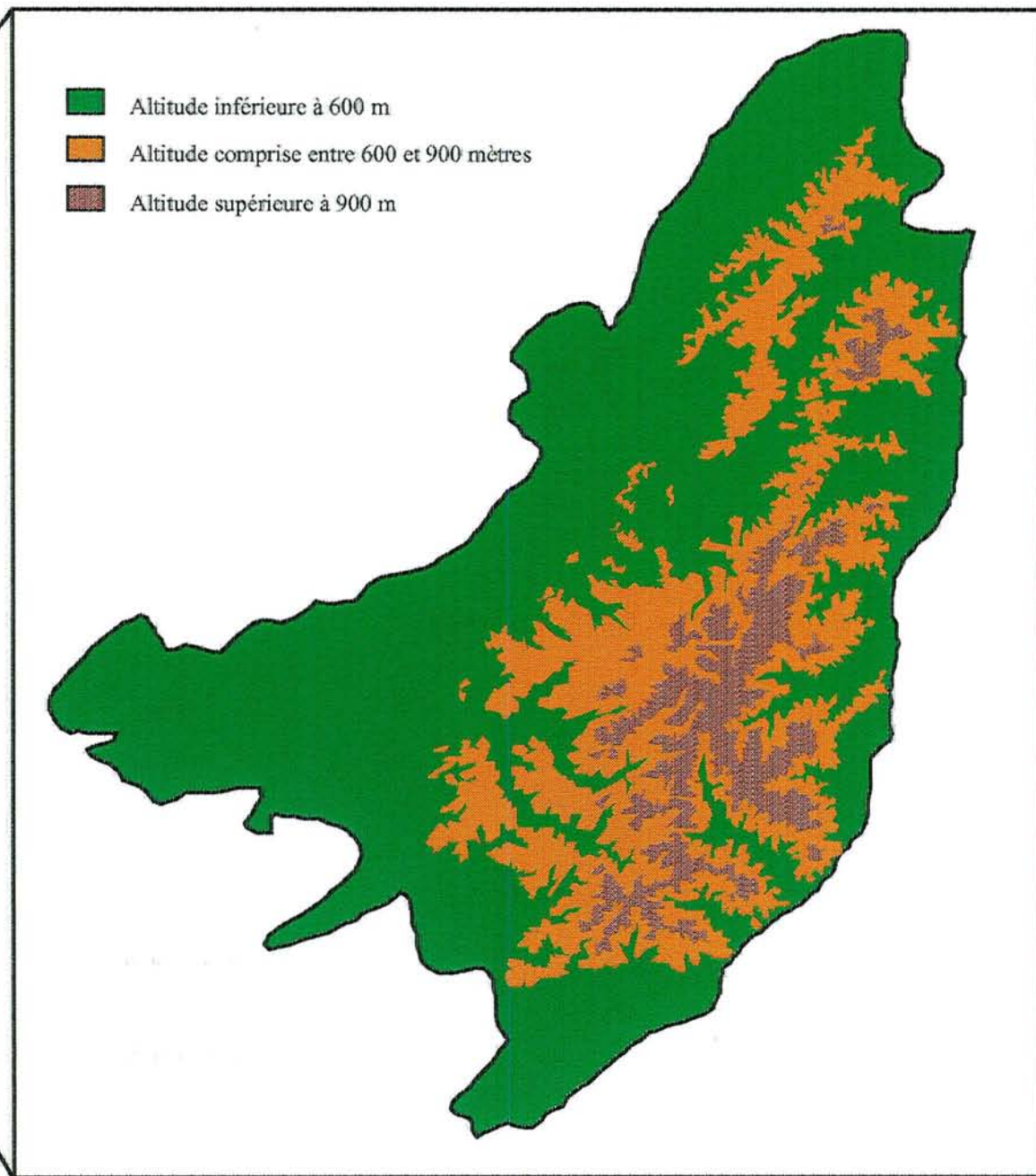
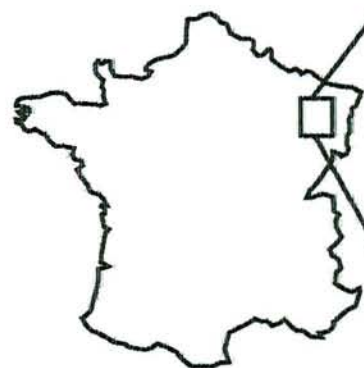
1.2. L'OBJET ÉTUDIÉ : LA COMMUNAUTÉ VÉGÉTALE

La réalité spatiale est perçue, dans cette étude, comme une mosaïque de communautés végétales. Une communauté végétale est homogène dans sa composition floristique et dans sa structure physiognomique. Elle est établie sur une surface relativement uniforme dans ses conditions physique et biologique (mésoclimat, topographie, sol, forme d'humus) (à partir de DELPÉCH *et al.*, 1985). Parmi l'ensemble des communautés végétales du massif, certaines sont sélectionnées suivant les modalités définies par le plan d'échantillonnage (voir chapitres suivants). A l'intérieur de chacune de ces communautés, une placette de surface proche de 400 m², représentative de la communauté et de son compartiment stationnel, est délimitée. Le relevé phytoécologique, dans lequel sont mesurées les variables floristiques et écologiques étudiées, est réalisé au sein de cette placette.

1.3. LES VARIABLES ÉTUDIÉES

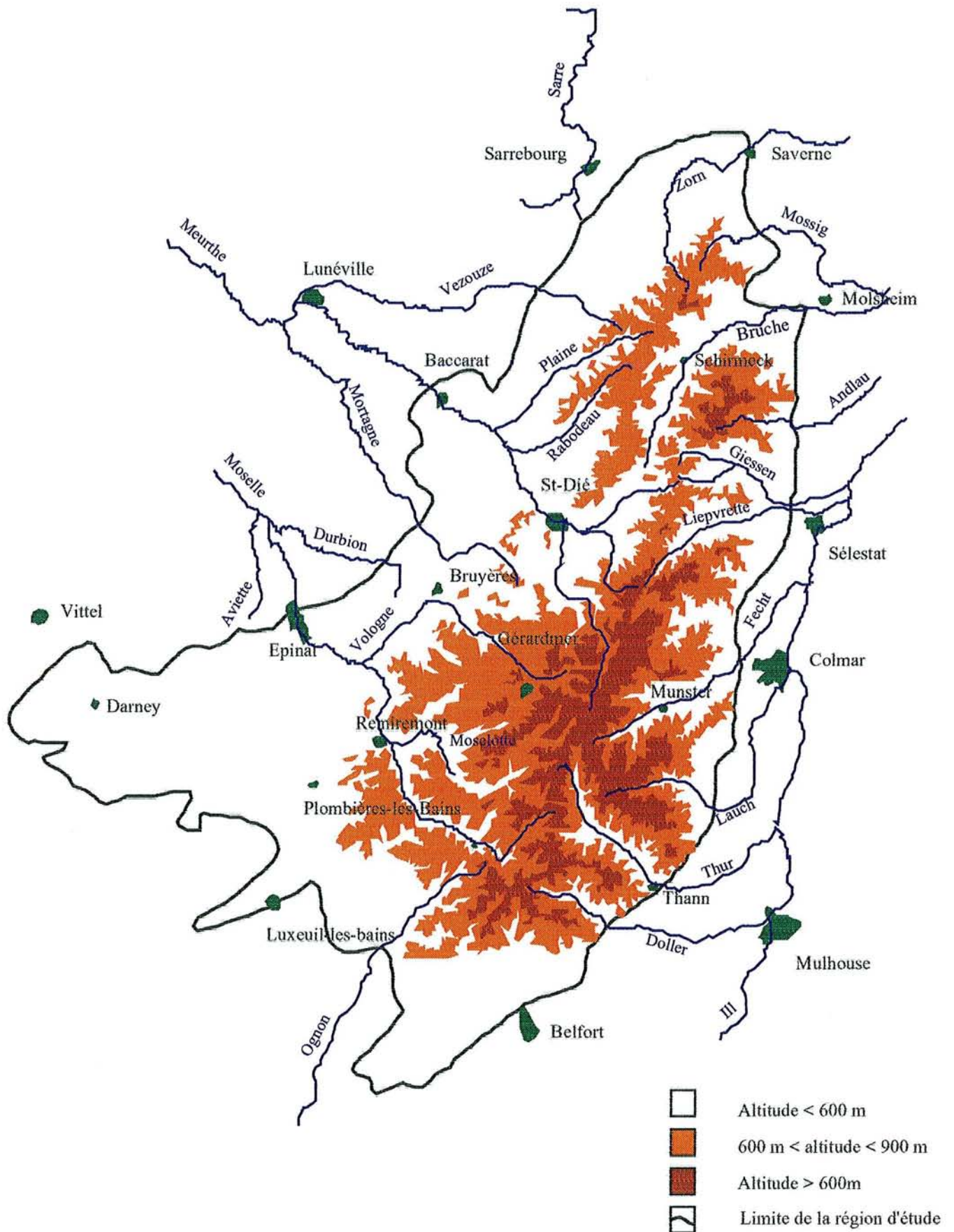
La réalisation du relevé phytoécologique permet de déterminer les valeurs prises par un certain nombre de variables floristiques et écologiques. Les variables floristiques sont les présences-absences et les notes d'abondance dominance des différentes espèces. Les variables écologiques concernent la description du milieu et les caractéristiques minérales du sol

Carte 1 : Localisation de la région étudiée



CARTE 2 : PRÉSENTATION DE LA RÉGION D'ÉTUDE

ECHELLE : 1 / 750 000



1.3.1. Le statut des variables

Du point de vue du traitement des données, les variables floristiques constituent les **variables dites dépendantes**. Les variables écologiques en général et les variables nutritionnelles en particulier forment les **variables dites indépendantes**. Les variables dépendantes sont **biotiques** : relatives à l'abondance des espèces dans les communautés végétales. Les variables indépendantes sont le plus souvent **abiotiques** : ce sont les variables du milieu.

Les relations entre les deux types de variables sont schématisées dans la figure 1.

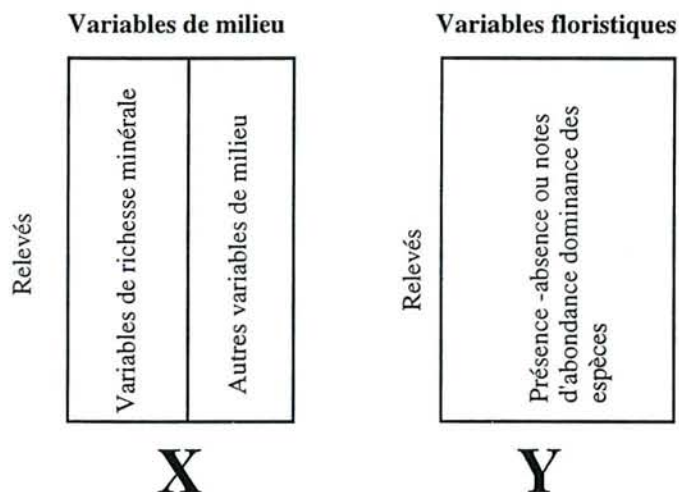


Figure 1 : Relations entre les différents types de variables.

La liaison entre ces deux types de variables est toujours analysée dans le cadre d'un même relevé phytocéologique.

1.3.2. Les variables floristiques

Les variables dépendantes correspondent à toutes les espèces rencontrées dans le cadre de l'étude. Pour les essences forestières, deux stades de croissance sont individualisés et constituent deux variables distinctes dans les diverses analyses avec chacune une note propre d'abondance dominance. La première strate varie de 0 à 8 m environ (GODRON *et al.*, 1968), la seconde regroupe les individus de plus de 8m.

1.3.3. Les variables caractérisant la richesse minérale.

- Les variables étudiées ont fait l'objet d'analyses en laboratoire. Il s'agit des éléments minéraux échangeables mesurés au pH du sol (Ca, Mg, K, Fe, Mn, Al, H), des pH eau et KCl, de l'azote total, du carbone total et des paramètres dérivés calculés : somme des bases échangeables (S), capacité d'échange cationique (CEC ou T), taux de saturation (S/T) et rapport C/N. Ces variables sont mesurées couramment dans les laboratoires de pédologie. Leur choix découle du fait qu'elles ont été utilisées par la plupart des auteurs ayant travaillé dans la région et dont les données ont été employées dans ce travail.

Les différents éléments mesurés ont des rôles différents dans les sols.

La quantité des différents cations échangeables, présente dans le sol, détermine la richesse minérale disponible pour les plantes. Les valeurs mesurées sont sensées être proportionnelles à la concentration des éléments minéraux présents sur le complexe adsorbant du sol. Ces valeurs représentent donc une image des réserves en cations disponibles pour la plante. L'analyse de ces éléments est réalisée au pH du sol (*cf.* le chapitre 1.5.2).

L'azote et le carbone mesurés correspondent à des éléments totaux. En principe, les quantités mesurées ne sont pas en relation avec l'azote ou le carbone disponibles pour la plante. Le principal intérêt de ces

variables réside dans le rapport C/N, bon indicateur du fonctionnement biologique général des sols (DUCHAUFOR, 1977 ; BONNEAU, 1981).

Les pH eau et KCl permettent d'évaluer l'acidité du sol, facteur important dans l'activité biologique et dans les échanges ioniques sol-racine.

Certains éléments importants pour la plante, n'ont pu être mesurés. Il s'agit, pour les macro-éléments, du soufre et du phosphore qui représentent une minéralomasse de 0,1 à 0,5% de la matière sèche végétale (HELLER, 1989). Les oligo-éléments non mesurés sont le zinc et le cuivre qui représentent environ 10⁻⁵ % de la matière sèche végétale.

• Une variable morphologique synthétique, le **type d'humus**, est également utilisée. Son intérêt réside dans son caractère intégrateur du fonctionnement biologique du sol et dans la possibilité de sa définition directe sur le terrain par ses caractères morphologiques. Dans ce travail, la nomenclature et les définitions des types d'humus utilisées reposent sur le travail de BRUN (1978). Six types d'humus sont retenus. Ce sont les mull eutrophes associés aux mull colluviaux, les mull mésotrophes, les mull acides, les mull moder, les moder et les dysmoder associés aux mor.

1.3.4. Les autres variables de milieu

En plus des variables relatives à la richesse minérale, les principales variables du milieu susceptibles d'influer sur la végétation ont été relevées.

Certaines variables sont saisies sous forme quantitative : il s'agit de l'**altitude** du relevé (mètres), de son **exposition** (grades) et des **coordonnées géographiques** (relevées à partir du système Lambert zone 2 étendu). Pour ces coordonnées, la précision est d'ordre kilométrique pour certains relevés issus de la bibliographie (BONNEAU et LANDMANN, 1988 ; PENEL, 1979 ; OBERTI, 1990), hectométrique pour les relevés personnels établis dans le cadre de cette thèse, pour ceux de DRAPIER (1983) et ceux de GIROMPAIRE (1986).

Les autres variables, qualitatives, sont les suivantes :

• **l'engorgement** du sol : deux modalités sont choisies : "sols drainés" ou "autres situations" (voir le § sur le plan d'échantillonnage) ;

• **le couvert végétal** : deux modalités sont définies : "couvert fermé et peuplement adulte ou subadulte" ou "autres situations" (voir le § sur le plan d'échantillonnage) ;

• **la topographie** ; neuf modalités sont définies : zone plane, dépression, sommet, haut de versant, versant rectiligne, replat sur versant, bas de versant, vallon sec, vallée. Pour cette variable, les différentes données bibliographiques ont été reventilées au mieux dans ces catégories ;

• **le matériau parental** défini à partir de la carte géologique et sur observation de la base du profil pédologique ;

• **le type pédogénétique de sol** : sol brun, sol brun ocreux, sol ocre podzologique, sol podzologique, podzol, sol brun lessivé, ranker, sol brun colluvial et sol colluvial ;

• **un descripteur synthétique de réserve en eau du sol** est déterminé à partir de la topographie et du type de sol. Il présente quatre modalités : déficit pour les sommets et haut de pente, équilibre pour les zones planes et les versants, apport pour les concavités sans colluvionnement, apports élevés pour les concavités avec sol colluviaux ;

• **l'essence ou les essences dominantes** :

Les notes d'abondance-dominance de chaque essence sont remplacées par leur recouvrement moyen : 5 : 87,5%, 4 : 62,5%, 3 : 37,5%, 2 : 15%, 1 et + : 2,5% ;

- pour un relevé, la somme des recouvrements de toutes les espèces arborescentes présentes est calculé ; elle fournit le recouvrement total qui peut excéder 100% ;

- une essence est considérée comme dominante si son recouvrement est supérieur aux 2/3 du recouvrement total. Les essences qui présentent cette situation sont : *Abies alba*, *Fagus sylvatica*, *Quercus petraea*, *Picea abies*, *Acer pseudoplatanus*, *Pinus sylvestris*, *Carpinus betulus*, *Fraxinus excelsior* ;
- deux ou trois essences sont considérées comme codominantes si d'une part le recouvrement de chacune oscille entre 1/3 et 2/3 du couvert total, et d'autre part si chacune des autres espèces présentes ne dépasse pas 10 % du recouvrement total. Les combinaisons rencontrées sont : *Abies alba-Fagus sylvatica*, *Abies alba-Fagus sylvatica-Picea Abies*, *Abies alba-Picea Abies*, *Acer pseudoplatanus-Fagus sylvatica*, *Acer pseudoplatanus-Fraxinus excelsior*, *Carpinus betulus-Quercus petraea*, *Carpinus betulus-Quercus robur*, *Fagus sylvatica-Quercus petraea*, *Fagus sylvatica-Quercus petraea-Carpinus betulus*, *Quercus petraea-Pinus sylvestris*.

Ces deux règles permettent de classer plus de 90 % des relevés.

Les relevés non classés ou ceux qui présentent des types de peuplement non retrouvés dans d'autres relevés sont regroupés en catégories : feuillus divers, feuillus résineux divers, résineux divers.

En conclusion, la plupart des variables a priori importantes pour la végétation ou la richesse minérale du sol sont mesurées.

1.4. STRATÉGIE D'ÉCHANTILLONNAGE

1.4.1. Objectifs de l'étude et choix d'un plan d'échantillonnage

La stratégie d'échantillonnage est élaborée de façon à :

- répondre aux objectifs de l'étude, c'est-à-dire observer la relation richesse minérale-végétation et déterminer l'effet des principaux descripteurs du milieu sur cette relation ;
- contrôler les effets des principales variables à l'origine de la diversité de la végétation afin d'éviter les biais.

Ces objectifs conduisent à échantillonner les communautés végétales suivant un plan d'échantillonnage stratifié. Ce plan permet de maximiser la variance des variables étudiées pour analyser l'effet de leurs variations sur les communautés végétales (SCHERRER, 1983). D'autre part, un plan judicieusement choisi permet également de limiter les biais en contrôlant les autres variables importantes influant sur les communautés végétales (SCHREUDER et THOMAS, 1991).

Après le choix d'un plan d'échantillonnage, plusieurs étapes sont nécessaires avant d'effectuer la récolte des données sur le terrain. La première étape correspond à la construction des strates. Cette construction repose sur la détermination des variables à étudier, sur leur stratification et sur la méthode de contrôle des autres variables influant sur les communautés végétales. La seconde étape consiste à définir le nombre de relevés à effectuer dans chacune des strates d'échantillonnage. La dernière étape doit aboutir au choix du plan d'échantillonnage retenu pour effectuer les relevés à l'intérieur des strates.

1.4.2. Elaboration du plan d'échantillonnage

L'objectif de cette thèse est d'étudier la relation flore-ressources minérales du sol et l'effet, sur cette relation, des autres variables du milieu modifiant fortement la répartition de la végétation. Les variables étudiées qui doivent être stratifiées sont d'une part, les ressources minérales du sol et d'autre part les principales autres variables influant sur la végétation. La détermination des variables importantes pour la végétation constitue donc un préalable indispensable à toute stratification.

1.4.2.1. Détermination des variables importantes pour la végétation

Étude bibliographique régionale

Plusieurs études régionales consacrées à la définition de types de stations forestières comportent une utilisation des analyses multivariées pour le traitement des données phytoécologiques. Toutes ces analyses révèlent les mêmes variables responsables de la diversité floristique :

- le niveau trophique du sol (HUBERT, 1986 ; OBERTI, 1987 ; PIGUET, 1987 ; DRAPIER, 1988 ; GEGOUT, 1989) ;
- les caractéristiques hydriques du sol (PIGUET, 1987 ; DRAPIER, 1988 ; GEGOUT, 1989)

- l'altitude (PIGUET, 1987 ; OBERTI, 1987) comme indicateur des variations de gradient thermique et de bilan hydrique.

Il faut souligner que toutes ces études ont porté sur des peuplements forestiers fermés et globalement mûrs (taillis-sous-futaie vieillis ou futaies d'un certain âge). L'influence du degré d'évolution dynamique des peuplements sur les cortèges floristiques est volontairement éliminée. Il est évident que si l'échantillonnage prend en compte divers stades dynamiques, ce descripteur intervient de façon prépondérante dans l'interprétation de la diversité floristique (MONTPIED, 1983).

Une fois tenu compte de ces variables essentielles, il semble que le type de roche (grès ou substrat magmatique) ait également une influence sur la diversité floristique (GEGOUT, 1992).

Étude des relevés issus de la bibliographie

Les données bibliographiques utilisées dans ce travail proviennent d'échantillonnages réalisés avec des objectifs différents (cf. paragraphe 1.4.5). Il semble possible, à ce stade, de considérer ces relevés comme un échantillon aléatoire des conditions écologiques régnant dans le massif vosgien sur sol drainé. De ce fait, on peut les utiliser pour rechercher les paramètres fondamentaux régissant la répartition de la végétation forestière vosgienne.

Une A.F.C. utilisant pour chaque espèce le seul critère de présence absence a été réalisée sur les 285 relevés phytoécologiques de la bibliographie. Seules les espèces présentes dans plus de un relevé ont été retenues. Les pourcentages d'inertie obtenus pour les cinq premiers axes de l'analyse sont respectivement de 6.0, 4.3, 2.9, 2.6, 2.3 %. Les pourcentages d'inertie des deux premiers axes, nettement supérieurs aux autres, semblent montrer que la végétation se structure selon deux gradients principaux.

Le premier axe est corrélé de façon hautement significative aux pH eau et KCl, au S/T, à S et à Ca. Il correspond donc à un gradient de richesse minérale du sol. Le deuxième axe est fortement corrélé à l'altitude du relevé. Ces résultats confirment ceux des différentes études réalisées sur le massif.

Conclusion

Cinq paramètres ont donc une influence forte sur la végétation. Il s'agit du matériau parental du sol, des caractéristiques hydriques, de la forme d'humus, de l'altitude et de la dynamique de la végétation.

Ces variables doivent être prises en compte en priorité et utilisées lors de l'élaboration du plan d'échantillonnage soit en les stratifiant soit en les contrôlant.

1.4.2.2. Stratification des variables importantes

Cinq paramètres doivent donc être pris en compte lors de l'élaboration du plan d'échantillonnage du fait de leur influence prépondérante sur la végétation. Toutes ces variables ne peuvent être stratifiées simultanément car le nombre de relevés à réaliser serait trop important. C'est pourquoi, **seuls trois facteurs : les ressources minérales du sol, l'altitude et le substrat géologique sont stratifiés. Une seule modalité de chacun des deux autres descripteurs (couvert et caractéristiques hydriques) est échantillonnée.** Le statut différent des cinq variables est développé ci-après.

Les variables fixées

Ce sont les variables dont on connaît l'influence forte sur les variables dépendantes, mais dont on ne désire pas étudier les effets. L'échantillonnage de seulement une modalité de ces variables permet, en supprimant une source de diversité, de limiter les biais.

Ont été fixées dans cette étude les variables suivantes :

- les caractéristiques hydriques du sol : seules les conditions drainées sont échantillonnées.
- le statut dynamique des formations végétales : seules sont étudiées les formations forestières fermées et dont les arbres sont au moins subadultes.

Les variables étudiées

Les variables non fixées qui influent de façon majeure sur la diversité de la végétation sont choisies en priorité afin d'en analyser les effets. Il s'agit de la richesse minérale du sol, de l'altitude et du type de substrat. Ces variables sont utilisées pour la stratification de l'échantillonnage.

Stratification de l'échantillonnage en fonction des ressources minérales du sol

L'utilisation de cette variable soulève quelques problèmes :

- elle correspond, en fait, à un ensemble de variables corrélées : bases échangeables, ions de l'acidité d'échange, matière organique, pH et types d'humus. La richesse minérale est qualifiée de bonne lorsque le pH et la somme des bases échangeables sont importants et que l'acidité d'échange et le C/N sont faibles. Elle est qualifiée de mauvaise dans le cas contraire.
- il est impossible de déterminer directement la plupart de ces variables sur le terrain.

La stratification du plan d'échantillonnage à partir des ressources minérales est donc impossible directement. Il est nécessaire de trouver un descripteur bien corrélé avec cette richesse minérale et de détermination aisée. La relation connue depuis longtemps entre les ressources minérales du sol et le type d'humus (DUCHAUFOR et TOUTAIN, 1985 ; DUCHAUFOR, 1989 ; KLINKA *et al.*, 1990) a permis de choisir ce dernier comme élément de stratification. Une vérification a été réalisée à partir des données de la bibliographie. La relation du type d'humus de 126 relevés avec les différents paramètres (pH eau, pH KCl, Ca, Mg, K, Fe, Mn, Al, H, S, CEC, S/T, C, N, C/N) de la richesse minérale de l'horizon A1 est confirmée par les résultats d'analyses de variance : le pH eau, le pH KCl, Ca, Mg, Fe, Mn, S, S/T et C/N varient, de façon hautement significative, avec le type d'humus. K varie de façon significative. D'autre part, une ACP normée a été réalisée avec ces 15 variables. Le premier axe, le meilleur résumé possible de la richesse minérale, représente plus de 40 % de l'inertie totale. L'analyse de variance réalisée entre les coordonnées des relevés sur cet axe et le type d'humus montre également des résultats hautement significatifs.

Le type d'humus est donc un marqueur synthétique remarquable de la richesse minérale du sol. Son utilisation comme élément de stratification de la richesse minérale est justifiée. Les six classes les plus fréquentes sont retenues : Mor-dysmoder, moder, mull moder, mull oligotrophe, mull mésotrophe, mull eutrophe (BRUN, 1978).

Stratification de l'échantillonnage en fonction de l'altitude

Le découpage en strates de l'altitude est moins évident que celui du type d'humus puisque cette variable est continue. Trois classes d'un intervalle approximatif de trois cents mètres ont été définies : moins de 600 m, de 600 à 899 m, 900 m et plus. Ce découpage est justifié par de faibles modifications de la végétation à l'intérieur de chaque strate et par le fait qu'un découpage plus fin rendrait très difficile la réalisation du plan d'échantillonnage (les mull eutrophes sont, par exemple, très rares dans les tranches d'altitude élevée).

Stratification de l'échantillonnage en fonction du substrat géologique

Les substrats géologiques ont été regroupés en deux classes : les substrats gréseux et les substrats magmatiques pour lesquels on soupçonne des effets différents sur la végétation. Les relevés ont été classés dans l'une ou l'autre classe à partir des indications de la carte géologique. Ce classement a été confirmé par l'observation de la roche mère.

1.4.2.3. Contrôle des variables secondaires

Les variables prépondérantes étant fixées ou étudiées, il est nécessaire de déterminer si les variables qui interviennent de façon plus secondaire dans la répartition de la végétation doivent être fixées (= bloquées) ou si elles doivent être seulement contrôlées (= mesurées). Chaque méthode présente des avantages et des inconvénients :

- le fait de fixer les variables non étudiées permet d'obtenir des résultats plus significatifs, et de limiter l'éventualité de biais. Par contre la validité des résultats ne concerne qu'un domaine écologique très étroit.
- le fait de ne pas fixer les variables non étudiées permet une généralisation, aux divers milieux pris en compte, des résultats obtenus. Il permet également la découverte d'effets de facteurs non soupçonnés. Il permet, d'autre part, et ce n'est pas le moindre des arguments, de trouver beaucoup plus facilement les échantillons du fait de la limitation des contraintes. En contrepartie la précision des résultats est moindre et l'éventualité de biais subsiste.

L'expérience du terrain montre qu'il est utopique de fixer un trop grand nombre de variables sous peine de ne plus pouvoir trouver les conditions recherchées. C'est pourquoi la solution de ne pas fixer les variables secondaires a été choisie.

1.4.2.4. Conclusion sur le statut des variables dans le plan d'échantillonnage

Le principe d'un échantillonnage stratifié qui répond le mieux aux objectifs de l'étude est retenu. Tous les paramètres influant de façon prépondérante sur la végétation sont soit fixés (statut dynamique de la végétation, caractéristiques hydriques du sol) soit stratifiés (ressources minérales, altitude et substrat). Les variables exerçant une action moindre sur la végétation sont contrôlées (situation géographique, exposition, topographie, type de sol, bilan hydrique, essence dominante).

1.4.3. Détermination du nombre de relevés échantillonnés par strate

Le nombre de relevés optimal pour chaque combinaison de variables dépend, selon NEYMAN (1934 in DAGET et GODRON, 1982), des contraintes de coût, d'étendue en surface des strates, et de l'écart-type de la variable à mesurer à l'intérieur des strates. Examinons successivement ces éléments.

Le coût est relativement homogène pour chaque relevé : la durée du relevé ainsi que le coût des analyses sont les mêmes.

Pour la surface, la formule de NEYMAN (*in* DAGET et GODRON 1982) est établie en vue d'étudier au mieux les caractéristiques de l'espace étudié. Or l'objet de l'étude est d'analyser l'effet de la richesse minérale sur la diversité floristique. Dans ce cas la surface occupée par les différentes combinaisons n'a pas d'importance (DAGET et GODRON, 1982).

Enfin, en ce qui concerne l'écart-type, il est difficile a priori de préjuger de la diversité floristique à l'intérieur de chaque strate. Il est cohérent dans un premier temps de la considérer comme homogène.

Tous ces éléments semblent indiquer qu'un nombre identique de relevés par strate constitue la solution la plus appropriée à cette situation. Les analyses chimiques des données de la bibliographie étant fréquemment incomplètes, un nombre total de **7 relevés au moins par combinaison de variables** conduit à réaliser plus de cent cinquante relevés phytoécologiques. C'est ce nombre que nous avons retenu.

1.4.4. Présentation du plan d'échantillonnage

La combinaison des trois variables étudiées fournit 36 strates théoriques. En réalité, seules 30 combinaisons existent potentiellement dans les Vosges. Les grès sont en effet fort rares au dessus de 900 m. C'est pourquoi les quelques parties dépassant cette altitude ont été regroupées avec la tranche altitudinale inférieure. Une présentation du plan d'échantillonnage retenu est présentée dans le tableau 1. Géographiquement, les différentes strates cartographiables (altitude et substrat) peuvent être visualisées sur la carte 3.

Substrat	Altitude	Dysmoder	Moder	Mull moder	Mull acide	Mull mésotrophe	Mull eutrophe
magmatique	<600	7	7	7	7	7	7
	600-899	7	7	7	7	7	7
	≥900	7	7	7	7	7	7
gréseux	<600	7	7	7	7	7	7
	≥600	7	7	7	7	7	7

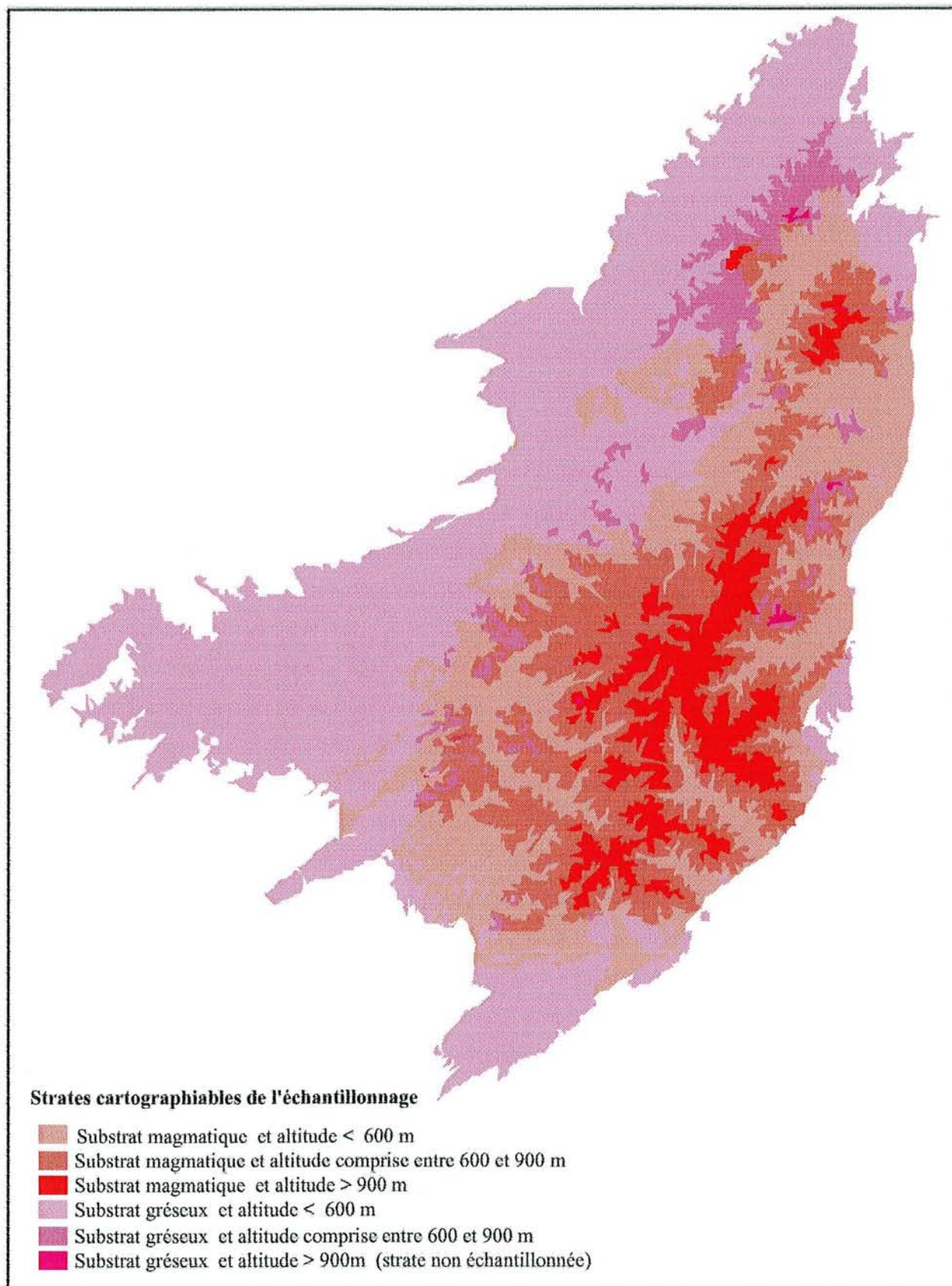
Tableau 1 : Présentation des différentes strates du plan d'échantillonnage et du nombre de relevés minimum devant être réalisé dans chaque strate.

1.4.5. Emplacement des relevés à l'intérieur des strates du plan d'échantillonnage

Pour permettre l'utilisation des traitements statistiques, les sites de relevés correspondant à chaque combinaison de variables doivent être choisis au hasard (SCHERRER, 1983). Or les relevés préexistants ont été échantillonnés sur certains critères qu'il convient d'examiner :

CARTE 3 : REPRÉSENTATION DES STRATES DU PLAN D'ÉCHANTILLONNAGE

ECHELLE 1/750000



2. RÉSULTATS DE L'ÉCHANTILLONNAGE

Les placettes de BONNEAU et LANDMANN (1988) ont été échantillonnées à partir de la connaissance de la roche mère et du dépérissement des essences.

Pour les données d'OBERTI (1990), un relevé représentatif de chaque type de station défini dans le catalogue des Vosges alsaciennes a fait l'objet d'analyses.

Les relevés réalisés par DRAPIER (1983) sont établis de façon à échantillonner les différentes conditions du milieu (roche mère, topographie, altitude) présentes dans l'ensemble des Vosges moyennes du col du Bonhomme à Saverne. En outre, tous les relevés sont réalisés dans des peuplements d'âge suffisant (> 60 ans) où le Sapin domine.

Dans le travail de GIROMPAIRE (1986), ce sont les placettes de deux transects D.E.F.O.R.P.A.. (2396, 2348) qui ont été étudiées. Le premier transect est situé à la latitude du Donon, le second à la latitude d'Eloyes. L'échantillonnage est systématique (un point tous les kilomètres).

Le choix de PENEL (1979) repose sur une sélection de profils échantillonnés sur une large diversité de conditions de milieu.

L'emplacement des nouveaux relevés dans chaque strate est déterminé, autant que possible, de façon aléatoire. Le plus souvent la première situation rencontrée, répondant aux critères de strates et d'homogénéité, est échantillonnée. Si plusieurs situations conviennent, l'une d'entre elle est choisie au hasard. Les déplacements étant réalisés en voiture, ce sont essentiellement les zones situées à proximité de voies carrossables qui sont échantillonnées. Pour éviter au mieux les effets locaux, un seul relevé est effectué, dans la mesure du possible, dans une même strate et dans un même massif forestier.

En conclusion, la sélection des emplacements des relevés peut probablement être considérée comme approximativement aléatoire. Ce caractère résulte d'une sensibilité permanente à ce problème lors de la réalisation des relevés, de la diversité des situations géographiques et de la multiplicité des auteurs qui, chacun avec leur méthode de définition de l'emplacement d'un relevé introduisent des biais qui peuvent se compenser. Il en résulte une validité probable des calculs statistiques ultérieurs.

1.5. RÉCOLTE DES DONNÉES

1.5.1. Réalisation des relevés

Pour tous les auteurs la méthodologie retenue pour réaliser le relevé est semblable. Celui-ci est effectué sur une surface homogène du point de vue des conditions écologiques et floristiques. Divers descripteurs relatifs à la situation géographique, et aux conditions de milieu sont mesurés (voir le chapitre 1.3.4). Un relevé de diverses variables pédologiques et un relevé floristique sont également réalisés.

1.5.1.1. Le relevé pédologique

Il concerne, selon les auteurs, soit l'horizon organo-minéral superficiel, soit la totalité du solum. De plus, le type d'humus est toujours déterminé.

Pour tous les auteurs, l'horizon constitue l'unité descriptive de base. Différents paramètres sont généralement notés, notamment la couleur, la texture de la terre fine, la pierrosité, la structure, la présence de traces d'hydromorphie, l'enracinement, la transition avec l'horizon sous-jacent.

D'autre part, un prélèvement est réalisé pour les analyses physico-chimiques ultérieures.

Un échantillon de l'horizon organo-minéral A1 est prélevé, après grattage des horizons holorganiques, à un ou plusieurs endroits espacés de quelques mètres (après vérification du type d'humus qui doit être identique).

Pour les horizons de profondeur, un seul lieu de prélèvement est choisi : au niveau de la fosse. Dans les deux cas l'horizon est échantillonné sur toute son épaisseur excepté les transitions. 1 à 2 kg de terre fine sont extraites par horizon.

Conditionnement :

Chaque échantillon est mis à sécher rapidement après le prélèvement (1 à 2 jours) ; le séchage a lieu sous abri à l'air libre pendant environ une semaine. Les échantillons sont ensuite tamisés au tamis de 2 mm. La terre fine est analysée.

1.5.1.2. Le relevé floristique

L'ensemble des espèces vasculaires et des bryophytes humicoles est inventorié. Un coefficient d'abondance dominance est affecté à chaque espèce. Ce coefficient rend compte de "l'espace relatif occupé par chaque espèce, espace qui est déterminé à la fois par leur nombre et par leurs dimensions" (GUINOCHET, 1973). L'échelle utilisée est celle proposée par BRAUN-BLANQUET (1932) :

- 5 : recouvrement supérieur à 75 %, abondance quelconque ;
- 4 : recouvrement de 50 à 60 %, abondance quelconque ;
- 3 : recouvrement de 25 à 50 %, abondance quelconque ;
- 2 : abondance très importante ou recouvrement supérieur à 5 % ;
- 1 : abondance mais recouvrement faible ;
- + : abondance faible à très faible (recouvrement très faible).

1.5.2. Les analyses de sol

Laboratoires d'analyses

Les diverses analyses ont été réalisées dans trois laboratoires. Les sols des études de PENEL (1979), BONNEAU et LANDMANN (1988), DRAPIER (1983) et GIROMPAIRE (1986) ont été analysés au Centre de Pédologie Biologique de Nancy. Les sols de 169 nouveaux relevés et les ions Al^{+++} et H^+ des autres relevés nouveaux (19) ont été analysés à l'Institut National de la Recherche Agronomique d'Arras. Les bases échangeables, le Mn, le Fe, les pH, le C et le N de 19 nouveaux relevés et des relevés d'OBERTI (1990) ont été analysés dans un laboratoire privé (La Pathologie Végétale à Nancy). Quatorze échantillons analysés dans ce laboratoire ont été fournis à l'INRA d'Arras. Les résultats sont tout à fait comparables.

1.5.2.1. Détermination de la capacité d'échange cationique au pH du sol

Deux protocoles sont utilisés pour déterminer la capacité d'échange cationique au pH du sol. Ils diffèrent l'un de l'autre par la méthode d'extraction des cations échangeables.

Extraction au NH_4Cl (BONNEAU et LANDMANN, 1988 ; GIROMPAIRE, 1986 ; OBERTI, 1990 et nouveaux relevés)

La méthode d'analyse est la suivante :

- mélange de 2 grammes de chaque échantillon à 40 ml de NH_4Cl 0,5N ;
- agitation par retournement pendant une heure sur agitateur rotatif ;
- centrifugation pendant 10 minutes ;
- filtration sur papier et récupération du surnageant (30 à 40 ml) ;
- traitement de 5 ml de surnageant avec 5 ml de solution de chlorure de lantane à 0,2 % (10 g de La_2O_3 + 200 ml de HCl à 37 %, le tout complété à 5 l avec de l'eau déminéralisée.) ;
- dosage par absorption atomique de Ca, Mg, K, Na, Al, Fe, Mn.
- dosage des ions H^+ échangés par titrimétrie.

Extraction des bases à l'acétate d'ammonium et des autres éléments à KCl (DRAPIER, 1983 ; PENEL, 1979)

Les bases échangeables sont extraites après :

- mélange de 4 g de terre tamisée et séchée à 100 ml d'acétate d'ammonium N tamponné à pH 7 ;
- macération pendant une nuit puis percolation.

Les autres cations sont extraits après agitation d'un mélange de 5g (DRAPIER) ou 10g (PENEL), de sol à 100 ml de solution de KCl (N).

Tous les éléments sont dosés par spectrophotométrie d'absorption atomique sauf les protons qui sont dosés par titrimétrie.

Expression des résultats

Les résultats sont exprimés en milliéquivalents pour 100 g (l'aluminium est considéré comme trivalent) (PENEL 1979).

La somme $(Ca^{++}) + (Mg^{++}) + (K^+)$ constitue la somme des bases échangeables appelée S.

$S + (Al^{+++}) + (H^+) + (Fe^{++}) + (Mn^{++})$ correspond à la capacité d'échange cationique (CEC) également appelée T.

Discussion

L'utilisation de la mesure de T au pH du sol semble justifiée, pour les sols acides, par plusieurs études (ESPICIAU et PEYRONEL, 1976 ; PENEL, 1979 ; ESPICIAU et PEDRO, 1980 ; ROSS *et al.*, 1991). En effet, cette mesure appréhende beaucoup mieux la réalité du complexe absorbant et de ce fait, son utilisation dans divers indices permet une discrimination plus fine du comportement des espèces vis-à-vis des ressources minérales (PENEL, 1979).

L'utilisation simultanée de résultats issus de plusieurs méthodes d'analyse est justifiée par le fait que les comparaisons entre les méthodes ont toujours montré des différences faibles des résultats obtenus (ESPICIAU et PEYRONEL, 1977). Ces différences peuvent être considérées comme négligeables dans le cadre d'une approche phytoécologique.

1.5.2.2. pH

Le protocole suivant est adopté :

- mélange de terre fine et de solution dans un rapport de 1/2,5
- agitation de la solution puis repos
- mesure avec le pH mètre sous agitation magnétique

La solution est constituée d'eau distillée pour la mesure du pH eau ou de KCl 1M pour la mesure du pH KCl.

1.5.2.3. Carbone, azote

La teneur des horizons en azote et carbone organiques a été évaluée par des méthodes classiques par certains auteurs (nouveaux relevés, OBERTEI, 1990): méthode Anne pour le Carbone (Anne modifié pour les fortes teneurs). méthode Kjeldall pour l'azote total. Une seconde méthode a été utilisée par d'autres auteurs (BONNEAU et LANDMANN, 1988 ; PENEL, 1979 ; GIROMPAIRE, 1986) : les deux éléments sont mesurés au chromatographe en phase gazeuse (de type carbo erba) après combustion d'une prise d'essai de sol broyé.

THESE GEGOUT Jean-Claude

**Les pages 29 et 30 sont manquantes dans
l'original.**

2.1. BILAN DE L'ÉCHANTILLONNAGE DES VARIABLES STRATIFIÉES

Le nombre total de relevés collectés est égal à 473 dont 285 sont issus des données bibliographiques suivantes :

- BONNEAU et LANDMANN (1988) : 15 relevés ;
- DRAPIER (1983) : 85 relevés ;
- GIROMPAIRE (1986) : 68 relevés ;
- OBERTI (1990) : 68 relevés ;
- PENEL (1979) : 49 relevés.

Par rapport à la stratification des facteurs étudiés, ces relevés se répartissent de la façon suivante (tableau 2) :

Substrat	Altitude	Dysmoder	Moder	Mull moder	Mull acide	Mull mésotrophe	Mull eutrophe	Totaux
magmatique	<600	10	8	12	14	22	22	88
	600-900	11	26	19	38	22	14	130
	>900	10	15	11	16	10	8	70
gréseux	<600	28	21	19	28	12	12	120
	600-900	20	12	9	12	7	5	65
Totaux		79	82	70	108	73	61	473

Tableau 2: Répartition de l'ensemble des relevés traités dans les différentes strates du plan d'échantillonnage.

La répartition des relevés dans les différentes strates du plan d'échantillonnage est relativement équilibrée. Seules les strates qui concernent les milieux de niveau trophique important situés à altitude élevée sont légèrement sous-échantillonnées. Ce phénomène est imputable à la difficulté de trouver ces conditions écologiques dans le massif vosgien.

Les 473 relevés, du fait de l'existence d'analyses incomplètes, ne sont pas tous utilisables pour aborder chacun des problèmes étudiés. La répartition des relevés utilisés dans les différentes strates, pour résoudre les différents objectifs de notre travail, est mentionnée et discutée dans le paragraphe matériel et méthodes de chaque chapitre de cette thèse.

2.2. BILAN DE L'ÉCHANTILLONNAGE DES VARIABLES RELATIVES AUX RESSOURCES MINÉRALES DU SOL.

2.2.1. Distribution des variables dans les relevés

Les caractéristiques analytiques de 259 horizons organo-minéraux A1 et des 259 horizons sous-jacents, des sols qui possèdent l'ensemble des analyses pour les deux premiers horizons, sont étudiées. Les distributions sont indiquées dans les figures 2 à 7. Dans ces figures, les distributions sont présentées sous la forme de boîtes de dispersion. L'épaisseur du premier horizon est prise comme exemple pour expliquer la signification de ces boîtes de dispersion.

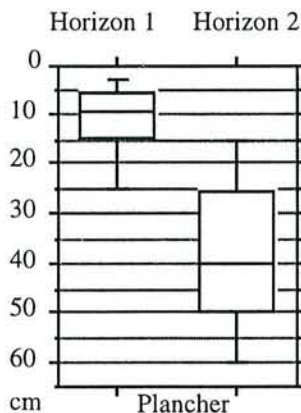


Figure 2 : représentation des distributions des profondeurs de plancher des deux premiers horizons

THESE GEGOUT Jean-Claude

**Les pages 29 et 30 sont manquantes dans
l'original.**

Le haut de la boîte représente le 3ème quartile : 75 % des valeurs sont inférieures à 15 cm. Le bas de la boîte représente le 1er quartile : 25 % des relevés ont un horizon A1 de moins de 5 cm. La moitié des valeurs sont situées entre les deux extrémités de la boîte : ce sont les valeurs centrales de la distribution. La ligne du milieu représente la médiane. Si la distribution est symétrique, la médiane est située au milieu de la boîte. Les lignes qui s'étirent au dessus et au dessous de la boîte sont appelées les moustaches. La moustache du haut est dessinée à partir de la valeur du 3ème quartile : 15 cm, jusqu'à celle du 9ème décile : 25 cm. 90 % des relevés ont des horizons A1 de moins de 25 cm d'épaisseur. La moustache du bas est dessinée de la valeur du premier quartile jusqu'à celle du 1er décile (d'après la notice du logiciel StatView II).

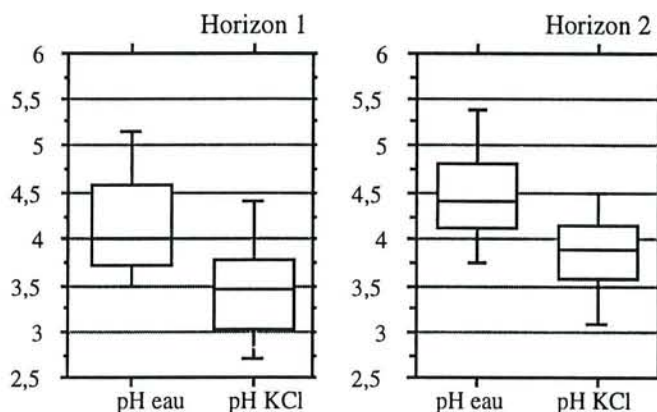


Figure 3 : représentation des distributions des pH eau et pH KCl des deux premiers horizons

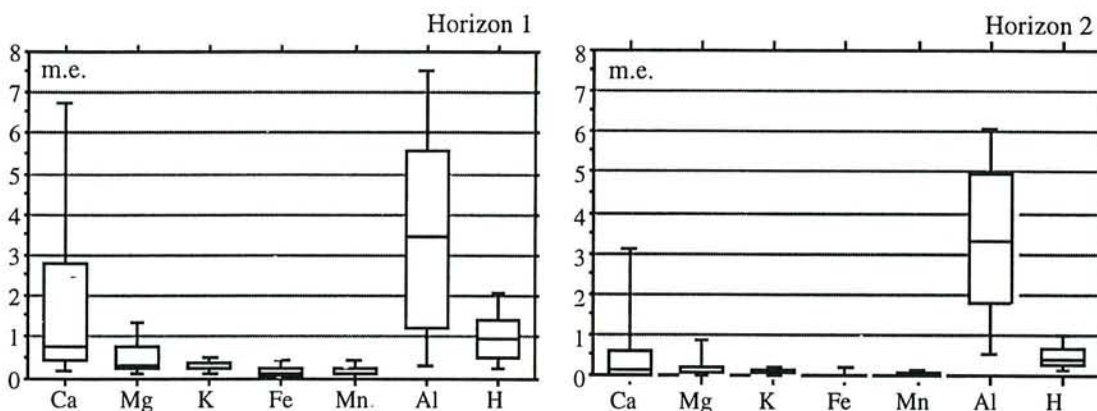


Figure 4 : représentation des distributions des cations échangeables mesurés au pH du sol dans les deux premiers horizons

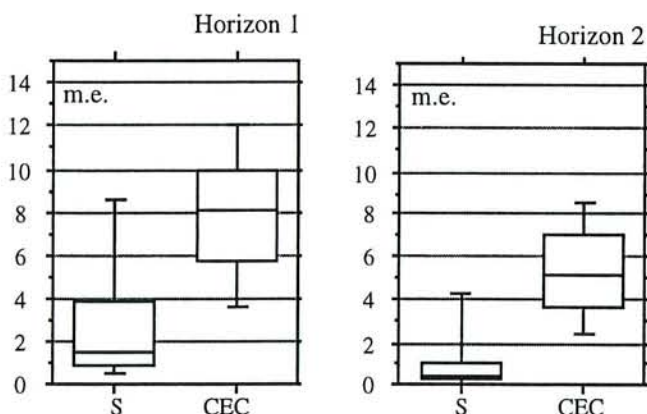


Figure 5 : représentation des distributions de la somme des bases échangeables et de la capacité d'échange cationique dans les deux premiers horizons

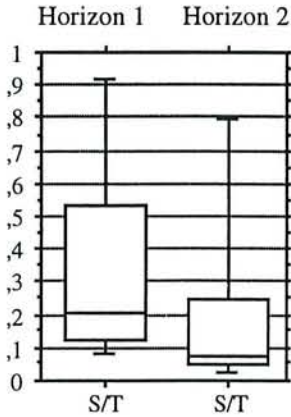


Figure 6 : représentation des distributions des taux de saturation dans les deux premiers horizons

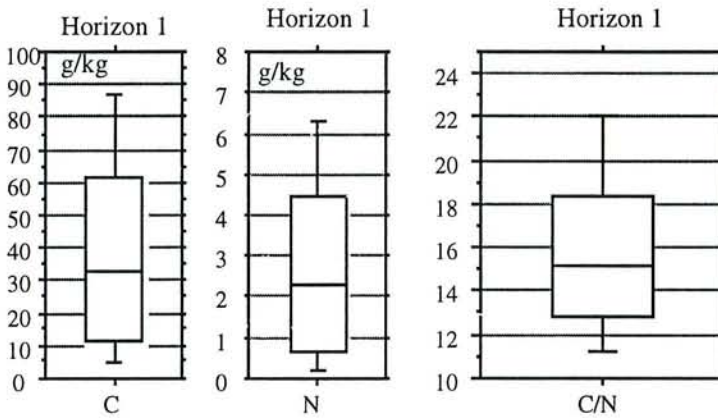


Figure 7 : représentation des distributions du carbone, de l'azote, et du C/N dans le premier horizon

Pour la plupart des éléments, la distribution est très dissymétrique (ce qui justifie le choix de la représentation en boîtes) : la médiane est toujours située vers les faibles quantités de l'élément. Du premier au deuxième horizon, la quantité des différentes bases échangeables diminue considérablement. Les quantités de fer, manganèse et protons échangeables diminuent également. Seule la quantité d'aluminium reste stable.

Une part importante des bases échangeables est concentrée dans l'horizon A1. Cette forte quantité est évidemment imputable aux cycles biogéochimiques. La quantité de cations diminue ensuite fortement dans l'horizon sous-jacent à l'horizon A1. Du point de vue quantitatif les ions aluminium et calcium sont représentés en majorité sur le complexe adsorbant de l'horizon A1. Les ions aluminium dominent largement dans la CEC du deuxième horizon.

2.2.2. Lien entre les différentes variables.

L'étude des liens existant entre les différentes variables relatives à la richesse minérale est importante pour éviter les problèmes de biais dus à des variables corrélées, pour éliminer des variables redondantes, ou pour définir des variables synthétiques (figure 8).

La liaison entre l'ensemble des variables est étudiée à l'aide d'une ACP normée. Le tableau traité est formé des relevés (259) en lignes et des variables nutritionnelles (12) en colonnes. L'intersection d'une ligne et d'une colonne correspond à la valeur prise par une variable pour un relevé. Deux analyses sont réalisées. La première est effectuée avec les valeurs prises par les variables dans le premier horizon (trois variables supplémentaires -C, N, C/N- sont ajoutées) ; la seconde est exécutée avec les valeurs prises par les variables dans le deuxième horizon.

Le premier axe des deux analyses a un pourcentage d'inertie important (voisin de 50 %). Les variables s'associent en plusieurs groupes et on constate des regroupements semblables dans les deux horizons. Un premier groupe de variables est formé des deux pH, et du S/T. Ce groupe est corrélé positivement à un second groupe formé du Ca, du Mg et de S. D'autre part, l'aluminium, le fer et les protons sont très corrélés entre eux et plutôt corrélés négativement aux deux groupes précédents. Enfin plusieurs variables sont mal corrélées aux autres. Il s'agit du potassium, de la CEC, du manganèse et des variables relatives à la matière organique C, N, C/N.

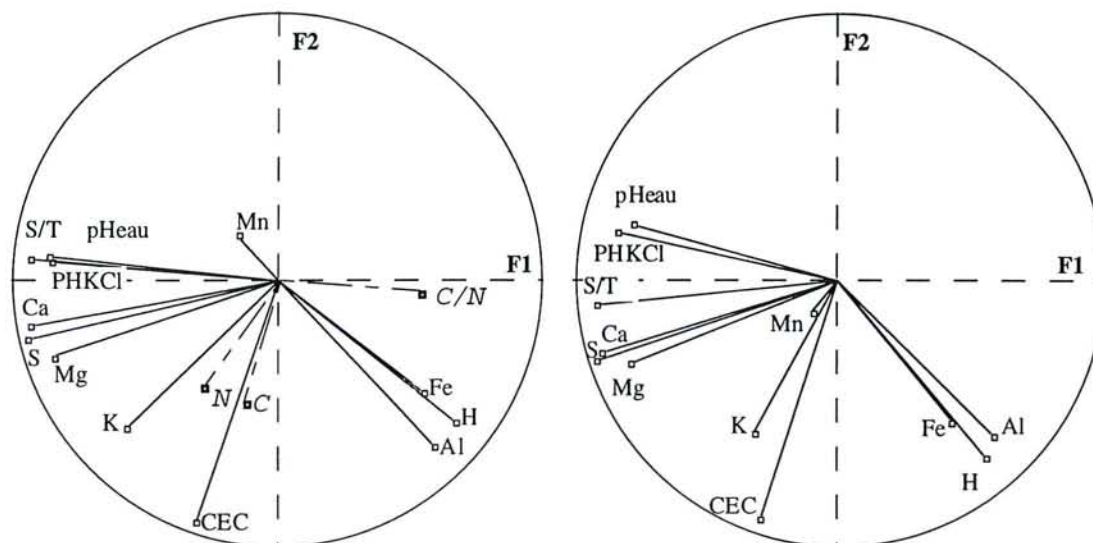


Figure 8 : Représentation des variables dans le plan 1-2 de l'ACP normée du tableau relevés-variables relatives à la richesse minérale du sol. Analyse du premier horizon (avec C, N, C/N en variables supplémentaires) à gauche. Analyse du deuxième horizon à droite.

2.3. BILAN DE L'ÉCHANTILLONNAGE DES AUTRES VARIABLES DU MILIEU

L'objectif de ce paragraphe est de montrer la distribution, dans les 473 relevés étudiés, des modalités des variables ayant une influence secondaire sur la végétation.

2.3.1. Géologie

Les substrats géologiques échantillonnés, classés suivant leur structure, sont les suivants :

- roches grenues et microgrenues : granites, granodiorites, diorites, syénodiorites, microgranites, monzonites.
- roches effusives : andésites, kéraatophyres, ignimbrites, latites, rhyolites, spilites, roches volcaniques acides ou basiques diverses, roches du complexe vulcano-sédimentaire du Viséen.
- roches métamorphiques : gneiss, schistes, leptynites, migmatite.
- roches sédimentaires : grauwackes, grès permien, grès coquilliers, grès vosgien, conglomérat principal, grès intermédiaire, grès à Voltzia, grès arkosiques.
- dépôts de couvertures : dépôts de piémont, formations glaciaires, limons d'origines variées.

2.3.2. Topographie et exposition

Les relevés sont situés le plus fréquemment en position de versant (environ 50 % des cas). Les situations de sommets, haut de versant, bas de versant, zone plane se partagent le reste à part à peu près égale.

La pente varie de 0 à 80 %. Les pentes nulles sont peu fréquentes. La pente moyenne est comprise entre 25 et 30 % avec un écart-type de 16 %.

Les relevés sont répartis équitablement dans toutes les expositions. La proportion des relevés dans chacun des quatre grands types d'exposition (N, E, S, O) n'est jamais inférieure à 20 %.

2.3.3. Types de sols

Les sols échantillonnés sont assez caractéristiques de la région. Les sols évolués sont essentiellement soumis à la brunification ou à la podzolisation (figure 9). Les sols rajeunis par départ (rankers) ou par arrivée de matière (sols colluviaux) sont également présents dans l'échantillon.

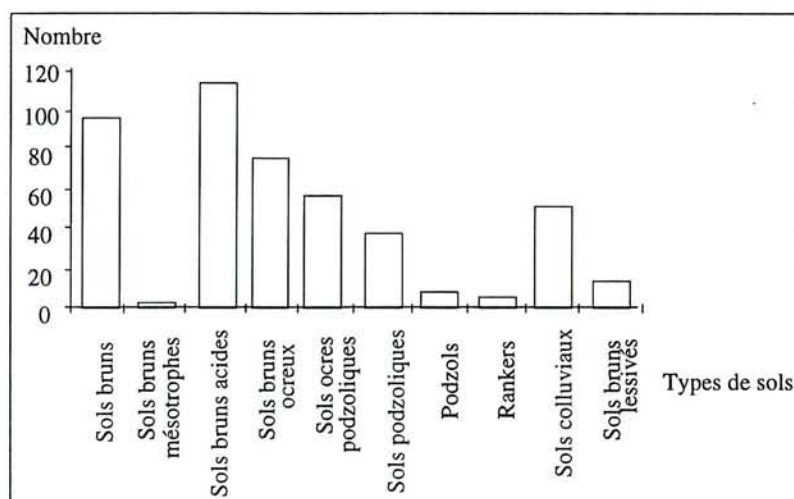


Figure 9 : Distribution des différents types de sols dans les relevés échantillonnés.

2.3.4. Texture des sols

La répartition des textures des 299 sols qui possèdent des mesures de granulométrie est mentionnée dans la figure 10.

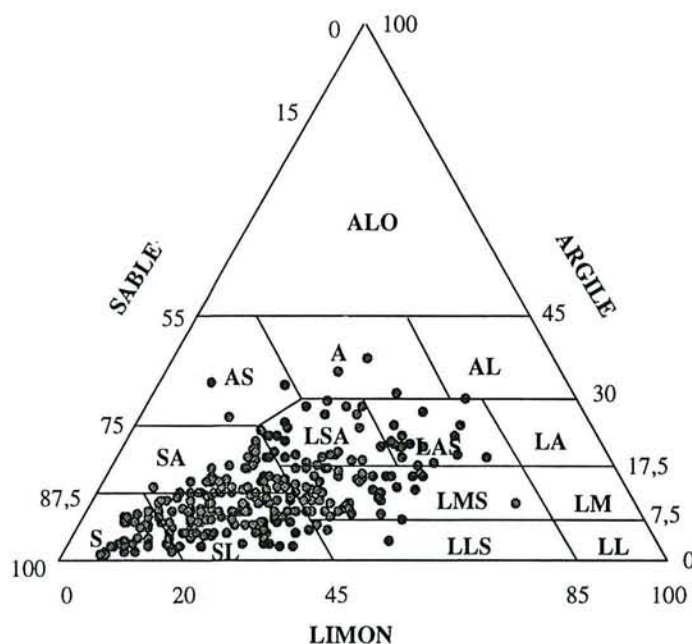


Figure 10 : Distribution des textures de 299 sols de l'échantillon.

La texture indiquée est celle de l'horizon le plus épais dans la tranche située entre 0 et 40 cm ou celle de l'horizon A1 pour les 43 analyses issues du travail de PENEL (1979). La texture des sols est relativement

homogène. Les textures dominantes sont sablo-limoneuses. Les textures sableuses, sablo-argileuses, équilibrées et limono-sableuses sont également assez fréquentes. Les textures à dominante argileuse sont exceptionnelles.

2.3.5. Bilan hydrique des sols

Les conditions de bilan hydrique, des formes d'humus qui peuvent être colluvionnées (mull mésotrophes et mull eutrophes), sont échantillonnées de façon homogène : 53 % des relevés sont réalisés en conditions de déficit ou d'équilibre hydrique et 47 % en conditions d'apports plus ou moins élevés (voir les définitions dans le § 1.3.4 sur les variables de milieu). D'autre part, les différentes conditions de bilan hydrique sont réparties au mieux dans les différentes strates du plan d'échantillonnage.

2.4. BILAN DE L'ÉCHANTILLONNAGE DES VARIABLES FLORISTIQUES

2.4.1. Espèces

265 espèces ont été déterminées dans les 473 relevés de l'échantillon. La fréquence des espèces, ainsi que la fréquence des différentes notes d'abondance-dominance, des 157 espèces présentes dans plus de 1 % des relevés sont indiquées dans le tableau 3.

Nom	+	1	2	3	4	5	Fréquence	Rang
<i>Abies alba</i> (arbre)	28	24	47	62	74	59	294	2
<i>Abies alba</i> (arbuste+plantule)	92	86	58	33	20	19	308	1
<i>Acer platanoides</i> (arbre)	7	1	2		1		11	115
<i>Acer platanoides</i> (arbuste+plantule)	18	5					23	76
<i>Acer pseudoplatanus</i> (arbre)	20	9	11	9	14	4	67	37
<i>Acer pseudoplatanus</i> (arbuste+plantule)	72	22	10	4	1		109	25
<i>Adenostyles alliariae</i>	13	9	1				23	75
<i>Ajuga reptans</i>	9	1					10	121
<i>Alliaria petiolata</i>	3	2	3				8	137
<i>Alnus glutinosa</i> (arbre)	2		1	3			6	150
<i>Anemone nemorosa</i>	32	12	6	4	3		57	43
<i>Arun maculatum</i>	6						6	149
<i>Athyrium filix-femina</i>	74	63	33	9	1		180	13
<i>Atrichum undulatum</i>	32	10	7	1			50	46
<i>Bazzania trilobata</i>	9	13	5	8	2		37	58
<i>Betula pendula</i> (arbre)	12	1	2				15	95
<i>Betula pendula</i> (arbuste+plantule)	14	1	2	1			18	86
<i>Blechnum spicant</i>	4	5	1				10	120
<i>Brachypodium sylvaticum</i>	16	2					18	85
<i>Calluna vulgaris</i>	18	17	7	2			44	53
<i>Campilopus fragilis</i>	4	10	4				18	84
<i>Cardamine heptaphylla</i>		3	3		2		8	136
<i>Cardamine impatiens</i>	3	4	1				8	135
<i>Cardamine pratensis</i>	6	1					7	142
<i>Carex pilulifera</i>	23	3					26	69
<i>Carex remota</i>	5	1					6	148
<i>Carex sylvatica</i>	27	12	3				42	55
<i>Carpinus betulus</i> (arbre)	9	3	7	10	2	3	34	63
<i>Carpinus betulus</i> (arbuste+plantule)	16	3	5	1			25	72
<i>Castanea sativa</i> (arbre)		1	4	1			6	147
<i>Castanea sativa</i> (arbuste+plantule)	10		3				13	104
<i>Cicerbita alpina</i>	2	3		2			7	141
<i>Circaea lutetiana</i>	14						14	101
<i>Convallaria maialis</i>	5	3	3	1			12	108
<i>Corylus avellana</i>	28	2	6	5	1	1	43	54
<i>Crataegus laevigata</i>	6	2		1			9	128

Nom	+	1	2	3	4	5	Fréquence	Rang
<i>Cytisus scoparius</i>	9	5					14	100
<i>Deschampsia cespitosa</i>	10	5	1	1			17	88
<i>Deschampsia flexuosa</i>	48	46	54	52	38	7	245	4
<i>Dicranella heteromalla</i>	15	4		1			20	82
<i>Dicranodontium denudatum</i>	4	2					6	146
<i>Dicranum scoparium</i>	38	38	33	16	4		129	17
<i>Digitalis purpurea</i>	62	23	5				90	29
<i>Dryopteris affinis</i>	6	2					8	134
<i>Dryopteris carthusiana</i>	74	33	5				112	22
<i>Dryopteris dilatata</i>	66	71	62	10	1		210	9
<i>Dryopteris filix-mas</i>	81	43	22	1			147	16
<i>Epilobium montanum</i>	18	4	2				24	73
<i>Euphorbia amygdaloides</i>	19	1					20	81
<i>Eurynchium</i> gp. <i>stockesii</i> ou <i>prael.</i>	6						6	145
<i>Eurynchium striatum</i>	22	3	2	4			31	66
<i>Fagus sylvatica</i> (arbre)	51	47	45	48	45	53	289	3
<i>Fagus sylvatica</i> (arbuste+plantule)	99	77	45	9	4	2	236	5
<i>Festuca altissima</i>	50	28	23	40	33	14	188	12
<i>Filipendula ulmaria</i>	3	3		2			8	133
<i>Fissidens taxifolius</i>	8						8	132
<i>Fragaria vesca</i>	9	2					11	114
<i>Frangula alnus</i>	8		1				9	127
<i>Fraxinus excelsior</i> (arbre)	15	2	7	10	1	1	36	60
<i>Fraxinus excelsior</i> (arbuste+plantule)	31	7	10	1			49	47
<i>Galeopsis tetrahit</i>	65	27	7	1			100	27
<i>Galium aparine</i>	3		2				5	157
<i>Galium odoratum</i>	22	33	31	4	2		92	28
<i>Galium rotundifolium</i>	6	3					9	126
<i>Galium saxatile</i>	15	17	10	3	1		46	52
<i>Geranium robertianum</i>	25	22	12	2	1		62	40
<i>Geum urbanum</i>	3	4					7	140
<i>Glechoma hederacea</i>	4	2	5	3			14	99
<i>Gymnocarpium dryopteris</i>	6	1					7	139
<i>Hedera helix</i>	31	21	17	8	1	1	79	32
<i>Heraclium sphondilium</i>	4	2					6	144
<i>Hieracium murorum</i>	7	5					12	107
<i>Holcus mollis</i>	3	4	3	1	1		12	106
<i>Hylocomium splendens</i>	5	3	3	1			12	105
<i>Hypnum cupressiforme</i>	15	10	5	1			31	65
<i>Ilex aquifolium</i>	45	10	1				56	44
<i>Impatiens noli-tangere</i>	23	18	12	5	5		63	39
<i>Juncus effusus</i>	2	3					5	156
<i>Lamiastrum galeobdolon</i>	36	37	25	6			104	26
<i>Leucobryum glaucum</i>	17	25	12	12			66	38
<i>Lonicera nigra</i>	7	7	1				15	94
<i>Lonicera periclymenum</i>	22	6	4	3			35	62
<i>Lunaria rediviva</i>	6	1	1	4	1	1	14	98
<i>Luzula luzuloides</i>	87	71	63	7			228	6
<i>Luzula pilosa</i>	16	3					19	83
<i>Luzula sylvatica</i>	46	30	22	11	2		111	24
<i>Lysimachia nemorum</i>	7	8	1				16	90
<i>Maianthemum bifolium</i>	9	4	1				14	97
<i>Melampyrum pratense</i>	23	20	23	7			73	34
<i>Melica uniflora</i>	26	16	12	7	6		67	36
<i>Mercurialis perennis</i>	10	11	11	12	3		47	51
<i>Milium effusum</i>	43	18	14	7	2		84	30
<i>Mnium hornum</i>	4	3			1		8	131
<i>Moehringia trinervia</i>	9	4					13	103
<i>Molinia caerulea</i>	9	11	4	1			25	71

Partie I : matériels et méthodes

Nom	+	1	2	3	4	5	Fréquence	Rang
<i>Mycelis muralis</i>	11	2	1				14	96
<i>Oxalis acetosella</i>	50	66	63	27	6		212	8
<i>Paris quadrifolia</i>	19	3					22	78
<i>Picea abies</i> (arbre)	32	29	21	31	28	6	147	15
<i>Picea abies</i> (arbuste+plantule)	59	31	17	8			115	21
<i>Pinus sylvestris</i> (arbre)	11	15	10	18	4		58	42
<i>Pinus sylvestris</i> (arbuste+plantule)	12	1	1		1		15	93
<i>Plagiochila asplenoides</i>	3	2					5	155
<i>Plagiomnium affine</i>	11	9	9	4			33	64
<i>Plagiomnium undulatum</i>	16	2	3	5	1		27	68
<i>Plagiothecium undulatum</i>	4	4	5	1	1		15	92
<i>Pleurozium schreberii</i>	9	6	6	1			22	77
<i>Poa chaixii</i>	3	4	2				9	125
<i>Poa nemoralis</i>	9	4	1	2			16	89
<i>Polygonatum multiflorum</i>	31	3	2				36	59
<i>Polygonatum verticillatum</i>	23	11	3				37	57
<i>Polypodium vulgare</i>	1	2	2				5	154
<i>Polytrichum formosum</i>	67	61	51	23	3		205	10
<i>Prenanthes purpurea</i>	99	60	16	1			176	14
<i>Primula elatior</i>	10	1					11	113
<i>Prunus avium</i> (arbre)	15		2				17	87
<i>Prunus avium</i> (arbuste+plantule)	9	1	1				11	112
<i>Prunus padus</i>	3	1	1				5	153
<i>Pteridium aquilinum</i>	37	13	21	9	2		82	31
<i>Pulmonaria obscura</i>	6	4					10	119
<i>Quercus petraea</i> (arbre)	28	17	18	24	22	2	111	23
<i>Quercus petraea</i> (arbuste+plantule)	24	18	6	3	1		52	45
<i>Quercus robur</i> (arbre)	5	2	3	1			11	111
<i>Rhytidiadelphus loreus</i>	16	24	23	13	1		77	33
<i>Rosa arvensis</i>	9	1					10	118
<i>Rubus caesius</i>	9	7	2	2			20	80
<i>Rubus idaeus</i>	41	47	23	9			120	19
<i>Rubus sp.</i>	68	51	41	34	13	5	212	7
<i>Rumex arifolius</i>	2	6	3				11	110
<i>Salix caprea</i> (arbre)	9	1					10	117
<i>Sambucus nigra</i>	15	3	2				20	79
<i>Sambucus racemosa</i>	34	12	1				47	50
<i>Sanicula europaea</i>	7	1					8	130
<i>Scrophularia nodosa</i>	9						9	124
<i>Senecio fuchsii</i>	66	33	18	9			126	18
<i>Silene dioica</i>	32	13	3				48	49
<i>Solidago virgaurea</i>	30	14	4				48	48
<i>Sorbus aria</i> (arbre)	5	2	1				8	129
<i>Sorbus aria</i> (arbuste+plantule)	27	6	2				35	61
<i>Sorbus aucuparia</i> (arbre)	5	6	2				13	102
<i>Sorbus aucuparia</i> (arbuste+plantule)	75	33	11				119	20
<i>Sorbus torminalis</i>	5	5	1				11	109
<i>Sphagnum sp</i>	3	2	7	3			15	91
<i>Stachys sylvatica</i>	12	9	3	1			25	70
<i>Stellaria holostea</i>	3	4	1	1			9	123
<i>Stellaria nemorum</i>	16	22	15	5	1		59	41
<i>Teucrium scorodonia</i>	14	9	6	1			30	67
<i>Thuidium tamariscinum</i>	8	2	6	7			23	74
<i>Ulmus glabra</i> (arbre)	1	1	3				5	152
<i>Urtica dioica</i>	20	8	9	2			39	56
<i>Vaccinium myrtillus</i>	37	39	54	44	17	3	194	11
<i>Vaccinium vitis-idaea</i>	3		3				6	143
<i>Veronica officinalis</i>	5	2					7	138
<i>Viburnum opulus</i>	9		1				10	116

Nom	+	1	2	3	4	5	Fréquence	Rang
<i>Vicia sepium</i>	8		1				9	122
<i>Vinca minor</i>	3	1	1				5	151
<i>Viola sylvestris</i>	49	16	5				70	35

Tableau 3 : Fréquence des abondances, fréquence des occurrences, rang de fréquence des espèces présentes dans plus de 1 % des 473 relevés. Nomenclature d'après Flora europæa pour les plantes à fleurs et les Ptéridophytes (TUTIN et al., 1966-76) et d'après la Flore forestière française (RAMEAU et al., 1993)

Le nombre d'espèces, finalement assez faible, traduit la pauvreté spécifique des milieux situés en contexte acide. C'est également la conséquence du plan d'échantillonnage qui exclu certains milieux (milieux ouverts et hydromorphes) diversifiés floristiquement.

Dans les différents traitements de données, seules les espèces présentes dans plus de 1 % des relevés (5 relevés), sont utilisées.

2.4.2. Peuplements

La futaie représente le traitement le plus fréquemment rencontré dans notre échantillon. Parmi les essences, le Sapin et le Hêtre constituent les essences dominantes. Les différentes combinaisons d'essences dominantes rencontrées (voir la définition dans le § 1.3.4 sur les variables de milieu) sont indiquées dans le tableau 4. Plusieurs combinaisons d'essences sont, totalement ou dans certaines conditions de milieu, le fruit de l'action anthropique pluriséculaire.

<i>Abies alba</i>	157	Résineux	
<i>Picea abies</i>	41		
<i>Abies alba, Picea abies</i>	23		
<i>Pinus sylvestris</i>	7		
Résineux divers	3		231
<i>Abies alba, Fagus sylvatica</i>	19	Résineux et feuillus	
<i>Abies alba, Fagus sylvatica, Picea abies</i>	5		
<i>Quercus petraea, Pinus sylvestris</i>	4		
Feuillus et résineux divers	29		57
<i>Fagus sylvatica</i>	103	Feuillus	
<i>Quercus petraea</i>	26		
<i>Acer pseudoplatanus</i>	11		
<i>Fagus sylvatica, Quercus petraea</i>	11		
<i>Acer pseudoplatanus, Fagus sylvatica</i>	4		
<i>Acer pseudoplatanus, Fraxinus excelsior</i>	3		
<i>Fraxinus excelsior</i>	3		
<i>Carpinus betulus, Quercus petraea</i>	3		
<i>Carpinus betulus</i>	3		
<i>Carpinus betulus, Quercus robur</i>	2		
<i>Fagus sylvatica, Quercus petraea, Carpinus betulus</i>	2		
Feuillus divers	14		185

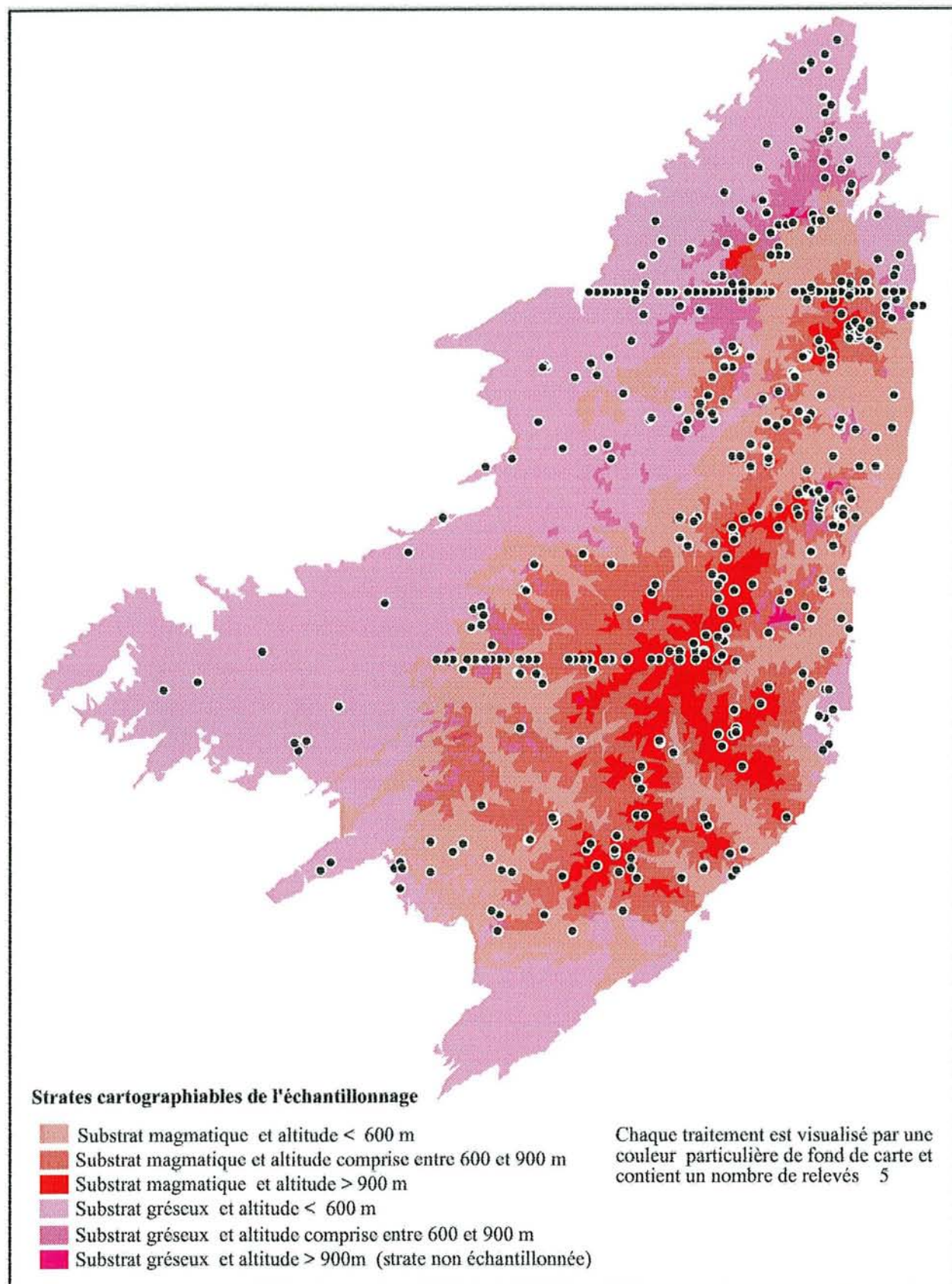
Tableau 4 : Fréquence des types de peuplements présents dans les 473 relevés.

2.5. RÉPARTITION GÉOGRAPHIQUE DES RELEVÉS

La répartition géographique des relevés est indiquée sur la carte 4. Les 473 relevés sont distribués assez uniformément dans l'espace et de part et d'autre de la crête principale. 50 % des relevés sont réalisés en Alsace et 50 % en Lorraine ou en Franche-comté. De part et d'autre de la crête, les relevés sont répartis au mieux dans les différentes strates du plan d'échantillonnage.

CARTE 4 : REPRÉSENTATION DES RELEVÉS DANS LES STRATES DU PLAN D'ÉCHANTILLONNAGE

ECHELLE 1 : 750000



2ÈME PARTIE

**ÉCOLOGIE DES ESPÈCES VIS-À-VIS DES
RESSOURCES MINÉRALES DE L'HORIZON A1**

**3. COMPORTEMENT DES ESPÈCES VIS-À-VIS DE
CHAQUE FACTEUR LIÉ À LA NUTRITION MINÉRALE
(FACTEURS ÉTUDIÉS SÉPARÉMENT)**

3.1. INTRODUCTION

L'étude des relations entre les espèces végétales et les variables du milieu est l'un des thèmes fondamentaux de l'écologie végétale. L'objectif, dans les études qui s'y rapportent, est de caractériser le "milieu de vie" des espèces végétales et, symétriquement, d'évaluer le caractère indicateur des espèces vis-à-vis des facteurs du milieu.

Cette étude constitue un préalable aux travaux portant sur l'ordination des espèces vis-à-vis des principaux facteurs environnementaux. En permettant l'identification des facteurs influant sur chaque espèce et sur l'ensemble des espèces, l'étude des relations espèces-facteurs du milieu constitue également un préalable aux travaux plus spécialisés portant sur les variations de croissance des espèces. L'étude analytique des relations entre les espèces et les facteurs environnementaux représente enfin une méthode d'approche de l'écologie des espèces au sein des groupements végétaux et des écosystèmes.

Les méthodes développées pour étudier le comportement des espèces vis-à-vis des facteurs écologiques portent fréquemment sur l'analyse des variations de fréquence des espèces le long d'un gradient écologique. La distribution des fréquences des espèces en fonction des classes d'une variable constitue un profil écologique qu'il est aisé de représenter graphiquement. (DAGET et GODRON, 1982 ; GAUTHIER *et al.*, 1976 ; LE TACON et TIMBAL, 1973). Plus récemment la description des relations entre les espèces et les variables du milieu a été modélisée par la méthode de la régression logistique. Les variations de fréquence des espèces sont calculées par une équation dans laquelle la probabilité de fréquence est exprimée en fonction de la valeur de la variable étudiée (TER BRAAK et LOOMAN, 1986).

La recherche de résumés numériques synthétisant le comportement des espèces vis-à-vis des paramètres étudiés constitue une deuxième approche de l'écologie des espèces. Les principales caractéristiques utilisées ont trait à la valeur du gradient qui correspond au préférendum écologique de l'espèce et à l'intervalle du gradient dans lequel cette espèce est présente ou fréquente.

L'analyse plus particulière de la relation entre les espèces et les ressources minérales du sol est abordée dans plusieurs études. Le pH eau ou KCl de l'horizon A1 du sol constitue la variable édaphique la plus souvent analysée. Cette variable, facile à mesurer, représente une assez bonne synthèse de l'équilibre cationique du sol. Le comportement des espèces vis-à-vis du pH a été établi dans diverses régions : systématiquement pour toutes les espèces en Allemagne et en Suisse (ELLENBERG *et al.*, 1991 ; LANDOLT, 1977), pour certaines espèces et dans certaines régions seulement pour la France. Dans le nord-est, les travaux de PENEL (1979) et VALDENNAIRE (1979) indiquent la distribution de certaines espèces forestières vis-à-vis du pH.

La relation des espèces avec les ressources azotées du sol constitue la seconde variable analysée systématiquement en Suisse et en Allemagne (ELLENBERG *et al.*, 1991 ; LANDOLT, 1977). En France peu d'auteurs se sont attachés à déterminer le comportement des espèces vis-à-vis de la quantité d'azote du sol (VALDENNAIRE, 1979).

Enfin la distribution des fréquences des espèces a été étudiée en fonction du type d'humus pour le Morvan (SIMONNOT, 1991) et pour le nord-est (LE TACON et TIMBAL, 1973).

L'étude du comportement des espèces vis-à-vis des autres indicateurs analytiques des ressources minérales du sol a rarement été réalisée en France (VERGER, 1989). C'est le nord-Est de la France avec les travaux de PENEL (1979) et de VALDENNAIRE (1979) qui a été le plus étudié.

Pour le massif vosgien, ces deux études combinées prennent en compte les principaux éléments relatifs aux ressources minérales de l'horizon A1. Cependant, ces travaux portent sur un nombre limité d'espèces : une vingtaine dans les travaux de PENEL, une cinquantaine dans les travaux de VALDENNAIRE. De plus l'étude fréquentielle est réalisée avec un nombre relativement restreint de relevés phytoécologiques (68 pour PENEL, environ 200 pour VALDENNAIRE). Enfin aucun indice synthétique n'est fourni pour caractériser la distribution des espèces vis-à-vis des différents paramètres.

L'objectif principal de ce chapitre est de déterminer le comportement de **toutes** les espèces fréquentes (dans les conditions fixées par le cadre de l'étude) dans le massif vosgien vis-à-vis de **toutes** les variables relatives aux ressources minérales du sol. Pour atteindre cet objectif, nous utilisons un grand nombre de relevés : 306 au minimum, 473 au maximum répartis régulièrement suivant les deux gradients (altitude et richesse minérale) qui régissent la distribution de la végétation forestière sur sol drainé.

Pour chaque espèce, la distribution, l'optimum et l'amplitude écologiques sont indiqués pour chaque variable. D'autre part, les profils écologiques sont établis par une nouvelle méthode qui permet de visualiser sur un même graphe la distribution des classes d'abondance. Les résultats sont ensuite analysés de façon synthétique afin de déterminer l'importance relative de chaque variable pour chaque espèce. Ceci permet de mettre en évidence des ensembles d'espèces qui réagissent de la même façon aux nutriments analysés.

Le deuxième objectif du dépouillement des données consiste à étudier les variations de distribution des différentes classes d'abondance de chaque espèce vis-à-vis de chaque facteur. Cette partie permet d'appréhender l'effet de la concurrence sur la répartition des espèces vis-à-vis des ressources minérales du sol.

Du point de vue méthodologique, l'approche de l'écologie des espèces utilisée dans plusieurs chapitres de cette thèse est introduite. Elle repose sur la méthode de la fenêtre mobile introduite récemment en écologie végétale (YEE et MITCHELL, 1991). Jusqu'à maintenant, elle a seulement été utilisée pour l'analyse de la distribution de quelques espèces vis-à-vis de certaines variables climatiques. Dans ce travail, elle est employée systématiquement pour étudier les variations de probabilité d'apparition de 157 espèces vis-à-vis de 15 variables relatives aux ressources minérales de l'horizon A1.

3.2. MATÉRIELS ET MÉTHODES

3.2.1. Les espèces étudiées

3.2.1.1. Le choix des espèces étudiées

265 espèces ont été trouvées lors de l'élaboration de l'ensemble des relevés phytoécologiques. La distribution des fréquences de ces espèces est indiquée dans la figure 11.

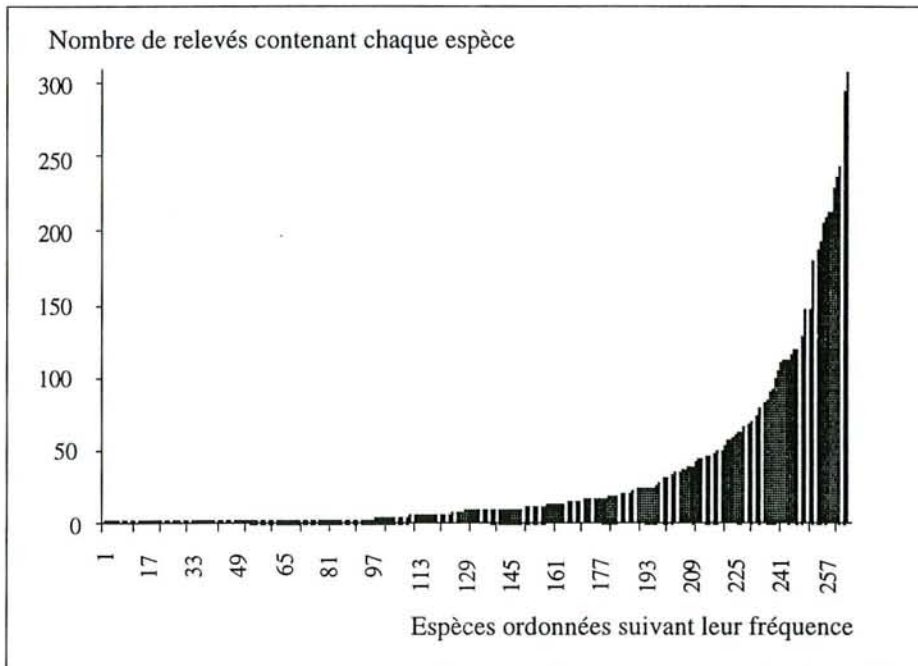


Figure 11 : Distribution des fréquences absolues de l'ensemble des espèces dans les 473 relevés de l'échantillon.

Le problème, trivial à première vue, du choix des espèces à étudier, n'est pas forcément évident. En effet, la distribution des fréquences absolues des espèces dans les 473 relevés de l'échantillonnage montre de grandes disparités : de nombreuses espèces ne sont présentes que dans quelques relevés.

Certains auteurs (GAUCH et WHITTAKER, 1972 in AUSTIN, 1987) considèrent que le mode des distributions de ces espèces rares est réparti au hasard le long du gradient étudié. De fait, pour ces espèces, une fluctuation d'une occurrence à un endroit du gradient induit une forte augmentation relative de la fréquence de l'espèce (alors que cette même fluctuation d'une occurrence pour les espèces présentes dans de nombreux relevés ne modifient les distributions que de façon négligeable).

L'étude de l'écologie des espèces rares induit donc des problèmes de validité des résultats. Cependant, si ces espèces sont écartées des traitements, la réalité écologique des communautés végétales est tronquée. L'examen des causes de la rareté des espèces, permet, en partie, d'objectiver les choix à réaliser.

Trois raisons peuvent expliquer la rareté d'une espèce :

- l'espèce est caractéristique d'un autre milieu (optimum dans des milieux non ou peu échantillonnés, humides, ouverts...) : elle est accidentelle dans les milieux étudiés (exemple : *Taraxacum officinale* en forêt) ;
- pour des raisons inconnues, l'espèce est "naturellement" rare : sa fréquence est faible à très faible dans toutes les conditions écologiques (exemple : *Cardamine pentaphyllos*) ;
- l'espèce a une écologie très étroite : elle est fréquente dans un très faible éventail de milieux et absente ailleurs (exemple : *Lunaria rediviva*).

La suppression des espèces rares conduit à écarter les espèces de ces trois catégories lors des analyses. L'absence de prise en compte des espèces des deux premières catégories est peu gênante : leur comportement, déterminé à partir des observations, a peu de chances de correspondre à leur comportement réel. Par contre, l'absence de prise en compte des espèces sténocéciques est dommageable. Pour ces espèces, les fluctuations aléatoires d'une occurrence ne peuvent bouleverser les résultats observés pour deux raisons :

- ces fluctuations ne peuvent avoir lieu que dans une partie déterminée et étroite (par définition) du gradient ;
- elles ont lieu dans une zone du gradient où toutes les occurrences de l'espèce sont présentes. Le poids de l'ensemble de ces occurrences relativise l'importance des fluctuations aléatoires.

Ne pas utiliser les espèces sténocéciques reviendrait à appauvrir le travail dans au moins trois domaines d'étude :

- l'autécologie précise de ces espèces ;
- l'influence des éléments minéraux sur les communautés végétales, influence qui peut être particulière pour les espèces qui ne sont présentes que dans une zone très précise du gradient ;
- l'estimation des variables du milieu par la végétation, pour laquelle la présence d'une de ces espèces modifie le jugement du phytoécologue.

Ces différents arguments ont conduit à fixer un seuil de présence assez faible, égal à 1 % de l'ensemble des relevés. Toutes les espèces présentes dans 5 relevés ou plus sont étudiées. Si ce seuil semble faible pour une espèce accidentelle, il correspond à la probabilité de trouver dans son milieu une espèce présente uniquement sur un mull eutrophe (ex: *Alliaria petiolata*, *Geum urbanum* ou *Glechoma hederacea*) dans 6 % des cas [5/(473/6)] ; ce qui n'est pas négligeable. Une telle espèce inféodée à des altitudes faibles comme l'*Alliaria* sera trouvée dans plus de 10 % des cas dans sa situation optimale. Il semble donc justifié d'étudier les espèces jusqu'à ce seuil de 1%. Cette limite a conduit à étudier 157 espèces.

3.2.1.2. Préparation des données pour l'étude de l'abondance des espèces

La comparaison des variations d'abondance entre espèces entraîne des problèmes de validité de résultats. En effet, la fréquence des différentes notes diminue, en général, de façon très sensible de la note + à la note 5 (Figure 12). Dans cette figure, c'est la valeur des fréquences moyennes de chaque note d'abondance dominante pour une espèce qui est représentée. Pour chaque note, ces valeurs sont calculées par la

formule : $F_m = 1/157 \sum_{i=1}^{157} (n_n/n_t)$ où F_m représente la fréquence moyenne d'une note ; n_n correspond au

nombre de relevés contenant l'espèce i avec la note n et n_t correspond au nombre total de relevés contenant l'espèce i .

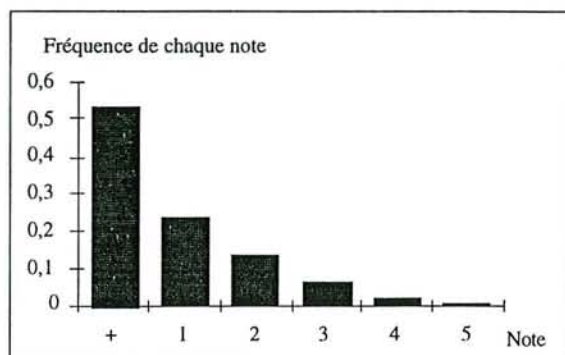


Figure 12 : Fréquence moyenne des différentes notes d'abondance dominance pour les 157 espèces étudiées .

L'observation de la figure 12 montre clairement que les notes d'abondance forte sont relativement rares. C'est pourquoi des regroupements de notes d'abondance sont réalisés afin d'avoir un nombre suffisant de relevés dans chaque classe d'abondance de façon à limiter l'influence des phénomènes aléatoires. Deux règles successives ont conduit à ces regroupements :

- les notes 4 et 5 ont été regroupées en une classe. La même opération a été réalisée pour les notes 2 et 3. 5 classes sont ainsi obtenues :
 - espèce absente ;
 - espèce présente (+) ;
 - espèce abondante mais peu recouvrante (1) ;
 - recouvrement compris entre 5 et 50 % (2, 3) ;
 - recouvrement compris entre 50 et 100 % (notes 4 et 5) ;

Pour les arbres, la notion d'abondance avec un faible recouvrement étant incongrue, les notes + et 1 ont été associées.

- Les catégories précédemment obtenues contenant moins de 1 % des présences (classes présentes dans moins de 5 relevés) ont été regroupées avec la catégorie d'abondance inférieure (notes plus faibles).

Suivant la fréquence de leurs différentes notes, 1 à 4 classes d'abondance ont donc pu être déterminées pour chaque espèce :

- espèces très rarement abondantes et présentant 1 classe d'abondance définie ci-dessus : (+,1,2,3,4,5)
- espèces rarement abondantes et présentant deux classes d'abondance définies ci-dessus : +, (1,2,3,4,5)
- espèces rarement recouvrantes et présentant trois classes définies ci-dessus : +, 1, (2,3,4,5)
- espèces sociales présentant quatre classes définies ci-dessus : +, 1, (2,3), (4,5)

3.2.2. Les variables édaphiques

Toutes les variables relatives au niveau trophique sont étudiées : pH eau, pH KCl ; éléments échangeables : Ca, Mg, K, Fe, Mn, Al, H, S ; éléments totaux C, N et les rapports S/T et C/N.

3.2.3. Méthode d'étude

La répartition d'une espèce le long d'un gradient écologique a souvent été étudiée par l'observation des **distributions de fréquences** de l'espèce le long du gradient analysé et/ou par divers **résumés numériques**. La forte proportion d'absences des espèces dans les relevés justifie cette approche fréquentielle plutôt que des études plus classiques de corrélations.

Des distributions de fréquence et des résumés numériques sont également déterminés dans ce travail. Une approche descriptive récente, rarement employée, la méthode de la fenêtre mobile est utilisée pour établir ces divers éléments. L'analyse préalable des méthodes prises en compte traditionnellement justifie l'utilisation de cette nouvelle approche.

3.2.3.1. Présentation des méthodes d'étude traditionnelles

Observation des distributions

Deux méthodes principales ont été développées pour l'étude des variations de fréquences des espèces en fonction des gradients écologiques. La plus ancienne, complètement descriptive, est celle des profils écologiques (DAGET et GODRON, 1982 ; LE TACON et TIMBAL, 1973). Le profil écologique correspond à une succession de fréquences des espèces dans des classes du gradient. Divers types de profils sont définis : fréquences absolues, fréquences relatives, fréquences corrigées... (DAGET et GODRON, 1982).

La seconde méthode est basée sur l'hypothèse d'une distribution unimodale plus précisément gaussienne des espèces par rapport aux variables environnementales (GAUCH et WHITAKER, 1972 in AUSTIN, 1987). Un modèle de courbe unimodale est alors réalisé grâce à la méthode de la régression logistique. Elle fournit une estimation de la probabilité de présence de l'espèce en chaque point du gradient analysé (TER BRAAK et LOOMAN, 1986). L'équation de la courbe d'occurrence d'une espèce est la suivante : $p(\text{présence}/x) = 1/[1 + \exp(a_0 + a_1x + a_2x^2)]$. Cette méthode a l'avantage de fournir directement une estimation de la validité des paramètres qui permettent la construction de la courbe de réponse.

Les résumés numériques

Les résumés numériques utilisés s'attachent à caractériser l'optimum écologique des espèces et leur amplitude écologique vis-à-vis du facteur étudié.

La notion d'optimum la plus fréquemment utilisée correspond à une moyenne parfois pondérée. Cette moyenne est établie avec les valeurs prises par la variable étudiée dans les relevés où l'espèce est présente. L'importance de chaque relevé dans le calcul de la moyenne peut être pondérée par l'abondance de l'espèce. L'autre valeur couramment utilisée correspond au mode du profil écologique (GOUNOT, 1969). Ces deux valeurs, considérées comme l'optimum écologique de l'espèce, peuvent cependant différer sensiblement si la distribution est dissymétrique. La régression logistique fournit une estimation de l'optimum. Elle correspond à : $\text{optimum} = -a_1/(2a_2)$. La valeur estimée par cette formule correspond au mode de la distribution.

La mesure de l'amplitude écologique la plus fréquemment prise en compte est celle de l'écart-type, fréquemment associée à l'étude de la moyenne pondérée. L'intervalle du gradient dans lequel l'espèce a été trouvée a également été utilisé. La régression logistique fournit également une estimation de l'amplitude écologique des espèces : $\text{tolérance} = 1/\sqrt{2a_2}$. Cette valeur est égale à celle de l'écart-type de la distribution dans le cas où la fréquence maximale est faible et où la distribution est symétrique (TER BRAAK et GREMMEN, 1987).

3.2.3.2. Discussion et choix d'une méthode

Distributions

Choix d'une méthode d'obtention des distributions

Les deux approches traditionnellement utilisées présentent divers inconvénients.

La régression logistique a pour désavantage d'être basée sur un modèle a priori de réponse des espèces au gradient analysé. Or la théorie d'une réponse symétrique et unimodale des espèces aux facteurs environnementaux n'est pas universelle (AUSTIN, 1987). Du coup, l'utilisation du modèle le plus fréquemment mis en oeuvre est discutable.

L'approche descriptive des profils écologiques présente d'autres inconvénients :

- l'intervalle de chaque classe est déterminé a priori ;
- dans les graphes, la fréquence d'apparition d'une espèce est identique pour tout l'intervalle de chaque classe, alors qu'en fait, la fréquence varie du début à la fin de la classe ;
- Enfin il est difficile de synthétiser, par un résumé numérique, l'information fournie par un profil écologique.

La méthode de la fenêtre mobile semble pallier ces inconvénients (WORTON, 1989 ; SAPORTA, 1990 ; YEE et MITCHELL, 1991). Par rapport à la régression logistique, les données sont examinées directement, sans devoir s'accorder, a priori, à un modèle. Les réponses des espèces peuvent donc être variées, ces variations seront détectées aisément, contrairement aux résultats de la régression logistique.

Par rapport à la distribution par classe, la méthode de la fenêtre mobile présente plusieurs avantages :

- une meilleure estimation de la fréquence pour chaque valeur de la variable ;
- une meilleure lisibilité du diagramme ;
- une possibilité de synthèse par des résumés numériques plus aisée.

Le principe de la méthode de la fenêtre mobile est simple. Pour chaque valeur x_i du gradient étudié, on construit une fenêtre qui entoure cette valeur. Soit F , l'intervalle de la fenêtre. La fréquence \hat{y}_i correspondant à x_i est estimée à l'aide des valeurs de y pour lesquelles x est compris entre $x_i - F/2$ et $x_i + F/2$. A partir de ce principe, l'amélioration fréquemment employée consiste à pondérer l'importance des points en fonction de leur distance à x_i : les valeurs y_j qui correspondent à des valeurs x_j proches de x_i ont des poids élevés ; les valeurs y_j qui correspondent à des valeurs x_j éloignées de x_i ont des poids faibles.

Mathématiquement la méthode peut être présentée comme suit : soit les données (x_i, y_i) pour $i=1,2,\dots,n$, les valeurs lissées $\hat{y}_1, \hat{y}_2, \dots, \hat{y}_n$ produites par le lissage sont données par l'équation :

$$\hat{y}_i = \frac{\sum_{j=1}^n K((x_i - x_j)/F) y_j}{\sum_{j=1}^n K((x_i - x_j)/F)}$$

où F correspond à la largeur de la fenêtre ;

et K correspond à la fonction de pondération de l'importance des points.

Cette présentation met en évidence les deux paramètres (taille de la fenêtre : F et fonction de pondération des points : K) qu'il est nécessaire de définir avant d'utiliser la méthode de la fenêtre mobile.

Détermination des paramètres nécessaires pour l'emploi de la fenêtre mobile

Les deux paramètres à définir pour l'utilisation de la technique de la fenêtre mobile sont :

- la fonction de pondération de l'importance des points en fonction de leur distance au point analysé ;
- la taille de la fenêtre mobile.

D'autre part, la difficulté d'estimation de la fréquence des espèces à proximité des valeurs extrêmes du gradient nécessite une discussion sur la part de celui-ci qui doit être interprétée.

Ces trois points sont analysés dans les trois paragraphes suivants.

Pondération des points dans la fenêtre.

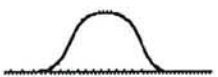
Trois méthodes sont fréquemment employées pour pondérer l'importance des points à l'intérieur de la fenêtre.



- pondération en "boîte" : aucune pondération n'est réalisée : chaque point de la fenêtre intervient pour une importance égale dans le calcul de p



- pondération en triangle : la pondération de chaque point est linéairement proportionnelle à sa proximité au point central



- pondération "normale" : le poids de chaque point est pondéré par une fonction normale dont le maximum est situé au niveau de la valeur du gradient pour laquelle on désire mesurer la fréquence.

Les résultats fournis par les trois méthodes sont illustrés dans la figure 13.

La pondération uniforme fournit des résultats très peu lissés. Les résultats des pondérations normale et en triangle sont très semblables.

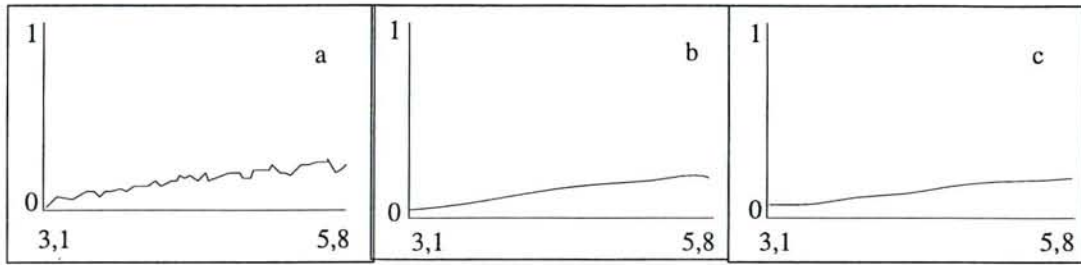


Figure 13: Différents types de distributions obtenues à l'aide de fonctions de pondération différentes par la méthode de la fenêtre mobile.

Exemple du profil écologique de *Stellaria nemorum* vis-à-vis du pH (l'axe x, le pH, varie de 3,1 à 5,8 ; l'axe y, la fréquence de l'espèce, varie de 0 à 1) : pondération en boîte (a), pondération en triangle (b) pondération "normale" (c).

La pondération par une fonction normale de formule : $K(t) = \frac{1}{0,37 * \sqrt{2\pi}} * e^{-t^2/2(0,37)^2}$ (S Plus manual

reference 1991) a été choisie pour ce travail. Elle a pour avantage un bon lissage des données et sa cohérence écologique est indéniable : un poids relativement très élevé est attribué aux points proches du point pour lequel on désire connaître la fréquence de l'espèce.

Détermination de la taille de la fenêtre

Il n'existe pas de règle permettant le choix objectif de la taille de la fenêtre (SAPORTA, 1990). Lorsqu'on passe d'une faible taille de fenêtre à une taille importante, plusieurs phénomènes sont observables graphiquement (figure 14) :

- une baisse des ondulations de deuxième ordre, ce qui est positif ;
- une augmentation de la stabilité de l'optimum et de l'amplitude écologique ce qui est également positif ;
- un écrasement des courbes, ce qui est négatif : la probabilité est estimée avec des points de valeurs trop différentes de celles du point à estimer.

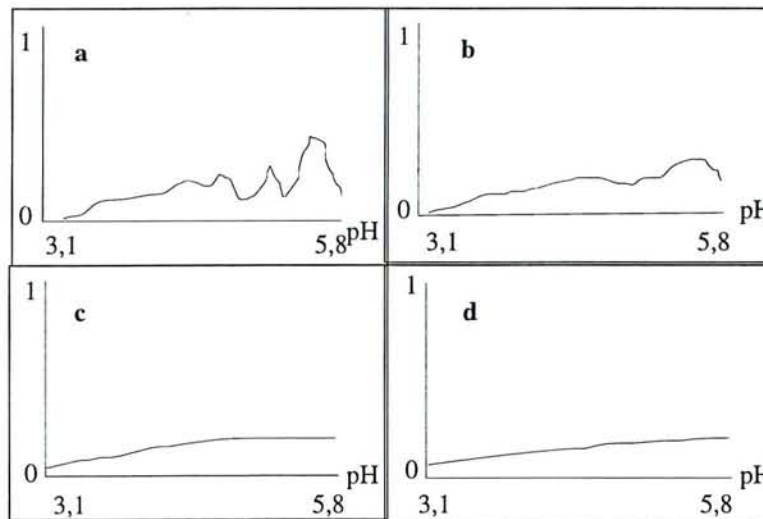


Figure 14 : Différents types de distributions obtenues à l'aide de tailles de fenêtres différentes : Exemple du profil écologique de *Stellaria nemorum* vis-à-vis du pH (l'axe x varie de 3,1 à 5,8 ; l'axe y, la probabilité de présence, varie de 0 à 1) : a : fenêtre de 0,26 unité de pH (6 % de l'étendue de l'échantillon) ; b : fenêtre de 0,52 unité de pH (12,5 % de l'étendue de l'échantillon) ; c : fenêtre de 1,04 unité de pH (25 % de l'étendue de l'échantillon) ; d : fenêtre de 2,08 unité de pH (50 % de l'étendue de l'échantillon) .

Deux critères ont guidé le choix de la largeur de la fenêtre : une cohérence empirique (un compromis entre les effets mentionnés ci-dessus) et une cohérence biologique (la taille de la fenêtre ne doit pas prendre ensemble des milieux trop différents).

Une fenêtre représentant 25 % de l'intervalle situé entre les deux extrémités du gradient analysé a finalement été retenue. A titre d'exemple, pour le pH, la fréquence d'une espèce pour un pH donné est estimée principalement à l'aide des notes de l'espèce pour les valeurs de pH variant de - 0,5 à + 0,5 unité de pH par rapport à la valeur étudiée.

Intervalle du gradient analysé

Aux deux extrémités du gradient analysé, la taille de la fenêtre est, par définition, moindre qu'ailleurs. De plus certaines variables sont mal distribuées le long de l'axe, et certains relevés sont très isolés. Il en résulte que si la valeur de la fréquence relative dépend de la proportion des occurrences et des absences dans en moyenne 473 (= nombre de relevés)/4=118 relevés, aux extrémités d'un gradient mal échantillonné la valeur de la fréquence peut ne dépendre que de quelques relevés. Cette valeur est alors très sensible à des fluctuations dues au hasard. Ce phénomène est gênant non seulement pour l'analyse des courbes de réponse, mais aussi pour la définition des optimums. Quelques occurrences à une extrémité de gradient où le nombre de relevés est faible peuvent positionner l'optimum à cette extrémité (figure 15).

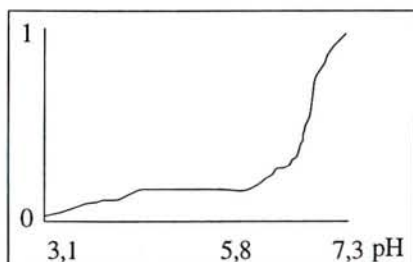


Figure 15 : Illustration, à l'aide du profil écologique de *Stellaria nemorum* pour le pH, des problèmes posés par le calcul de la moyenne avec un faible nombre de points : le nombre de relevés est faible entre les pH 6 et 7,3.

C'est pourquoi, dans ce travail, bien que la valeur de la probabilité soit calculée à partir de l'ensemble des données, les valeurs marginales du gradient sont exclues dans la présentation de la distribution et dans le calcul des optimums et amplitudes écologiques de l'espèce.

La distribution est présentée lorsqu'au moins 30 relevés participent au calcul de la fréquence en un point. Avec ce nombre de relevés, une fluctuation aléatoire d'une note ne fait varier la fréquence que de quelques %.

Il en résulte que les intervalles analysés de l'ensemble des variables de l'étude sont les suivants (tableau 5):

Variable	Minimum	Maximum	largeur de la fenêtre	Limite< de présentation des résultats	limite> de présentation des résultats
pH eau	3,1	7,27	1,04	3,1	5,8
pH KCl	2,3	6,86	1,14	2,3	5,1
Eelts éch.					
Ca	0	17,56	4,39	0	9,12
Mg	0,02	5,04	1,26	0,02	1,96
K	0,03	1,28	0,31	0,03	0,85
Fe	0	1,25	0,31	0	0,60
Mn	0	1,88	0,47	0	0,94
Al	0	13,2	3,30	0	9,87
H	0	8,24	2,06	0	3,72
S	0,08	21,06	5,24	0,08	11,68
CEC	1,42	28,01	6,65	1,42	17,84
Eelts tot.					
C	1,1	198,6	49,4	1,1	103,7
N	0	11,15	2,78	0	7,45
Rapports					
C/N	8,4	35	6,7	8,4	26,4
S/T	0,02	0,99	0,24	0,02	0,99
Altitude	225	1320	274	225	1130

Tableau 5 : Intervalle étudié, pour chaque variable de niveau trophique, dans l'étude du comportement nutritionnel des espèces.

Résumés numériques

Faut-il des résumés numériques ?

Deux raisons incitent à utiliser les résumés numériques. D'une part, la comparaison des distributions des espèces est malaisée : il est plus facile d'ordonner ou de classer des nombres que des courbes. D'autre part, le nombre de résultats traités : 157 espèces, 1 à 4 notes d'abondance, 15 variables de niveau trophique conduit à réaliser un grand nombre de profils qu'il est utile de synthétiser.

Optimum écologique

La moyenne pondérée des valeurs de la variable pour lesquelles l'espèce est présente n'est pas une bonne mesure. Elle est trop dépendante de l'échantillonnage. Ainsi, l'optimum pour le pH calculé avec un suréchantillonnage des milieux acides sera plus faible que l'optimum calculé avec un échantillonnage équilibré. Par exemple, on désire calculer l'optimum des espèces pour le pH eau de l'horizon A1. La partie du gradient étudiée s'étend de pH 3 à pH 5. Quatre classes d'intervalle égal (0,5 unité) sont définies. Deux lots de relevés sont utilisés pour calculer l'optimum : le premier dont l'échantillonnage est équilibré contient 40 relevés dans chaque classe, le second dont l'échantillonnage est déséquilibré contient 40 relevés dans les deux premières classes et 20 relevés dans les 2 secondes. L'optimum de chaque espèce pour le pH, calculé à l'aide du deuxième lot est presque systématiquement inférieur de 0,1 unité à celui calculé à l'aide du premier lot.

Les calculs effectués à l'aide de la régression logistique souffrent du modèle introduit a priori, et surtout des extrapolations réalisées. Lorsqu'on étudie la distribution des 157 espèces vis-à-vis du pH, il n'est possible, en toute rigueur, d'attribuer un optimum que pour celles qui présentent un modèle de courbe gaussien (= en cloche) de façon statistiquement significative. Dans notre échantillon seules 13 % des espèces sont dans ce cas. Pour les autres espèces, celles qui ont leur optimum à l'une des deux extrémités du gradient (dont l'équation de réponse est égale à $P(i \text{ présente}/pH) = 1/(1+\exp(a_j + b_j * pH))$), ou celles qui sont indifférentes au facteur étudié, il n'est pas possible de calculer une valeur optimale. Une solution consiste à imposer un modèle de courbe en cloche, même s'il n'est pas significatif du point de vue statistique. Les résultats de cette opération sont décevants : le pH optimum de la Callune est égal à 2,9, celui du Polytrich est égal à -22,6 !. Une seconde solution, écologiquement plus logique, consiste à attribuer comme optimum, aux espèces ayant leur fréquence maximale à une extrémité du gradient, la valeur de celui-ci qui correspond à cette extrémité. Il est évident qu'aucun optimum ne doit être attribué aux espèces indifférentes.

Pour les méthodes descriptives qui neutralisent l'effet de l'échantillonnage (profils écologiques, fenêtre mobile), la valeur du gradient qui correspond à la fréquence maximale de l'espèce semble biologiquement plus cohérente comme notion d'optimum écologique que le barycentre de la distribution. Le mode de la distribution correspond, en effet, à une valeur biologique plus concrète que son centre de gravité.

La comparaison des différentes méthodes incite à choisir la valeur du gradient correspondant au mode de la distribution comme notion d'optimum écologique des espèces. C'est cette valeur, obtenue à l'aide des fréquences calculées par la méthode de la fenêtre mobile, qui est retenue dans ce travail.

Amplitude écologique

Recherche d'une mesure d'amplitude écologique

Pour être utile et cohérente écologiquement, la mesure de l'amplitude écologique de l'espèce doit remplir plusieurs conditions.

Pour une espèce :

- la valeur de l'amplitude doit être d'autant plus faible que l'espèce est présente sur une gamme plus étroite de milieux (et inversement) ;
- la mesure doit éviter de fournir des limites d'amplitude impossibles car bornées naturellement (comme par exemple un pH inférieur à 3) ;
- la mesure doit respecter l'éventuelle dissymétrie des distributions ;

- les limites inférieures et supérieures de l'amplitude doivent être localisables sur le gradient ;
- enfin, l'intervalle du gradient défini comme intervalle d'amplitude de l'espèce doit correspondre aux valeurs de fréquences les plus élevées ;

Pour l'ensemble des espèces, la mesure doit, pour un même gradient, permettre la comparaison des espèces entre elles. Elle doit permettre également de discriminer convenablement les espèces suivant leur amplitude.

L'utilisation de l'écart-type (qui présuppose une certaine distribution des fréquences), peut, pour une espèce ayant un optimum à un pôle du gradient, s'étendre dans une zone écologiquement impossible (par exemple des valeurs de pH < 3). D'autre part, cette mesure ne respecte pas la dissymétrie éventuelle des distributions. La mesure de tolérance utilisée dans la régression logistique souffre des mêmes défauts que l'écart-type.

L'intervalle du gradient pour lequel l'espèce est présente est difficilement utilisable. D'une part, c'est une mesure sensible aux présences exceptionnelles excentrées. D'autre part, cette mesure discrimine mal les espèces. De nombreuses espèces, en effet, sont présentes tout au long du gradient analysé. Elles ont donc, par cette approche, la même amplitude écologique. Cependant parmi toutes ces espèces, celles qui ont un caractère indicateur marqué ne sont pas discriminées des autres. Ainsi, *Prenanthes purpurea* et *Deschampsia flexuosa* sont présentes sur tout le gradient analysé (figure 16), il est cependant évident que *Deschampsia flexuosa* a une amplitude écologique plus étroite que *Prenanthes purpurea*.

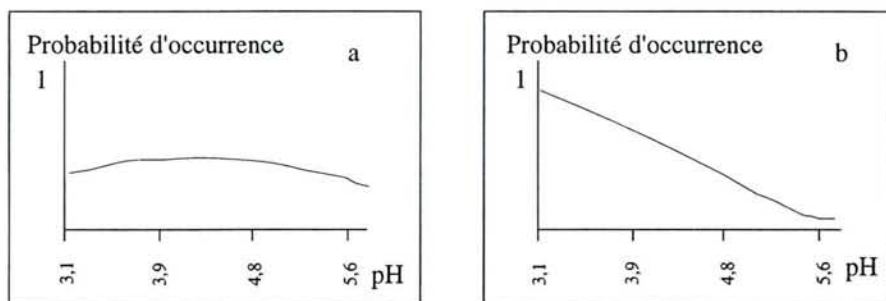


Figure 16 : exemple de deux espèces *Prenanthes purpurea* (a) et *Deschampsia flexuosa* (b) présentes sur toutes la gamme des pH et qui ont une amplitude écologique différente.

Les mesures de dispersion habituellement utilisées ne semblent donc pas satisfaisantes. D'autres approches, analogues aux méthodes non paramétriques, peuvent être utilisées :

Une première méthode consiste à prendre les valeurs du gradient pour lesquelles la fréquence de l'espèce dépasse $n\%$ de probabilité d'apparition. Cette méthode n'est guère utilisable. La fréquence des espèces est en effet trop variable : les espèces fréquentes auraient une grande amplitude écologique tandis que certaines espèces rares pourraient avoir une amplitude nulle (figure 17).

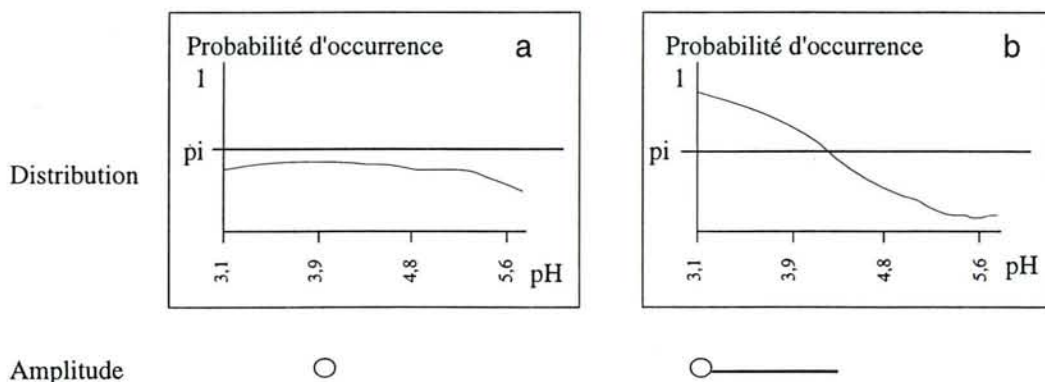


Figure 17 : Illustration de la difficulté d'utiliser une probabilité d'occurrence seuil pour la définition de l'amplitude écologique : *Prenanthes purpurea* (a), de fréquence absolue assez faible, a une amplitude écologique nulle, *Deschampsia flexuosa* (b), de fréquence absolue importante, à une amplitude écologique importante.

Une seconde méthode consiste à prendre le maximum de probabilité, à le diviser par n (ex 2) et à prendre, comme bornes de l'amplitude écologique, les deux valeurs du gradient de part et d'autre de l'optimum qui correspondent à cette valeur. Cette méthode n'a pas le même inconvénient que la précédente. Cependant, elle ne permet pas de comparaison entre espèces : les parts de distribution conservées sont différentes pour chaque espèce traitée (figure 18).

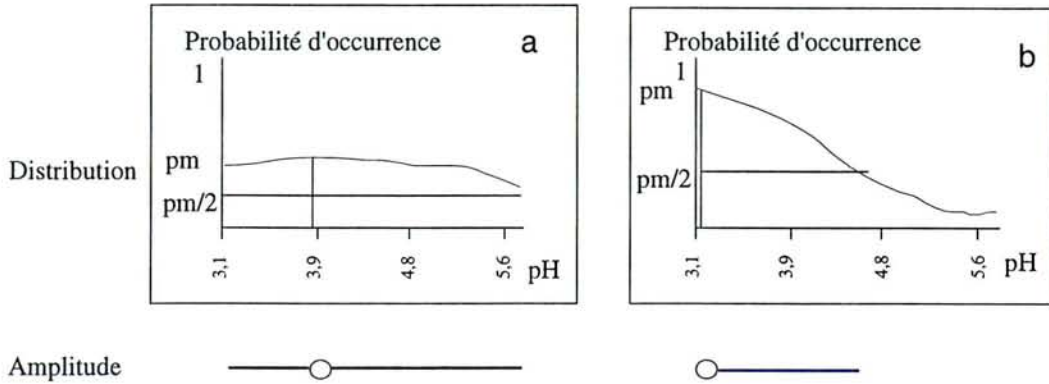


Figure 18 : Illustration de la part différente de distribution retenue pour la définition de l'amplitude écologique : l'amplitude de *Prenanthes purpurea* (a) couvre la totalité de sa distribution ; l'amplitude de *Deschampsia flexuosa* (b) couvre une partie seulement de sa distribution.

Une troisième approche consiste, comme dans l'analyse de distributions non paramétriques, à supprimer les extrémités de la distribution et ne conserver que la partie centrale. L'amplitude écologique correspond alors à l'intervalle du gradient dans lequel on trouve n % de la distribution (en général 50 ou 80 % par analogie avec les distances interquartiles ou interdéciles). Cette solution n'est également pas envisageable. Elle est incohérente pour toutes les espèces ayant leur optimum à une extrémité du gradient. Il semble en effet incongru d'exclure des valeurs pour lesquelles l'espèce a les plus fortes affinités (figure 19).

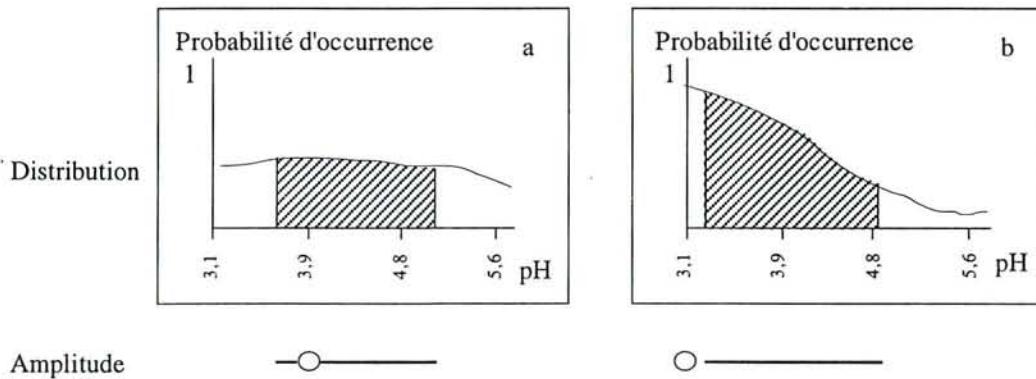


Figure 19 : Illustration de la difficulté d'utiliser une approche, analogue à celle des mesures de dispersion dans les analyses non paramétriques, pour la définition de l'amplitude écologique (*Prenanthes purpurea*, *Deschampsia flexuosa*) : l'intervalle de l'amplitude de *Deschampsia flexuosa* (b) ne couvre pas la partie du gradient pour laquelle sa fréquence est maximale.

Une approche issue de cette dernière méthode semble cohérente écologiquement. Elle consiste à exclure une certaine proportion de la distribution, non pas aux deux extrémités, mais dans la partie du gradient pour laquelle la fréquence de l'espèce est minimale. C'est cette approche qui est retenue dans ce travail. Écologiquement la notion d'amplitude écologique définie correspond à l'intervalle du gradient pour lequel la fréquence de l'espèce est maximale et qui contient une part définie de la distribution (figure 20).

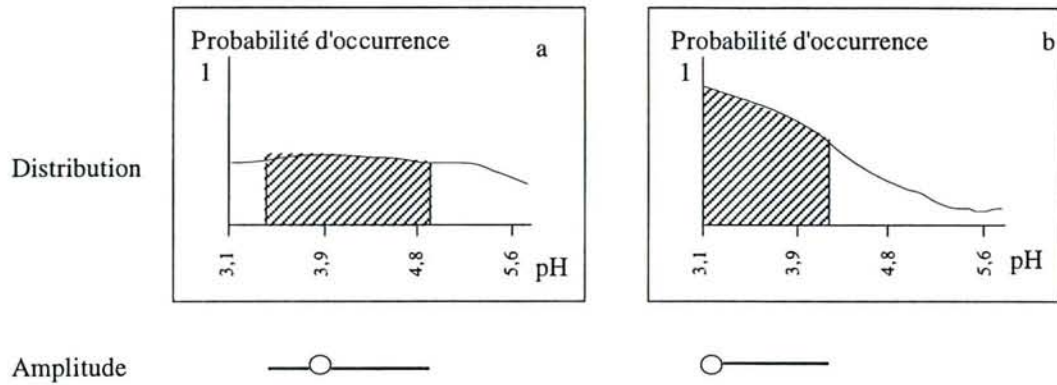


Figure 20 : Illustration à l'aide de deux espèces, *Prenanthes purpurea* (a) et *Deschampsia flexuosa* (b) des notions d'optimums et d'amplitudes écologiques retenues dans ce travail.

Pour les espèces unimodales, trois valeurs sont issues du calcul de l'amplitude écologique :

- la valeur du gradient qui correspond au minimum de l'intervalle de l'amplitude écologique ;
- la valeur du gradient qui correspond au maximum de l'intervalle de l'amplitude écologique ;
- la valeur qui correspond à la différence entre valeur maximale et valeur minimale. C'est elle qui traduit l'amplitude écologique de l'espèce.

Par définition, la probabilité de présence de l'espèce est la même pour les deux valeurs qui correspondent aux deux bornes de l'amplitude. La probabilité de présence est plus faible à l'extérieur de ces bornes, elle est plus forte à l'intérieur.

Une seconde remarque concerne le cas particulier d'un échantillonnage parfait. Dans ce cas, si n % de la distribution est conservée, alors on trouve n % du total des occurrences de l'espèce dans l'intervalle de l'amplitude écologique.

Cette définition de l'amplitude écologique permet de satisfaire tous les critères de cohérence biologique préalablement définis. Elle permet, en outre, la comparaison et la discrimination des espèces vis-à-vis d'une même variable.

Les valeurs, exprimées en unités du gradient analysé, ne peuvent pas être comparées d'une variable à l'autre : elles sont exprimées dans des unités souvent différentes ou elles ne varient pas dans la même gamme de valeurs.

C'est pourquoi, ce ne sont pas les valeurs initiales de l'amplitude qui sont utilisées pour les comparaisons, mais de nouvelles valeurs égales à la part du gradient qui correspond à l'amplitude écologique de l'espèce (figure 21 a):

$$\text{Amplitude} = (x_2 - x_1) / (x_x - x_n)$$

- où x_2 correspond à la borne maximale de l'amplitude écologique ;
- x_1 correspond à la borne minimale de l'amplitude écologique ;
- x_x correspond à la borne maximale de l'intervalle analysé ;
- x_n correspond à la borne minimale de l'intervalle analysé.

Les comparaisons réalisées avec cette mesure doivent cependant être effectuées avec prudence : les amplitudes sont comparables d'une variable à l'autre si les paramètres variables (largeur de la fenêtre et fonction de pondération des points) sont les mêmes lors de la réalisation des distributions.

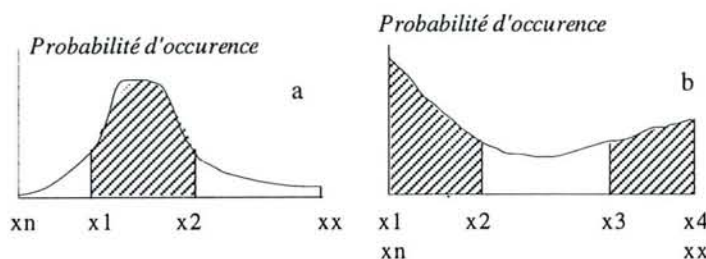


Figure 21 : Illustration du calcul de l'amplitude écologique d'une espèce unimodale (a) et multimodale (b)

La valeur de l'amplitude écologique des espèces multimodales peut être calculée en réalisant le cumul des parts de gradient correspondant au maximum de fréquence de l'espèce :

$$\text{Amplitude} = ((x_2 - x_1) + \dots + (x_j - x_i)) / (x_x - x_n)$$

Graphiquement cette opération peut être visualisée dans la figure 21b. Écologiquement, ce calcul semble justifié : il n'y a pas de raison pour que des espèces bimodales n'aient pas une amplitude étroite vis-à-vis de la variable analysée.

Détermination de la part de distribution retenue dans le calcul de l'amplitude écologique

La part, n , de distribution retenue doit être définie de façon à satisfaire deux exigences :

- conserver une part de distribution suffisante pour être représentative de l'étendue de dispersion de l'espèce ;
- Supprimer une proportion de distribution suffisante pour pouvoir comparer les espèces à large amplitude écologique (qui sont présentes tout le long du gradient), et pour éliminer l'effet de présences excentrées exceptionnelles.

Pour ce choix, deux solutions (arbitraires) peuvent être retenues :

- retenir 50 ou 80 % de la distribution, car ce sont des mesures souvent utilisées dans les statistiques non paramétriques.
- retenir la part de distribution qui correspond à 2 écarts-type (68,26 %) d'une distribution normale. Le choix de cette mesure permet des comparaisons avec les travaux qui utilisent l'écart-type comme mesure d'amplitude. Plus précisément les comparaisons ne sont possibles que si la distribution est normale et comprise complètement entre les deux bornes du gradient étudié.

C'est cet intervalle, qui correspond environ aux deux-tiers de la distribution (68,26 %), qui a été retenu pour définir l'amplitude écologique.

Dans notre travail, l'amplitude écologique correspond donc à la zone du gradient pour laquelle la fréquence de l'espèce est maximale et qui contient 68,26 % du profil écologique.

Conclusion sur la méthode d'étude du comportement des espèces

Cette discussion sur le choix d'une méthode d'étude permet de retenir trois paramètres permettant de caractériser le comportement des espèces :

- la courbe des probabilités d'occurrence calculée à l'aide de l'approche de la fenêtre mobile ;
- l'optimum écologique qui correspond à la valeur du gradient pour laquelle la fréquence est maximale ;
- l'amplitude écologique : elle correspond à l'intervalle du gradient pour lequel la fréquence de l'espèce est maximale et qui contient une part définie de la distribution.

3.2.3.3. Présentation des résultats

Les distributions des espèces sont présentées par des schémas où la fréquence de chaque classe d'abondance peut être visualisée.

Pour permettre cette présentation, un premier calcul de la fréquence de la classe d'abondance la plus forte est réalisé, puis un autre calcul est effectué pour cette classe et la classe d'abondance inférieure et ainsi de suite de façon à calculer lors de la dernière étape la fréquence de l'ensemble des classes d'abondance.

Les résumés numériques (optimum et amplitude) sont présentés sous forme de données chiffrées ainsi que sous forme graphique. Dans cette présentation les espèces sont ordonnées suivant leur optimum, puis le barycentre de leur amplitude $((\max + \min) / 2)$. Enfin les espèces multimodales se trouvant à une extrémité de l'ordination sont replacées juste avant les espèces ayant un même optimum. Ce mode de présentation est repris de celui proposé par CHESSEL *et al.* (1982).

3.3. RÉSULTATS

3.3.1. Distributions et résumés numériques de chaque espèce vis-à-vis de chaque variable

La distribution des fréquences de chacune des espèces pour les principales variables relatives au niveau trophique (pH eau, pH KCl, Ca, Mg, K, Al, Fe, Mn, H, S, CEC, S/T, C, N, C/N) sont fournies en annexe 1. Dans cette annexe, la probabilité d'occurrence des classes d'abondance cumulées de chaque espèce

est indiquée dans chaque graphique. Les ordinations des espèces vis-à-vis des différents facteurs sont fournies dans l'annexe 2. Les résumés numériques -optimum et amplitude écologique- caractéristiques des espèces pour les différents paramètres relatifs aux ressources minérales sont mentionnés en annexe 3.

3.3.2. Mesure synthétique de la sensibilité de chaque espèce vis-à-vis de chaque variable

Cette partie a pour objet de fournir une vue générale de l'influence de chaque facteur sur chaque espèce. Pour obtenir cette vue générale de la sensibilité des 157 espèces vis-à-vis des 15 variables analysées, une méthode graphique synthétique est développée.

Elle est basée sur l'analyse d'un tableau contenant :

- en lignes : les 157 espèces ;
- en colonnes : les 15 variables relatives à la richesse minérale ;
- à l'intersection d'une ligne et d'une colonne : la sensibilité de l'espèce, mesurée par son amplitude écologique.

Un prétraitement est effectué sur ce tableau afin de donner une importance comparable aux diverses variables et aux diverses espèces :

1) les valeurs sont pondérées par l'amplitude "moyenne" de chaque espèce pour toutes les variables étudiées. Cette pondération met en valeur les amplitudes relativement faibles des espèces à large amplitude ;

2) les valeurs sont également pondérées par la moyenne des amplitudes pour une variable. Cette pondération met en valeur les espèces à amplitude relativement faible pour les variables à amplitude moyenne importante.

En résumé, c'est la sensibilité d'une espèce vis-à-vis d'une variable, par rapport à l'ensemble des espèces et des variables, qui est mesurée. Cette sensibilité relative est mesurée par la valeur du χ^2 égale à :

$$S = n_{ij} - ((n_{i.} * n_{.j}) / n)$$

S correspond à la mesure de la sensibilité d'une espèce à une variable ;

n_{ij} correspond à l'amplitude écologique initiale évaluée en % de l'intervalle du gradient analysé ;

$n_{i.}$ correspond à la somme marginale des amplitudes pour une espèce ;

$n_{.j}$ correspond à la somme marginale des amplitudes pour une variable ;

n correspond à la somme des amplitudes initiales du tableau de données.

La mesure de la sensibilité de chaque espèce à chaque facteur est présentée dans la figure 22. Dans cette figure :

- la sensibilité d'une espèce vis-à-vis d'une variable est représentée par un disque de taille proportionnelle à l'écart de l'amplitude écologique de l'espèce pour la variable ;
- seules les amplitudes inférieures à la valeur attendue $((n_{i.} * n_{.j}) / n)$ sont présentées ;
- les espèces sont ordonnées de façon à associer au mieux les espèces sensibles aux mêmes éléments et à dissocier les espèces sensibles à des éléments différents. Cette structuration est réalisée en ordonnant les espèces selon leur coordonnée pour l'axe 1 de l'AFC du tableau des amplitudes.
- les variables sont également ordonnées de façon à associer celles qui ont une influence semblable sur les espèces et à dissocier celles qui ont une influence différente. Ici aussi, les coordonnées des variables sont retenues pour effectuer cette ordination.

3.3.2.1. Examen des variables

L'observation de la figure 22 montre que des groupes de variables ont une importance identique pour les espèces. Il s'agit de :

- Al, Fe, H ;
- pH KCl, pH eau, S/T ;
- Mg, Ca, S ;
- C/N ;
- T ;
- Mn ;
- C et N ;
- K.

Les espèces ont généralement une sensibilité relative semblable vis-à-vis des différentes variables d'un même groupe.

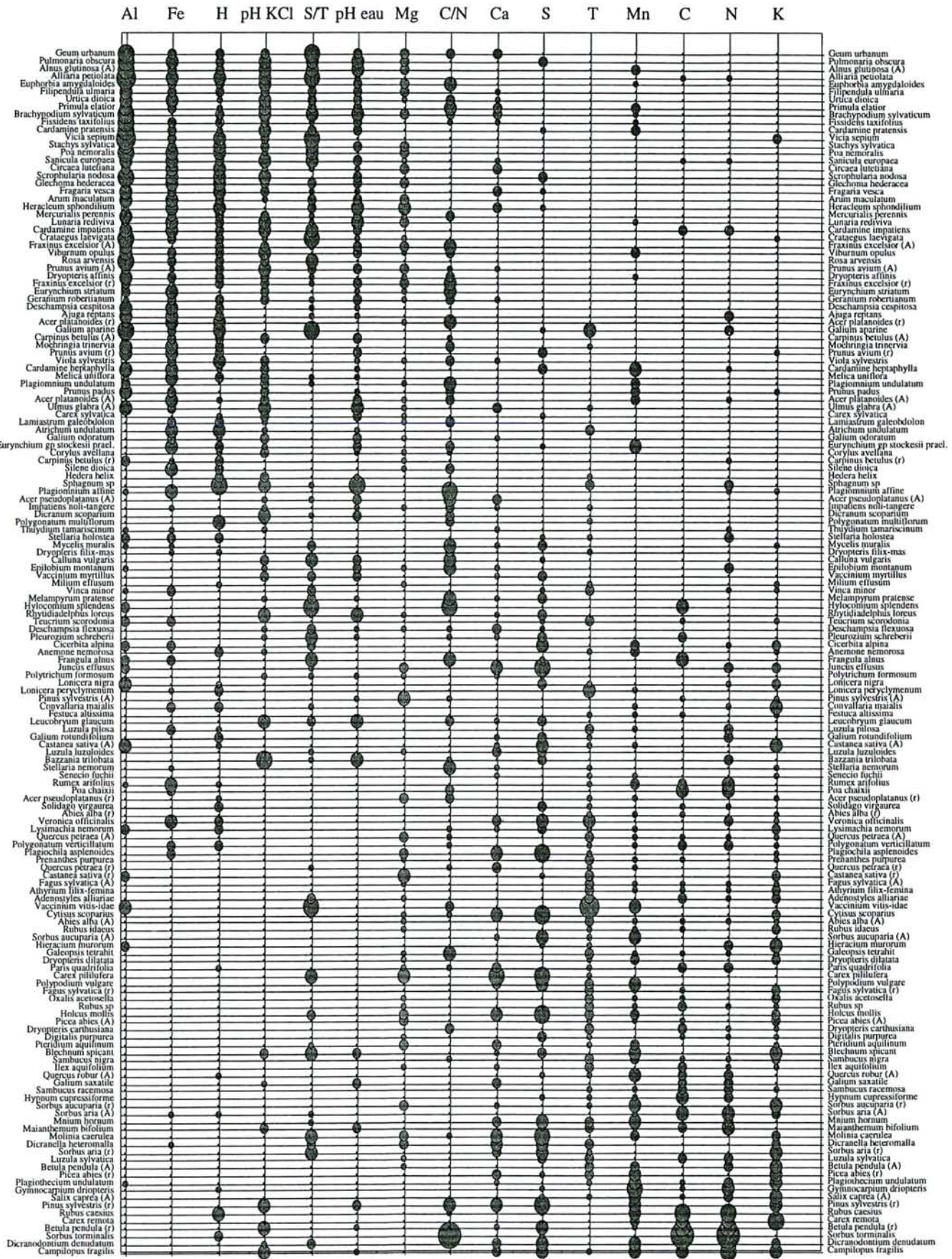


Figure 22 : Sensibilité de chaque espèce à chaque variable de nutrition minérale

3.3.2.2. Examen des espèces

La sensibilité des espèces aux différents éléments a été déterminée à l'aide de la figure 22 puis par l'examen des profils écologiques des espèces pour les différents éléments. Cette analyse indique que de nombreuses espèces sont sensibles aux mêmes facteurs.

1. Espèces sensibles essentiellement aux trois ions de l'acidité : Al, Fe, H

Ces espèces sont sensibles à 3 éléments systématiquement : Al, Fe, H et à trois autres plus accessoirement : pH eau, pH KCl, S/T. Les espèces concernées sont les suivantes : *Acer platanoides* (A), *Acer platanoides* (r), *Ajuga reptans*, *Alliaria petiolata*, *Alnus glutinosa* (A), *Arum maculatum*, *Brachypodium sylvaticum*, *Cardamine heptaphylla*, *Cardamine impatiens*, *Cardamine pratensis*, *Carex sylvatica*, *Carpinus betulus* (A), *Carpinus betulus* (r), *Circaea lutetiana*, *Corylus avellana*, *Crataegus laevigata*, *Deschampsia cespitosa*, *Dryopteris affinis*, *Euphorbia amygdaloides*, *Filipendula ulmaria*, *Fragaria vesca*, *Fraxinus excelsior* (A), *Fraxinus excelsior* (r), *Galium aparine*, *Galium odoratum*, *Geranium robertianum*, *Geum urbanum*, *Glechoma hederacea*, *Hedera helix*, *Heracleum sphondilium*, *Lamiastrum galeobdolon*, *Lunaria rediviva*, *Melica uniflora*, *Mercurialis perennis*, *Moehringia trinervia*, *Poa nemoralis*, *Primula elatior*, *Prunus avium* (A), *Prunus avium* (r), *Prunus padus*, *Pulmonaria obscura*, *Rosa arvensis*, *Sanicula europaea*, *Scrophularia nodosa*, *Silene dioica*, *Stachys sylvatica*, *Stellaria holostea*, *Ulmus glabra* (A), *Urtica dioica*, *Viburnum opulus*, *Vicia sepium*, *Viola sylvestris*, *Atrichum undulatum*, *Eurynchium gp stockesii prael.*, *Eurynchium striatum*, *Fissidens taxifolius*, *Plagiomnium undulatum*.

2. Espèces sensibles aux ions de l'acidité et aux bases

H et S : *Solidago virgaurea*

3. Espèces sensibles aux ions de l'acidité et au C/N

Fe, C/N : *Plagiomnium affine*

C/N et H : *Polygonatum multiflorum*

4. Espèces sensibles essentiellement aux trois indicateurs de ressources minérales : pH eau, pH KCl, S/T

Deschampsia flexuosa, *Vaccinium myrtillus*, *Bazzania trilobata*, *Leucobryum glaucum*, *Rhytidiadelphus loreus*, *Sphagnum sp.*

5. Espèces sensibles aux indicateurs de ressources minérales et aux bases

S, S/T, Ca, Mg : *Carex pilulifera*, *Dicranella heteromalla*

S, S/T : *Sorbus aria* (r)

6. Espèces sensibles aux indicateurs de ressources minérales : pH eau, pH KCl, S/T et au C/N

Calluna vulgaris, *Melampyrum pratense*, *Dicranum scoparium*

7. Espèces sensibles aux bases : Ca, Mg, S

S : *Digitalis purpurea*, *Molinia caerulea*

Ca, S : *Luzula luzuloides*

8. Espèces sensibles aux bases et à la matière organique

Ca, C, N : *Paris quadrifolia*

9. Espèces sensibles au C/N

Acer pseudoplatanus (A), *Acer pseudoplatanus* (r), *Dryopteris filix-mas*, *Epilobium montanum*, *Galeopsis tetrahit*, *Impatiens noli-tangere*, *Stellaria nemorum*.

10. Espèces sensibles à d'autres éléments

S/T, C/N, C : *Hylocomium splendens*

S/T, C/N, N : *Mycelis muralis*

H, Mn : *Anemone nemorosa*
H, Mn, C, N : *Rubus caesius*
S/T, C, K : *Adenostyles alliariae*
pH eau, Ca, C, N : *Galium saxatile*
S, T, C, N : *Luzula sylvatica*
C : *Hypnum cupressiforme*
K : *Oxalis acetosella*
Mn, K : *Sorbus aucuparia* (r), *Picea abies* (r)

11. Espèces paraissant insensibles à l'ensemble des éléments nutritifs:

Abies alba (A), *Abies alba* (r), *Dryopteris carthusiana*, *Fagus sylvatica* (A), *Fagus sylvatica* (r), *Festuca altissima*, *Ilex aquifolium*, *Milium effusum*, *Prenanthes purpurea*, *Quercus petraea* (A), *Rubus idaeus*, *Rubus sp*, *Sambucus nigra*, *Senecio fuchsii*, *Polytrichum formosum*, *Thuidium tamariscinum*

12. Espèces trop peu présentes pour être classées

Blechnum spicant, *Carex remota*, *Castanea sativa* (A), *Castanea sativa* (r), *Cicerbita alpina*, *Convallaria maialis*, *Cytisus scoparius*, *Dicranodontium denudatum*, *Frangula alnus*, *Galium rotundifolium*, *Gymnocarpium dryopteris*, *Hieracium murorum*, *Holcus mollis*, *Juncus effusus*, *Maianthemum bifolium*, *Mnium hornum*, *Plagiochila asplenoides*, *Poa chaixii*, *Polypodium vulgare*, *Quercus robur* (A), *Rumex arifolius*, *Salix caprea* (A), *Sorbus aria* (A), *Sorbus aucuparia* (A), *Sorbus torminalis*, *Vaccinium vitis-idae*, *Veronica officinalis*, *Vinca minor*.

Enfin, certaines espèces ont un comportement difficilement classable. Il s'agit des espèces suivantes : *Athyrium filix-femina*, *Betula pendula* (A), *Betula pendula* (r), *Dryopteris dilatata*, *Lonicera nigra*, *Lonicera periclymenum*, *Luzula pilosa*, *Lysimachia nemorum*, *Picea abies* (A), *Pinus sylvestris* (A), *Pinus sylvestris* (r), *Polygonatum verticillatum*, *Pteridium aquilinum*, *Quercus petraea* (r), *Sambucus racemosa*, *Teucrium scorodonia*, *Campilopus fragilis*, *Plagiothecium undulatum*, *Pleurozium schreberii*.

3.3.3. Hiérarchisation des facteurs nutritionnels

Le chapitre précédent a fourni une vue générale de la sensibilité de chaque espèce à chaque facteur. L'objectif de ce chapitre est de quantifier l'importance de chaque variable vis-à-vis de l'ensemble des espèces végétales étudiées.

L'importance d'un facteur pour une espèce est évaluée par l'étendue de sa distribution vis-à-vis de ce facteur : l'importance du facteur est considérée comme nulle si l'espèce est distribuée uniformément le long du gradient analysé (l'espèce est indifférente) ; elle est forte si la fréquence de l'espèce varie fortement avec les variations de ce facteur (l'espèce est sensible au facteur).

L'importance d'un facteur pour l'ensemble des espèces peut être évaluée par la moyenne des sensibilités des espèces vis-à-vis de ce facteur.

L'examen des profils écologiques représente une possibilité d'évaluation de la sensibilité des espèces aux facteurs. Cet examen graphique est cependant malaisé. Il est en effet difficile, voire impossible de comparer graphiquement les profils écologiques de 157 espèces vis-à-vis de 15 variables.

L'amplitude écologique fournit une seconde estimation de la sensibilité des espèces vis-à-vis des variables trophiques. Elle peut être synthétisée par un nombre : la part de l'intervalle de la variable étudiée dans laquelle on trouve 68 % des occurrences des espèces (dans l'hypothèse d'une présence équiprobable des différents milieux).

Cette mesure de la sensibilité des espèces qui permet des calculs est retenue pour l'évaluation de la sensibilité des espèces aux facteurs. L'importance d'un facteur est évaluée en réalisant la moyenne des amplitudes écologiques des espèces pour ce facteur.

3.3.3.1. Étude préliminaire

La liaison entre les variables nutritionnelles dans les sols rend difficile l'établissement de relations de cause à effet entre une variable et une espèce. La discussion suivante a pour objet de mettre en évidence les

corrélations les plus directes entre les variables nutritionnelles et les conséquences de ces liens sur les relations de causalité. Il est cependant impossible de déterminer les corrélations qui peuvent exister entre tous les facteurs du milieu. Il en résulte qu'aucune relation de cause à effet entre un paramètre nutritionnel et une espèce ne peut être déterminée avec certitude. Si on ne considère que les variables relatives à la richesse minérale, plusieurs cas peuvent se présenter.

Lorsque les variables sont indépendantes, l'importance probable d'une variable sur les espèces correspond à la moyenne des amplitudes écologiques des espèces pour cette variable.

Par contre, si les variables sont fortement corrélées dans le sol, deux cas sont possibles :

- si les ordinations des optimums et des amplitudes écologiques pour deux variables ne sont pas corrélées, les deux variables ont un effet indépendamment l'une de l'autre. L'importance d'une variable sur les espèces correspond encore à la moyenne des amplitudes écologiques des espèces pour cette variable.

- si les ordinations des optimums et des amplitudes écologiques pour deux variables sont corrélées, les deux variables peuvent avoir chacune un effet (le même effet) ou l'une seulement peut être influente tandis que l'autre ne l'est pas. Le principe de ce phénomène peut être illustré par un exemple simple : soit deux variables corrélées x et y, l'une, x, a une influence sur la répartition des espèces, l'autre y n'en a aucune. Soit une espèce E₁ présente uniquement lorsque les valeurs prises par x sont élevées. y étant corrélé à x, E₁ est présente lorsque les valeurs prises par y sont élevées. L'optimum de E₁ se situe pour les valeurs élevées des deux variables, l'amplitude est étroite pour les deux variables. Soit E₂ présente pour une gamme assez large de valeurs de x, mais plus fréquemment présente pour les valeurs médianes, y étant corrélé à x, E₂ sera présente pour une large gamme de valeur de y avec une fréquence plus grande pour les valeurs médianes. L'optimum de E₂ se situe pour les valeurs médianes pour les deux variables, son amplitude est large pour les deux variables. L'ordination des optimums des espèces est semblable pour les deux variables, celle des amplitudes l'est également. Les amplitudes moyennes des espèces pour les deux variables sont également semblables. Enfin, il est possible que les deux variables mesurées n'aient aucune influence. Il suffit pour cela qu'elles soient corrélées à une troisième variable influente.

Dans le cas où les variables sont fortement corrélées dans le sol et où les ordinations des optimums et/ou des amplitudes des espèces sont semblables pour deux variables, il est impossible de déterminer l'importance exacte de chacune des variables corrélées.

L'étude des liens entre les ressources minérales de l'horizon A1 révèle des corrélations parfois marquées. Les couples de variables qui ont un coefficient de corrélation au carré supérieur à 30 % sont mis en évidence dans le tableau 6.

	pH eau	pH KCl	Ca	Mg	K	Fe	Mn	Al	H	S	CEC	S/T	C	N	C/N
pH eau		81	44	31	5	19	1	20	35	44	0	55	0	2	16
pH KCl	+		38	28	3	23	2	14	34	38	0	51	0	4	20
Ca	+	+		60	23	6	3	21	3	98	20	77	0	3	8
Mg	+	+	+		28	2	0	8	1	71	23	54	1	5	6
K	+	+	+	+		0	4	2	4	30	45	13	7	6	0
Fe	-	-	-	-	-		3	21	13	6	6	18	1	4	10
Mn	+	+	+	+	+	-		0	0	3	3	2	2	2	0
Al	-	-	-	-	-	+	-		11	17	26	43	9	3	6
H	-	-	-	-	-	+	-	+		2	21	13	5	2	12
S	+	+	+	+	+	-	+	-	-		24	76	0	4	8
CEC	+	+	+	+	+	+	0	+	+	+		2	15	14	1
S/T	+	+	+	+	+	-	+	-	-	+	+		0	2	19
C	+	+	+	+	+	-	-	+	+	+	+	+		82	0
N	+	+	+	+	+	-	-	+	+	+	+	+	+		10
C/N	-	-	-	-	-	+	-	+	+	-	-	-	-	-	

Tableau 6 : Corrélations (au carré et en %) entre les variables relatives à la richesse minérale de l'horizon A1. Les $R^2 > 30\%$ sont indiqués en gras. Le signe de la relation est indiquée dans la partie inférieure gauche du tableau.

Six variables (Ca, Mg, S, pH eau, pH KCl et S/T) sont systématiquement corrélées entre elles dans l'horizon A1. D'autre part, H⁺ est corrélé aux deux pH, K est corrélé à S et à la CEC, Al et S sont corrélés au S/T et C et N sont fortement liés.

Les ordinations des optimums des espèces pour ces mêmes couples d'éléments sont toutes fortement corrélées entre elles sauf K-S (R^2 de la corrélation des optimums=0,20), K-CEC ($R^2=0,24$) et C-N ($R^2=0,32$).

Ces résultats indiquent que l'importance de plusieurs variables peut être évaluée par la moyenne des amplitudes écologiques des espèces. Par contre l'importance du pH eau, du pH KCl, de Ca, de Mg, de S et du S/T sera inférieure ou égale à leur importance mesurée car ces éléments sont fortement corrélés dans le sol et leurs effets sont semblables.

3.3.3.2. Évaluation de l'importance de chacune des variables sur l'ensemble des espèces

L'amplitude écologique moyenne des 157 espèces pour chacune des 15 variables est mentionnée dans le tableau 7. Pour une espèce, l'amplitude prise en compte est égale à la part (en %) du gradient qui correspond à son amplitude écologique. C'est la moyenne des 157 valeurs correspondant aux 157 espèces qui est mentionnée dans le tableau 7.

L'étude des cations présents dans le sol indique une importance forte et équivalente des trois ions de l'acidité H, Al et Fe sur les espèces. Parmi les bases échangeables, nous avons vu que l'effet réel de Ca et Mg était difficile à apprécier puisqu'ils sont corrélés dans le sol et qu'ils ont les mêmes effets sur les espèces. Leur importance réelle est donc égale ou inférieure à celle qui est mentionnée dans le tableau 7. Les données synthétiques S/T et S sont les variables qui sont responsables de l'amplitude écologique moyenne la plus étroite. Ces résultats confirment le rôle important de ces paramètres dans la nutrition minérale des plantes.

pH KCl	0,42
pH eau	0,42
Éléments échangeables	
S	0,41
H	0,43
Al	0,43
Fe	0,43
Ca	0,47
Mg	0,50
Mn	0,51
K	0,51
CEC	0,56
Éléments totaux	
N	0,49
C	0,52
Rapports	
S/T	0,38
C/N	0,45

Tableau 7 : amplitudes écologiques moyennes des 157 espèces pour les 15 variables étudiées. La valeur des amplitudes écologiques est comprise théoriquement entre 0 et 68 % (la part de l'amplitude d'une espèce parfaitement ubiquiste).

3.3.4. Évaluation de la similitude d'effet des variables sur les espèces

Les ordinations des optimums des espèces pour les différentes variables relatives aux ressources minérales du sol sont étudiées afin de déterminer les variables qui ont des effets équivalents. Deux méthodes sont employées : dans un premier temps, les ordinations sont comparées 2 à 2, puis une analyse multivariée (une ACP normée) est réalisée sur le tableau comprenant en lignes les 157 espèces, en colonnes les 15 variables relatives à la nutrition minérale et, à l'intersection d'une ligne et d'une colonne, l'optimum écologique de chaque espèce pour chaque variable.

Lorsque l'on compare 2 à 2 les ordinations des optimums des espèces par rapport aux différents facteurs, on s'aperçoit que seules les ordinations des espèces par rapport à K, Mn, C, N et CEC sont en général mal corrélées entre elles et avec les ordinations des autres éléments (le R^2 moyen de chacune de ces cinq variables avec les 14 autres variables est inférieur à 20%). Les ordinations des espèces par rapport aux autres paramètres sont assez bien corrélées entre elles (le R^2 moyen de chacune de ces variables avec les 14 autres variables est supérieur à 30%).

Les résultats de l'ACP normée du tableau des optimums sont mentionnés dans la figure 23. On observe un groupe de 6 variables : les 2 pH, S/T, Ca, Mg, S pour lesquelles les ordinations des optimums des espèces sont corrélées entre elles positivement. Ces ordinations sont d'autre part, bien corrélées avec les coordonnées des espèces pour l'axe 1 comme en témoigne le cosinus élevé de ces variables avec cet axe. Quatre autres variables, Al, Fe, H, C/N sont également assez bien corrélées entre elles et avec l'axe 1. Elles sont corrélées négativement aux 6 variables analysées précédemment. Par contre 5 variables : K, Mn, CEC, C et N sont mal corrélées au plan 1-2 de l'analyse et avec les autres variables.

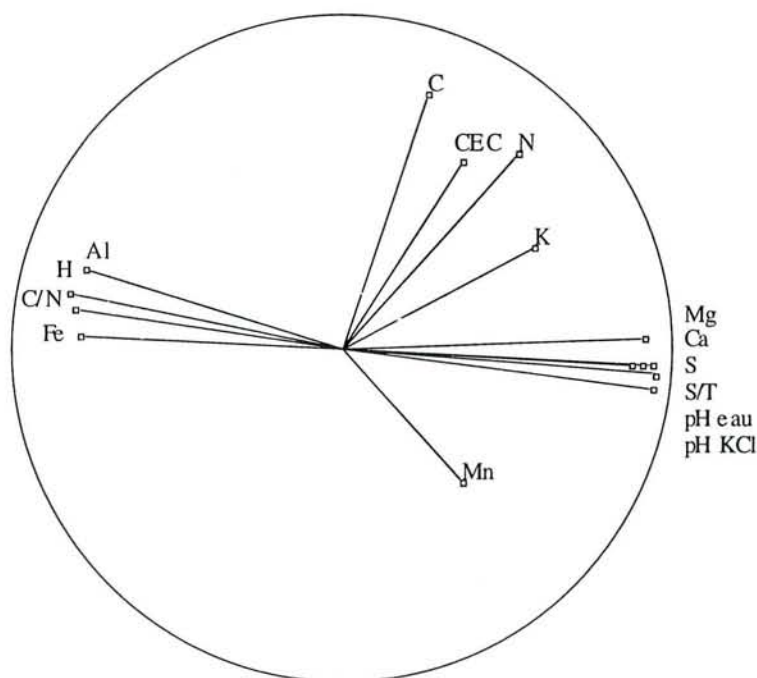


Figure 23 : Comparaison des ordinations des espèces par rapport aux différentes variables de niveau trophique. Résultats de l'ACP normée du tableau des optimums des 157 espèces pour les 15 facteurs suivants : pH eau, pH KCl, Ca, Mg, K, Fe, Mn, Al, H, S, CEC, S/T, C, N, C/N. Présentation des variables dans le cercle des corrélations formé par les axes 1 (horizontal) et 2 (vertical).

Les résultats de l'ACP normée sont cohérents avec ceux des analyses bivariées : les ordinations des optimums des espèces vis-à-vis de 10 variables sont fortement corrélées entre elles. Deux groupes de variables ont des effets opposés sur la végétation. Il s'agit d'une part du Ca, Mg, pH eau, pH KCl, S/T et d'autre part du Al, Fe et H.

3.4. DISCUSSION

3.4.1. Importance et influence des variables nutritionnelles sur les espèces

L'analyse des amplitudes écologiques des espèces pour chaque variable permet d'évaluer l'importance de celles-ci. Les espèces réagissent principalement à trois grands types de variables :

- des variables relatives à la richesse en bases échangeables : principalement Ca et Mg (et donc S). L'importance réelle de Ca et Mg pris isolément est impossible à préciser du fait de leur corrélation dans le sol et de leur effet semblable sur les plantes ;
- des variables de toxicité : Al, Fe et H. ;
- des variables corrélées à la nutrition azotée : C/N et N.

Les espèces sont également très sensibles au pH eau, au pH KCl et au S/T. L'effet du S/T est évident : c'est un indicateur qui combine les effets de l'acidité d'échange et ceux des bases échangeables. Par contre, il est difficile de savoir si le pH a une importance propre ou si son influence provient de son rôle d'indicateur de l'équilibre ionique.

Enfin, l'importance de K, Mn, C et de la variable synthétique CEC semble relativement faible.

L'analyse des optimums des espèces montre que la plupart des variables importantes sont à l'origine d'ordinations des optimums semblables ou inverses. Plus précisément c'est l'augmentation de S (Ca ou Mg), du pH eau et KCl ou du S/T et la diminution de Al, H, Fe et du C/N qui ont des effets semblables. Autrement dit, l'augmentation de Al^{+++} dans l'horizon A1 a des effets comparables sur la végétation à ceux occasionnés par une diminution de S.

Seules K, Mn, C, N et la CEC ont des influences spécifiques.

Les coordonnées des espèces sur l'axe 1 de l'ACP normée du tableau des optimums écologiques constituent une bonne approximation de l'ordination des optimums des espèces vis-à-vis des dix variables qui sont bien corrélées à cet axe. Il semble donc raisonnable de synthétiser l'effet des ressources minérales du sol sur les espèces par la définition d'un seul gradient synthétique. Celui-ci sera défini précisément au chapitre 5.

Cependant, ce gradient synthétique ne rendra pas compte de la réaction des espèces à 5 variables (K, Mn, C, N, CEC). Des espèces non sensibles au gradient trophique synthétique général pourront être sensibles à des variations de ressources en K, Mn, C, N et CEC sans que cela soit visible lors de l'analyse du gradient synthétique.

3.4.2. Lien entre la sensibilité des espèces aux facteurs et leur optimum pour le niveau trophique général.

Parmi les dix variables responsables d'ordinations semblables des optimums, certaines sont à l'origine d'une amplitude écologique étroite de certains groupes d'espèces aux exigences trophiques bien définies.

Presque toutes les espèces ayant leur optimum pour des niveaux trophiques (mesurés par le pH ou le S/T) élevés sont relativement plus sensibles que les autres espèces aux ions de l'acidité.

Les espèces ayant leur optimum pour des niveaux trophiques intermédiaires sont sensibles à une vaste gamme d'éléments.

Les espèces qui ont leur optimum pour les niveaux trophiques les plus faibles sont relativement plus sensibles que les autres espèces aux indicateurs synthétiques tels que le pH ou le S/T (Myrtille, Canche) ou à ces mêmes éléments plus le C/N (Mélampyre).

Le gradient trophique général correspond donc à différents gradients corrélés qui agissent chacun sur certains groupes d'espèces. Plus précisément, ce gradient trophique correspond à un gradient d'aluminium, de fer et de protons échangeables pour les espèces neutrophiles, un gradient d'éléments échangeables variés pour les espèces intermédiaires et un gradient de pH, de S/T et parfois de C/N pour la plupart des espèces acidiphiles.

Dans ce gradient, deux groupes d'éléments varient en sens inverse :

- Les pH, Ca, Mg, S et le S/T augmentent avec le niveau trophique ;
- Al, Fe, H et C/N diminuent avec l'augmentation du niveau trophique.

D'autre part, nous avons vu que l'analyse du gradient trophique général ne pouvait pas permettre l'étude des distributions des espèces vis-à-vis de cinq variables (Mn, CEC, C, N, K) (cf. partie précédente). La mesure de la sensibilité des espèces indique celles qui sont plus sensibles que les autres à ces variables. Malgré leur sensibilité à des paramètres nutritionnels, ces espèces pourraient être classées comme indifférentes lorsqu'on étudie le comportement de la flore vis-à-vis d'un gradient trophique synthétique. Pour connaître la sensibilité véritable de ces espèces aux paramètres nutritionnels, il conviendrait d'étudier leur comportement simultanément vis-à-vis du gradient trophique synthétique et vis-à-vis des éléments non corrélés auxquels elles sont sensibles.

3.4.3. Variation de comportement des espèces en fonction de leur abondance

L'analyse des variations d'amplitude et d'optimum écologique des espèces en fonction de leur abondance est abordée dans ce chapitre. L'étude est réalisée à partir des distributions des espèces pour 3 variables synthétiques importantes : pH eau, S/T et C/N.

Les variations d'amplitude écologique avec l'abondance des espèces sont indiquées dans le tableau 8. Dans ce tableau, les espèces sont séparées en 3 groupes :

- les espèces non recouvrantes, présentes seulement dans deux classes d'abondance ;
- les espèces peu recouvrantes, présentes dans trois classes d'abondance ;
- les espèces sociales, présentes dans quatre classes d'abondance ;

Les résultats indiquent clairement une baisse de l'amplitude écologique des espèces pour les notes d'abondance dominance élevées. Cette baisse peut être importante puisqu'elle peut atteindre 0,3 unité de pH ou 10 % de taux de saturation. En mesure relative, la diminution d'amplitude écologique varie, suivant les variables, de 5 à 20 % environ entre les notes d'abondance les plus faibles et les notes les plus fortes des espèces sociales. La baisse est moins marquée pour les espèces qui sont rarement recouvrantes.

	Espèces	Classe 1 (Note +)	Classe 2 (1...)	Classe 3 (2,3 ...)	Classe 4 (4, 5)
pH	non recouvrantes (35 esp.)	44	43		
	peu recouvrantes (48 esp.)	48	43	42	
	très recouvrantes (9 esp.)	54	50	49	43
S/T	non recouvrantes (35 esp.)	40	38		
	peu recouvrantes (48 esp.)	46	43	41	
	très recouvrantes (9 esp.)	51	47	48	41
C/N	non recouvrantes (35 esp.)	41	42		
	peu recouvrantes (48 esp.)	45	47	42	
	très recouvrantes (9 esp.)	55	56	53	52

Tableau 8 : Variation de l'amplitude écologique (en % de l'intervalle observé) des espèces pour 3 marqueurs de la richesse minérale du sol. (1 % de l'intervalle correspond à : 0,027 pH eau ; 0,18 C/N ; 0,01 S/T).

Afin de prendre en compte simultanément toutes les espèces, les valeurs de l'amplitude pour les notes d'abondance les plus faibles ont été comparées à celles des notes d'abondance les plus fortes. Les différences d'amplitude entre la classe d'abondance la plus faible et la classe d'abondance la plus forte sont égales en moyenne à 5 % de l'intervalle observé pour le pH eau, 4 % pour le S/T et 1 % pour le C/N. Les différences sont toutes significatives au seuil de 1 % sauf pour le C/N.

3.4.3.1. Variation de l'amplitude écologique en fonction de la position de l'optimum écologique sur le gradient

Les espèces ayant leur optimum sur les milieux pauvres (C/N élevé ; pH, S/T faibles) semblent sujettes à une diminution de l'amplitude écologique avec l'abondance (exemple : *Vaccinium myrtillus*) (figure 24).

Par contre les espèces ayant leur optimum pour les milieux riches ont une amplitude écologique qui, en moyenne, ne varie pas avec le recouvrement de l'espèce (ex : *Geranium robertianum*).

3.4.3.2. Optimums des espèces pour différentes classes d'abondance

Pour l'ensemble des espèces, en moyenne, la position de l'optimum des notes de recouvrement élevé est décalée vers les niveaux trophiques acides par rapport à la position de l'optimum des notes de recouvrement faible (tableau 9).

D'autre part, la différence d'optimum entre chaque classe de recouvrement n'est pas constante. Ce sont les notes de recouvrement les plus faibles qui offrent un décalage important. Ce décalage est ensuite réduit ou nul.

Si on considère la différence entre les notes les plus fortes et les notes de recouvrement les plus faibles, les valeurs moyennes de l'optimum pour le C/N sont de 18,5 pour les recouvrements importants et 13,9 pour les recouvrements faibles d'une même série d'espèces. Pour le pH eau (figure 25), les recouvrements abondants ont un optimum moyen à 4,5, tandis que les recouvrements faibles des mêmes espèces ont un optimum moyen de 4,9. Pour ces deux variables les résultats sont hautement significatifs. Pour le S/T, les recouvrement forts ont également des optimums dans les milieux plus "pauvres", mais ceci de façon non significative.

	Espèces	Classe 1 (Note +)	Classe 2 (1...)	Classe 3 (2,3 ...)	Classe 4 (4, 5)
pH	non recouvrantes (35 esp.)	4,94	4,83		
	peu recouvrantes (48 esp.)	4,76	4,28	4,31	
	très recouvrantes (9 esp.)	5,02	4,33	4,04	3,97
S/T	non recouvrantes (35 esp.)	0,68	0,6		
	peu recouvrantes (48 esp.)	0,53	0,41	0,49	
	très recouvrantes (9 esp.)	0,7	0,44	0,32	0,48
C/N	non recouvrantes (35 esp.)	13,11	18,25		
	peu recouvrantes (48 esp.)	14,84	17,99	18,91	
	très recouvrantes (9 esp.)	11,82	16,8	16,09	15,25

Tableau 9 : Optimums moyens des différents groupes d'espèces et différentes variables édaphiques en fonction de l'abondance des espèces.

L'observation des différences d'optimum le long du gradient de pH montre que ce sont essentiellement les espèces "acidiphiles" qui ont leur optimum de recouvrement fort le plus décalé vers les milieux acides (figure 25). Pour le C/N le décalage est plus général quelle que soit la valeur de l'optimum de l'espèce.

Ces résultats ne semblent pas en concordance avec ceux obtenus sur le pH dans le Vivarais méridional (MANDIN, 1992). Dans cette région en effet, pour la plupart des espèces, la position de l'optimum écologique sur le gradient de pH ne varie pas avec le recouvrement. Par contre, l'amplitude écologique diminue avec la note d'abondance. Les contextes climatiques et trophiques très différents entre les deux régions peuvent expliquer ces variations.

3.4.4. Synthèse du comportement des espèces en fonction de leur recouvrement

L'étude des distributions des différentes classes d'abondance dominance laisse apparaître plusieurs phénomènes (figure 26) :

- l'amplitude écologique des espèces est plus étroite pour les notes d'abondance élevées ;
- ce phénomène est moins marqué pour les espèces neutrophiles ;
- la position des optimums écologiques des notes de recouvrement fort est décalée vers les milieux acides par rapport à la position des optimums des notes de recouvrement faible ;
- ce phénomène est moins marqué pour les espèces neutrophiles.

Les phénomènes de tolérance à la toxicité et à une alimentation en bases faible, ainsi que le phénomène de concurrence interspécifique doivent permettre d'expliquer ces comportements.

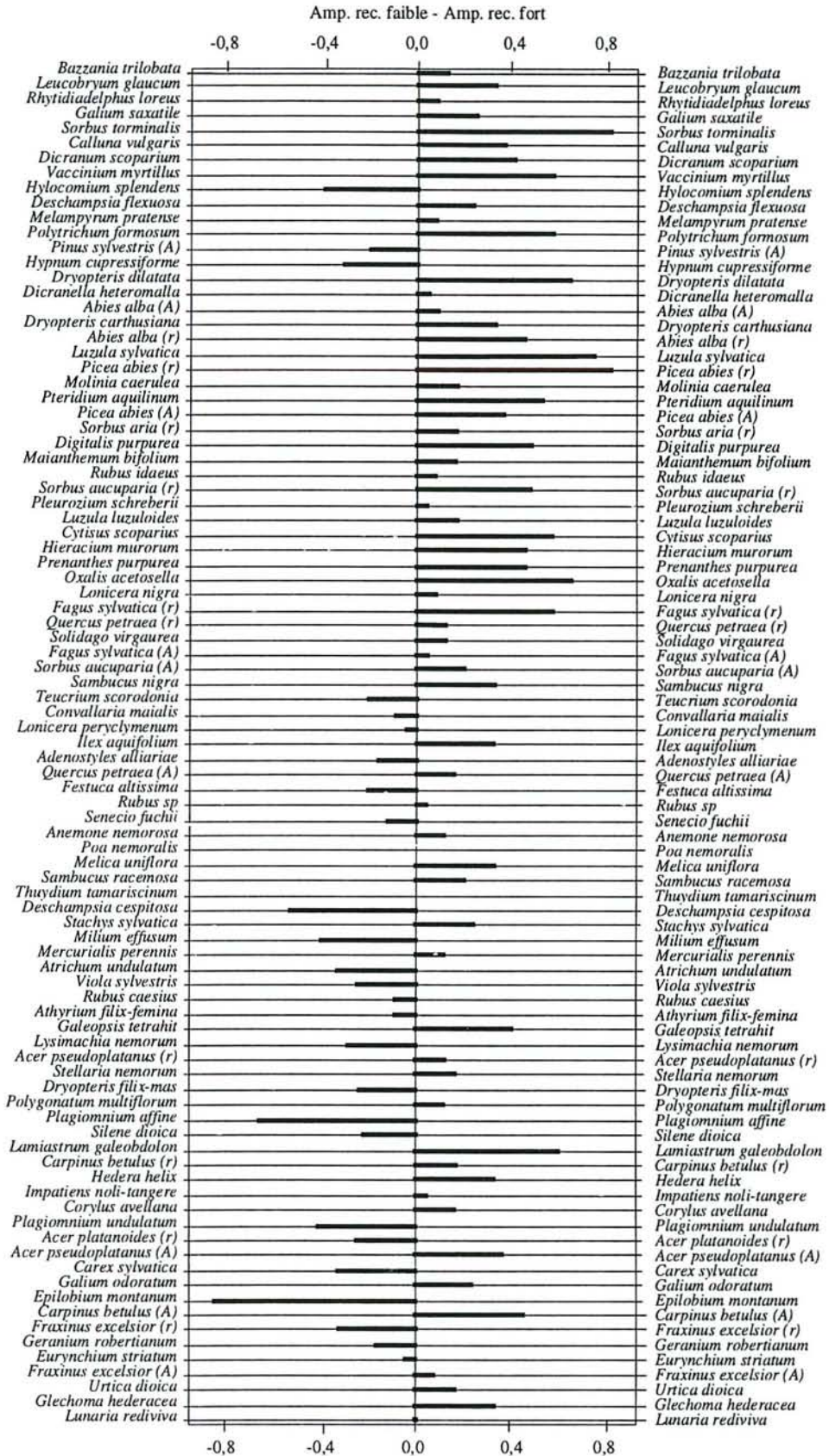


Figure 24 : Différence d'amplitude écologique, vis-à-vis du pH eau, entre recouvrement faible et fort des espèces étudiées. Les espèces sont ordonnées des plus acidiphiles aux plus neutrophiles. L'amplitude est exprimée en unité de pH.

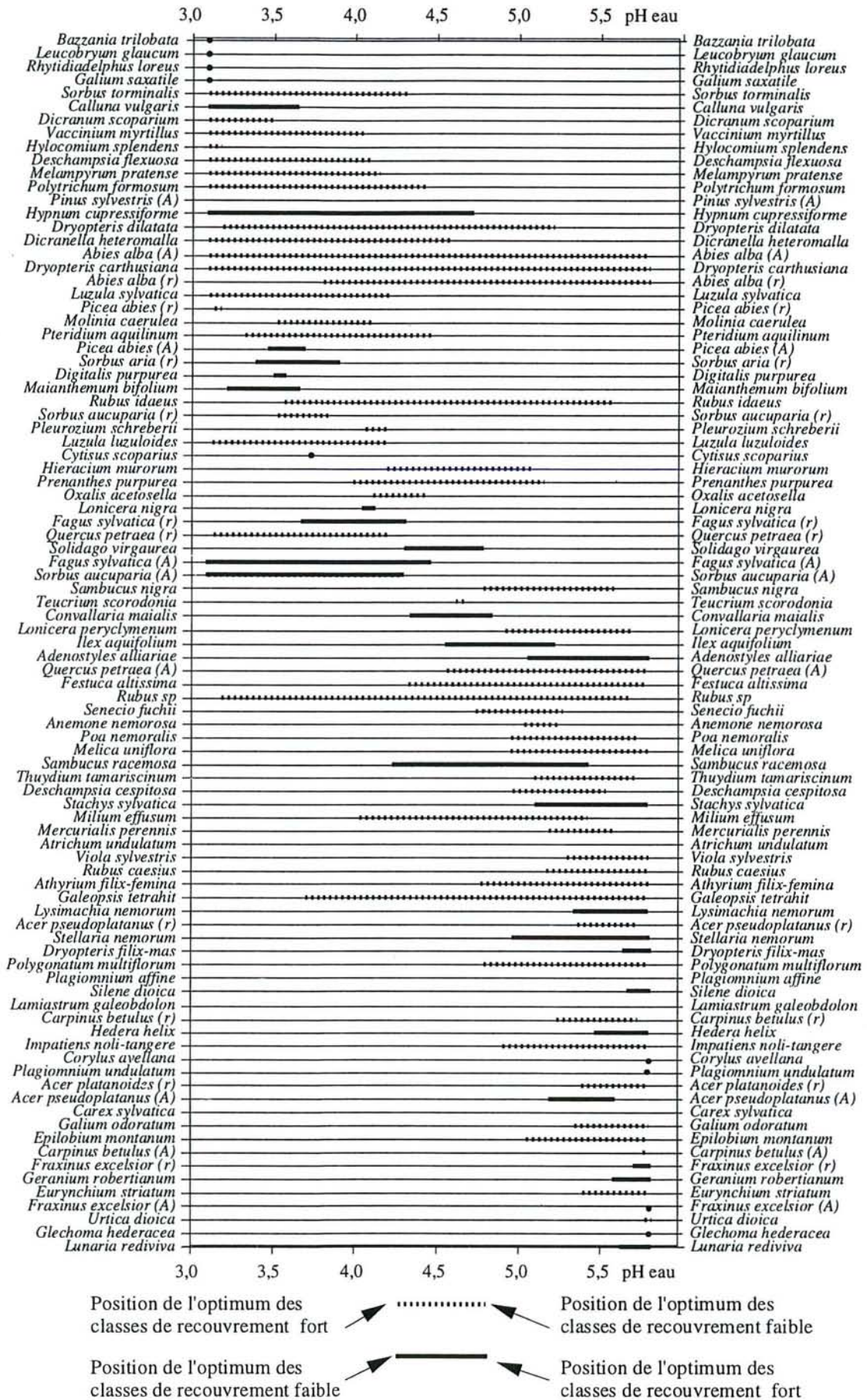


Figure 25 : Distribution des optimums des classes de recouvrement fort et faible des espèces ordonnées selon leur préférence vis-à-vis du pH. A chaque espèce, correspond un optimum de recouvrement fort et un optimum de recouvrement faible.

Les espèces sensibles à la toxicité aluminique et à un déficit en bases échangeables sont rares sur des sols de pH inférieurs à 5 à cause des fortes quantités d' Al^{+++} qui sont présentes dans ces milieux (voir le chapitre 4).

L'ensemble des autres espèces semblent tolérantes à l'aluminium, mais elles paraissent plus sensibles au phénomène de concurrence. En effet, la richesse spécifique augmente de façon significative avec le niveau trophique (par exemple le nombre moyen d'espèces passe de 13 à 22 pour des pH respectifs de 3,1 et 6,0). Cette augmentation du nombre d'espèces diminue les possibilités de recouvrement important sur les sols riches. Les recouvrements forts se trouvent donc plutôt sur des milieux plus acides où la concurrence est moins importante du fait de la disparition de nombreuses espèces.

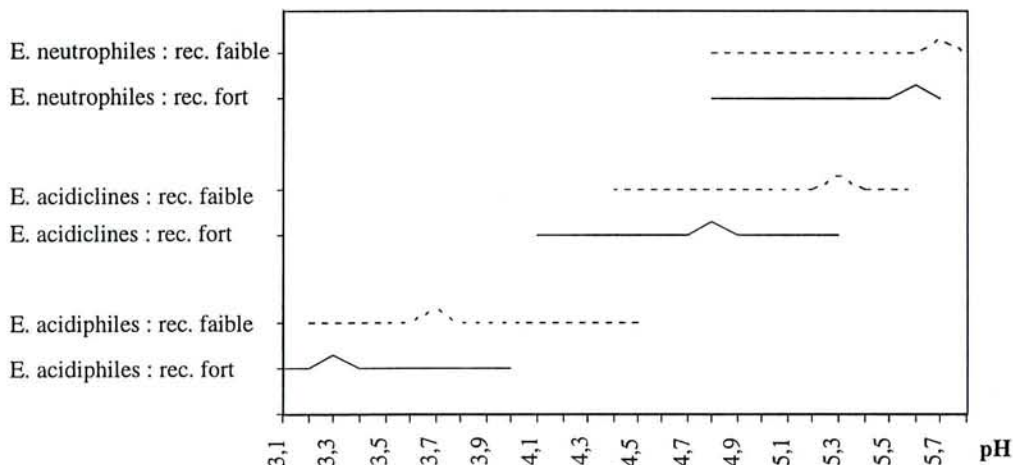


Figure 26: Décalage de l'optimum écologique et variation de l'amplitude écologique entre les notes de recouvrement les plus faibles (traits pointillés) et les notes les plus fortes (traits pleins) de 59 espèces regroupées en trois classes d'espèces indicatrices : les 19 espèces les plus acidiphiles, les 19 espèces les plus neutrophiles, les 19 espèces intermédiaires (acidiclines).

3.5. CONCLUSION

Le comportement de toutes les espèces fréquentes sur milieux drainés et sous couvert forestier du massif vosgien est déterminé par rapport aux principaux facteurs de richesse minérale.

L'étude confirme l'importance de certaines variables -Ca, Al, Fe, H- sur l'amplitude écologique des espèces. Elle confirme d'autre part la qualité du pH eau, du pH KCl et surtout du S/T comme descripteur des ressources minérales.

L'effet similaire des variables importantes sur la répartition des espèces est établi : les optimums des espèces s'ordonnent de façon semblable sur les gradients de pH eau et KCl, S/T, S, Ca et Mg. Les ordinations sont inverses pour les gradients de Al, H, Fe et C/N. Cette forte corrélation d'effet entre les variables principales permet de penser qu'elles peuvent être résumées par un descripteur nutritionnel synthétique.

L'étude conjointe de l'amplitude et de l'optimum écologique de l'ensemble des espèces pour les différentes variables met en évidence des groupes d'espèces aux exigences trophiques semblables qui sont sensibles aux mêmes variables. L'étude montre que le gradient trophique général est en réalité essentiellement un gradient d'ions de l'acidité pour les neutrophiles, un gradient d'éléments variables pour les acidiclinales et un gradient de pH et de C/N pour les acidiphiles.

L'étude détaillée des variations d'abondance des espèces vis-à-vis de la richesse minérale montre plusieurs caractéristiques dont une diminution des amplitudes écologiques des recouvrements forts, une divergence marquée des optimums des différentes classes de recouvrement, ainsi qu'un décalage général, vers les milieux acides, des distributions des recouvrements importants par rapport aux distributions des recouvrements faibles. Ce décalage affecte principalement les espèces acidiphiles et acidiclinales.

L'optimum et l'amplitude écologiques globaux d'une espèce ne correspondent pas aux optimums et amplitudes écologiques de ses différentes notes de recouvrement. Ils correspondent plutôt à un compromis des optimums et des amplitudes entre les classes de recouvrement faible et les classes de recouvrement fort.

Le décalage a priori paradoxal des recouvrements forts vers les milieux les plus pauvres traduit la sensibilité importante de ces recouvrements à des phénomènes de concurrence tandis que les recouvrements faibles réagissent en priorité à des phénomènes d'autécologie vis-à-vis du milieu. Ce phénomène tendrait à prouver que les espèces dites acidiphiles sont plutôt acidotolérantes que réellement acidiphiles.

Une analyse critique des méthodes de traitement habituelles a conduit, dans le cadre de l'étude de la relation des espèces avec les paramètres de la richesse minérale, à choisir une méthode de traitement particulière.

La distribution des espèces le long du gradient est appréhendée par la méthode de la fenêtre mobile qui, jusqu'à maintenant, semblait n'avoir jamais été utilisée pour plus de quelques espèces à la fois.

La présentation des distributions, nouvelle, permet d'observer directement la contribution des différentes notes d'abondance à la fréquence d'une espèce en un point du gradient.

La méthode autorise d'autre part la réalisation de résumés numériques relatifs à l'optimum et à l'amplitude écologiques des espèces. La mesure de l'optimum écologique utilisée est classique : c'est la valeur du gradient qui correspond au mode de la distribution de l'espèce.

Une nouvelle définition de l'amplitude écologique est proposée. Sa cohérence biologique est satisfaisante.

Ces résumés numériques ont permis une analyse tout à fait neuve de l'importance et de la redondance des variables relatives à l'alimentation minérale pour expliquer la répartition des espèces. Ils ont également fourni une vue générale de la sensibilité des espèces vis-à-vis des différents facteurs.

En résumé, la méthode de la fenêtre mobile se révèle être une approche descriptive de qualité pour analyser, sans a priori, l'effet des gradients environnementaux sur les espèces.

**4. COMPORTEMENT DES ESPÈCES VIS-À-VIS DE DEUX
FACTEURS ESSENTIELS DE LA NUTRITION MINÉRALE :
LA SOMME DES BASES ÉCHANGEABLES ET LA
QUANTITÉ D'ALUMINIUM**

4.1. INTRODUCTION

L'étude de l'effet des variables nutritionnelles a, dans le chapitre précédent, mis en évidence l'importance des ions de l'acidité d'échange sur la répartition de la végétation. L'aluminium, composante principale de l'acidité d'échange dans les contextes acides, a fait l'objet de plusieurs études qui entrent dans le cadre de l'analyse de l'acidification des sols (PERSSON *et al.*, 1987 ; THIMONIER, 1994). Cette acidification, en effet, est une cause de libération d'aluminium (FALKENGREN-GRERUP, 1990) parfois liée au dépérissement forestier (ULRICH et MATZNER, 1983 in KELLY *et al.*, 1990).

L'importance du problème a conduit de nombreux auteurs à essayer d'évaluer la sensibilité des végétaux à la toxicité aluminique (ANDERSSON, 1988 ; TISCHNER *et al.*, 1983). Parallèlement, plusieurs études se sont attachées à déterminer des valeurs seuils (SVERDRUP et WARFVINGE, 1993), à mesurer la qualité des différents indicateurs de toxicité (BOUDOT *et al.*, 1994) et à étudier l'intérêt de l'apport de bases (en général par chaulage) pour lutter contre les phénomènes de toxicité (VAN RAIJ, 1991).

Les principales méthodes, utilisées pour déterminer l'effet de la toxicité aluminique sur la végétation, ont pour objet l'étude, en laboratoire, de l'effet de différentes quantités d'aluminium sur la croissance de tout ou partie d'un végétal (en général les racines). Plus précisément, pour éliminer l'effet de la nutrition en bases échangeables, c'est l'influence de différentes combinaisons d'éléments, mêlant cations nutritifs et aluminium qui est étudiée.

Les résultats montrent, en général, une toxicité importante de l'aluminium tant pour les espèces cultivées que pour la végétation forestière (voir les synthèses réalisées par ANDERSSON, 1988 et SVERDRUP et WARFVINGE, 1993).

L'effet toxique de l'aluminium dans les conditions naturelles vis-à-vis de la végétation forestière est analysé dans ce chapitre. Les variations de cet effet avec la nutrition en bases ainsi que d'éventuels seuils de toxicité sont également recherchés. D'autre part, une typologie des espèces est réalisée sur la base de leur réaction à l'aluminium. Enfin la validité d'un indicateur très utilisé (le rapport $(Ca+Mg+K)/Al$ mesurant la toxicité de l'aluminium est discutée.

Par rapport aux principaux travaux réalisés sur le sujet, notre analyse diffère sur deux points liés aux conditions de réalisation de l'étude. D'une part, l'effet toxique n'est pas mesuré par l'évolution de la croissance d'un organe mais par celle de la fréquence des espèces. D'autre part, les mesures de la quantité d'aluminium dans le substrat ne sont pas des quantités d'aluminium en solution, mais des quantités d'aluminium échangeable mesurées au pH du sol. Dans tous les cas cependant c'est l'effet de Al^{+++} , considéré comme le plus toxique (ANDERSSON, 1988), qui est mesuré.

L'approche utilisée dans ce chapitre permet de résoudre le principal problème lié aux observations de la toxicité aluminique dans les conditions naturelles. L'aluminium est, en effet, corrélé négativement à la quantité d'ions nutritifs présente dans le sol : le R^2 de la corrélation entre la quantité de bases échangeables et celle d'aluminium est égal à 17 % (la relation est significative au seuil de 1 pour 1000). Il est donc impossible sans contrôle de ce facteur de connaître l'effet réel de l'aluminium sur la végétation : une baisse de fréquence des espèces avec l'augmentation d' Al^{+++} peut signifier un effet de toxicité ou un déficit en éléments nutritifs.

La mesure de l'effet de l'aluminium pour une quantité d'éléments nutritifs (bases) constante constitue le moyen de résoudre ce problème. Cette méthode est utilisée dans ce travail.

4.2. MATÉRIELS ET MÉTHODES

4.2.1. Les espèces étudiées

Le comportement des espèces vis-à-vis de l'aluminium et des bases échangeables est étudié à partir de tous les relevés initiaux (473). Les espèces concernées (82) sont toutes les espèces présentes dans plus de 10 % des relevés d'une part, les espèces indicatrices ou étudiées dans la bibliographie présentes dans plus de 3 % des relevés (soit 27 espèces) d'autre part. Enfin, deux autres espèces, *Ulmus glabra* et *Cardamine heptaphylla* sont également prises en compte car il est intéressant de préciser leur écologie. Elles sont en effet inféodées à des écosystèmes rares et d'intérêt patrimonial élevé dans les Vosges : la Hêtraie sapinière à dentaire et l'Ormaie Érablière.

La liste des espèces étudiées est mentionnée dans le tableau 10.

<i>Abies alba</i> (arbre)	<i>Leucobryum glaucum</i>
<i>Abies alba</i> (arbuste+plantule)	<i>Lonicera perelymenum</i>
<i>Acer pseudoplatanus</i> (arbre)	<i>Lunaria rediviva</i>
<i>Acer pseudoplatanus</i> (arbuste+plantule)	<i>Luzula luzuloides</i>
<i>Adenostyles alliariae</i>	<i>Luzula pilosa</i>
<i>Anemone nemorosa</i>	<i>Luzula sylvatica</i>
<i>Athyrium filix-femina</i>	<i>Melampyrum pratense</i>
<i>Atrichum undulatum</i>	<i>Melica uniflora</i>
<i>Bazzania trilobata</i>	<i>Mercurialis perennis</i>
<i>Brachypodium sylvaticum</i>	<i>Milium effusum</i>
<i>Calluna vulgaris</i>	<i>Oxalis acetosella</i>
<i>Cardamine heptaphylla</i>	<i>Paris quadrifolia</i>
<i>Carex pilulifera</i>	<i>Picea Abies</i> (arbre)
<i>Carex sylvatica</i>	<i>Picea Abies</i> (arbuste+plantule)
<i>Carpinus betulus</i> (arbre)	<i>Pinus sylvestris</i> (arbre)
<i>Circaea lutetiana</i>	<i>Pinus sylvestris</i> (arbuste+plantule)
<i>Corylus avellana</i>	<i>Plagiomnium undulatum</i>
<i>Deschampsia cespitosa</i>	<i>Pleurozium schreberii</i>
<i>Deschampsia flexuosa</i>	<i>Poa nemoralis</i>
<i>Dicranum scoparium</i>	<i>Polygonatum verticillatum</i>
<i>Digitalis purpurea</i>	<i>Polytrichum formosum</i>
<i>Dryopteris carthusiana</i>	<i>Prenanthes purpurea</i>
<i>Dryopteris dilatata</i>	<i>Prunus avium</i> (arbre)
<i>Dryopteris filix-mas</i>	<i>Pteridium aquilinum</i>
<i>Epilobium montanum</i>	<i>Quercus petraea</i> (arbre)
<i>Euphorbia amygdaloides</i>	<i>Quercus petraea</i> (arbuste+plantule)
<i>Eurynchium striatum</i>	<i>Rhytiadelphus loreus</i>
<i>Fagus sylvatica</i> (arbre)	<i>Rubus idaeus</i>
<i>Fagus sylvatica</i> (arbuste+plantule)	<i>Rubus sp.</i>
<i>Festuca altissima</i>	<i>Rumex arifolius</i>
<i>Fraxinus excelsior</i> (arbre)	<i>Senecio fuchsii</i>
<i>Fraxinus excelsior</i> (arbuste+plantule)	<i>Silene dioica</i>
<i>Galeopsis tetrahit</i>	<i>Solidago virgaurea</i>
<i>Galium odoratum</i>	<i>Sorbus aucuparia</i> (arbuste+plantule)
<i>Galium saxatile</i>	<i>Stachys sylvatica</i>
<i>Geranium robertianum</i>	<i>Stellaria nemorum</i>
<i>Glechoma hederacea</i>	<i>Teucrium scorodonia</i>
<i>Hedera helix</i>	<i>Ulmus glabra</i> (arbre)
<i>Ilex aquifolium</i>	<i>Urtica dioica</i>
<i>Impatiens noli-tangere</i>	<i>Vaccinium myrtillus</i>
<i>Lamiastrum galeobdolon</i>	<i>Viola sylvestris</i>

Tableau 10 : Liste des espèces étudiées dans le cadre de l'analyse de la toxicité aluminique.

4.2.2. Les variables indépendantes prises en compte

La variable aluminium prise en compte est l'aluminium échangeable de l'horizon organo-minéral A1. Il est extrait par NH₄Cl (0,5 N) ou KCl (N) et dosé par absorption atomique (voir le chapitre 1.5.2). Les résultats sont exprimés en milliéquivalents pour 100g de sol. 90 % des valeurs du pH KCl des horizons étant inférieurs à 4,25, les ions aluminium dosés sont essentiellement sous la forme Al³⁺ (ESPIAU et PEYRONEL, 1976 ; PENEL, 1979). Cette forme est la plus toxique pour la végétation (ANDERSSON, 1988).

Le niveau de fertilité du sol est exprimé par la somme des bases échangeables (S) de l'horizon A1. Celle-ci correspond à la quantité de milliéquivalents des cations Ca, Mg et K présents dans 100 g de sol. Dans cette étude, les ions Na et Mn ne sont pas pris en compte dans le calcul de S.

Les mesures de Al et S ont été réalisées sur 397 relevés répartis de façon équilibrée dans les différentes strates du plan d'échantillonnage. Leur répartition dans les combinaisons de variables est la suivante :

Substrat	Altitude	Dysmoder	Moder	Mull moder	Mull acide	Mull mésotrophe	Mull eutrophe	Totaux
	<600	9	8	11	10	16	20	74
magmatique	600-900	11	22	16	28	18	14	109
	>900	7	12	10	12	10	8	59
gréseux	<600	27	16	17	23	8	12	103
	600-900	13	11	8	10	6	4	52
Totaux		67	69	62	83	58	58	397

Le contrôle des principales variables de milieu qui peuvent influencer sur la végétation, associé à celui des bases échangeables permet de limiter considérablement les possibilités de biais des résultats.

4.2.3. Méthode d'analyse

La méthode d'étude repose sur l'analyse de la distribution des fréquences relatives des espèces vis-à-vis de deux variables. Ce genre d'analyse a été relativement peu utilisé (DAGET et GODRON, 1982 ; MANDIN, 1990). La difficulté d'avoir un nombre de relevés suffisant dans les combinaisons des différentes classes des variables pour l'obtention de résultats valides en est probablement la cause essentielle.

L'utilisation de la fenêtre mobile bifactorielle permet de résoudre en partie ce problème. Le principe de cette méthode est le même que celui de la fenêtre mobile unifactorielle. La probabilité d'apparition d'une espèce pour des valeurs x_j et y_j de chaque variable dépend essentiellement des relevés qui ont des valeurs x_j et y_j proches de celles du point analysé. La probabilité d'apparition de l'espèce est une moyenne des notes de présence absence des différents relevés dont l'importance est pondérée par l'inverse de leur distance au point analysé. Cette méthode d'analyse de la fréquence des espèces semble avoir été très peu utilisée (WESTMAN, 1991).

Le facteur de pondération choisi est le même que celui utilisé dans l'étude des profils univariés. La fonction choisie est une fonction gaussienne. A deux dimensions, la surface de la pondération a l'allure d'une cloche plus ou moins aplatie suivant les valeurs données à la taille des fenêtres pour chacune des deux dimensions.

La taille de la fenêtre choisie est la même que celle choisie dans l'analyse univariée. Elle correspond à l'intervalle situé entre les bornes de chaque gradient divisé par 4 (cf. étude univariée pour la justification).

Les calculs de fréquence sont réalisés pour chaque espèce dans un tableau de dimension 100*100 dans lequel le calcul de la probabilité de présence est fourni régulièrement pour chaque variable. La valeur du pas est $(x_{\max}-x_{\min})/100$ et $(y_{\max}-y_{\min})/100$. Les résultats sont présentés seulement dans les zones du diagramme pour lesquelles la probabilité d'apparition des espèces a pu être calculée avec au moins 10 relevés. Du fait de la corrélation entre les quantités d'aluminium et de bases échangeables présentes dans les sols, la fréquence des espèces n'a pas été calculée pour de fortes valeurs d'aluminium et de bases jamais rencontrées simultanément dans les conditions naturelles (figure 27).

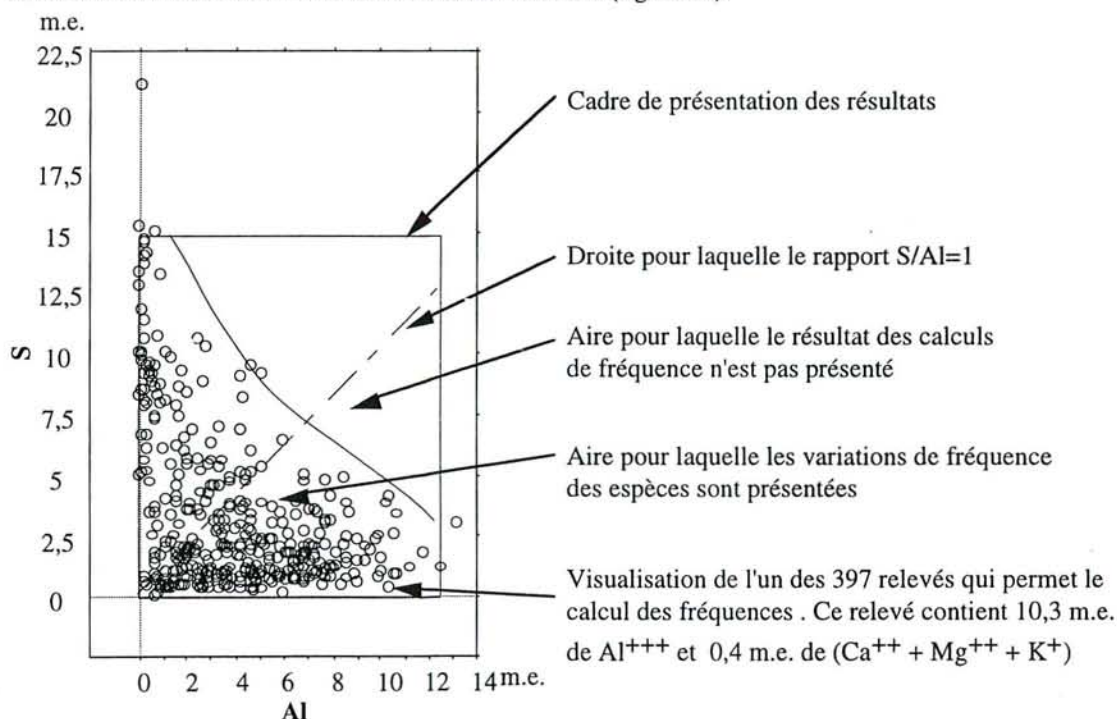


Figure 27 : Liaison de S et de Al dans les sols et présentation du cadre d'analyse de la fréquence des espèces en fonction de ces deux variables.

4.2.4. Guide de lecture des diagrammes à deux dimensions

4.2.4.1. Symbolisation des diagrammes bidimensionnels

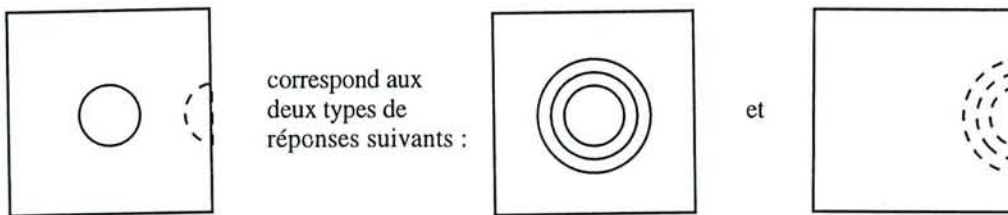
De nombreux résultats sont présentés sous forme de diagrammes dans lesquels la fréquence des espèces varie en fonction des deux variables étudiées. L'interprétation de ces diagrammes est de prime abord assez difficile, c'est pourquoi un guide de lecture est présenté en préalable à l'analyse des résultats.

Dans ce guide de lecture, les diagrammes mentionnés sont des diagrammes théoriques qu'il convient, pour les relier aux diagrammes présentés dans la thèse, de lire comme suit :

- D'une part, une courbe de niveau "d'isoprobabilité" d'apparition d'une espèce symbolise une succession de courbes parallèles, ainsi :



- D'autre part, plusieurs cas théoriques relatifs à un même type de réponse sont présentés sur un même diagramme. Chaque cas est présenté avec un tracé figuré de façon différente des autres. Ainsi le diagramme :



4.2.4.2. Signification des diagrammes unidimensionnels associés

Pour l'étude théorique, des profils unidimensionnels correspondant aux fréquences des espèces pour chacune des deux variables étudiées sont représentés de part et d'autre du diagramme bidimensionnel. Ils permettent d'établir le lien entre les deux types de diagrammes.

D'autre part, des profils unidimensionnels sont également réalisés pour une variable suivant une seule valeur de la seconde variable. Ces profils sont numérotés et correspondent aux plans numérotés sur le diagramme bidimensionnel. Pour les différencier des graphiques unidimensionnels classiques, leurs abscisses et leurs ordonnées sont tracés en pointillés.

4.2.4.3. Visualisation graphique de l'absence d'influence des deux variables étudiées

L'absence d'effet de chacune des deux variables se traduit par des profils univariés dont les fréquences fluctuent de façon aléatoire avec les valeurs de x et de y (Figure 28)

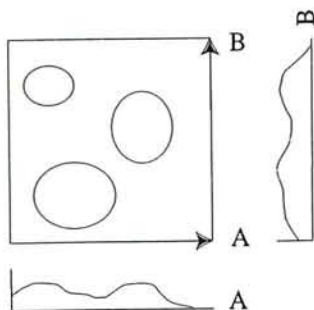


Figure 28 : Exemple théorique d'un diagramme bivarié lorsqu'aucune des deux variables n'a d'influence sur l'espèce étudiée

4.2.4.4. Visualisation graphique de l'influence d'une seule des deux variables étudiées

L'influence de la variable A et l'absence d'effet de la variable B sur une espèce se traduisent, sur les diagrammes à deux dimensions par des courbes de fréquence parallèles à l'axe y (figure 29).

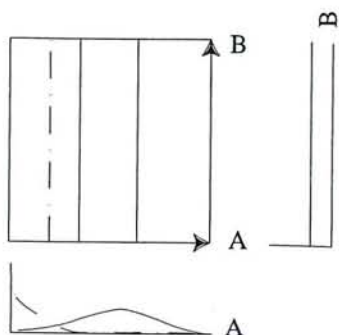


Figure 29 : Exemple théorique d'un diagramme bivarié lorsqu'une seule variable a une influence sur l'espèce étudiée (ici seule A est influente)

Réciproquement, l'influence de la variable B et l'absence d'effet de la variable A sur une espèce se traduisent, sur les diagrammes à deux dimensions, par des courbes parallèles à l'axe x (figure 30).

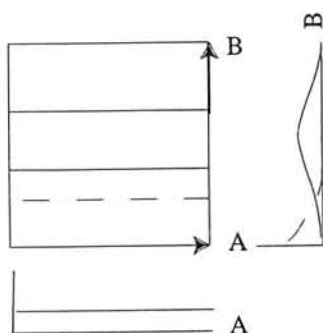


Figure 30 : Exemple théorique d'un diagramme bivarié lorsqu'une seule variable a une influence sur l'espèce étudiée (ici seule B est influente).

4.2.4.5. Visualisation graphique de l'influence des deux variables étudiées

Lorsque les deux variables ont une influence sur la fréquence de l'espèce étudiée, les courbes de fréquence ont des parties obliques. La variété des formes des surfaces de réponse dépend :

- de la position de l'optimum de l'espèce étudiée pour chacune des variables ;
- de l'importance de l'effet de l'une ou l'autre variable : les courbes de fréquence sont plutôt horizontales si l'effet de B est dominant, plutôt verticales si c'est celui de A.
- des effets d'interaction entre A et B.

La figure 31 illustre des surfaces de réponse possible en absence et en présence d'interaction entre A et B. Dans les deux cas l'importance de l'effet de A est semblable à celle de B.

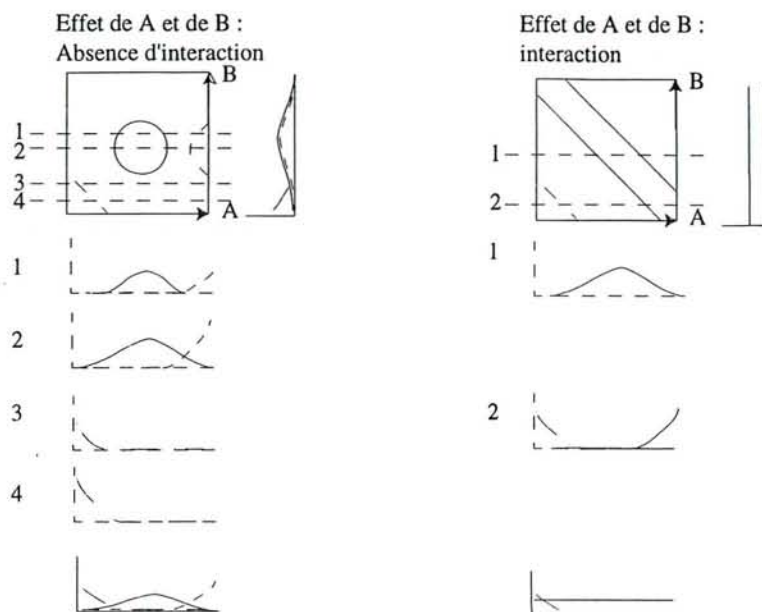


Figure 31 : Exemple théorique d'un diagramme bivarié lorsque les deux variables ont une influence sur l'espèce étudiée.

4.3. RÉSULTATS

4.3.1. Introduction

Les résultats sont exprimés sous deux formes.

- des diagrammes dans lesquels figurent la probabilité d'apparition de l'espèce en fonction de la quantité d'Al, ceci à S **constant**. Les courbes sont fournies pour trois valeurs de S : une valeur de S faible (0,7), une valeur moyenne (5,2) et une valeur forte (10,3 milliéquivalents pour 100 g) (annexe 4).
- des diagrammes en courbes de niveau illustrant l'évolution de la probabilité d'apparition des espèces en fonction de toutes les valeurs des deux variables (voir pages suivantes). Ces diagrammes en courbes de niveau d'isofréquence ont été choisis de préférence aux représentations en trois dimensions car ils permettent une lecture plus précise des variations de fréquence.

Quelques règles simples sont retenues pour le dépouillement, parfois délicat, des résultats. Les espèces sont considérées comme sensibles à un facteur si elles ont l'un des trois types de réponses suivants :

- décroissance nette et continue de la fréquence en fonction du facteur ;
- croissance nette et continue de la fréquence en fonction du facteur ;
- croissance puis décroissance marquée de la fréquence en fonction du facteur (optimum de l'espèce dans l'intervalle observé).

Les espèces dont les variations de fréquence sont peu marquées, chaotiques ou à modes multiples sont considérées comme indifférentes vis-à-vis du facteur.

Les variations de fréquence sont attribuées a priori au facteur étudié. L'effet de facteurs indirects (comme la concurrence) ou d'éventuels biais est analysé dans la discussion.

Pour la présentation des résultats, les espèces sont regroupées suivant leur réaction à l'aluminium et secondairement à la somme des bases échangeables.

Certaines espèces, cependant, n'ont pu être classées soit du fait d'un comportement difficilement interprétable ou intermédiaire, soit du fait de leur faible fréquence. Dans ce dernier cas la présence exceptionnelle d'une espèce modifie complètement la forme de la surface de réponse. Les espèces concernées sont *Calluna vulgaris*, *Cardamine heptaphylla*, *Luzula pilosa*, *Pinus sylvestris* (arbre), *Pinus sylvestris* (régénération), *Prenanthes purpurea*, *Polygonatum verticillatum*, *Rumex arifolius*, *Teucrium scorodonia*, *Ulmus glabra* (arbre).

4.3.2. Espèces insensibles à l'ion aluminium

4.3.2.1. Espèces indifférentes vis-à-vis de S et de Al

Abies alba (arbre)(figure 32), *Abies alba* (arbuste+plantule), *Athyrium filix-femina*, *Bazzania trilobata*, *Dryopteris carthusiana*, *Fagus sylvatica* (arbuste+plantule), *Galeopsis tetrahit*, *Galium saxatile*, *Lonicera periclymenum*, *Oxalis acetosella*, *Picea Abies* (arbre), *Quercus petraea* (arbre), *Quercus petraea* (arbuste+plantule), *Rubus idaeus*, *Rubus sp.*, *Senecio fuchsii*.

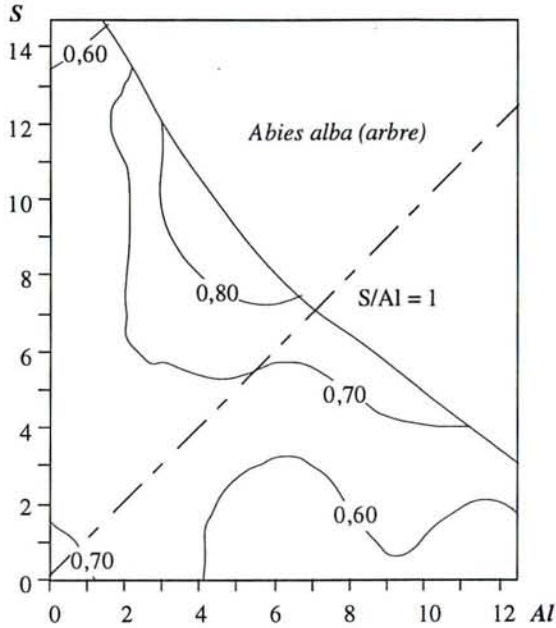


Figure 32 Exemple d'une espèce insensible à S et Al : le Sapin (*Abies alba*).

4.3.2.2. Espèces dont la fréquence d'apparition diminue lorsque la quantité de bases échangeables augmente

Digitalis purpurea, *Dryopteris dilatata*, *Ilex aquifolium*, *Leucobryum glaucum*, *Picea Abies* (régénération), *Pleurozium schreberii*, *Pteridium aquilinum* (figure 33), *Sorbus aucuparia* (régénération).

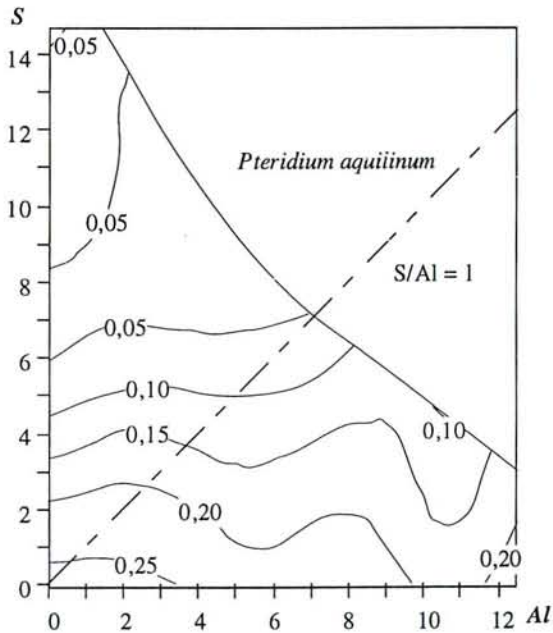


Figure 33 : Exemple d'une espèce corrélée négativement à la somme des bases échangeables et indifférente vis-à-vis de l'aluminium : la Fougère aigle (*Pteridium aquilinum*). Les courbes de niveau sont parallèles à l'axe des abscisses.

4.3.2.3. Espèces dont la fréquence d'apparition augmente puis diminue lorsque la quantité de bases échangeables augmente

Une seule espèce est concernée, il s'agit de *Solidago virgaurea* (figure 34).

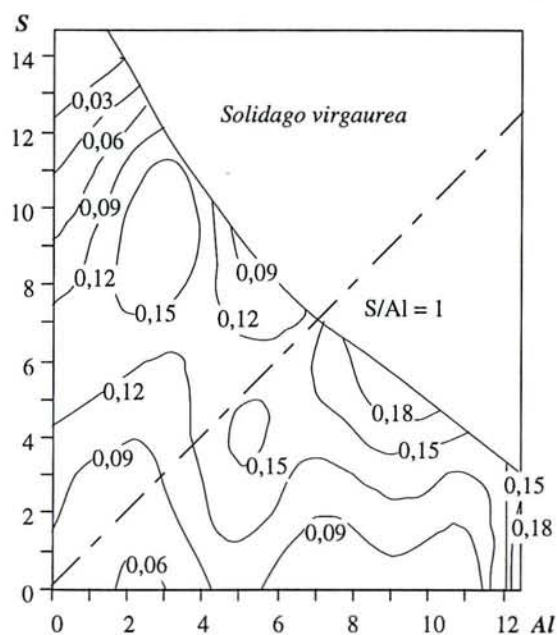


Figure 34 : Exemple d'une espèce sensible à la somme des bases échangeables (mode aux environs de 7 m.e. pour 100 g) et indifférente vis-à-vis de l'aluminium : le Solidage verge d'or (*Solidago virgaurea*).

4.3.2.4. Espèces dont la fréquence d'apparition augmente lorsque la quantité de bases échangeables augmente

Ici aussi, une seule espèce est corrélée positivement à S et indifférente vis-à-vis de Al. Il s'agit de *Paris quadrifolia* (figure 35).

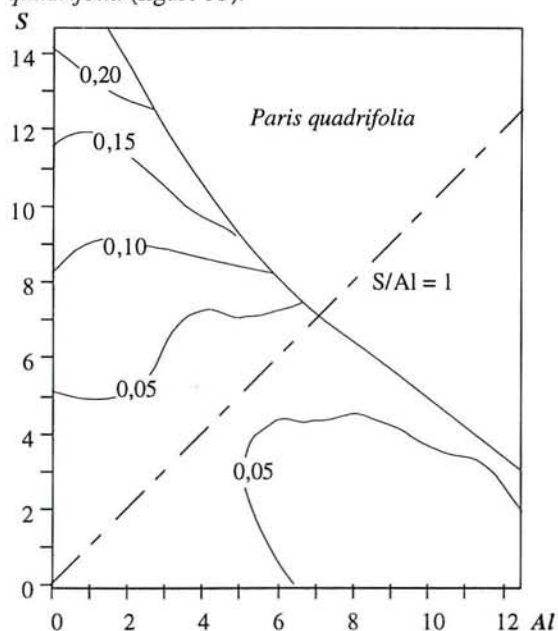


Figure 35 : Exemple d'une espèce corrélée positivement à la somme des bases échangeables et indifférente vis-à-vis de l'aluminium : la Parisette (*Paris quadrifolia*).

4.3.3. Espèces sensibles à l'ion aluminium

Toutes les espèces sensibles à la quantité d'aluminium présente dans l'horizon A1 sont également sensibles à la quantité de bases échangeables sauf peut-être le Hêtre (*Fagus sylvatica* (arbre)) qui semble avoir un optimum à 7 m.e. de Al et être indifférent vis-à-vis de S. Parmi les autres espèces, certaines voient leur fréquence augmenter avec la quantité d'aluminium.

4.3.3.1. Espèces dont la fréquence d'apparition augmente lorsque la quantité d'aluminium échangeable augmente

Toutes les espèces dont la fréquence est corrélée positivement à l'augmentation de la quantité d'aluminium, ont leur fréquence qui est corrélée négativement à l'augmentation des bases échangeables. Il s'agit de *Deschampsia flexuosa*, *Dicranum scoparium*, *Luzula luzuloides*, *Melampyrum pratense*, *Polytrichum formosum*, *Rhynidiadelphus loreus*, *Vaccinium myrtillus* (figure 36).

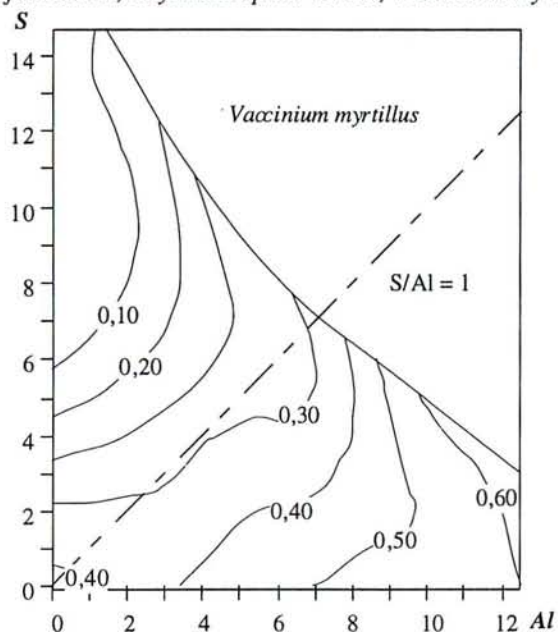


Figure 36 : Exemple d'une espèce corrélée positivement à l'aluminium échangeable et négativement à S : la Myrtille (*Vaccinium myrtillus*).

4.3.3.2. Espèces dont la fréquence d'apparition augmente puis diminue lorsque la quantité d'aluminium échangeable augmente

Trois espèces, *Adenostyles alliariae*, *Stellaria nemorum* et *Carex pilulifera* ont un optimum pour Al^{+++} situé dans l'intervalle observé. La fréquence des deux premières est corrélée positivement à l'augmentation de S. La fréquence de la troisième est corrélée négativement à l'augmentation de S (figure 37).

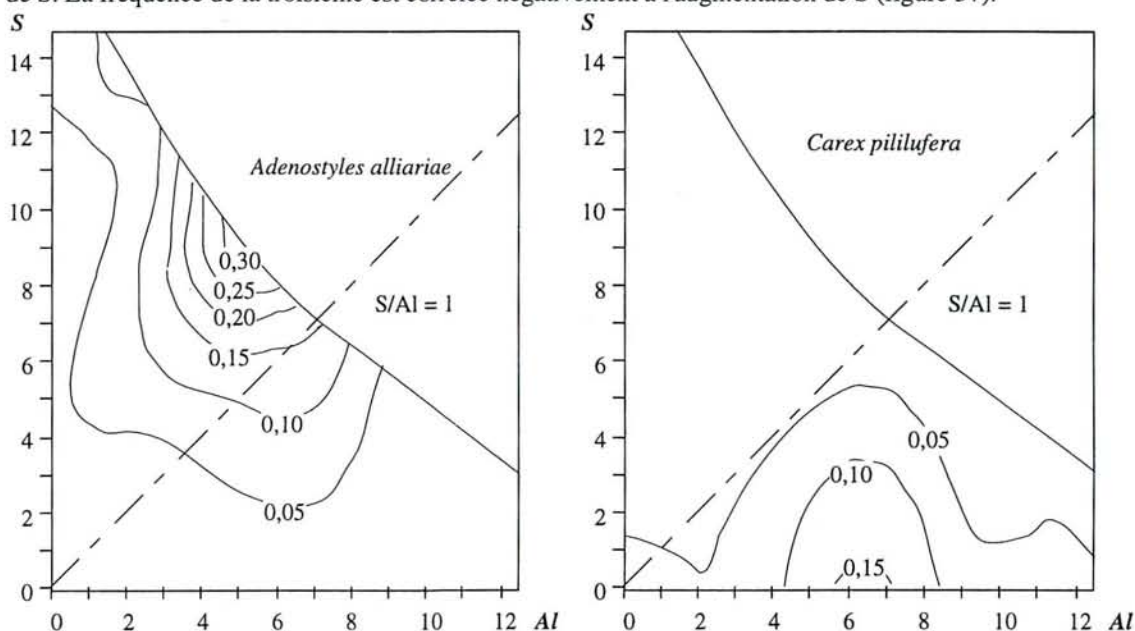


Figure 37 : Deux exemples d'espèces ayant leur optimum pour Al dans la fenêtre analysée. L'une pour S élevé : l'Adenostyles (*Adenostyles alliariae*), l'autre pour S faible : la Laîche des bois (*Carex pilulifera*).

4.3.3.3. Espèces dont la fréquence d'apparition diminue lorsque la quantité d'aluminium échangeable augmente

Espèces dont la fréquence d'apparition diminue lorsque la quantité de bases augmente.

Une seule espèce est concernée. Il s'agit de *Luzula sylvatica* (figure 38).

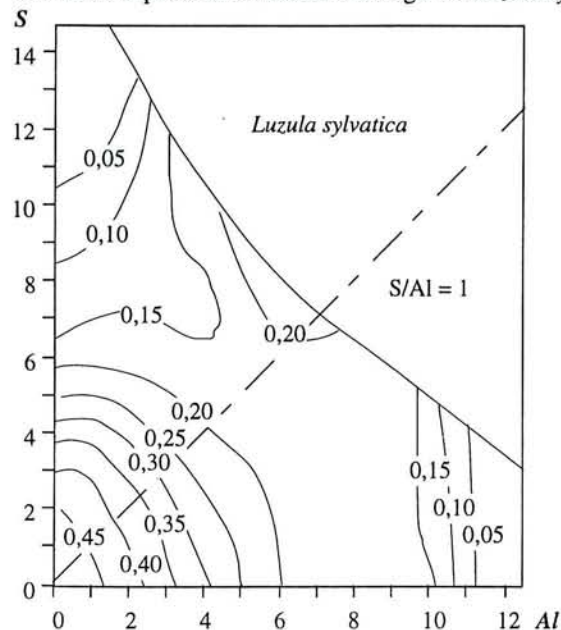


Figure 38 : Exemple d'espèce dont la fréquence est corrélée négativement à l'augmentation d'aluminium et à celle de S : la luzule des bois (*Luzula sylvatica*).

Espèces dont la fréquence d'apparition augmente puis diminue lorsque la quantité de bases augmente.

Elles sont nombreuses. Il s'agit de :

Anemone nemorosa, *Carpinus betulus*, *Circaea lutetiana*, *Deschampsia cespitosa*, *Dryopteris filix-mas* (figure 39), *Euphorbia amygdaloides*, *Festuca altissima*, *Hedera helix*, *Lamium galeobdolon*, *Melica uniflora*, *Mercurialis perennis*, *Milium effusum*, *Poa nemoralis*, *Prunus avium*, *Silene dioica*.

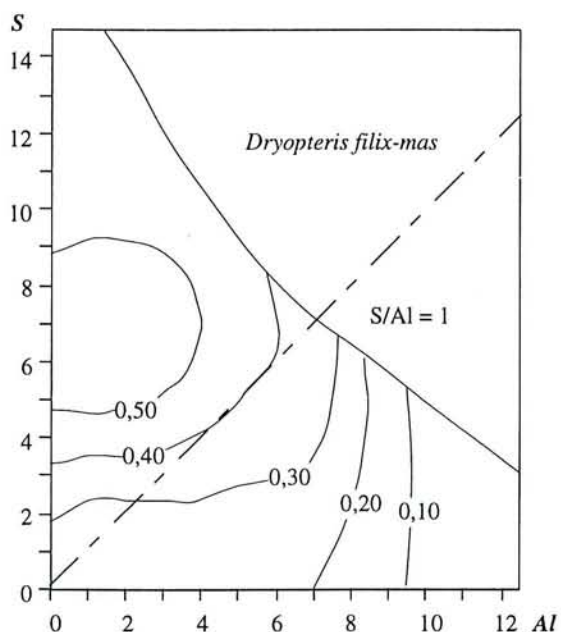


Figure 39 : Exemple d'une espèce à réponse unimodale pour S et dont la fréquence d'apparition est corrélée négativement à l'augmentation de Al échangeable : la fougère mâle (*Dryopteris filix-mas*)

Espèces dont la fréquence d'apparition augmente lorsque la quantité de bases augmente.

C'est le cas le plus fréquent. Les espèces dans cette situation sont les suivantes :

Acer pseudoplatanus (arbre), *Acer pseudoplatanus* (régénération), *Atrichum undulatum*, *Brachypodium*

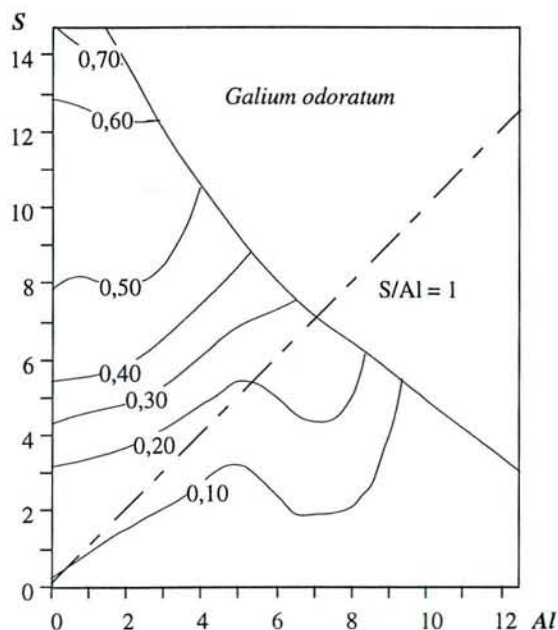


Figure 40 : Exemple d'une espèce dont la fréquence d'apparition est corrélée négativement à la quantité de Al échangeable du Al et positivement à la quantité de S : l'Aspérule odorante (*Galium odoratum*)

sylvaticum, *Carex sylvatica*, *Corylus avellana*, *Epilobium montanum*, *Eurynchium striatum*, *Fraxinus excelsior* (arbre), *Fraxinus excelsior* (arbuste), *Galium odoratum* (figure 40), *Geranium robertianum*, *Glechoma hederacea*, *Impatiens noli-tangere*, *Lunaria rediviva*, *Plagiomnium undulatum*, *Stachys sylvatica*, *Urtica dioica*, *Viola sylvestris*.

4.4. DISCUSSION

4.4.1. Effet de l'aluminium sur la végétation

4.4.1.1. Recherche de biais éventuels

Avant d'examiner l'effet simultané de l'aluminium et des bases échangeables sur la végétation, il convient d'étudier si l'aluminium n'est pas corrélé à des éléments qui ont un effet négatif sur la distribution des espèces. Un tel lien entraînerait un biais : on observerait l'effet négatif de l'aluminium et d'un élément corrélé au lieu de l'effet négatif de l'aluminium seul.

Le lien de l'aluminium avec des variables ayant des effets physiologiques négatifs sur les plantes a été recherché. Des corrélations ont été établies avec :

- des éléments minéraux a priori toxiques avec lesquels l'aluminium est corrélé positivement : H, Fe, Mn (DE NEELING et ERNST, 1986 ; BARRICK et NOBEL, 1993) ;
- des indicateurs de mauvaise nutrition azotée ou phosphatée comme des C/N élevés ;
- des variables indiquant une mauvaise alimentation hydrique (milieux à bilan hydrique défavorable).

Les régressions montrent que Al est corrélé, de façon hautement significative, positivement avec Fe et H et le C/N. D'autre part, les analyses de variance indiquent que l'aluminium est significativement plus important dans les milieux secs et à départ d'eau. Seul Mn n'est pas corrélé à Al.

En l'occurrence, les milieux les plus riches en aluminium sont aussi les milieux les plus riches en éléments influençant négativement la croissance des espèces (Fe et H) et les milieux les plus pauvres pour la nutrition azotée et hydrique. Bien que les coefficients de corrélation soient assez faibles (inférieurs à 0,12 sauf pour le fer), des risques de biais réels existent.

Afin de résoudre ce problème de biais, une nouvelle analyse est réalisée pour laquelle les différentes variables corrélées à l'aluminium sont fixées avec les limites suivantes : H<2 m.e., Fe<0,2 m.e., C/N<20, humus de type mull, et arrivée et départ d'eau équilibrés. L'analyse de la toxicité de l'aluminium est effectuée pour l'ensemble des relevés (80) qui remplissent les conditions énoncées.

L'effet de l'aluminium sur la végétation est mesuré par une régression linéaire simple en prenant la relation : note en présence absence de l'espèce = f (Al⁺⁺⁺). Les espèces pour lesquelles l'effet de l'aluminium est négatif sont seules utilisées (sauf *Luzula sylvatica* du fait de son comportement particulier). Les résultats de l'effet de l'aluminium pour ce lot homogène sont les suivants :

- l'augmentation d'aluminium dans le milieu induit une baisse de la fréquence des espèces.
- l'intensité de cet effet négatif est au moins égal à celui trouvé pour l'ensemble des relevés.
- les espèces qui réagissent fortement à la toxicité aluminique sont les mêmes dans le lot homogène et dans l'ensemble des relevés. De même, les espèces qui réagissent faiblement sont les mêmes dans les deux cas.

L'effet de l'aluminium est donc constant lorsque les variables corrélées à cet élément et ayant un effet négatif sur la végétation sont fixées. On peut conclure que les facteurs corrélés à l'aluminium et pouvant exercer une action négative sur la fréquence des espèces influent de façon faible sur les résultats de l'étude de la toxicité aluminique. Les biais, s'ils existent, sont peu marqués et peuvent être négligés.

4.4.1.2. Comparaison des résultats avec certains acquis expérimentaux

Avant toute discussion sur l'importance de la toxicité aluminique, il est important d'étudier si la baisse de fréquence des espèces dans les conditions naturelles est liée à des phénomènes de diminution de croissance mesurés dans des conditions expérimentales. Le rapport de synthèse de SVERDRUP et WARFINGE (1993) fournit, pour différentes espèces, la valeur du rapport molaire d'éléments en solution (Ca+Mg+K)/Al au delà de laquelle la croissance des racines est affectée par la toxicité aluminique. Les résultats sont comparés à ceux de l'effet de l'aluminium sur la fréquence des espèces étudiées dans le massif Vosgien (tableau 11).

	(Ca+Mg+K)/Al SVERDRUP et WARFINGE (1993)	Effet Al (pour Ca+Mg+K constants)
<i>Oxalis acetosella</i>	0,3	0
<i>Galium saxatile</i>	0,3	0
<i>Digitalis purpurea</i>	0,3	0
<i>Vaccinium myrtillus</i>	0,2-0,6	+
<i>Deschampsia flexuosa</i>	0,5	+
<i>Sorbus aucuparia</i>	0,6-1	+
<i>Picea Abies</i>	1,2	0
<i>Abies alba</i>	1,4	0
<i>Fraxinus excelsior</i>	1,8-2,2	—
<i>Deschampsia cespitosa</i>	2	—
<i>Galium odoratum</i>	4,5	—
<i>Anemone nemorosa</i>	5	—
<i>Brachypodium sylvaticum</i>	6	—
<i>Carex sylvatica</i>	45	—
<i>Poa nemoralis</i>	300	—

Tableau 11 : Comparaison des résultats de SVERDRUP et WARFINGE (1993) (1ère colonne) avec les nôtres (2ème colonne). Toutes les espèces abordées dans les deux approches sont mentionnées. Le rapport (Ca+Mg+K)/Al est un rapport molaire d'éléments en solution. La valeur indiquée est la valeur pour laquelle la croissance racinaire (biomasse) correspond à 80 % de la croissance normale. 0 correspond à un effet nul, + correspond à un effet positif, - correspond à un effet négatif de Al⁺⁺⁺ dans les conditions naturelles.

La comparaison n'est pas tout à fait valide. Dans les conditions expérimentales en effet, ce sont des rapports molaires d'éléments en solution qui sont étudiés. Par contre dans notre étude, les quantités analysées sont des milliéquivalents d'éléments échangeables.

Cependant, malgré cette différence, les résultats sont remarquablement cohérents. Toutes les espèces qui sont sensibles à un rapport $(Ca+Mg+K)/Al > 1,5$ environ dans les conditions expérimentales voient leur fréquence diminuer avec l'augmentation de Al (à S constant).

Les espèces sensibles à un rapport $(Ca+Mg+K)/Al < 1,5$ dans les conditions expérimentales peuvent avoir deux comportements différents dans la nature : elles peuvent être indifférentes vis-à-vis de la toxicité aluminique ou être corrélées positivement à la quantité d'aluminium présente dans le sol.

La baisse de fréquence des espèces dans les conditions naturelles semble donc bien liée à une toxicité aluminique qui affecte leur croissance.

D'autre part, les espèces qui réagissent positivement à la quantité d'aluminium dans le sol sont au vu des résultats expérimentaux (Al est toxique pour elles aussi) plus probablement Al tolérantes que Al préférantes. L'augmentation de leur fréquence pourrait être due à des phénomènes de concurrence.

4.4.1.3. Bilan de la toxicité de l'aluminium dans les conditions naturelles.

L'étude de 82 espèces (ou stades de développement pour certaines espèces) forestières vosgiennes parmi les plus fréquentes sur substrat drainé donne un aperçu de l'effet de l'ion aluminium sur la végétation. Cet effet est résumé dans le tableau 12 (la synthèse est effectuée sur les 72 espèces qui ont pu être classées) :

S\Al		Augmentation de Al			
		Effet nul	Effet positif	Effet pos. puis nég.	Effet négatif
Aug.	Effet nul	22	0	1	0
	Effet positif	1	0	1	26
S	Effet pos. puis nég.	1	0	0	21
	Effet négatif	11	10	3	1

Tableau 12 : Bilan de l'effet de l'aluminium et de celui des bases échangeables sur 72 espèces (ou strates) fréquentes sur substrat drainé et sous couvert forestier dans le massif Vosgien. Les résultats sont exprimés en %. Les stades arboré et arbustif des essences (7 sont concernées) sont analysés et comptabilisés séparément.

Dans les conditions forestières naturelles, l'aluminium n'a pas d'effet sur 1/3 environ des espèces. Il a un effet variable, positif puis négatif suivant sa quantité, sur une faible proportion d'espèces. Son influence est positive pour environ 10 % des taxons. Enfin, l'ion aluminium semble toxique pour la moitié des espèces étudiées.

4.4.1.4. Optimum des espèces vis-à-vis du pH eau et sensibilité à la toxicité aluminique.

Lorsqu'on étudie l'ordination des espèces par rapport à l'acidité du sol au regard des résultats obtenus sur la toxicité aluminique, on observe que l'aluminium est toxique pour toutes les espèces ayant leur optimum pour des pH supérieurs à 5 sauf quatre (*Paris quadrifolia*, qui réagit uniquement à S, *Galeopsis tetrahit*, *Athyrium filix-femina*, et *Rubus caesius* qui sont indifférentes à S et Al).

De même toutes les espèces pour lesquelles Al a un effet positif ont un optimum de pH inférieur à 3,7. Par contre, pour ces valeurs de pH, d'autres espèces aux préférences écologiques différentes sont présentes. Suivant leur comportement vis-à-vis de Al et de S, l'ensemble des espèces ayant leur optimum pour les pH les plus acides (3,1 à 3,7) peuvent être regroupées de la façon suivante:

- 1/3 sont corrélées négativement à l'augmentation de S et positivement à celle de Al ;
- 1/3 sont corrélée négativement à l'augmentation de S et sont indifférentes vis-à-vis de Al ;
- et 1/3 sont indifférentes vis-à-vis de S et de Al.

Les espèces qui ont leur optimum entre les pH 3,7 et 5,0 sont presque toutes indifférentes vis-à-vis de S et de Al. Seuls *Ilex aquifolium* réagit négativement à S et *Adenostyles alliariae* et *Carex pilulifera* ont un optimum marqué pour les valeurs intermédiaires de Al.

En conclusion, la toxicité aluminique conditionne la position sur le gradient de pH de presque toutes les espèces qui ont leur maximum de fréquence pour des pH supérieurs à 5.

Par contre, une réaction positive à l'augmentation d'aluminium ne constitue pas la seule explication de la position des espèces au pôle acide du gradient de pH.

4.4.2. Étude des espèces sensibles à la toxicité aluminique dans les conditions naturelles.

Ce chapitre analyse l'influence de Al^{+++} sur les 34 espèces sensibles à cet élément et qui ont leur optimum pour une somme des bases échangeables (S) supérieure à 5 m.e. pour 100g de sol (toutes les espèces sensibles à la toxicité de Al^{+++} sauf *Luzula sylvatica*).

4.4.2.1. Variations de la toxicité aluminique en fonction de la quantité de bases échangeables présentes dans le milieu.

L'effet de la toxicité aluminique est variable suivant les valeurs respectives de Al et de S. En règle générale, pour une quantité d'aluminium fixée, la fréquence des espèces est d'autant plus grande que la quantité de bases est importante. Ceci est vrai jusqu'à environ 9 m.e.. Au delà de 9 m.e. de Al échangeable, la quantité d'aluminium détermine seule la fréquence des espèces sensibles. Pour cette valeur, l'effet positif d'une augmentation de S est négligeable : les courbes de fréquence des espèces, en fonction de Al pour différentes valeurs de S, sont confondues (figure 41 et annexe 4).

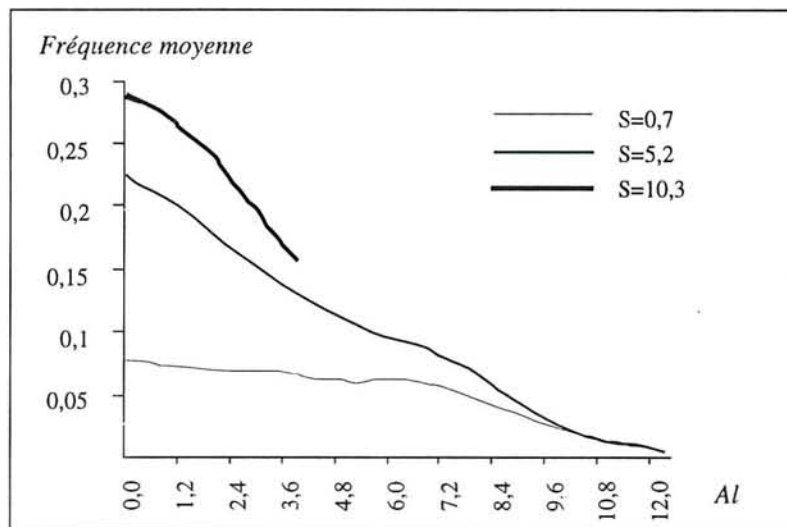


Figure 41: Moyennes, pour différentes valeurs de S, des fréquences des 34 espèces étudiées en fonction de la quantité d' Al^{+++} échangeable. Les courbes sont fournies pour les 3 valeurs de S suivantes : 0,7, 5,2, et 10,3 m.e.

Pour les quantités d' Al^{+++} inférieures à 8 m.e., l'effet négatif de Al sur la fréquence des espèces dépend de la quantité de bases échangeables présentes dans le milieu : pour de faibles valeurs de S, la fréquence des espèces varie peu avec l'augmentation de Al^{+++} (figure 41), par contre, pour les valeurs importantes de S, la fréquence des espèces chute très rapidement avec l'augmentation de Al^{+++} , l'effet de l'ion aluminium pour les valeurs de S moyennes est intermédiaire.

Dans les conditions naturelles, en forêt, l'augmentation de la quantité d' Al^{+++} dans le sol est responsable d'une baisse de fréquence des espèces, plus importante dans les milieux riches en bases que dans les milieux pauvres en bases.

4.4.2.2. Recherche de seuils de toxicité

Outre ses effets moyens, l'aluminium a des effets particuliers sur certaines espèces. Trois seuils semblent régir la fréquence des espèces en fonction de la quantité d' Al^{+++} présente dans le sol.

Deux concernent l'effet des bases échangeables. Un premier seuil est situé à environ 9 m.e. d' Al^{+++} . Au delà de ce seuil, la quantité de bases échangeables présente dans le sol n'a plus d'influence sur la fréquence des espèces. (voir le paragraphe précédent). Le second est situé entre 3 et 4 m.e. d' Al^{+++} . Au dessus de cette valeur, la somme des bases échangeables n'a plus d'influence pour environ 1/3 des espèces. La fréquence des espèces ne varie qu'en fonction de la quantité d'aluminium. Les espèces concernées sont : *Acer pseudoplatanus* (arbuste), *Anemone nemorosa*, *Atrichum undulatum*, *Brachypodium sylvaticum*, *Carex sylvatica*, *Carpinus betulus*, *Deschampsia cespitosa*, *Hedera helix*, *Plagiomnium undulatum*, *Poa nemoralis*, *Prunus avium*, *Stachys sylvatica* (voir l'annexe 4 et figure 42).

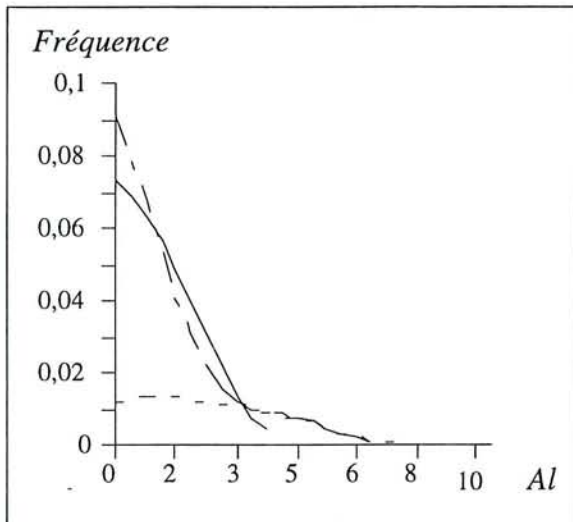


Figure 42 : Fréquence de *Poa nemoralis* en fonction de la quantité d'aluminium échangeable de l'horizon A1 pour $S=10,3$ courbe continue, $S=5,2$ courbe pointillée irrégulière, $S=0,7$ courbe pointillée régulière.

Le troisième seuil, situé à 6-8 m.e. de Al^{+++} , conditionne la disparition d'environ 1/3 des espèces. Il s'agit de *Brachypodium sylvaticum*, *Carpinus betulus*, *Circaea lutetiana*, *Deschampsia cespitosa*, *Epilobium montanum*, *Euphorbia amygdaloides*, *Eurynchium striatum*, *Fraxinus excelsior*, *Glechoma hederacea*, *Poa nemoralis*, *Prunus avium* (voir l'annexe 4).

4.4.3. Caractérisation et mesure de la sensibilité des espèces

4.4.3.1. Validité du rapport $(Ca+Mg+K)/Al$ comme indicateur de la toxicité aluminique, pour l'ensemble des espèces, dans les conditions naturelles

La compréhension du phénomène de toxicité aluminique est rendue difficile sans la maîtrise simultanée de l'effet de la nutrition en bases. C'est pourquoi, des rapports combinant ces deux facteurs ont été utilisés, en laboratoire et sur le terrain, pour mesurer l'influence de la toxicité aluminique. Le rapport Ca/Al (DUCHAUFOR, 1989 ; PENEL, 1979) a fréquemment été employé. Plus récemment le rapport $(Ca+Mg+K)/Al$ a été utilisé dans les conditions expérimentales, de préférence au rapport Ca/Al , du fait de sa meilleure corrélation avec la baisse de croissance racinaire (AROVAARA et ILVESNIEMI, 1990 ; ILVESNIEMI, 1992 in SVERDRUP et WARFVINGE, 1993).

La qualité d'un indicateur de toxicité aluminique est évaluée de la façon suivante :

- l'indicateur doit montrer un effet toxique pour une espèce lorsqu'il y a une diminution de croissance (dans les conditions expérimentales) ou une baisse de probabilité d'apparition (dans ce travail) due à une augmentation d'ions Al^{+++} dans le milieu ;
- la biomasse (dans les conditions expérimentales) ou la probabilité d'apparition (dans ce travail) doivent être égales, pour une même valeur de l'indicateur, quelles que soient les conditions nutritionnelles du milieu.

L'objectif de ce chapitre est de discuter, à partir d'un exemple, la validité de l'utilisation du rapport S/Al comme indicateur de la toxicité aluminique dans les conditions naturelles. Dans ce travail, S et Al sont exprimés en milliéquivalents d'éléments échangeables, mesurés au pH du sol.

Les variations de fréquence de l'espèce (*Atrichum undulatum*) utilisée comme exemple, dues aux bases échangeables et à la quantité d' Al^{+++} présente dans l'horizon A1 sont mentionnées dans la figure 43.

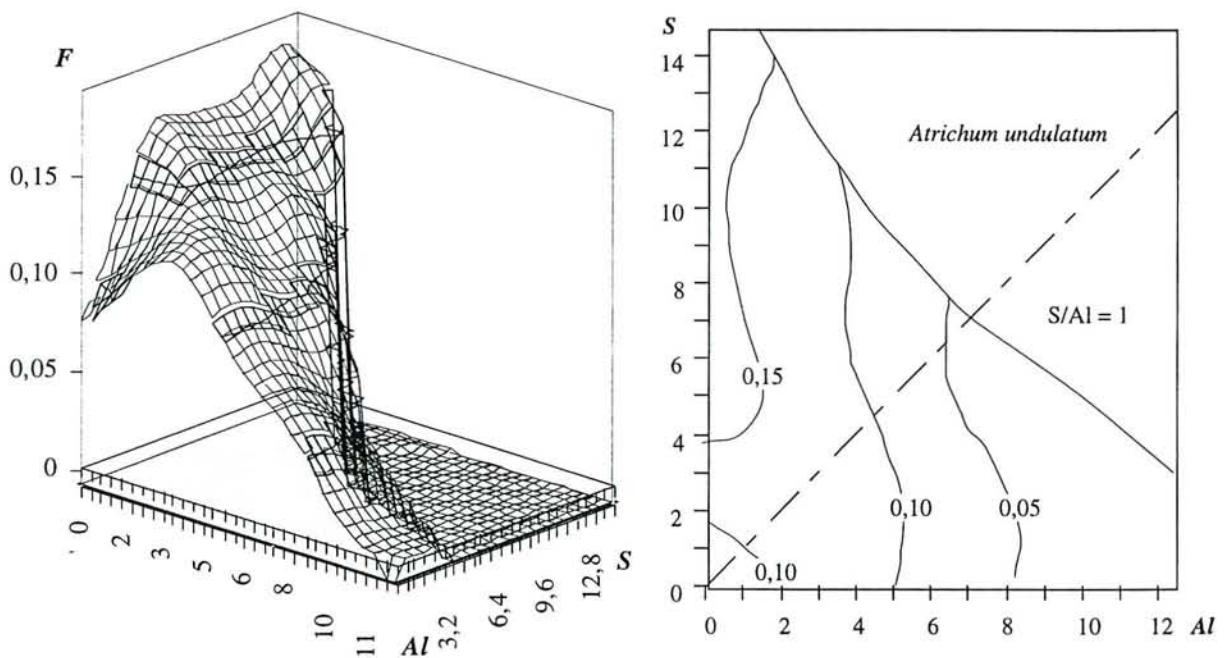


Figure 43 : Évolution de la fréquence d'*Atrichum undulatum* en fonction de la quantité d'aluminium et de bases échangeables présentes dans l'horizon A1. Les valeurs des deux éléments sont exprimées en milliéquivalents pour 100g (des valeurs de fréquence inférieures à 0 sont attribuées arbitrairement pour les combinaisons de variables qui n'existent pas dans la nature).

Les variations de fréquence d'*Atrichum undulatum* pour différentes valeurs du rapport S/Al sont étudiées en fixant la quantité d' Al^{+++} et en faisant varier celle de S ou en fixant S et en faisant varier la quantité d' Al^{+++} présente dans le sol. Les fréquences prises par une espèce pour différentes valeurs du rapport peuvent être déterminées approximativement sur les diagrammes en courbes de niveau (figure 44).

Pour une plus grande précision, les évaluations mentionnées ci-après sont déterminées directement à partir des tableaux de fréquences des espèces (pour différentes valeurs de S et de Al) estimées par la méthode de la fenêtre mobile.

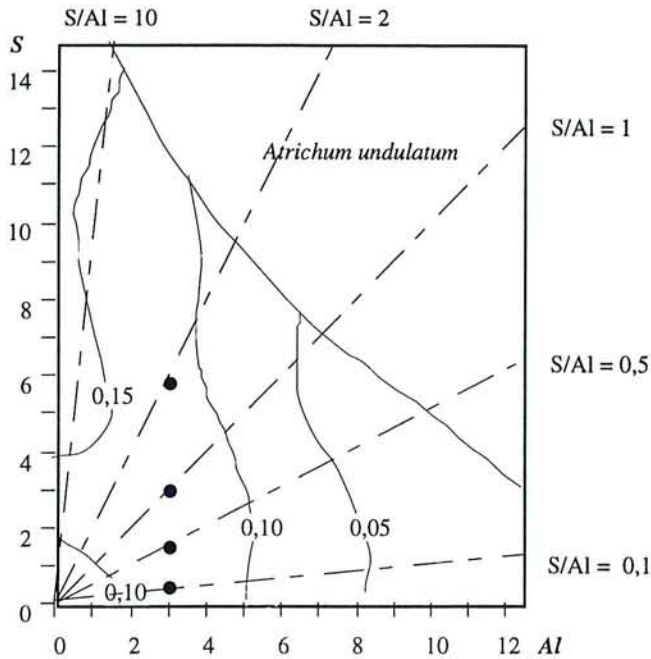


Figure 44 : détermination graphique de la fréquence d'une espèce en fonction de différentes valeurs du rapport S/Al. Exemple de la détermination de la fréquence d'*Atrichum undulatum* pour des rapports S/Al égaux à 0,1, 0,5, 1 et 2 avec une quantité d'ion aluminium fixée à 3 m.e. pour 100 g de sol.

Evolution de la fréquence d'*Atrichum undulatum* en fonction de l'augmentation du rapport S/Al établi en fixant Al.

L'évolution de la fréquence d'*Atrichum undulatum* est étudiée en fonction du rapport S/Al établi en fonction de trois valeurs de Al^{+++} : 2, 3 et 4 m.e. d'aluminium échangeable pour 100 g de sol (horizon A1). (figure 45).⁰

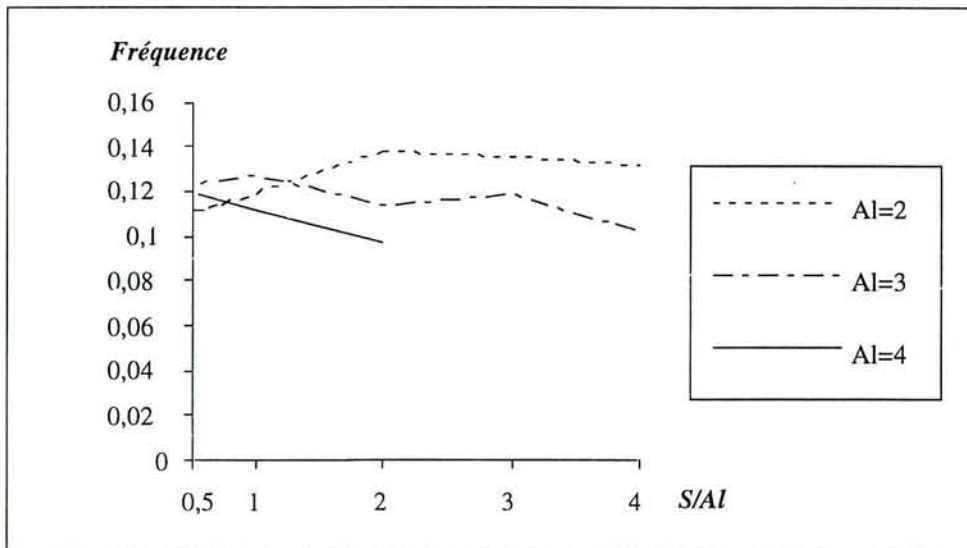


Figure 45 : Variation de la fréquence d'*Atrichum undulatum* dans les conditions naturelles en fonction du rapport S/Al. Al est constant et trois courbes sont étudiées : Aluminium échangeable dans l'horizon A1 : 2 m.e./100g, Al=3 m.e., Al=4 m.e..

⁰ : Le cas est démonstratif, il est peu judicieux d'étudier la toxicité aluminique, sans faire varier la quantité de Al^{+++} dans le milieu !

Les résultats sont les suivants :

1) les fréquences indiquées sont semblables pour une valeur donnée du rapport S/Al quelle que soit la valeur initiale de S choisie. Cette homogénéité est l'une des conditions pour que le rapport S/Al soit un bon indicateur de la toxicité aluminique ;

2) Les fréquences varient peu avec le rapport S/Al.

Les résultats de cette approche indiquent une absence de toxicité de l'ion aluminium vis-à-vis d'*Atrichum undulatum*.

Evolution de la fréquence d'*Atrichum undulatum* en fonction de l'augmentation du rapport S/Al établi en fixant S.

L'influence d' Al^{+++} sur *Atrichum undulatum* à l'aide du rapport S/Al est étudiée en fixant S et en faisant varier la quantité de l'ion aluminium. Trois valeurs différentes de S sont choisies : S= 2 m.e., S= 4 m.e., S = 7 m.e. (figure 46).

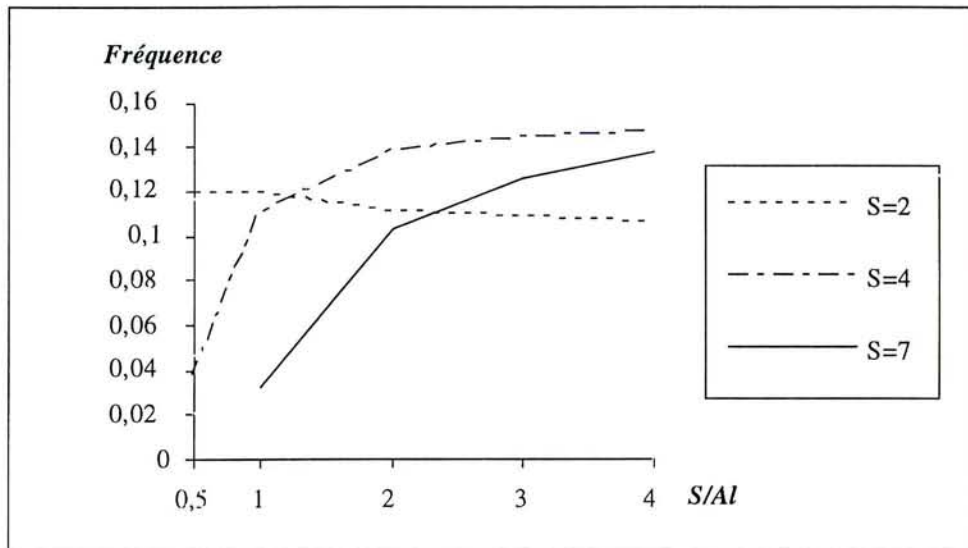


Figure 46 : Variation de la fréquence d'*Atrichum undulatum* dans les conditions naturelles en fonction du rapport S/Al. S est constant et trois courbes sont étudiées : S échangeable dans l'horizon A1 = 2 m.e./100g, S=4m.e., S=7m.e..

Les résultats sont les suivants :

1) Les fréquences sont très différentes pour une valeur du rapport S/Al donnée. Le rapport ne semble pas une mesure cohérente de la toxicité aluminique quelle que soit la valeur de Al ou de S choisie.

2) Pour la valeur de S la plus faible, la fréquence ne varie pas en fonction du rapport S/Al, l'aluminium n'est pas toxique.

Pour la valeur de S intermédiaire, la fréquence est faible pour les valeurs basses de S/Al, l'aluminium semble toxique à partir d'une valeur seuil du rapport S/Al = 1.

Pour la valeur de S la plus élevée, la fréquence est faible pour les faibles valeurs du rapport, l'aluminium semble toxique à partir d'une valeur seuil du rapport S/Al = 2.

Conclusion partielle pour *Atrichum undulatum*

Lorsque la distribution d'*Atrichum undulatum* est étudiée en fonction du rapport S/Al en choisissant Al constant, on observe de faibles variations de fréquences. Par contre, lorsque l'on choisit S constant, on observe une baisse importante de fréquence pour les valeurs faibles du rapport S/Al..

Le rapport S/Al fournit donc des résultats très différents qui varient de l'absence de toxicité de l'aluminium pour *Atrichum undulatum* à un effet toxique marqué (lorsque S/Al est inférieur à 2).

Ces différences s'expliquent par le fait que la fréquence d'*Atrichum undulatum* est quasi indépendante de la valeur de S et qu'elle est principalement sensible à la quantité d' Al^{+++} dans le sol.

En conséquence, pour cette espèce, la quantité d' Al^{+++} présente dans l'horizon A1 constitue le meilleur marqueur de la toxicité aluminique. L'évolution de la fréquence d'*Atrichum undulatum* en fonction de cette variable montre un effet toxique marqué et constant de l'ion aluminium quelle que soit la quantité de bases échangeables présente dans le sol (figure 47).

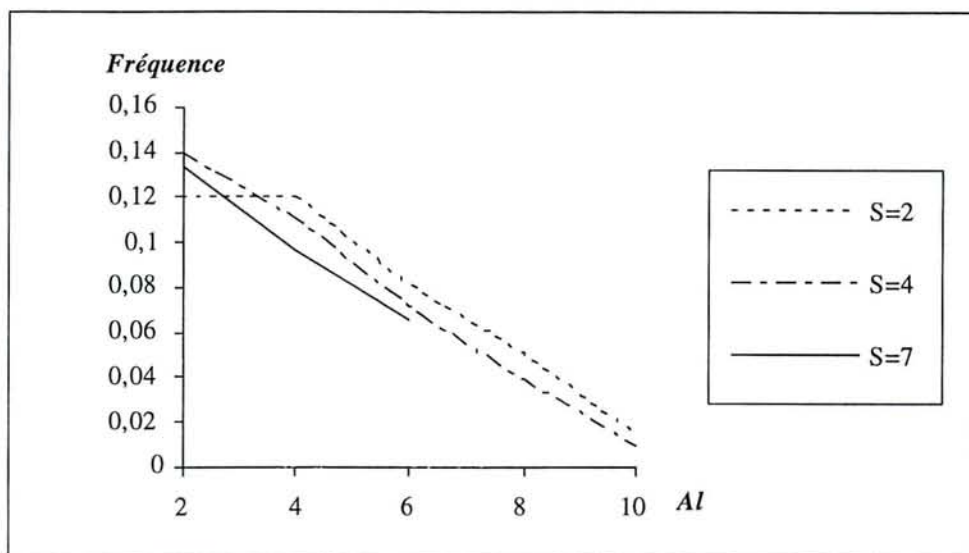


Figure 47 : Fréquence d'*Atrichum undulatum* en fonction de la quantité d'aluminium échangeable dans l'horizon A1 de 399 sols. Les résultats sont fournis pour trois valeurs de S (2, 4, et 7 m.e. pour 100g).

Généralisation

Le raisonnement utilisé pour *Atrichum undulatum* appliqué à une espèce qui ne varie qu'en fonction de S (par exemple *Paris quadrifolia*, voir la figure 35) montre ici aussi que l'utilisation du rapport S/Al peut fournir des conclusions erronées.

Lorsque la quantité d'ion aluminium dans le sol est fixée la courbe de fréquence de *Paris quadrifolia* en fonction du rapport S/Al indique une baisse de fréquence de l'espèce pour les faibles valeurs du rapport. L'examen du diagramme en courbes de niveau montre clairement que ces valeurs faibles sont dues à une sensibilité à S et non à une sensibilité à Al^{+++} .

L'étude d'*Atrichum undulatum* a montré que l'utilisation du rapport S/Al pouvait indiquer une absence de toxicité aluminique pour des espèces sensibles à cette toxicité et insensibles à la somme des bases échangeables. L'utilisation de S/Al avec *Paris quadrifolia* montre un effet toxique de l'aluminium pour une espèce insensible à cet élément. Ces deux exemples illustrent la mauvaise qualité de ce rapport comme indicateur de toxicité aluminique pour certaines espèces.

Le rapport S/Al doit être utilisé seulement pour des espèces qui réagissent simultanément à la richesse en bases échangeables et à la toxicité aluminique. Or dans notre échantillon 14 % des espèces ne sont sensibles qu'à l'aluminium ou à la somme des bases échangeables seuls. Pour ces espèces, comme *Paris quadrifolia*, l'utilisation du rapport S/Al pour évaluer la toxicité aluminique peut fournir des résultats erronés.

Il est donc important de connaître le type de réaction d'une espèce aux bases échangeables et à l'aluminium avant d'utiliser un marqueur ou un autre.

4.4.3.2. Validité de l'utilisation d'un seul marqueur pour caractériser la sensibilité d'une espèce à la toxicité aluminique

Le chapitre précédent a montré que le rapport S/Al n'était pas un indicateur de toxicité aluminique pertinent pour toutes les espèces. L'objectif de ce chapitre est d'analyser la capacité de divers indicateurs à rendre compte, pour différentes valeurs de S et de Al, des baisses de fréquence d'une espèce, dues à l'augmentation d' Al^{+++} dans le milieu. L'exemple de *Carpinus betulus* est utilisé pour cette analyse.

Evolution de la fréquence de *Carpinus betulus* en fonction de l'augmentation du rapport S/Al établi en fixant Al.

L'évolution de la fréquence de *Carpinus betulus* (au stade arboré) est étudiée pour des valeurs du rapport S/Al qui varie de 0,5 à 2 (figure 48).

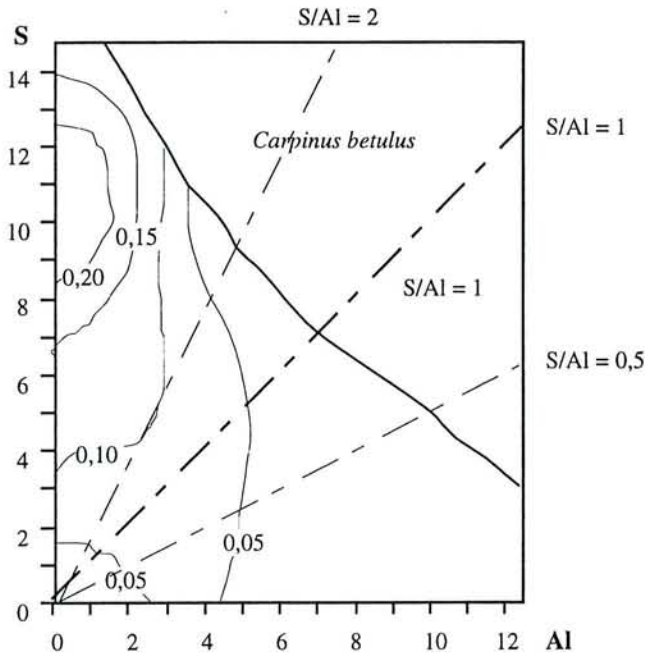


Figure 48 : Évolution de la fréquence de *Carpinus betulus* en fonction de la quantité d'aluminium et de bases échangeables dans l'horizon A1. les résultats sont exprimés en milliéquivalents pour 100 g.

Pour *Carpinus betulus*, aucun des 2 marqueurs utilisés (S/Al ou Al) n'est valide pour toutes les combinaisons de Al et de S. Suivant les valeurs de Al et S la fréquence de *Carpinus betulus* varie en fonction de S, de Al ou de S/Al (figure 49).

Lorsqu'on observe les variations de fréquence de *Carpinus betulus* pour différentes valeurs de S/Al avec :

- Al fixé = 4 : la fréquence ne varie pas. La toxicité semble nulle ;
- Al fixé = 1 : la fréquence augmente avec l'augmentation du rapport S/Al. La toxicité mesurée par le rapport est marquée. Cet effet toxique ne correspond pas à la réalité : pour cette quantité de Al, la fréquence de *Carpinus betulus* n'est sensible qu'à S ;
- S fixé = 2 : la fréquence ne varie pas (ou peu). La toxicité semble nulle ;
- S fixé = 5 : la fréquence augmente avec l'augmentation du rapport S/Al. La toxicité mesurée par le rapport est marquée. Cet effet toxique correspond la réalité : il va de pair avec l'augmentation des ions Al^{+++} dans le milieu.

L'utilisation du rapport S/Al est pertinente pour mesurer la toxicité aluminique uniquement pour des combinaisons précises des valeurs de S et de Al. Pour les autres valeurs, le rapport S/Al n'est pas un bon indicateur de toxicité aluminique.

De même si on étudie les variations de fréquence de *Carpinus betulus* en utilisant Al comme indicateur de toxicité, on observe pour :

- Al = 2 : la fréquence de *Carpinus betulus* augmente avec la quantité de S : la fréquence de l'espèce n'est pas stable pour une même valeur de l'indicateur ;
- Al = 4 : la fréquence varie peu avec l'augmentation de S. la variable Al^{+++} répond aux critères de bon indicateur.

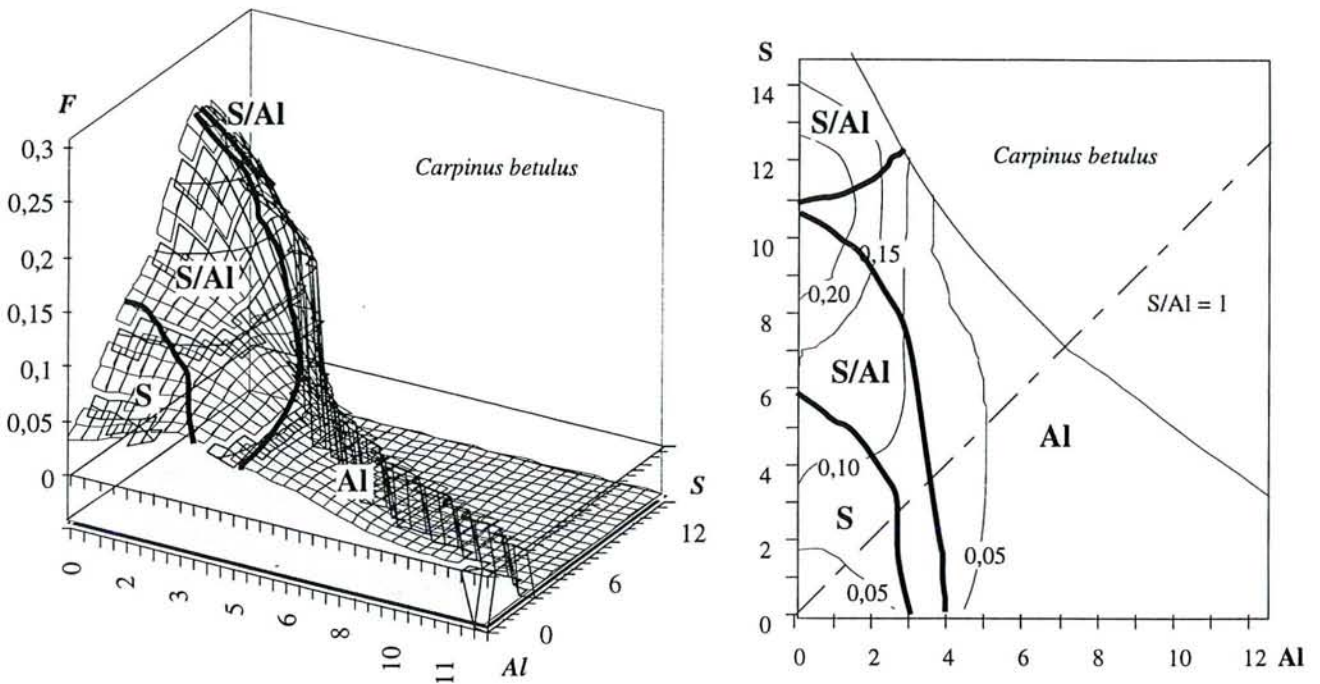


Figure 49 : Exemple de conditions écologiques pour lesquelles la fréquence de *Carpinus betulus* varie en fonction de S uniquement, de S/Al ou de Al uniquement. Les zones sont délimitées à l'aide d'un examen visuel (voir ci-après)

Cet exemple montre qu'un seul indicateur de toxicité aluminique ne suffit pas, pour certaines espèces, à rendre compte des variations de fréquence dues à l'effet de l'ion aluminium.

Généralisation

L'analyse de *Carpinus betulus* montre que la fréquence d'une même espèce peut varier (suivant les valeurs de S et de Al) en fonction de S, de Al, de S/Al ou de façon aléatoire. La sensibilité à l'un ou l'autre paramètre se traduit graphiquement par des courbes de niveau particulières (tableau 13 et § 4.2.4.)

Lorsque, pour une espèce, la fréquence varie uniquement en fonction de :	graphiquement on observe des courbes de niveau :
S	parallèles à l'axe des abscisses
Al	parallèles à l'axe des ordonnées
S/Al	parallèles au tracé des différents rapports S/Al
autres variables (variations "aléatoires")	variant de façon apparemment aléatoire

Tableau 13 : relations entre la sensibilité des espèces à un paramètre et l'allure des courbes de niveau dans les diagrammes bivariés.

Les espèces sensibles à la toxicité aluminique peuvent être classées en fonction de la sensibilité plus ou moins grande de chacune des espèce aux variations de chacun de ces différents paramètres. Les résultats sont indiqués dans le tableau 14.

La fréquence de la plupart des espèces réagit à un facteur ou à un autre suivant les quantités d'aluminium ou de bases échangeables présentes dans l'horizon Al. Très peu d'espèces ont des variations de fréquences corrélées à une seule variable. Un seul indicateur est donc le plus souvent insuffisant pour décrire complètement l'effet de la toxicité aluminique sur la fréquence d'une espèce.

	A1	S/A1	S	Meilleur indicateur de variations de fréquences
<i>Poa nemoralis</i>	•		•	A1
<i>Prunus avium</i> (arbre)	•		•	A1
<i>Anemone nemorosa</i>	•		•	A1
<i>Carex sylvatica</i>	•		•	A1
<i>Carpinus betulus</i> (arbre)	•		•	A1
<i>Deschampsia cespitosa</i>	•		•	A1
<i>Acer pseudoplatanus</i> (rég.)	•		•	A1
<i>Atrichum undulatum</i>	•		•	A1
<i>Plagiomnium undulatum</i>	•	•		S/A1
<i>Euphorbia amygdaloides</i>	•	•		S/A1
<i>Melica uniflora</i>	•	•		S/A1
<i>Mercurialis perennis</i>	•	•		S/A1
<i>Stachys sylvatica</i>	•	•	•	S/A1
<i>Acer pseudoplatanus</i> (arbre)	•	•	•	S/A1
<i>Corylus avellana</i>	•	•	•	S/A1
<i>Fraxinus excelsior</i> (arbre)	•	•	•	S/A1
<i>Fraxinus excelsior</i> (ré.)	•	•	•	S/A1
<i>Hedera helix</i>	•	•	•	S/A1
<i>Brachypodium sylvaticum</i>		•		S/A1
<i>Festuca altissima</i>		•		S/A1
<i>Geranium robertianum</i>		•		S/A1
<i>Urtica dioica</i>		•		S/A1
<i>Silene dioica</i>	•	•	•	S/A1
<i>Eurynchium striatum</i>	•	•	•	S/A1
<i>Galium odoratum</i>	•	•	•	S/A1
<i>Glechoma hederacea</i>	•	•	•	S/A1
<i>Circaea lutetiana</i>	•	•	•	S/A1
<i>Dryopteris filix-mas</i>	•		•	S
<i>Milium effusum</i>	•		•	S
<i>Lunaria rediviva</i>	•		•	S
<i>Lamium galeobdolon</i>	•	•	•	S
<i>Viola sylvestris</i>	•	•	•	S
<i>Epilobium montanum</i>		•	•	S
<i>Impatiens noli-tangere</i>		•	•	S

Tableau 14 : Sensibilité des espèces (sensibles à la toxicité aluminique) aux variations respectives de A1, S/A1, S.

4.4.3.3. Évaluation de la tolérance des espèces vis-à-vis de l'aluminium

La mesure de la tolérance à la toxicité aluminique est importante afin de pouvoir réaliser une ordination des espèces vis-à-vis de cette toxicité. L'amplitude écologique des espèces vis-à-vis de l'aluminium peut varier indépendamment de la sensibilité de l'espèce à Al, S/Al, ou S. En effet, deux espèces comme *Brachypodium sylvaticum* ou *Festuca altissima* qui réagissent principalement au rapport S/Al ont des tolérances vis-à-vis de Al très différentes, respectivement étroite et large (figure 50). Le critère de la sensibilité à l'un ou l'autre indicateur ne peut donc pas être utilisé directement comme indicateur pour déterminer la tolérance d'une espèce à la toxicité aluminique.

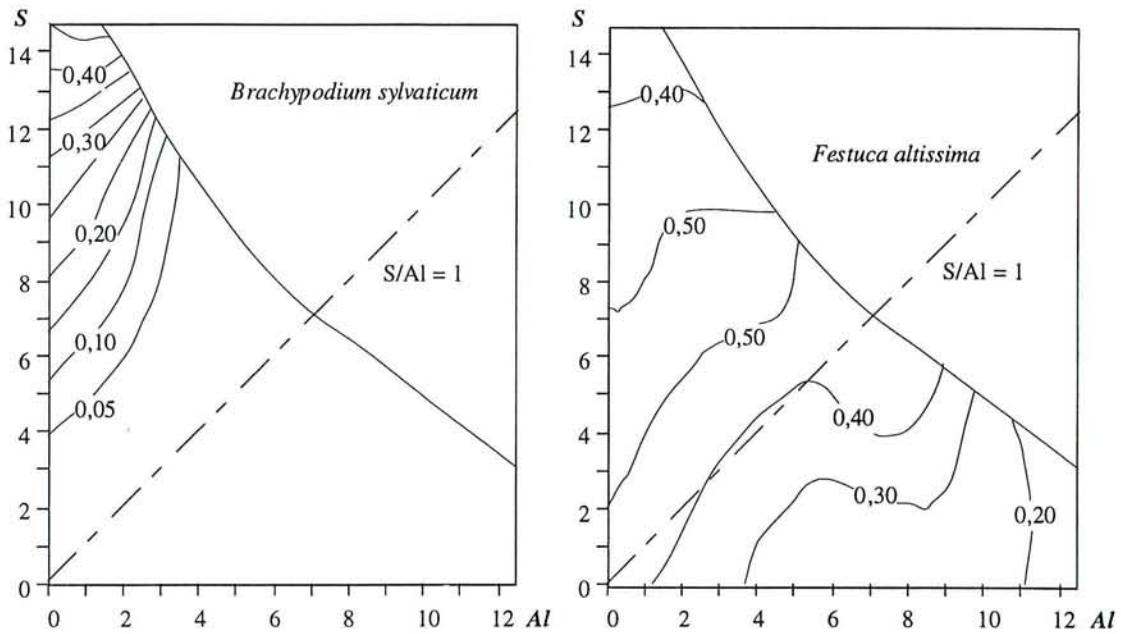


Figure 50 : Exemple de deux espèces, d'amplitudes écologiques très différentes, sensibles au rapport S/Al de l'horizon Al.

Les paragraphes précédents ont montré que les indicateurs pertinents de toxicité aluminique étaient différents suivant les espèces. Ils ont montré également qu'un seul indicateur était souvent insuffisant pour décrire l'effet de la toxicité aluminique sur la fréquence d'une espèce. C'est pourquoi le choix d'un indicateur de toxicité s'avère difficile.

L'indicateur choisi est la quantité d'ion Al^{+++} dans le Al. Mais pour tenir compte de l'influence des bases échangeables, la mesure de fréquence utilisée est une valeur synthétique. Pour chaque valeur de Al^{+++} , la fréquence utilisée correspond à la moyenne des fréquences de l'espèce pour des valeurs de S régulièrement réparties le long du gradient de bases échangeables. Cette méthode permet d'éliminer l'effet de S en attribuant un poids égal à chacune des valeurs de S indépendamment de l'échantillonnage.

Le choix d'un critère d'amplitude s'est porté sur le même indicateur que pour l'étude des profils univariés. C'est l'intervalle du gradient, pour lequel la fréquence est maximale et qui contient 68 % de la distribution d'une espèce.

D'autre part, afin d'éviter les biais dus à l'absence de valeurs dans certaines parties du tableau, les fréquences moyennes sont calculées sur un tableau rectangulaire dont les valeurs de Al^{+++} varient régulièrement de 0 à 6,9 et celles de S de 0 à 7,1. Ces gammes de valeurs correspondent à 70 % de l'ensemble des données. Cette opération constitue malheureusement un type de biais puisqu'elle élimine l'influence des valeurs fortes des deux gradients.

La démarche retenue est donc la suivante :

- A partir du tableau initial dans lequel les fréquences d'une espèce sont calculées à l'aide de la méthode de la fenêtre mobile pour 10000 combinaisons (100*100) de S et de Al.
- Extraction d'un sous tableau rectangulaire comprenant des valeurs calculées avec un nombre suffisant de relevés (au moins 10)
- Pour chaque valeur de Al⁺⁺⁺, calcul d'une moyenne des fréquences de toutes les valeurs de S ;
- Sélection de la partie de distribution qui correspond aux fréquences maximales et à 68 % des occurrences d'une espèce dans le cas d'un échantillonnage parfait ;
- Recherche de la valeur de Al⁺⁺⁺ qui correspond à la limite maximale de cette distribution
- Ordination des espèces par rapport à cette limite

Les résultats de l'ordination sont présentés dans la figure 51.

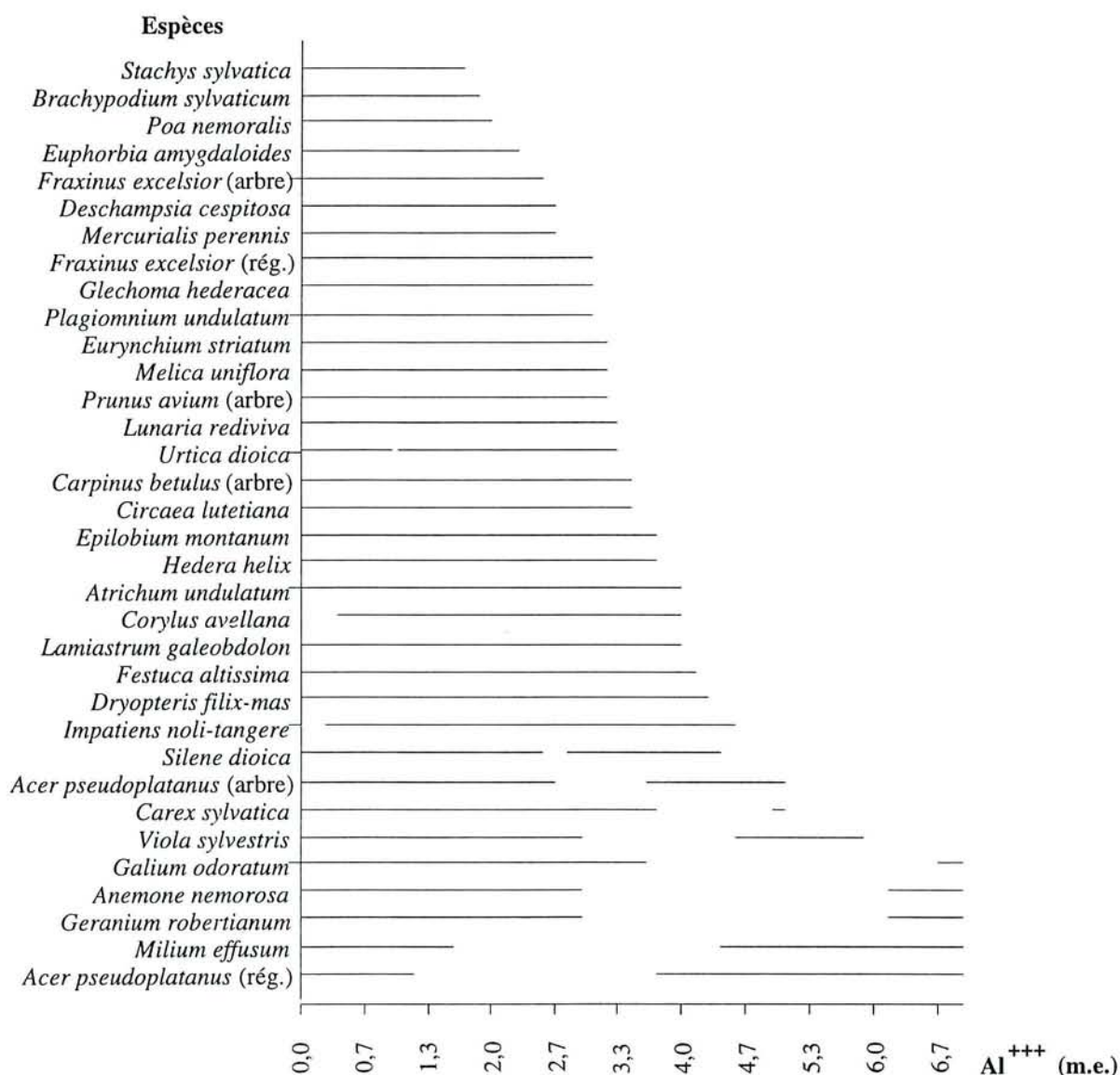


Figure 51 : Ordination par rapport à leur amplitude écologique des espèces sensibles à la toxicité aluminique. L'ordination est valide pour des gammes de bases échangeables variant de 0 à 7,1 et de Al variant de 0 à 6,9 m.e./100 g.

4.4.3.4. A propos du chaulage

De nombreux essais de chaulage ont été réalisés dans des milieux faiblement saturés afin de diminuer la toxicité aluminique (VAN RAIJ, 1991), d'augmenter le niveau trophique du sol (STAAF, 1992) ou plus généralement de restaurer le fonctionnement de certains écosystèmes (BONNEAU, 1993).

Les chapitres précédents ont montré qu'une augmentation de S ne peut faire augmenter la fréquence d'un certain nombre d'espèces dès que la quantité d'Al dépasse 3 m.e. (voir le chapitre 4.4.2.2). Lorsque Al dépasse 8 m.e., c'est la majorité des espèces qui ne peut réagir à l'augmentation de S.

Les essais de chaulage montrent un remplacement des ions aluminium par des ions calcium dans les sols amendés (BELKACEM et NYS, 1993). Les résultats issus de ce chapitre révèlent que l'influence positive des amendements sur la fréquence des espèces montrée par certaines études (PICARD *et al.*, 1993) est due non seulement à l'augmentation de S mais aussi à la diminution de Al^{+++} sur le complexe adsorbant.

4.5. CONCLUSION

L'étude de l'influence de la toxicité aluminique sur les espèces forestières par une approche phytoécologique diffère considérablement des méthodes traditionnellement employées.

Le plus souvent, un plan d'expérience est réalisé qui permet de maîtriser totalement, en laboratoire, tous les facteurs intervenant sur la croissance de l'espèce étudiée. La variable dépendante analysée est la croissance d'organe ou d'espèces. Les variables indépendantes étudiées et mesurées sont la quantité d'aluminium d'une part, et les cations (Ca+Mg+K) d'autre part. Les cations sont mesurés en solution. L'unité de mesure est la mole.

L'approche phytoécologique utilisée dans notre étude est basée sur un plan d'échantillonnage qui permet de maîtriser les principaux facteurs responsables de la distribution des espèces et d'échantillonner toutes les conditions de richesse minérale. La variable dépendante mesurée est la fréquence des espèces. Les variables indépendantes étudiées et mesurées sont la quantité d'aluminium d'une part, et les cations (Ca+Mg+K) présents dans l'horizon A1 d'autre part. Les cations mesurés sont des éléments échangeables au pH du sol. L'unité de mesure est le milliéquivalent.

Cette différence d'approche conduit à étudier des effets différents. L'approche écologique, contrairement à l'approche expérimentale, n'appréhende pas directement la toxicité aluminique, mais l'effet de celle-ci sur la distribution des espèces une fois passé le filtre de l'influence de tous les facteurs écologiques, abiotiques (aléas des conditions climatiques, conditions hydriques du sol) ou biotiques (effets des consommateurs, concurrence...). Il en résulte que les effets mesurés sont à la fois moins sûrs et plus concrets, car étudiés en conditions réelles.

Les résultats des deux approches sont superposables. Toutes les espèces qui ont des baisses de croissance racinaire pour un rapport $(Ca+Mg+K)/Al > 1,5$ voient leur fréquence, dans les conditions naturelles, baisser avec l'augmentation de Al (avec une somme des bases échangeables constante). Toutes les espèces qui ont une baisse de croissance racinaire pour un rapport $(Ca+Mg+K)/Al \leq 1,5$ voient leur fréquence stagner ou augmenter avec l'augmentation de Al dans les conditions naturelles.

Au delà de la cohérence des résultats, l'approche phytoécologique met à jour des éléments nouveaux.

Ainsi les espèces montrent des comportements variés vis-à-vis de Al et de S. Elles peuvent être indifférentes aux deux éléments, sensibles à l'un ou à l'autre, ou sensibles aux deux.

Les espèces ayant une baisse de croissance racinaire pour un rapport $(Ca+Mg+K)/Al \leq 1,5$ ont trois types de comportements dans la nature. Leurs variations de fréquences peuvent être :

- non corrélées à l'augmentation de S ou de Al ;
- corrélées négativement à l'augmentation de S et être non corrélées à celle de Al ;
- corrélées négativement à l'augmentation de S et positivement à celle de Al.

Ce phénomène, non visible avec les résultats expérimentaux, semblait n'avoir jamais été mis en évidence dans des études antérieures. Il est très important puisqu'il permet de prédire des évolutions différentes de la fréquence des espèces avec l'acidification des sols ou le chaulage.

Les résultats de ce chapitre confirment la sensibilité des espèces neutrophiles à la toxicité aluminique. Plus précisément, ils mettent en évidence un lien étroit entre exigence en bases et sensibilité à la toxicité aluminique. **Toutes les espèces étudiées exigeant une bonne alimentation en bases sont sensibles à la toxicité aluminique (sauf *Paris quadrifolia*). Symétriquement, toutes les espèces sensibles à la toxicité aluminique exigent une bonne alimentation en bases échangeables (sauf *Luzula sylvatica*).**

D'autre part, la fréquence des espèces neutrophiles est beaucoup plus sensible à une augmentation d' Al^{+++} dans les milieux riches que dans les milieux mésotrophes.

L'étude met également en évidence une forte diversité de comportements pour une même espèce. Suivant les valeurs de S et de Al^{+++} choisies, une espèce peut être insensible aux deux variables, sensible à Al^{+++} , sensible à S, ou sensible à S et à Al^{+++} . Cette variabilité de comportement concerne plus ou moins 85 % des espèces sensibles à la toxicité aluminique.

Cette diversité de comportement intra et interspécifique induit un problème de validité des marqueurs de toxicité couramment utilisés. Une solution consiste à étudier les variations de la variable dépendante mesurée (ici la fréquence) en fonction de Al pour plusieurs valeurs de S. Si celles-ci sont réparties régulièrement le long du gradient de bases échangeables, une courbe moyenne peut être élaborée représentant la réaction synthétique de l'espèce à l'augmentation de Al dans le milieu.

Du point de vue de la modification des flores dues à l'acidification des sols ou au chaulage, l'approche phytoécologique constitue un outil performant pour prévoir l'augmentation ou la diminution de fréquence des espèces avec des variations de quantités d'aluminium ou de bases échangeables dans les sols.

**5. COMPORTEMENT DES ESPÈCES VIS-A-VIS D'UN
DESCRIPTEUR SYNTHÉTIQUE DE L'ENSEMBLE DES
RESSOURCES MINÉRALES DU SOL**

5.1. INTRODUCTION

De nombreux travaux ont pour objectif de connaître les principaux gradients écologiques qui structurent la végétation ainsi que le comportement des espèces vis-à-vis de ces gradients. Leur approche repose, en France, sur l'utilisation des profils écologiques et sur celle de l'AFC.

Les profils écologiques classiques sont obtenus en indiquant la fréquence relative de chaque espèce pour les classes d'une variable écologique (DAGET et GODRON, 1982). Nous avons vu qu'une amélioration possible consiste à lisser la courbe des fréquences par l'utilisation de la méthode de la fenêtre mobile (voir chapitres précédents). Cette méthode analytique ne peut cependant pas résoudre le problème de la redondance partielle des variables, et de ce fait, elle est incapable de fournir un comportement synthétique des espèces vis-à-vis d'un gradient complexe.

L'analyse des correspondance est généralement appliquée à des tableaux floristiques où les espèces sont prises en compte selon leur présence-absence ou leur abondance dominance. Des techniques complémentaires permettent de déterminer le lien entre les principaux gradients floristiques et les variables environnementales. Le plus souvent, les variables écologiques sont positionnées comme éléments supplémentaires sur les plans factoriels afin de déterminer celles qui sont les plus pertinentes pour expliquer les principaux gradients floristiques. Des études de corrélations sont également effectuées entre les coordonnées des relevés sur les principaux axes et les valeurs que peuvent prendre ces mêmes relevés pour différentes variables écologiques (PRODON et LEBRETON, 1981).

L'AFC est, par nature, une méthode synthétique, mais elle reste une approche indirecte d'analyse des relations entre la végétation et les facteurs du milieu (CHESSEL et MERCIER, 1993) : dans de nombreux cas, les premiers axes factoriels produits par l'analyse correspondent à la superposition de gradients mêlant plusieurs facteurs du milieu ou des gradients combinant des facteurs biotiques et des facteurs abiotiques (voir par exemple MERCIER, 1988). La combinaison de ces facteurs rend délicate l'interprétation écologique des optimums et des amplitudes des espèces proposée par CHESSEL *et al.* (1982) et THIOULOUSE et CHESSEL (1992) dans le cadre de l'AFC. Par rapport aux profils écologiques, la détermination de l'écologie des espèces à l'aide de l'AFC permet de résoudre les problèmes de redondance entre descripteurs, par contre le lien direct entre ceux-ci et les espèces n'est plus assuré.

TER BRAAK (1986, 1987) et CHESSEL *et al.* (1987) ont proposé une nouvelle méthode d'analyse des données, l'**analyse canonique des correspondances ou ACC**, qui concerne directement les relations espèces-variables de milieu et qui résout de façon satisfaisante les problèmes cités.

L'ACC, qui met en relation directement les variables de milieu avec la végétation, est l'outil adéquat pour traiter la double problématique de ce chapitre :

- **définir une variable trophique synthétique explicative des variations de végétation due aux ressources minérales de l'horizon A1 et ;**
- **déterminer le comportement des espèces vis-à-vis de cette variable synthétique.**

Ces objectifs s'inscrivent dans la logique générale de notre travail. Après l'étude analytique de la relation entre chaque variable et chaque espèce, puis l'étude de la relation entre les deux principales composantes de la nutrition minérale et chaque espèce, ce chapitre vient clore la première partie de cette thèse en analysant la relation entre une synthèse des variables relatives à la nutrition minérale et chaque espèce. Le gradient synthétique de ressources minérales défini ici, sera par ailleurs utilisé dans les chapitres suivants, pour l'analyse de l'influence de divers facteurs du milieu sur la relation entre les espèces et la richesse minérale de l'horizon A1.

5.2. MATÉRIELS ET MÉTHODE

5.2.1. Données

306 relevés qui possèdent l'ensemble des analyses de sol nécessaires à l'étude sont utilisés. Leur répartition dans les différentes strates du plan d'échantillonnage est la suivante :

Substrat	Alt.	Dysmoder	Moder	Mull moder	Mull acide	Mull mésotrophe	Mull eutrophe	Totaux
magmatique	< 600	8	7	9	7	13	17	61
	600-900	10	15	12	14	17	12	80
	> 900	7	11	9	11	10	8	56
gréseux	< 600	11	8	13	16	8	12	68
	600-900	7	9	7	8	6	4	41
Totaux		43	50	50	56	54	53	306

Tableau 15: Distribution des relevés dans les différentes strates du plan d'échantillonnage pour l'étude du comportement des espèces vis-à-vis d'un descripteur synthétique des ressources minérales du sol.

L'étude est réalisée avec l'ensemble des espèces (sauf *Sorbus torminalis* absent des 306 relevés) étudiées dans le chapitre sur l'écologie monofactorielle. 156 espèces sont donc analysées.

L'influence de toutes les variables relatives au niveau trophique est prise en compte initialement. Il s'agit des éléments suivants : pH eau, pH KCl, Ca, Mg, K, Fe, Mn, Al, H, AE, S, S/T, C, N, C/N. D'autre part, l'effet des descripteurs du milieu stratifiés ou contrôlés qui ont l'influence la plus directe possible (physiologique) sur le développement des végétaux est étudié. Il s'agit de l'altitude (en mètres), l'exposition (4 expositions et absence d'exposition), la pente (en %), le régime hydrique (apports latéraux élevés, apports faibles, équilibre, déficit) ; la texture (en % pour les sables, limons et argiles) et le type d'humus (les 6 types retenus dans le plan d'échantillonnage).

5.2.2. Méthode d'analyse

Une analyse factorielle des correspondances est réalisée sur le tableau des 306 relevés floristiques et des 156 espèces notées en présence-absence. Les coordonnées des relevés sur les différents axes sont corrélées aux différentes variables du milieu par l'intermédiaire d'études de corrélation. Cette approche permet de déterminer, parmi l'ensemble des variables de milieu, celles qui sont le mieux corrélées aux gradients floristiques exprimés par les principaux axes de l'analyse.

Une régression multiple pas-à-pas permet ensuite d'isoler les variables nutritionnelles importantes et non redondantes qui sont corrélées de façon significative à l'axe lié aux ressources minérales du sol. Le coefficient de corrélation associé à la régression multiple indique la pertinence de ces variables pour expliquer le gradient floristique induit par les ressources minérales du sol.

Une méthode récente, l'Analyse Canonique des Correspondances ou ACC (TER BRAAK, 1986 ; LEBRETON *et al.*, 1988 a et b ; CHESSEL et MERCIER, 1993), permet ensuite de coupler directement le tableau floristique avec les variables minérales déterminées comme importantes dans l'étape précédente. Cette analyse traite simultanément le tableau floristique (F) et le tableau des variables de milieu (M). L'objectif est d'obtenir le meilleur résumé possible du tableau floristique, mais ce résumé est contraint à être directement dépendant des variables écologiques. Plus précisément les coordonnées factorielles des relevés issues de l'ACC sont des combinaisons linéaires des variables de milieu du tableau M. Ce lien direct entre les résultats de l'analyse et les variables de milieu du tableau M constitue le principal avantage de l'ACC par rapport à l'AFC. Dans notre étude, l'ACC permet de déterminer une nouvelle variable synthétique de la ressource minérale, optimisée pour expliquer le gradient floristique étudié.

D'autre part, la comparaison des inerties de l'ACC avec celles de l'AFC permet de déterminer l'efficacité des variables de milieu à rendre compte des gradients écologiques exprimés par la végétation. Cette efficacité est mesurée par le rapport de la somme de l'inertie absorbée par les n premiers axes de l'ACC sur celle de l'inertie absorbée par les n premiers axes de l'AFC (LEBRETON *et al.*, 1988a). Plus ce rapport (qui varie de 0 à 1) est proche de l'unité, meilleure est la pertinence des variables pour expliquer la répartition de la végétation.

Le tableau floristique utilisé pour l'ACC est le même que celui utilisé pour l'AFC. Il comprend 306 lignes, les relevés et 156 colonnes, les espèces. Le tableau des variables de milieu contient 306 lignes (les relevés) et 8 colonnes : les variables relatives à la nutrition minérale déterminées comme importantes (voir les paragraphes suivants).

Les résultats de l'ACC permettent de déterminer l'écologie des espèces par rapport au descripteur synthétique de la ressource minérale. Deux paramètres sont déterminés : l'optimum écologique de l'espèce et son amplitude écologique.

L'optimum écologique est évalué par la méthode de la moyenne pondérée. L'optimum de l'espèce correspond au barycentre des coordonnées des relevés dans lesquels elle est présente. Cette valeur est égale à la coordonnée de l'espèce dans l'ACC.

L'amplitude écologique correspond à l'écart-type des coordonnées des relevés dans lesquels l'espèce est présente. Cette mesure est celle de CHESSEL *et al.* (1982), THIOULOUSE et CHESSEL (1992) pour l'A.F.C. et de LEBRETON *et al.* (1988a) pour l'A.C.C.

Enfin, l'étude des variations du caractère indicateur des espèces, en fonction de leur abondance, est réalisée en positionnant les différentes classes d'abondance des espèces sur le gradient trophique défini par l'A.C.C. du tableau floristique en présence absence. Ces classes sont utilisées comme des variables supplémentaires et n'interviennent pas dans les calculs de l'A.C.C.. Cette méthodologie permet d'avoir une cohérence des résultats entre l'étude de l'écologie des espèces lorsqu'elles sont traitées en présence-absence ou en abondance. Dans les deux cas, les gradients trophiques définis sont les mêmes.

5.3. RÉSULTATS

5.3.1. Résultats de l'AFC

Les valeurs propres ainsi que les pourcentages d'inertie des premiers axes de l'A.F.C. du tableau floristique en présence absence sont les suivants :

Axe	Valeur propre	pourcentage d'inertie (%)
1	0,506	7,0
2	0,317	4,4
3	0,210	2,9
4	0,204	2,8
5	0,174	2,4

La décroissance des pourcentages d'inertie indique que la végétation est structurée principalement selon deux gradients.

Parmi l'ensemble des paramètres nutritionnels, le S/T est la variable la mieux corrélée à l'axe 1 de l'analyse. Le pourcentage d'explication (R^2) de l'axe par le S/T est égal à 0,59). Si on analyse les espèces, les acidiphiles classiques (*Leucobryum glaucum*, *Vaccinium myrtillus*...) s'opposent aux neutrophiles (*Mercurialis perennis*, *Geranium robertianum*...). L'axe 1 a donc, ce qu'il est convenu d'appeler, une signification trophique.

Parmi l'ensemble des variables de milieu, la variable la mieux corrélée à l'axe 2 est l'altitude ($R^2 = 0,43$). Cet axe oppose des relevés de faible altitude aux relevés d'altitude élevée. L'observation des espèces confirme ce diagnostic : les collinéennes (*Carpinus betulus*, *Quercus petraea*, *Hedera helix*) sont opposées aux montagnardes (*Stellaria nemorum*, *Impatiens noli-tangere*) (figure 52)

Les gradients écologiques qui régissent la répartition des espèces sont les mêmes que ceux observés lors de l'analyse partielle des données. Ils confirment la validité de la structuration du plan d'échantillonnage basé essentiellement sur la forme d'humus et l'altitude.

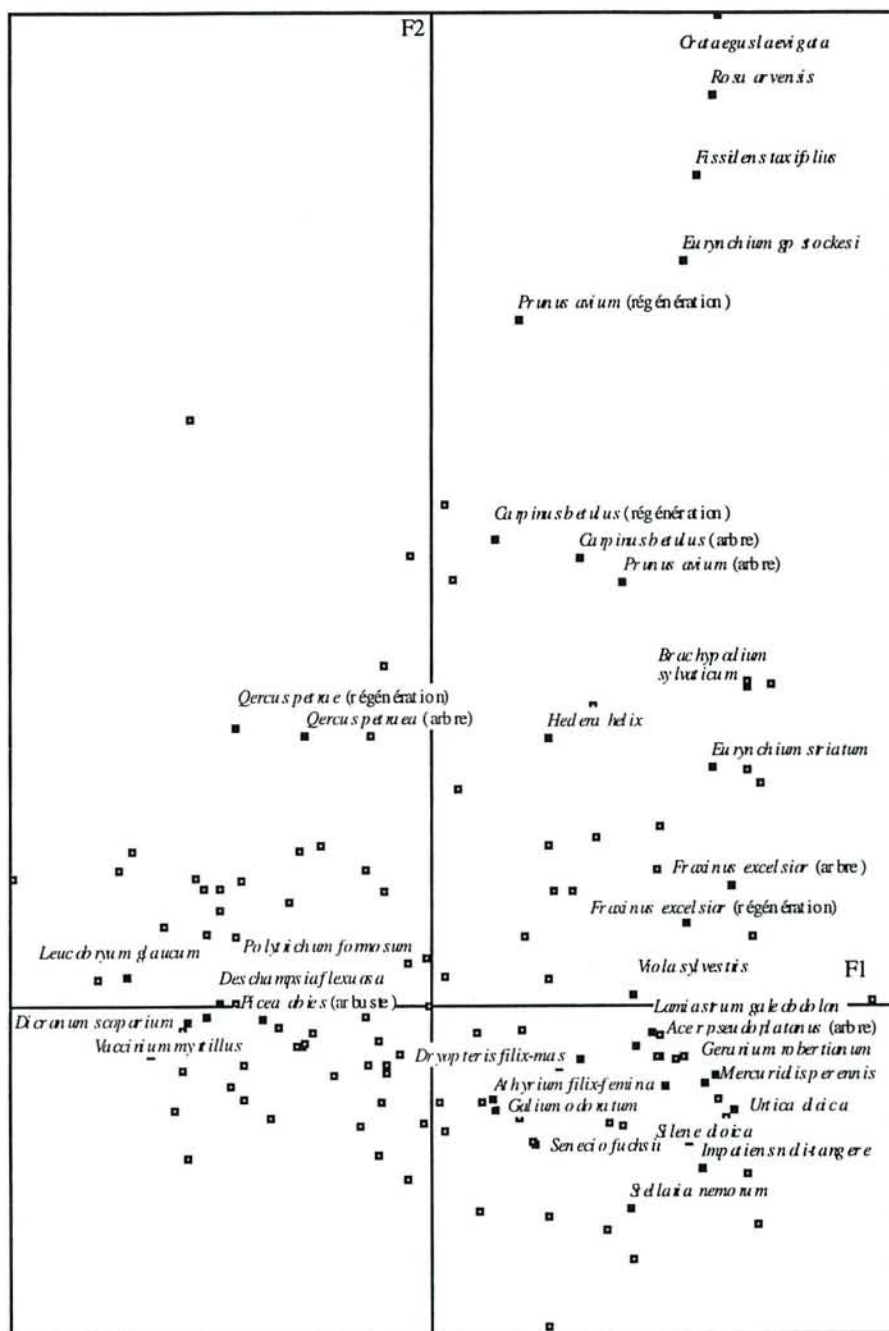


Figure 52: Représentation des espèces dans le plan 1-2 de l'analyse factorielle des correspondances du tableau floristique en présence absence. Seules les espèces les mieux corrélées au plan factoriel ($\cos^2 / \text{plan } 1-2 > 0,2$) sont représentées.

5.3.2. Importance de chacun des nutriments étudiés pour expliquer le gradient floristique lié aux ressources trophiques du sol

Une analyse plus approfondie des relations du premier axe de l'AFC avec les différentes variables relatives à la richesse minérale du sol a été réalisée. Dans un premier temps, la relation des éléments pris individuellement avec l'axe 1 est étudiée. Les coordonnées des relevés sur l'axe trophique sont corrélées à chacune des variables relatives aux ressources minérales de l'horizon A1. Les coefficients de corrélation au carré sont les suivants :

- Éléments individuels : Ca : 0,49 ; Mg : 0,33 ; K : 0,05 ; Fe : 0,16 ; Mn : 0,02 ; Al : 0,22 ; H : 0,30 ; C : non significatif ; N : 0,04.
- Sommes d'éléments : AE (Al+H) : 0,26 ; S : 0,47 ; T : 0,02 ;
- Variables synthétiques : pH eau : 0,42 ; pH KCl : 0,46.
- Rapports : S/T : 0,59 ; S/AE : 0,13 ; S/Al : 0,16 ; Ca/Al : 0,13 ; Al/Ca : 0,30 ; AE/S : 0,32 ; C/N : 0,43.

Certains cations pris individuellement sont bien corrélés avec les coordonnées des relevés sur l'axe 1 de l'AFC réalisée sur le tableau floristique. Il s'agit du Ca et du Mg corrélés positivement et dans une moindre mesure du Al et des protons corrélés négativement. Les deux pH sont également d'assez bons indicateurs des variations de végétation exprimées par l'axe 1 de l'AFC.

Après observation des nuages de points, des régressions polynomiales de deuxième ordre ont été effectuées (l'équation est alors de type $y=ax^2+bx+c$, où y correspond aux coordonnées des relevés sur l'axe F1 et x correspond aux valeurs prises par les variables nutritionnelles). Les résultats sont peu satisfaisants : seule l'équation utilisant le S/T a un coefficient de corrélation légèrement supérieur (0,61) à 0,59. Cette médiocrité des résultats nous a conduit à utiliser, lors des calculs suivants, des régressions linéaires.

5.3.3. Recherche des éléments minéraux importants pour expliquer le gradient floristique lié aux ressources trophiques du sol

5.3.3.1. Résultats des régressions multiples

L'analyse de la corrélation individuelle de chaque variable avec l'axe 1 de l'AFC ne permet pas de déterminer la redondance de ces variables entre elles. C'est pourquoi, une régression multiple pas à pas a été réalisée avec les différents cations directement absorbables par les racines (Ca, Mg, K, Fe, Mn, Al, H) afin de déterminer l'importance relative de chaque élément physiologiquement important dans la répartition des espèces dans les communautés végétales.

Trois cations sont corrélés de façon significative avec les coordonnées des relevés sur l'axe trophique de l'AFC. L'équation est la suivante :

$$\text{Coord sur F1} = -0,047 + 0,153 \cdot \text{Ca} - 0,258 \cdot \text{H} - 0,469 \cdot \text{K} \quad (R^2 = 0,57)$$

La combinaison linéaire de ces cations (seuls éléments, parmi toutes les variables, utilisés directement par les racines) ne permet donc pas d'expliquer de façon pertinente les variations de répartition de la végétation. Le coefficient de corrélation multiple de ces éléments est en effet inférieur à celui du S/T seul d'une part, et d'autre part, le potassium est corrélé négativement au gradient trophique exprimé par la végétation. Ce phénomène apparent s'oppose aux effets connus (positifs) de cet élément sur la végétation (HELLER, 1989).

L'influence des nutriments sur les communautés végétales ne peut donc se traduire par une simple combinaison linéaire des cations étudiés. Il est probable que des phénomènes de seuils, d'excès ou d'antagonisme, non traduits par les équations linéaires, interviennent dans la répartition des communautés.

L'insuffisance de ces résultats a conduit à corréler tous les éléments relatifs à la richesse minérale avec les coordonnées des relevés sur l'axe trophique de l'AFC. La régression pas à pas montre 7 éléments corrélés de façon significative avec les coordonnées des relevés sur l'axe trophique. L'équation est la suivante :

$$\text{Coord sur F1} = -0,087 + 1,68 \cdot \text{S/T} + 0,062 \cdot \text{Al} + 0,185 \cdot \text{N} - 0,381 \cdot \text{K} - 0,114 \cdot \text{H} - 0,013 \cdot \text{C} - 0,039 \cdot \text{C/N}$$

Le carré du coefficient de corrélation multiple est égal à 0,77. Les seuls S/T et C/N ont, ensemble, un R^2 égal à 0,72. Les autres variables significatives interviennent faiblement. Certaines -Al, K- ont, dans l'équation, un effet contraire à l'effet attendu.

Par rapport à l'équation précédente, on observe que les descripteurs synthétiques de niveau trophique -S/T et C/N- utilisés par les pédologues ont un caractère explicatif important et cohérent des variations de végétation.

Les types d'humus disjoints en modalités (chaque type correspond à une variable) ont été introduits dans la régression pas à pas, afin de déterminer si ces variables apportent une information supplémentaire à celle des éléments mesurés. Tous les éléments (sauf les protons) qui intervenaient de façon significative dans la régression précédente interviennent, avec leur signe, dans cette nouvelle équation. De plus, quatre types d'humus (dysmoder, moder, mull moder, mull acide) interviennent également de façon significative dans la régression multiple et ce de façon cohérente. Les dysmoders ont un effet négatif plus fort que celui des moder qui ont eux-mêmes un effet négatif plus marqué que celui des mull moder et des mull acides.

Enfin les différentes variables, a priori non redondantes, ayant trait à tous les aspects du développement des plantes et ayant une influence physiologique sur la végétation ont été introduites comme variables explicatives afin de déterminer si l'axe de nutrition minérale défini dans l'A.F.C. du tableau floristique est uniquement trophique ou s'il correspond à un gradient plus ou moins mixte.

Les variables introduites sont celles mentionnées dans le chapitre "matériels et méthodes". Elles sont relatives au climat (altitude, exposition, pente) à la richesse minérale du sol (tous les éléments utilisés précédemment), à l'alimentation hydrique et au support de la plante (bilan hydrique et texture). Les résultats sont les suivants :

Variable	R ² ajusté cumulé	Effet de l'élément	Signification du F partiel
S/T	0,59	+	***
C/N	0,72	-	**
Dysmoder	0,74	-	***
Altitude	0,77	+	***
Moder	0,78	-	**
Mull eutrophe	0,79	+	***
Mull mésotrophe	0,80	+	***
Pente	0,81	+	***
Bilan hydrique très positif	0,81	+	**
C	0,82	-	***
Al	0,82	+	***
N	0,83	+	***
Absence d'exposition (pente nulle ou faible)	0,83	-	**
K	0,84	-	*
Fe	0,84	-	*

Tableau 16 : Estimation des coordonnées des relevés sur l'axe trophique de l'A.F.C. par une régression multiple pas à pas.

Seules les variables indiquées ont un effet significatif. Elles sont ordonnées par ordre d'entrée (par ordre d'importance) dans la régression pas à pas. Le nom de la variable est suivi du carré de coefficient de corrélation ajusté, du signe de la pente, et de la signification du F partiel. Seuils de signification : 5 % : * ; 1% : ** ; 1‰ : ***.

Les variables qui interviennent dans cette régression pas à pas réalisée à partir de toutes les paramètres de milieu sont partiellement les mêmes que dans les analyses précédentes. Parmi les éléments relatifs aux ressources minérales, le fer (intervenant négativement) et surtout de nouveaux types d'humus interviennent de façon significative dans la régression. L'effet des types d'humus est tout à fait cohérent avec celui observé dans l'analyse précédente : pour un même bilan en cations et un même C/N, l'effet du type d'humus est d'autant plus négatif que son activité biologique est faible.

D'autre part, plusieurs paramètres non trophiques interviennent de façon significative dans l'explication de l'axe 1 de l'AFC. il s'agit de l'altitude, corrélée positivement (voir le chapitre 8), et plus accessoirement de la pente du relevé, de son bilan hydrique et de son exposition.

5.3.3.2. Détermination des variables à prendre en compte pour définir le descripteur synthétique

A l'issue de l'analyse des résultats des régressions simples et multiples, il est possible de définir précisément les variables importantes et non redondantes qui contribuent à la formation du gradient de ressources minérales responsable de la diversité floristique exprimée par l'axe 1 de l'AFC. Plusieurs composantes sont discernables dans ce gradient.

Le gradient trophique défini dans l'A.F.C. du tableau floristique est d'abord un gradient de richesse en bases-acidité dû aux cations du sol. Ce gradient, comme en témoigne la comparaison des R^2 des différentes régressions, est mieux exprimé par un descripteur synthétique : le S/T, que par la combinaison des éléments pris individuellement. Le rapport S/T de l'horizon A1 mesuré au pH du sol semble donc le meilleur indicateur de l'influence des cations du sol sur la végétation.

Si le gradient de richesse en bases-toxicité est le premier paramètre, la nutrition azotée doit également être prise en compte dans la définition du gradient trophique. En effet, le C/N, bon indicateur de la nutrition azotée (DUCHAUFOR, 1989), contribue fortement à l'explication du premier axe.

La combinaison du S/T et du C/N explique une grande part du gradient trophique exprimé par la végétation. Par contre, les éléments individuels combinés linéairement ou pris de façon isolée ne permettent pas d'expliquer convenablement ce gradient. Il est donc logique d'utiliser ces deux rapports plutôt que les éléments individuels pour définir un gradient trophique du sol pertinent dans l'explication de la répartition de la végétation.

Enfin, le type d'humus est le troisième paramètre qui intervient de façon significative en accentuant l'effet du S/T et du C/N : sur les humus de type moder, les coordonnées des relevés sont plus "acidiphiles" que celles prédites avec le S/T associé au C/N, tandis que sur les mull les coordonnées des relevés sont plus "neutrophiles" que celles prédites avec le S/T et le C/N. L'action du type d'humus est, de plus, d'autant plus marquée que celui-ci est plus extrême. Deux effets distincts peuvent expliquer cette influence des types d'humus :

- l'un est lié à l'insuffisance des variables pour expliquer tous les paramètres de la nutrition des plantes (notamment azotée, phosphorée et soufrée) ;
- l'autre est lié à l'activité biologique et au turn-over : pour une quantité d'éléments donnée, la forme d'humus intervient sur la rapidité de la libération de ceux-ci. En ce sens, il renforce le caractère indicateur de libération des nutriments du C/N.

Les variables relatives à la richesse minérale du sol, non redondantes, importantes physiologiquement, ayant une influence cohérente avec leurs effets connus et qui influent fortement sur la répartition des espèces végétales sont définies et analysées. Il s'agit du gradient de richesse en bases-acidité exprimé par le S/T, du C/N et du type d'humus. Ce sont ces variables qui sont à la base du gradient trophique observé dans l'A.F.C. du tableau floristique. C'est à partir de ces trois variables que doit être défini le gradient synthétique de richesse minérale du sol.

Pour ce faire, les coordonnées des espèces dans l'A.F.C. ne peuvent, en toute rigueur, être utilisées. En effet, la relation est, par construction, indirecte. D'autre part, le gradient trophique exprimé par l'A.F.C. est biaisé par l'influence (faible) de l'altitude, de la pente du relevé et du facteur hydrique. L'utilisation de l'analyse canonique des correspondances (ACC) permet de mettre directement la végétation en relation avec les variables de milieu pertinentes. Cette méthode doit donc logiquement être utilisée pour définir la valeur de ce gradient synthétique pour l'ensemble des relevés du jeu de données.

5.3.3.3. *Elaboration du descripteur synthétique et mesure de son efficacité pour décrire l'effet des ressources minérales sur la végétation*

L'A.C.C. est réalisée à partir des trois variables déterminées comme importantes dans la définition du gradient trophique défini floristiquement : le S/T, le C/N et les 6 types d'humus (dysmoder, moder, mull moder, mull acide, mull mésotrophe, mull eutrophe). Huit variables ont donc été utilisées dans le tableau des variables instrumentales couplé avec le tableau floristique de 306 relevés et 156 espèces en présence-absence. Les taux d'inertie de l'analyse sont les suivants :

Axe	Valeur propre	pourcentage d'inertie
1	0,427	64
2	0,096	14
3	0,047	7
4	0,034	5

Le premier axe explique à lui seul 64 % de l'inertie totale du nuage. D'autre part, un effet Guttman affecte le plan factoriel 1-2. Il n'y a donc qu'un gradient sous-jacent à la formation des deux premiers axes du nuage de points. Le rapport des valeurs propres FI A.C.C./FI A.F.C. qui définit la qualité d'explication du premier axe de l'A.F.C. par les variables du milieu est égal à 84 %. La combinaison du S/T, du C/N et du type d'humus explique donc la majeure partie de la diversité floristique due au gradient de richesse minérale du sol.

D'autre part, ce gradient lie directement, par construction, la végétation aux variables de richesse minérale du sol. Il est donc déterminé complètement par les trois variables introduites et seulement par elles. Il est possible de calculer la valeur que prend un relevé quelconque pour la variable synthétique avec la formule :

$$x = -0,001 + 1,681*S/T - 0,051*C/N - 0,454*dysmoder - 0,160*moder + 0*mull\ moder + 0,088*mull\ acide + 0,457*mull\ mésotrophe + 0,702*mull\ eutrophe.$$

L'équation est calculée en attribuant un coefficient 1 au type d'humus présent et 0 aux autres.

Une valeur du paramètre synthétique étant attribuée à chaque relevé, il est maintenant possible de déterminer l'optimum et l'amplitude écologique des différentes espèces vis-à-vis de cette variable.

5.3.4. Comportement des espèces vis-à-vis du descripteur synthétique de richesse minérale du sol

L'optimum et l'amplitude écologique de chaque espèce évalués respectivement par la moyenne et l'écart-type des coordonnées des relevés dans lesquels l'espèce est présente est indiqué pour toutes les espèces dans la figure 53.

L'ordination des espèces dans l'A.C.C. est très comparable à celle de l'A.F.C. : le carré du coefficient de corrélation entre les coordonnées des espèces dans les deux séries de données est de 94 %. Cependant, de légères différences existent entre les deux ordinations. L'examen du pôle acide où les espèces sont fréquentes et leur écologie bien connue permet d'illustrer ces divergences. Parmi les 10 espèces les plus acidiphiles dans l'A.F.C., 9 le sont aussi dans l'A.C.C.. Cependant, *Molinia caerulea*, *Frangula alnus* et *Pleurozium schreberii* sont moins acidiphiles dans l'A.C.C. que dans l'A.F.C., par contre, *Leucobryum glaucum*, *Bazzania trilobata* et *Campylopus fragilis* sont plus acidiphiles dans l'A.C.C. que dans l'A.F.C.. Le classement de *Calluna vulgaris*, *Pinus sylvestris* (régénération) et *Hylocomium splendens* est le même dans les deux analyses.

Le caractère acidiphile relativement plus important pour *Leucobryum glaucum* et *Bazzania trilobata* et plus faible pour *Molinia caerulea* et *Frangula alnus* dans l'A.C.C. semble plus conforme à l'expérience de terrain que le caractère indicateur indiqué par l'A.F.C.. Ces résultats montrent l'intérêt de l'utilisation de cette méthode dans l'étude des relations espèces-milieu.

5.3.5. Comparaison avec les résultats publiés

L'ordination des espèces vis-à-vis du gradient synthétique des ressources minérales du sol est tout à fait comparable, pour les espèces étudiées, à celle effectuée dans le principal travail réalisé sur le même sujet et dans la même région (PENEL 1979). Seul *Senecio fuchsii* est classée différemment dans les deux analyses (figure 54).

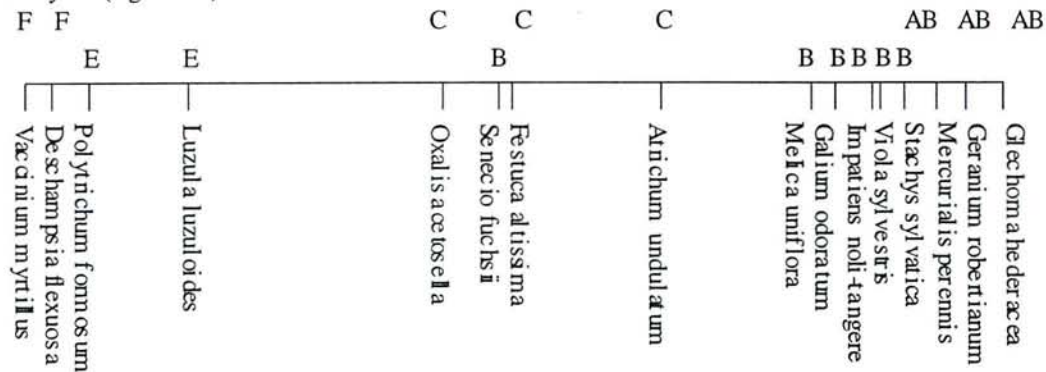
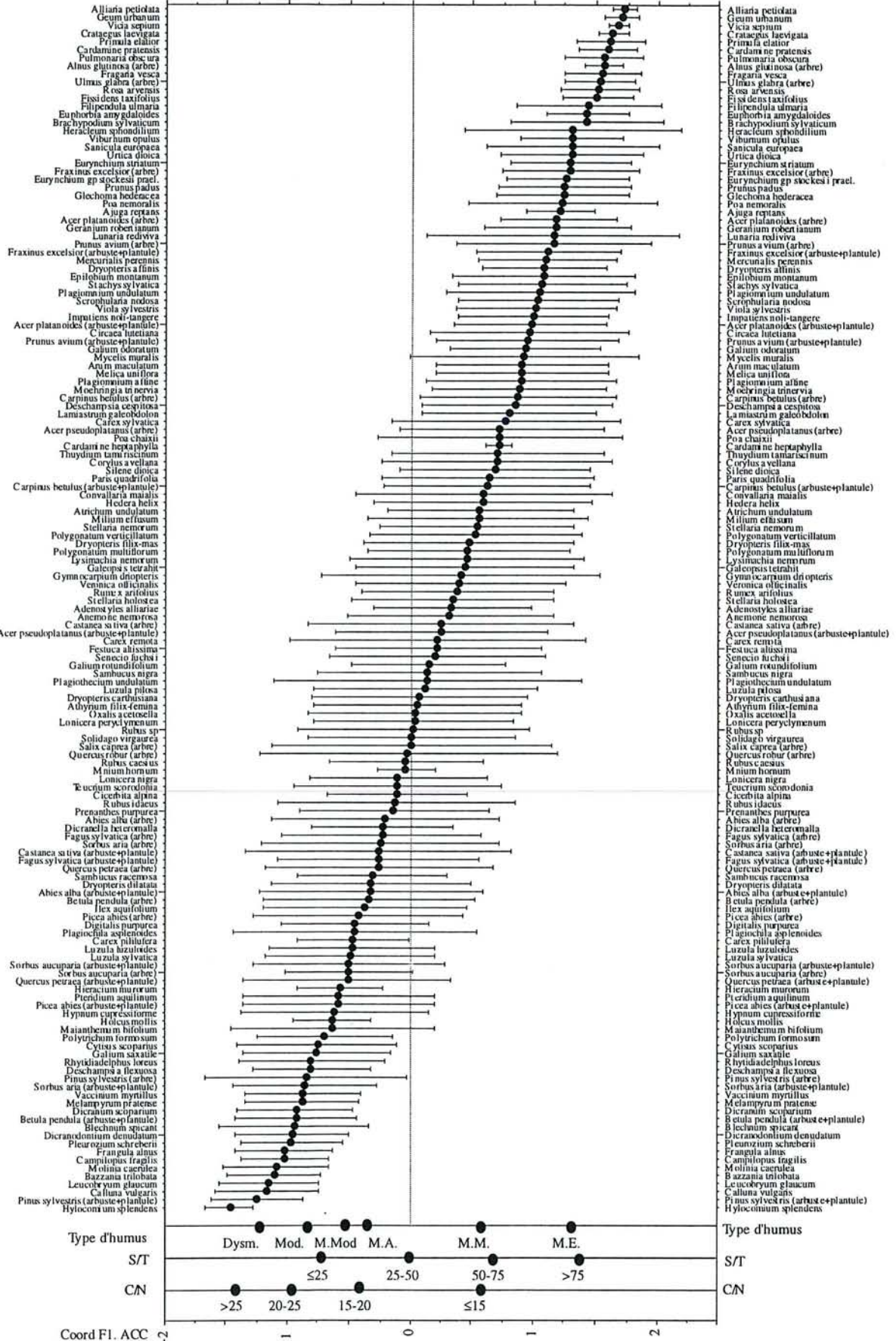


Figure 54 : Classement des espèces étudiées par M. PENEL (1979) et position de ces espèces dans l'A.C.C.. La dénomination des groupes est celle de l'auteur ; les groupes AB à F sont dénommés suivant la valeur moyenne du taux de saturation optimal des espèces de ces groupes.

Figure 53 (page suivante): Optimum et amplitude écologique des principales espèces forestières du massif vosgien par rapport à la richesse minérale. Celle-ci est définie par le S/T, le C/N et le type d'humus. Les espèces sont ordonnées par optimum croissant. (Nota : *Holcus mollis*, *Hieracium murorum*, *Mnium hornum* et *Cardamine heptaphylla* ont une fréquence faible qui peut expliquer leur amplitude écologique étroite).

Chap. 5 : comportement des espèces vis-à-vis d'un descripteur synthétique des ressources minérales



La comparaison de l'écologie des espèces dans le massif vosgien avec les résultats d'autres régions européennes est également cohérente.

Ainsi l'ordination des optimums et celle des amplitudes écologiques de 5 espèces, *Mercurialis perennis*, *Galium odoratum*, *Stellaria nemorum*, *Oxalis acetosella* et *Maianthemum bifolium*, pour le pH KCl de sols suédois (FALKENGREN GRERUP, 1990) est la même que celle obtenue dans l'A.C.C..

Le caractère indicateur des espèces étudiées pour la valeur nutritive (N) du sol en Suisse (LANDOLT 1977) a été comparé à leur optimum dans l'A.C.C.. (figure 55) La comparaison a été réalisée par une analyse de variance dans laquelle les classes de valeur nutritive constituent le traitement et les coordonnées des espèces dans l'A.C.C. représentent la variable mesurée. Les résultats sont significatifs au seuil de 0,01 %.

La classe 1 de valeur nutritive correspond à des espèces qui, dans le massif vosgien, se développent en moyenne sur des sols à S/T au pH du sol proche de 10 %, à C/N proche de 25 et sur des humus de type moder.

Les espèces de la classe 2 croissent en moyenne sur des sols à S/T proche de 25 % pour des C/N proches de 20 et sur des mull moder ou mull acide.

Les espèces de la classe 3 se développent en moyenne sur des sols à S/T compris entre 50 et 75 % pour des C/N proches de 15 et des humus de type mull mésotrophe (ou mull acide).

Les espèces des classes 4 et 5 se développent en moyenne sur des sols à S/T compris entre 75 et 100 % avec des C/N inférieurs à 15 et sur des humus de type mull mésotrophe ou mull eutrophe (plutôt mull eutrophe pour les espèces de la classe 5).

Les coordonnées des espèces ont également été comparées à leur valeur de réaction (R) pour la Suisse. Ici aussi les résultats de l'analyse de variance sont significatifs. Les différences d'optimum écologique vis-à-vis du descripteur minéral synthétique sont corrélées aux différences de caractères indicateur des espèces pour le pH en Suisse. (figure 55).

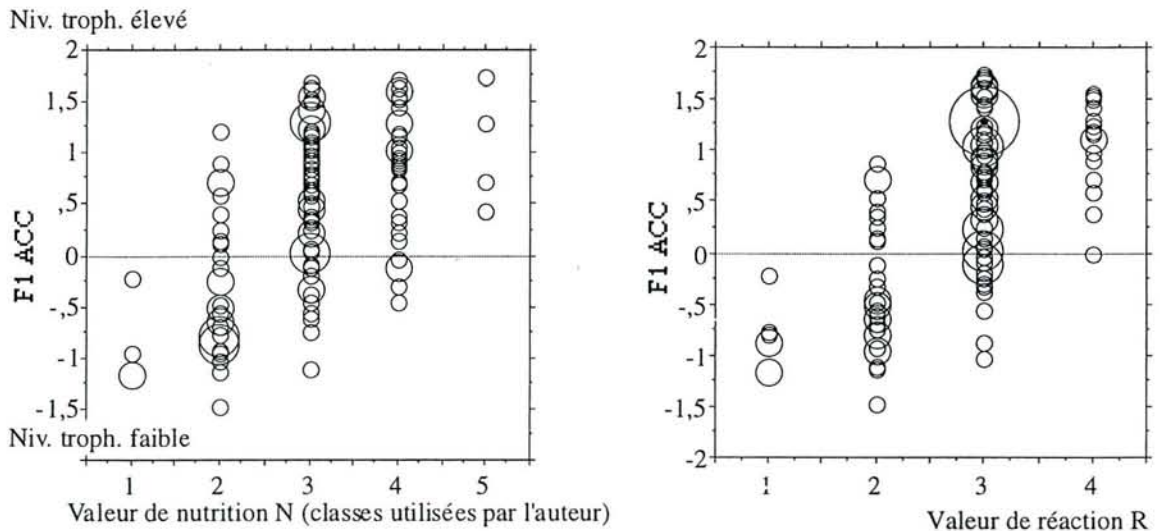


Figure 55 : Coordonnées des espèces dans l'ACC en fonction des coefficients N (à gauche) et R (à droite) établis pour la Suisse. (La taille des cercles est proportionnelle au nombre de points superposés).

Les coordonnées des espèces dans l'ACC ont par ailleurs été comparées à leur valeur indicatrice pour le pH associé à l'abondance de calcaire (coefficient R) ainsi qu'à leur valeur indicatrice pour l'azote nitrique du sol (coefficient N) établis par ELLENBERG *et al.* (1991) pour l'Allemagne (figure 56). C'est la différence des coordonnées des espèces dans l'ACC pour chaque groupe établi pour R et N qui a été testée. Ici aussi, les résultats de l'analyse de variance sont hautement significatifs pour les deux analyses. Cependant, pour la valeur de la nutrition en azote nitrique, les espèces des groupes 5 à 9 ont des optimums écologiques semblables vis-à-vis du gradient nutritionnel synthétique. La relation entre les coordonnées des espèces et le pH est meilleure : les classes ont des optimums moyens vis-à-vis du gradient synthétique de richesse minérale bien ordonnés.

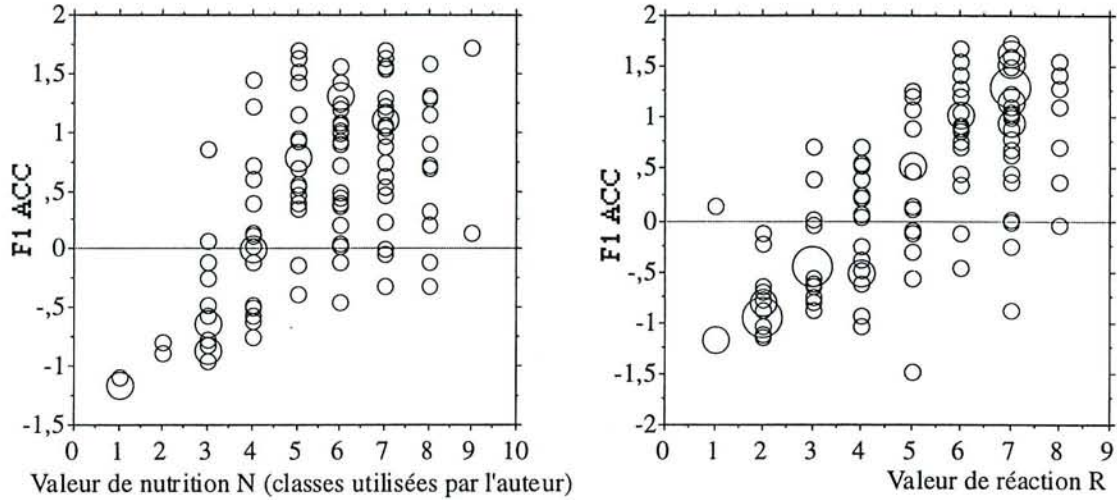


Figure 56 : Coordonnées des espèces dans l'ACC en fonction des coefficients N (à gauche) et R (à droite) établis pour l'Allemagne. (La taille des cercles est proportionnelle au nombre de points superposés).

L'optimum écologique des espèces pour un gradient nutritionnel synthétique tenant compte du S/T, du C/N et de la forme d'humus est donc en relation assez étroite avec le caractère indicateur des mêmes espèces vis-à-vis des valeurs d'acidité et d'azote établis pour l'Allemagne et la Suisse. Ces résultats ne peuvent cependant guère être approfondis. Dans chaque analyse, on compare en effet des variables différentes. L'une est un optimum pour un descripteur combinant 3 variables initiales et l'autre est une valeur indicatrice pour une variable qui représente une partie seulement de ce descripteur.

Cependant la relation évidente entre les caractéristiques écologiques des espèces dans les trois régions indique que leur comportement vis-à-vis des ressources minérales du sol est globalement homogène sur une vaste région géographique.

5.3.6. Variation de comportement des espèces en fonction de leur abondance

Malgré une approche différente, les résultats sont comparables à ceux obtenus lors de l'étude de l'écologie des espèces par rapport à chacune des variables de richesse minérale.

D'une part, les recouvrements élevés des espèces ont une amplitude écologique plus étroite que les recouvrements faibles. Cette différence statistiquement significative affecte principalement les espèces acidiphiles (figure 57).

D'autre part, comme le montre la position des optimums des classes d'abondance faible et forte des espèces, il y a un décalage des notes d'abondance élevées vers les milieux les plus "acides". Ce décalage, statistiquement significatif, est important pour les espèces acidiphiles et acidiclinales. Il est négligeable ou nul pour les espèces neutrophiles (figure 58).

Le centre de gravité de la répartition de plusieurs espèces fréquentes se trouve sur des types d'humus différents suivant que l'on considère les notes d'abondance fortes ou faibles de ces espèces. En effet, la différence de valeur de l'optimum entre les recouvrements fort et faible dépasse, pour ces espèces, la différence moyenne de valeur entre deux types d'humus. Les espèces concernées sont les suivantes :

Abies alba (régénération), *Carex sylvatica*, *Deschampsia cespitosa*, *Deschampsia flexuosa*, *Digitalis purpurea*, *Dryopteris dilatata*, *Epilobium montanum*, *Festuca altissima*, *Galeopsis tetrahit*, *Leucobryum glaucum*, *Lonicera periclymenum*, *Luzula sylvatica*, *Lysimachia nemorum*, *Maianthemum bifolium*, *Milium effusum*, *Picea abies* (régénération), *Plagiomnium affine*, *Polygonatum multiflorum*, *Polygonatum verticillatum*, *Prenanthes purpurea*, *Pteridium aquilinum*, *Solidago virgaurea*, *Teucrium scorodonia*, *Vaccinium myrtillus*. En moyenne, les recouvrements forts de ces espèces sont tous situés sur des types d'humus plus acides que les recouvrements faibles.

Pratiquement, lors de l'édification de groupes d'espèces indicatrices vis-à-vis de la richesse minérale, il est envisageable, pour ces espèces, de distinguer différentes classes d'abondance. Deux cas sont possibles :

- une même espèce pourrait entrer dans deux groupes différents suivant son abondance ;
- une espèce pourrait entrer dans un groupe à condition que son recouvrement soit fort.

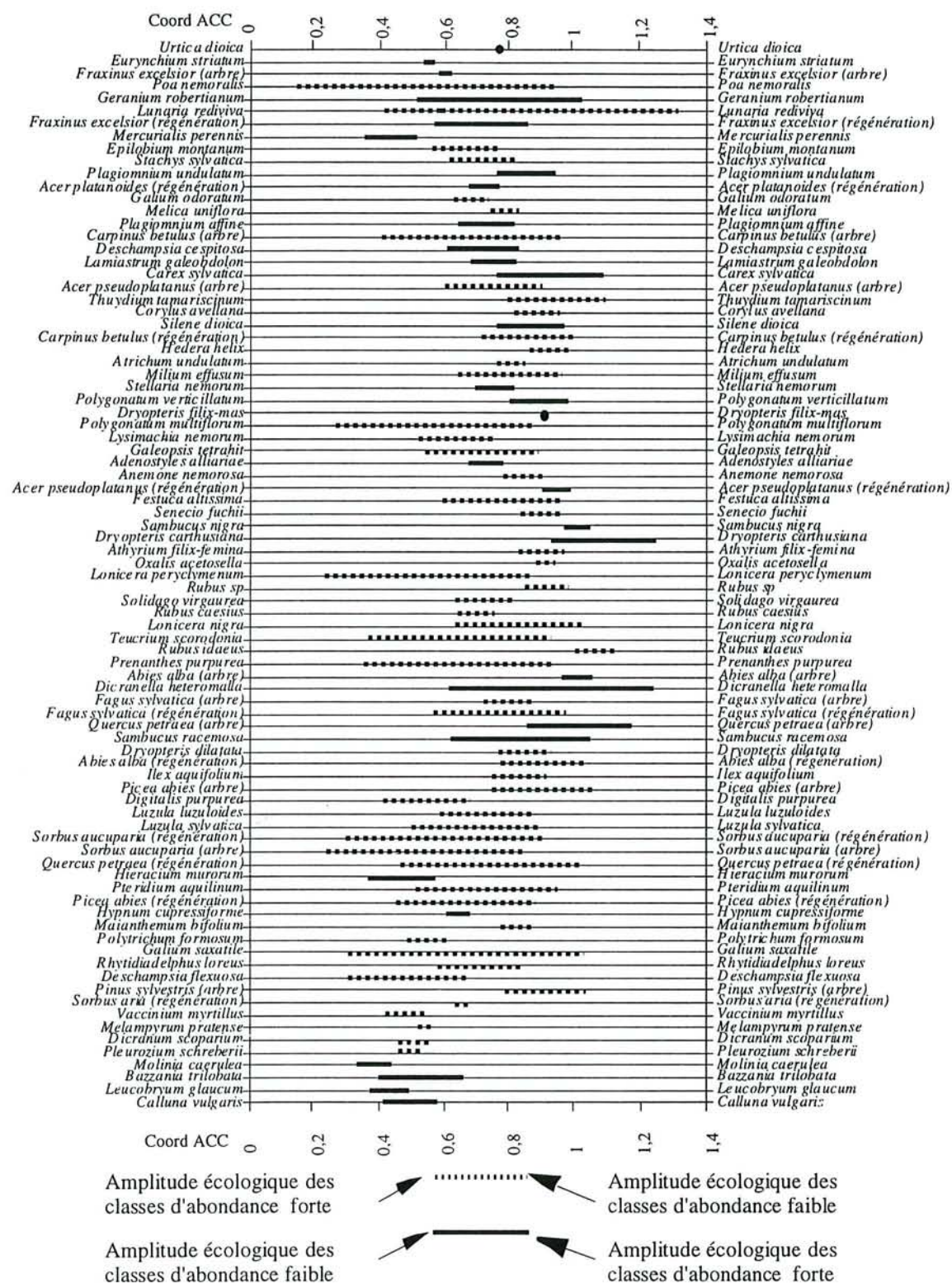


Figure 57 : Différence d'amplitude écologique entre les classes d'abondance élevée et faible des espèces ordonnées suivant le gradient trophique défini par l'A.C.C.. Une différence symbolisée par des pointillés indique que l'espèce a une amplitude plus importante lorsque son abondance est faible que lorsque son abondance est forte. Un trait plein indique le contraire

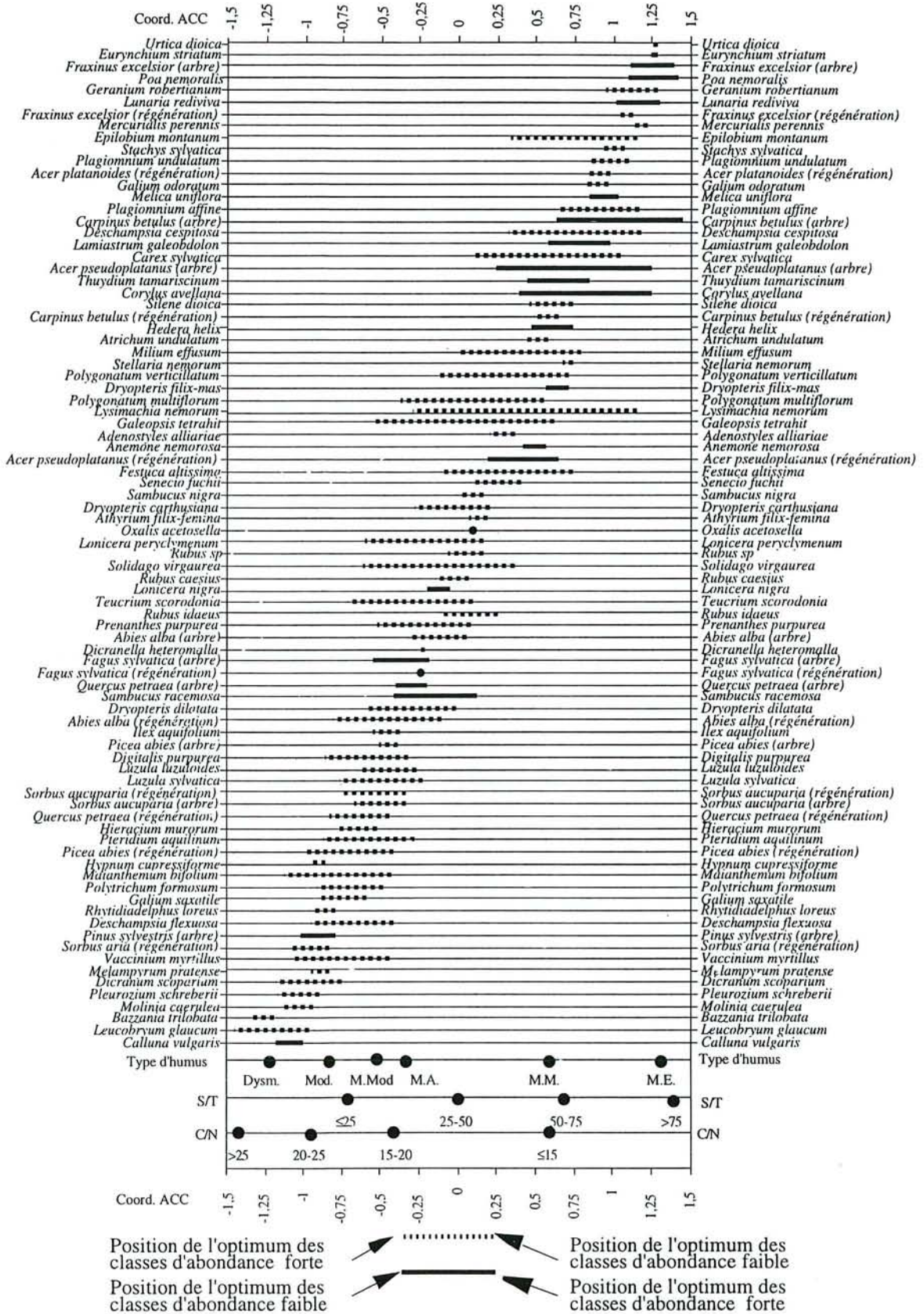


Figure 58 : Position de l'optimum des classes d'abondance minimale (en pointillé) et maximale (en plein) de chaque espèce sur le gradient trophique défini par l'A.C.C..

De même, des valeurs indicatrices (au sens de Ellenberg) différentes pourraient être attribuées aux classes de recouvrement fort et aux classes de recouvrement faible de ces espèces.

5.4. DISCUSSION ET CONCLUSION

L'étude des variables prises individuellement montre une bonne corrélation de la quantité de calcium, de magnésium, d'aluminium et de protons avec l'axe trophique issu de l'AFC du tableau floristique. **D'autre part, les différents rapports corrélés avec cet axe montrent que le rapport S/T mesuré au pH du sol est le meilleur paramètre explicatif de la diversité floristique due à la richesse minérale du sol.** En effet le coefficient de corrélation avec les coordonnées des relevés sur l'axe trophique de l'A.F.C. passe d'un facteur 1 (<30 %) pour les rapports Ca/Al, S/Al, S/AE, Al/Ca, AE/S à un facteur 2 (60 %) pour le S/T. Ces résultats semblent infirmer la pertinence de l'utilisation, pour les Vosges, des rapports Al/Ca et AE/S proposés respectivement par DUCHAUFOR (1989) et VERGER (1989) comme facteurs explicatifs de la répartition des espèces.

L'analyse simultanée de l'ensemble des espèces par l'intermédiaire de l'A.F.C., de la régression multiple pas à pas, et de l'A.C.C. a permis de mettre en évidence les paramètres importants, cohérents et peu redondants dans la répartition des espèces vis-à-vis de la richesse minérale du sol. Il s'agit du **S/T, du C/N et du type d'humus.**

Plusieurs résultats, obtenus lors des régressions multiples entre variables trophiques et gradient floristique déterminé par les ressources minérales, semblent cependant difficiles à interpréter. Il s'agit du rôle significatif du carbone et de l'azote organique alors qu'ils ne participent pas directement à la nutrition des espèces. Il s'agit également de l'effet contraire à l'influence attendue de l'aluminium et du potassium. Ces phénomènes doivent en partie constituer des artefacts liés à l'approche statistique.

Par rapport aux résultats fournis dans les analyses univariées ou bivariées, l'analyse multivariée n'apporte aucune précision sur la toxicité individuelle des différents éléments. Elle confirme indirectement l'importance de la toxicité des ions de l'acidité d'échanges du fait d'une corrélation nettement meilleure obtenue avec le S/T par rapport à celle obtenue avec le S seul pour expliquer la répartition de la végétation.

D'autre part, l'utilisation de l'A.C.C. a permis de définir le comportement nutritionnel synthétique des principales espèces forestières se développant sur milieu drainé dans le massif vosgien. Les résultats de l'ordination des espèces par rapport à la variable nutritionnelle synthétique sont comparables à ceux déjà obtenus dans la région. Ils sont également comparables aux classements réalisés dans d'autres pays européens. Ces résultats tendraient à prouver un caractère indicateur de la végétation relativement homogène sur un large territoire géographique (probablement méditerranéen).

D'un point de vue plus fondamental, on peut observer sur la figure 53 que la distribution des optimums des espèces le long du gradient trophique est très régulière. Ce continuum indique qu'un classement des espèces en groupes d'espèces indicatrices le long du gradient trophique ne peut être qu'arbitraire¹. Aucune limite naturelle ne semble exister. L'attribution de valeurs indicatrices à chaque espèce prise individuellement semble, dans ce contexte, plus pertinente (voir le chapitre 10).

L'étude de la répartition des différentes classes d'abondance confirme l'influence de la concurrence observée avec les résultats des études univariées. Cette influence de la concurrence est particulièrement importante sur la position de l'optimum et sur l'amplitude écologiques de nombreuses espèces ayant un maximum de fréquence en milieu acide. Pour la plupart d'entre elles, les abondances faibles sont les plus fréquentes dans les milieux peu acides. Ces résultats confirment ceux obtenus dans le chapitre 3 sur l'acidotolérance plutôt que l'acidophilie de la plupart des espèces ayant leur optimums dans les milieux hyperoligotrophes.

Du point de vue méthodologique, la démarche utilisée dans ce chapitre constitue une approche formalisée et novatrice pour définir, à partir des variables initiales de nutrition minérale, un gradient synthétique explicatif de la répartition de la végétation. Plus généralement l'utilisation couplée de l'A.F.C. et de l'A.C.C. pourrait être améliorée : la possibilité de réaliser des A.C.C. pas à pas permettrait, en effet, de valider directement la pertinence des variables initiales pour expliquer les premiers axes de l'A.F.C.

¹ce qui n'exclut pas de faire des classes pour simplifier la réalité

3ÈME PARTIE

**EFFET DE QUELQUES PARAMÈTRES DU
MILIEU SUR LA RÉPONSE DES ESPÈCES AUX
VARIATIONS DE RESSOURCES MINÉRALES
DE L'HORIZON A1**

**6. INFLUENCE DE LA RICHESSE MINÉRALE DU
DEUXIÈME HORIZON**

6.1. INTRODUCTION

L'influence de certains descripteurs du milieu sur les variations du comportement des espèces vis-à-vis des ressources minérales a été étudiée dans certaines régions (MANDIN, 1990 ; LE TACON et TIMBAL, 1972). Cependant, aucune étude de ce type n'a été réalisée à l'intérieur du massif vosgien. Or, l'effet des principaux paramètres environnementaux sur la réponse des espèces aux variations de ressources minérales constitue un prolongement logique à l'analyse de la seule influence des ressources minérales de l'horizon A1 sur la végétation.

Les ressources minérales de l'horizon sous-jacent à l'horizon A1 constituent le premier facteur étudié. Leur analyse permet de faire le lien entre les chapitres précédents, qui traitaient de l'influence des ressources minérales de l'horizon A1, et les chapitres suivants qui observent l'effet de variables n'ayant plus trait avec l'alimentation minérale. L'objectif de ce chapitre est de répondre à la question suivante :

- Quelle est l'importance réelle des ressources minérales du deuxième horizon sur la nutrition des espèces ?

Le plus souvent cette problématique est traitée de façon indirecte. La plupart des auteurs étudient, en effet, la distribution des racines selon la profondeur du profil pédologique (KIMMINS et HAWKES, 1978). Leur travaux reposent sur le lien existant entre la biomasse racinaire dans une tranche de sol et les ressources minérales localisées dans cette tranche. D'autre part, les recherches menées sur la végétation forestière concernent fréquemment l'enracinement des seules essences (KÖSTLER *et al.*, 1968).

Dans ce chapitre, l'influence des ressources minérales des deux premiers horizons du sol sur la fréquence des espèces est étudiée simultanément. Cette approche permet d'évaluer, de façon indépendante, l'importance relative de chaque horizon dans la nutrition minérale de chaque espèce.

6.2. MATÉRIEL ET MÉTHODES

6.2.1. Variables étudiées

Les 82 espèces analysées lors de l'étude de la toxicité aluminique sont également prises en compte dans cette étude. Ce sont :

- toutes les espèces présentes dans plus de 10 % des relevés ;
- les espèces indicatrices (ou celles étudiées dans la bibliographie) présentes dans plus de 3 % des relevés (soit 27 espèces) ;
- enfin, les espèces, *Ulmus glabra* et *Cardamine heptaphylla*, inféodées à des écosystèmes remarquables dans les Vosges (Ormaie Érablière et Hêtraie Sapinière à Dentaire).

Les variations de fréquence des espèces sont étudiées par rapport à une seule variable synthétique représentative de la richesse minérale du sol. Les résultats du chapitre précédent indiquent clairement que le S/T mesuré au pH du sol est la meilleure variable explicative de la diversité de la végétation liée aux conditions nutritionnelles du substrat. C'est cette variable qui est choisie pour étudier les variations de fréquence des espèces en fonction de la profondeur du sol.

L'analyse de l'influence des ressources minérales situées en profondeur pose le problème du choix de la variable indicatrice de profondeur à prendre en compte : horizon, profondeur, ou épaisseur de sol.

La quantité de ressources minérales présentes dans une épaisseur de sol est impossible à déterminer dans cette étude, car les données relatives à la densité du sol n'ont pas été mesurées. C'est pourquoi, cette mesure a été écartée.

L'analyse de l'effet des ressources minérales situées à une profondeur fixée pose également des problèmes :

- le choix de la profondeur est arbitraire ;
- l'horizon pris en compte varie suivant les sols : pour certains sols à horizon A1 épais, les ressources minérales prises en compte sont celles du A1 ; par contre pour certains sols à horizons peu épais, les ressources minérales prises en compte sont celles du troisième horizon.

Les problèmes liés à la prise en compte de l'épaisseur ou de la profondeur ont conduit à étudier l'effet des ressources minérales du deuxième horizon sur le comportement nutritionnel des espèces. Cependant cette approche pose deux problèmes :

- les horizons ont des épaisseurs hétérogènes : la profondeur moyenne des planchers de chacun des deux premiers horizons est de 12 et 37 cm avec des écarts-type respectifs de 10 et 20 cm ;
- l'épaisseur des horizons est corrélée au niveau trophique. La liaison entre ces deux variables est hautement significative : l'épaisseur du premier horizon varie de 7 à 18 cm en moyenne lorsque le taux de saturation passe de quelques % à 100 %.

La prise en compte des ressources minérales du deuxième horizon signifie donc la mesure de l'effet de la richesse minérale située à des profondeurs variables suivant les sols. Cet inconvénient constitue un problème qui ne semble pas pouvoir être évité.

Tous les relevés (259) qui contiennent une mesure de S/T pour les deux premiers horizons du sol sont utilisés. Leur répartition dans le plan d'échantillonnage initial est la suivante :

Substrat	Altitude	Dysmoder	Moder	Mull moder	Mull acide	Mull mésotrophe	Mull eutrophe	Totaux
magmatique	<600	8	7	9	7	13	16	60
	600-900	8	14	6	13	11	12	64
	>900	6	7	7	9	10	7	46
gréseux	<600	10	7	9	6	8	12	52
	600-900	8	8	7	5	5	4	37
Totaux		40	43	38	40	47	51	259

6.2.2. Méthode d'analyse

La moyenne mobile à deux dimensions est utilisée pour traiter les données car elle permet de prendre en compte simultanément les ressources minérales du premier et du deuxième horizon. Pour chacune des 82 espèces, des calculs de probabilité d'occurrence sont effectués pour toutes les combinaisons des deux variables. Pratiquement la probabilité d'occurrence est calculée pour 100 valeurs de chaque S/T, régulièrement réparties le long de chaque gradient. 10 000 probabilités d'occurrences sont donc calculées pour chaque espèce. L'intervalle du gradient entre deux valeurs calculées est égal à 1 % de l'intervalle total. La fonction de pondération de l'importance des relevés utilisée est la même que celle utilisée dans les chapitres précédents. La fonction de pondération est une fonction normale pour chacune des 2 variables. La taille de la fenêtre mobile correspond à 1/3 de l'intervalle situé entre les bornes de chaque variable. Les S/T variant de 0 à 100 % dans les deux horizons, la fenêtre s'étend sur un intervalle de 16,5 % de part et d'autre du point analysé. Les résultats sont présentés seulement pour les zones du diagramme pour lesquelles la probabilité d'apparition des espèces a pu être calculée avec au moins 10 relevés.

6.3. RÉSULTATS

Le classement des espèces est réalisé manuellement en fonction de leur réaction aux deux facteurs analysés. Une espèce est considérée comme sensible à un facteur si elle a une réponse unimodale assez nette vis-à-vis de ce facteur. Les espèces sont classées suivant l'évolution de leur fréquence -croissante, croissante puis décroissante, décroissante- avec la variation du S/T de chacun des deux horizons.

Comme dans la plupart des typologies, aucune limite nette n'existe dans le comportement des espèces. Leur classement est donc en partie arbitraire. D'autre part, 19 espèces, aux réactions ambiguës vis-à-vis des deux facteurs, n'ont pas été classées. Il s'agit d'*Atrichum undulatum*, *Cardamine heptaphylla*, *Carpinus betulus* (arbre), *Dicranum scoparium*, *Eurynchium striatum*, *Fagus sylvatica* (arbre), *Fagus sylvatica* (arbuste+plantule), *Glechoma hederacea*, *Lonicera periclymenum*, *Luzula sylvatica*, *Pinus sylvestris* (arbre), *Pinus sylvestris* (arbuste+plantule), *Plagiomnium undulatum*, *Pteridium aquilinum*, *Quercus petraea* (arbre), *Rubus idaeus*, *Rubus sp.*, *Rumex arifolius*, *Ulmus glabra* (arbre).

6.3.1. Les espèces indifférentes au S/T du deuxième horizon

De nombreuses espèces sont insensibles au S/T du deuxième horizon. Elles ont leur optimum dans toute la gamme des niveaux trophiques exprimés par le S/T du premier horizon.

Elles peuvent également être indifférentes au S/T du premier horizon (figure 59). C'est le cas d'*Abies alba* (arbre), *Abies alba* (arbuste+plantule), *Dryopteris carthusiana*, *Dryopteris dilatata*, *Ilex aquifolium*, *Picea abies* (arbre), *Prenanthes purpurea*, *Quercus petraea* (arbuste+plantule), *Solidago virgaurea*, *Teucrium scorodonia*.

Certaines espèces ont leurs fréquence maximale pour les S/T du premier horizon les plus faibles. C'est le cas de *Bazzania trilobata*, *Calluna vulgaris*, *Digitalis purpurea*, *Galium saxatile*, *Leucobryum glaucum*, *Melampyrum pratense*, *Picea abies* (arbuste+plantule), *Pleurozium schreberii*, *Rhytidiadelphus loreus*, *Sorbus aucuparia* (arbuste+plantule).

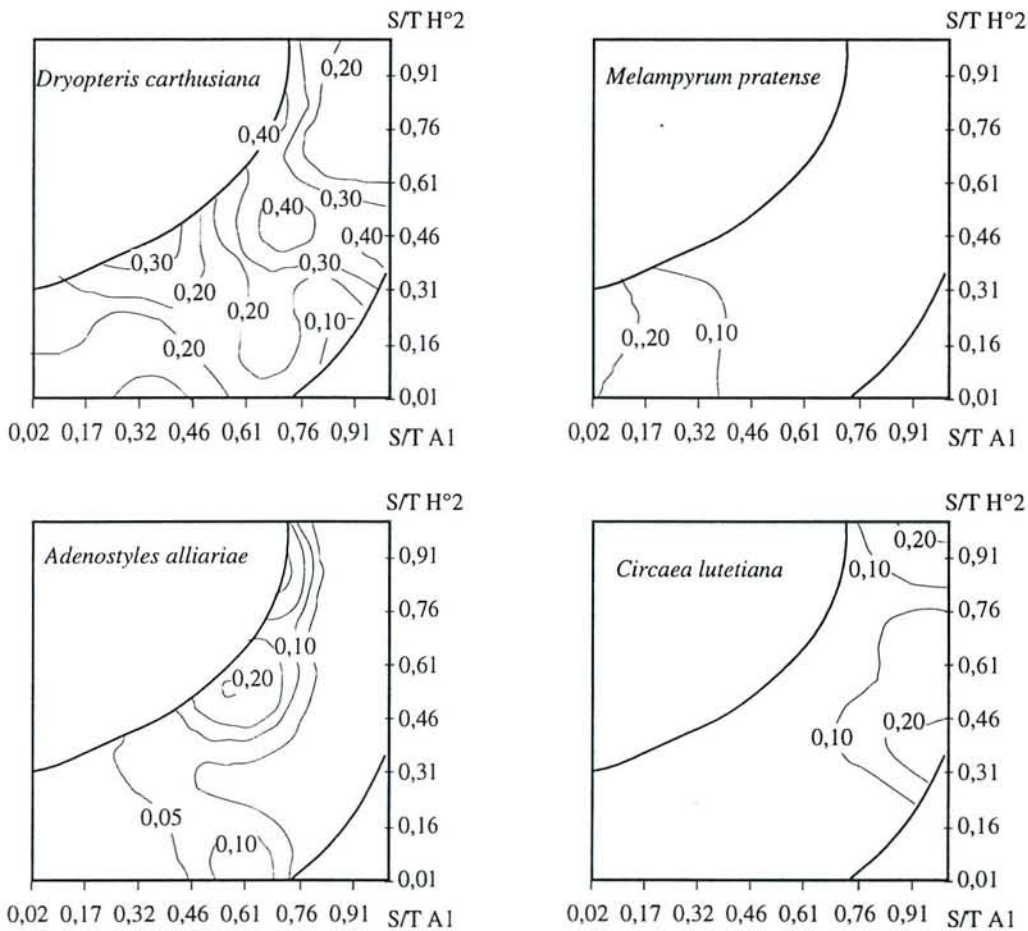


Figure 59 : Quatre exemples d'espèces insensibles au S/T du second horizon. *Dryopteris carthusiana* est également insensible au S/T du premier horizon, *Melampyrum pratense* réagit négativement à l'augmentation du S/T du premier horizon, *Adenostyles alliariae* réagit positivement puis négativement, *Circaea lutetiana* réagit positivement à l'augmentation du S/T du premier horizon. $x=S/T$ du premier horizon ; $y=S/T$ du deuxième horizon ; $z=$ Probabilité d'apparition de l'espèce.

Une troisième catégorie d'espèces voit sa fréquence augmenter puis décroître avec l'augmentation du S/T de l'horizon A1. Il s'agit d'*Adenostyles alliariae*, *Athyrium filix-femina*, *Dryopteris filix-mas*, *Festuca altissima*, *Lamiaestrum galeobdolon*, *Oxalis acetosella*, *Senecio fuchsii*, *Silene dioica*, *Stellaria nemorum*.

Enfin certaines espèces indifférentes pour le S/T du 2ème horizon sont neutrophiles pour le premier. Il s'agit d'*Acer pseudoplatanus* (arbre), *Acer pseudoplatanus* (arbuste+plantule), *Circaea lutetiana*, *Epilobium montanum*, *Galeopsis tetrahit*, *Galium odoratum*, *Hedera helix*, *Lunaria rediviva*, *Milium effusum*, *Poa nemoralis*, *Polygonatum verticillatum*, *Urtica dioica*, *Viola sylvestris*.

6.3.2. Les espèces dont la fréquence diminue lorsque le S/T du deuxième horizon augmente

Toutes les espèces dont la fréquence diminue lorsque le S/T du deuxième horizon augmente ont également leur fréquence qui baisse lorsque le S/T du premier horizon augmente. Il s'agit de *Deschampsia flexuosa*, *Carex pilulifera*, *Luzula luzuloides*, *Polytrichum formosum*, *Vaccinium myrtillus*.

Certaines de ces espèces comme *Vaccinium myrtillus* sont peu sensibles à l'augmentation du S/T du deuxième horizon : leurs courbes de niveau ont tendance à être parallèle à l'axe des Y. D'autres, telles que *Luzula luzuloides*, ont leur fréquence qui décroît nettement avec l'augmentation du S/T du deuxième horizon : leur courbes de niveau ont tendance à être parallèle à l'axe des X (figure 60).

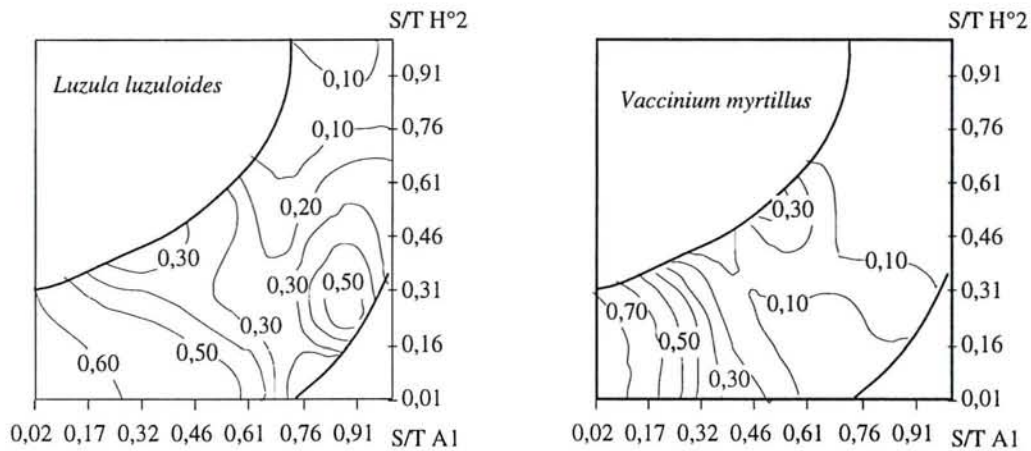


Figure 60 : Exemple de deux espèces dont la fréquence diminue avec l'augmentation du S/T du deuxième horizon : *Vaccinium myrtillus* et *Luzula luzuloides*.

6.3.3. Les espèces dont la fréquence croît puis diminue lorsque le S/T du deuxième horizon augmente

Les espèces de ce groupe ont deux types de réaction vis-à-vis du S/T de l'horizon A1.

Quatre espèces ont une fréquence qui croît puis diminue avec l'augmentation du S/T du premier horizon. Il s'agit d'*Anemone nemorosa*, *Fraxinus excelsior* (arbre), *Impatiens noli-tangere* et *Mercurialis perennis*. Leur S/T optimal est plus faible dans le deuxième horizon que dans le premier d'environ 20 % (de 75 à 55 % environ).

Les autres espèces ont une fréquence qui augmente avec l'augmentation du S/T du premier horizon. Il s'agit de *Carex sylvatica*, *Corylus avellana*, *Deschampsia cespitosa*, *Fraxinus excelsior* (arbuste+plantule), *Melica uniflora*, *Paris quadrifolia*, *Stachys sylvatica*.

Ces espèces ont un S/T optimal pour le deuxième horizon qui prend les valeurs suivantes : *Fraxinus excelsior* (arbuste+plantule) et *Paris quadrifolia* : 0,7 ; *Carex sylvatica* et *Stachys sylvatica* : 0,6 ; *Corylus avellana* : 0,5 ; *Melica uniflora* et *Deschampsia cespitosa* : 0,3.

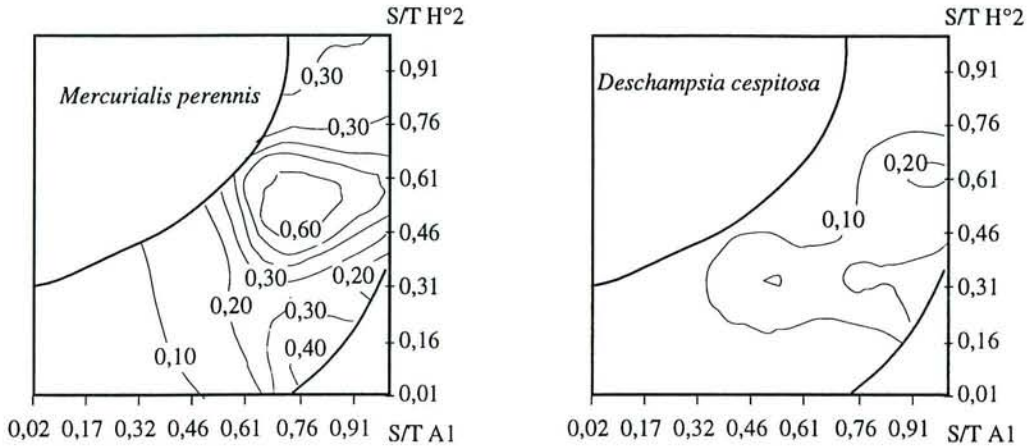


Figure 61 : Exemple de deux espèces dont la fréquence augmente puis diminue avec l'augmentation du S/T du deuxième horizon : *Mercurialis perennis* et *Deschampsia cespitosa*.

6.3.4. Les espèces dont la fréquence augmente lorsque le S/T du deuxième horizon augmente

Quatre espèces voient leur fréquence augmenter régulièrement avec le S/T du deuxième horizon. Il s'agit de *Brachypodium sylvaticum*, *Euphorbia amygdaloides*, *Geranium robertianum* et *Prunus avium* (arbre).

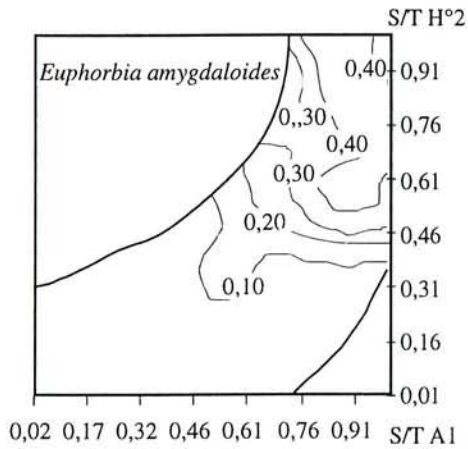


Figure 62 : Exemple d'espèce (*Euphorbia amygdaloides*) dont la fréquence augmente avec l'augmentation du S/T du premier et du deuxième horizon.

6.4. DISCUSSION

6.4.1. Analyse des résultats

6.4.1.1. Résultats généraux

Environ un tiers des espèces sont sensibles à la richesse minérale du deuxième horizon, indépendamment de leur réaction vis-à-vis du S/T du premier horizon. Ce nombre, comparé aux 84 % des espèces qui réagissent au S/T du premier horizon est relativement faible mais non négligeable.

Ces résultats confirment les études menées sur la distribution verticale des racines fines -celles qui sont à l'origine de l'absorption minérale- de différents végétaux. Celles-ci sont essentiellement réparties dans les

premiers centimètres du sol pour les arbres (MEYER et GOTTSCHÉ, 1971) et pour les espèces arbustives et herbacées. Pour la plupart des espèces, la majeure partie de la biomasse racinaire fine est comprise dans les 10 premiers centimètres du sol (PERSSON, 1983).

6.4.1.2. Variations de sensibilité avec la richesse minérale du milieu

Un tiers des acidiphiles sont sensibles aux ressources minérales situées en profondeur. De même, un tiers des neutrophiles sont sensibles à la richesse minérale du deuxième horizon. Les espèces aux exigences trophiques différentes n'ont donc pas de "stratégie de recherche alimentaire" particulière.

6.4.1.3. Sensibilité et stratification de la végétation

L'analyse de la réaction des espèces en fonction de leur appartenance à une strate donnée fournit les résultats suivants.

Les essences au stade arboré et les ligneux hauts insensibles au S/T du premier horizon le sont également pour le second. Par contre, les essences qui réagissent au S/T du premier horizon sont également sensibles au S/T du second. L'Érable sycomore constitue une exception. Sa fréquence augmente avec le S/T du premier horizon et pas avec celui du deuxième horizon. Ce phénomène semble pouvoir être expliqué par un léger déséquilibre de l'échantillonnage. Plusieurs relevés ayant des S/T du deuxième horizon relativement faibles sont situés à altitude élevée. La concurrence pour l'Érable étant moindre à cette altitude, sa fréquence est relativement forte pour les valeurs moyennes du S/T du deuxième horizon.

Les régénérations des essences et des ligneux bas réagissent comme les herbacées : certaines espèces sont insensibles au S/T des deux horizons, d'autres sont sensibles au seul S/T du premier horizon, les autres sont sensibles au S/T des deux horizons.

Les espèces muscinales sont toutes insensibles au S/T du deuxième horizon sauf *Polytrichum formosum*. Cette insensibilité générale est normale du fait même du mode de fixation et d'absorption des espèces de cet embranchement. La sensibilité de *Polytrichum formosum* peut être due à un artefact (le hasard) ou à des phénomènes de concurrence ou de facilitation. Les milieux à S/T des deux premiers horizons faibles sont en effet occupés par de la sapinière a priori favorable aux espèces muscinales. Par contre les milieux à S/T du premier horizon faible et à S/T du deuxième horizon plus élevés sont plutôt occupés par des feuillus.

La sensibilité apparente du Polytric au S/T du deuxième horizon peut être attribuée au peuplement plutôt qu'à un effet réel de la richesse minérale de cet horizon.

6.4.1.4. Conséquences de la sensibilité des espèces vis-à-vis des ressources minérales du deuxième horizon.

La sensibilité des espèces vis-à-vis du S/T du deuxième horizon a des conséquences sur leur répartition vis-à-vis du S/T du premier horizon :

- une espèce ne peut se développer que dans une faible gamme de S/T de l'horizon A1 si la valeur du S/T du deuxième horizon est éloignée de l'optimum de l'espèce ;
- par contre, une espèce peut se développer dans une vaste gamme de S/T de l'horizon A1 si la valeur du S/T du deuxième horizon est proche de l'optimum de l'espèce (figure 63).

Les exemples de *Brachypodium sylvaticum* et de *Luzula luzuloides* sont illustratifs.

Lorsque le S/T du deuxième horizon est proche de 30 %, *Brachypodium sylvaticum* se développe uniquement sur des sols à horizon A1 saturé. Par contre lorsque le S/T du deuxième horizon est proche de 100 %, *Brachypodium sylvaticum* se développe sur un plus large éventail de sols : sa fréquence dépasse 20 % sur des sols à horizon A1 mésosaturé.

Le phénomène est semblable pour une espèce acidiphile telle que *Luzula luzuloides*. Cette espèce se développe sur une large gamme de S/T du premier horizon seulement si le S/T du deuxième horizon est faible.

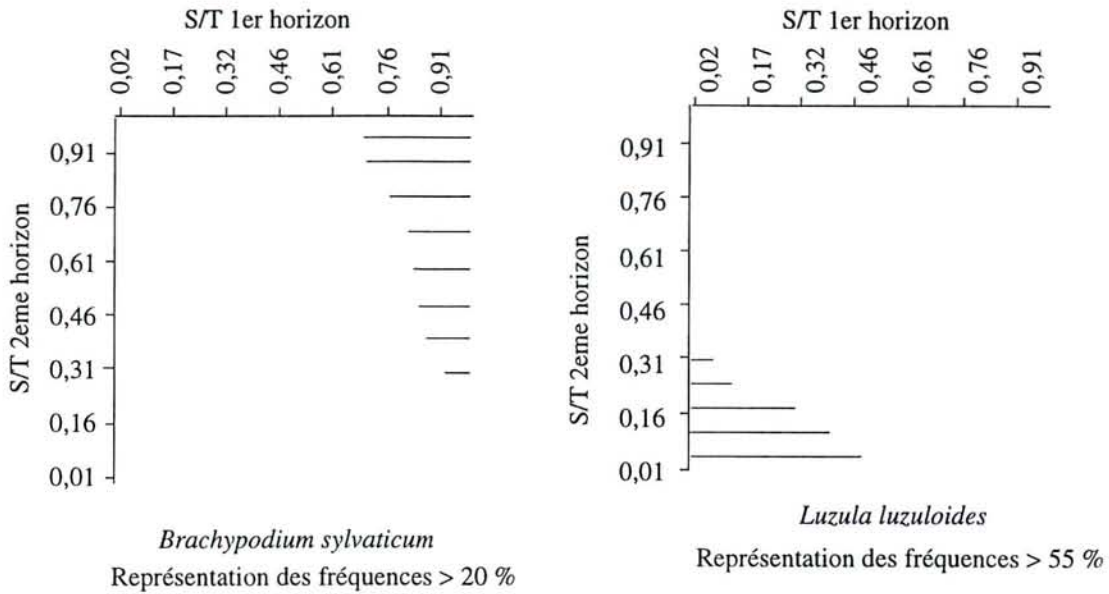


Figure 63: Influence du S/T du deuxième horizon sur l'éventail des milieux colonisables par une espèce. Exemple de *Brachypodium sylvaticum*, neutrophile pour les deux horizons, et de *Luzula luzuloides*, acidiphile pour les deux horizons. Les valeurs de l'horizon A1 pour lesquelles les espèces sont présentes dans plus de n % des cas sont représentées pour différentes valeurs du S/T du deuxième horizon. La valeur "n" (20 ou 55 %) est choisie pour illustrer le phénomène expliqué.

Ce phénomène est généralisable à la plupart des espèces. Lorsque l'on approche de l'optimum d'une espèce pour une variable, la gamme de milieux sur lesquels sa fréquence est forte s'étend sur un vaste éventail de valeurs de la deuxième variable. Réciproquement, lorsque l'on s'éloigne de l'optimum d'une espèce pour une variable, la gamme de milieu sur lesquels sa fréquence est importante s'étend sur un faible éventail de valeurs de la deuxième variable.

6.4.2. Discussion méthodologique

La comparaison des profils écologiques classiques avec les profils bivariés permet de discuter l'aspect méthodologique de l'étude de l'influence des ressources minérales situées en profondeur.

Observons les profils écologiques classiques de *Melampyrum pratense* par rapport au S/T de l'horizon A1 et à celui du deuxième horizon (figure 64) (pour des questions de cohérence avec les figure suivantes les S/T sont étudiés de 0 à 30 %)

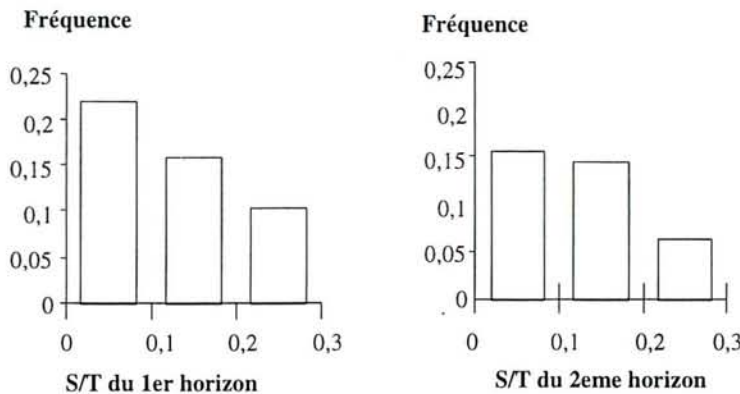


Figure 64 : Profils écologiques de *Melampyrum pratense* par rapport au S/T du 1er et du 2ème horizon.

La fréquence de *Melampyrum pratense* diminue avec l'augmentation du S/T de l'horizon A1.
La fréquence de *Melampyrum pratense* diminue avec l'augmentation du S/T du deuxième horizon.
En conclusion, *Melampyrum pratense* semble sensible à la richesse minérale du deuxième horizon.

Observons maintenant les distributions de *Melampyrum pratense* vis-à-vis du S/T d'un horizon en conservant le S/T de l'autre horizon constant (figure 65), égal à 30 %.

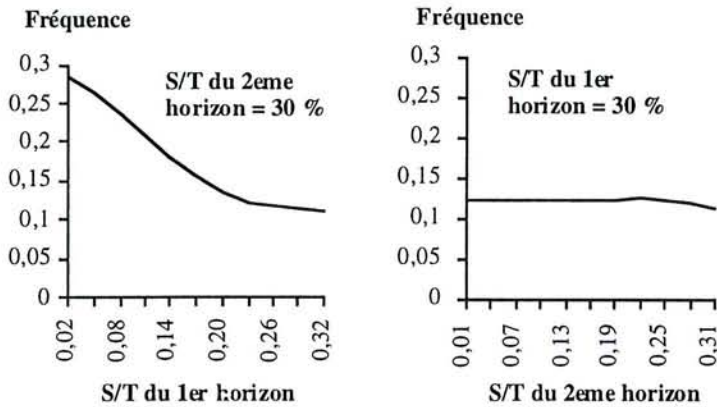


Figure 65 : Profils écologiques de *Melampyrum pratense* par rapport au S/T du 1er et du 2ème horizon en fixant à 30 % le S/T de l'horizon non étudié.

Lorsque le S/T du deuxième horizon est constant (égal à 30 %), la fréquence de *Melampyrum pratense* est sensible à l'augmentation de S/T de l'horizon A1.

Lorsque le S/T du premier horizon est constant (égal à 30 %), la fréquence de *Melampyrum pratense* ne varie pas avec l'augmentation de S/T du deuxième horizon.

Melampyrum pratense est, en réalité, insensible aux ressources minérales du deuxième horizon.

La raison de cette sensibilité apparente est due à la liaison entre les ressources minérales des deux horizons (figure 66):

- la fréquence du Mélémpyre décroît avec le S/T du premier horizon, il est donc présent uniquement sur les sols à S/T du premier horizon faible ;
- les sols à S/T du premier horizon faible ont un S/T du deuxième horizon faible ;
- le Mélémpyre n'est donc présent que sur des sols à S/T du deuxième horizon faible ;
- malgré son insensibilité au S/T du deuxième horizon, la fréquence du Mélémpyre décroît avec le S/T du deuxième horizon.

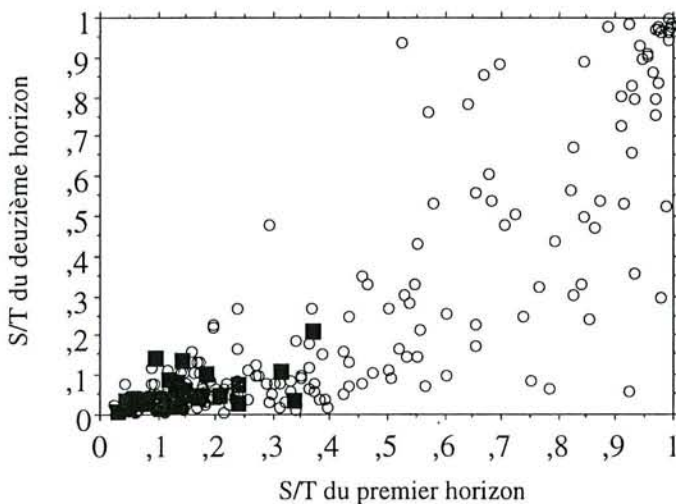


Figure 66 : Représentation des relevés en fonction du S/T de leur deux premiers horizons. Les relevés contenant *Melampyrum pratense* sont représentés par des carrés noirs.

L'étude de l'effet des ressources minérales d'un horizon profond est donc impossible sans le contrôle simultané de celle des horizons supérieurs. Les ressources minérales des différents horizons étant corrélées, la sensibilité d'une espèce à une variable dans l'horizon A1 peut être responsable de sa sensibilité apparente dans les horizons profonds.

6.5. CONCLUSION

Les résultats obtenus indiquent une influence des ressources minérales du deuxième horizon sur certaines espèces. Elles affectent néanmoins un nombre d'espèces assez faible. D'autre part, toutes les espèces sensibles au S/T du deuxième horizon, le sont également vis-à-vis du S/T du premier horizon. De plus, la fréquence des espèces vis-à-vis du S/T varie toujours dans le même sens quel que soit l'horizon étudié, sauf pour sept espèces.

Pour toutes les espèces insensibles au S/T du deuxième horizon, les résultats obtenus dans les chapitres précédents uniquement à partir de l'analyse des horizons A1, sont complètement valides.

Pour la majorité des espèces sensibles au S/T du deuxième horizon, les résultats obtenus à partir de l'analyse des horizons A1, sont en partie incomplets : les informations issues de l'analyse du deuxième horizon apportent des précisions sur le comportement nutritionnel de ces espèces.

Pour les sept espèces qui réagissent différemment au S/T de chacun des horizons analysés, les informations issues de l'analyse bivariée sont nécessaires pour bien comprendre leur comportement nutritionnel.

Ces sept espèces apportent la preuve que le comportement nutritionnel des espèces peut être légèrement différent d'un horizon à l'autre. Il est possible que ce phénomène soit plus imputable à des facteurs du milieu qui influent sur la distribution des S/T des deux premiers horizons qu'aux S/T de ces horizons eux-mêmes.

En ce qui concerne le caractère indicateur des espèces pour la richesse minérale située en profondeur, les deux-tiers des espèces n'apportent pas d'information directe sur la nutrition minérale du deuxième horizon. Elles apportent une information indirecte par leur caractère indicateur de la nutrition minérale du premier horizon ; nutrition minérale qui est corrélée à celle du deuxième horizon.

Parmi les espèces qui apportent une information, aucune ne le fait de façon indépendante du S/T du premier horizon (toutes les espèces liées au deuxième horizon le sont aussi au premier).

Il semble donc très difficile de vouloir évaluer directement l'influence de la richesse minérale des horizons de profondeur sur la végétation sans prendre en compte, simultanément, celle des horizons supérieurs.

7 INFLUENCE DE L'ALTITUDE

7.1. INTRODUCTION

Après l'influence des facteurs édaphiques, cette partie aborde l'effet des paramètres climatiques et plus particulièrement celui de l'altitude sur le comportement des espèces vis-à-vis de la richesse minérale du sol.

L'influence de l'altitude sur la végétation est mise en évidence dans presque toutes les études réalisées sur le massif Vosgien (PENEL, 1979 ; HUBERT, 1986 ; MORLOT, 1986 ; OBERTI, 1987 ; PIGUET, 1987) ainsi que dans la plupart des autres grands massifs montagneux (voir par exemple BERT, 1992 pour le Jura). L'influence simultanée de l'altitude et de la richesse minérale du sol sur la fréquence des espèces n'a jamais été étudiée dans les Vosges. En France, il semble que très peu de travaux (MANDIN, 1990) aient abordé cette problématique.

C'est cette influence, vue sous l'angle particulier de l'effet de l'altitude sur le comportement nutritionnel des espèces qui est abordée ici. A travers l'altitude, il s'agit d'évaluer l'impact des variations de température et de bilan hydrique sur l'autécologie des espèces vis-à-vis des ressources minérales. Ces deux facteurs sont en effet fortement corrélés à l'altitude. La température moyenne annuelle varie de 9° C vers 400 m à 4° C vers 1300 m. Le nombre de mois froids (T moyenne inférieure à 7° C) passe de 5 à la base du massif à 8 au sommet (carte climatique détaillée de la France, feuille de Mulhouse, 1988). De même, la pluviométrie moyenne annuelle est voisine de 800 mm à basse altitude alors qu'elle atteint 2000 mm à altitude élevée. Enfin, l'ETP varie d'environ 610 mm à 400 m à 500 mm à 1200 m (CACHAN, 1974).

Ce chapitre analyse donc l'influence simultanée de trois grands facteurs environnementaux (nutrition minérale, alimentation hydrique, température) sur la fréquence des espèces. Il doit permettre, en particulier, de détecter d'éventuels phénomènes de compensations de facteurs au sein du massif Vosgien.

Il semble en effet acquis que l'autécologie des espèces peut être modifiée par le jeu des compensations de facteurs essentiellement climatiques (DAGET et GODRON, 1982) ou géologiques (LANDOLT, 1977). Il est donc intéressant d'étudier si des variations de comportement, observées généralement entre régions différentes, peuvent être détectées à l'intérieur même d'une région naturelle.

La réalisation de tables de contingences avec la fréquence de l'espèce à l'intersection de deux modalités de chacune des variables analysées constitue la méthode usuelle pour traiter ce type de problème (DAGET et GODRON, 1982 ; MANDIN, 1990). Une autre approche, celle de la moyenne mobile bidimensionnelle est utilisée dans ce travail. Son utilisation est justifiée par la qualité des résultats obtenus dans les chapitres précédents.

7.2. MATÉRIELS ET MÉTHODES

7.2.1. Données

Les variations de la fréquence relative de 82 espèces sont analysées par rapport au gradient synthétique des ressources minérales de l'horizon A1.

Les 82 espèces sont celles qui ont été étudiées dans les chapitres concernant l'influence de l'aluminium (chapitre 4) et celle de la richesse minérale du deuxième horizon (chapitre 6).

La variable relative aux ressources minérales utilisée est la variable synthétique définie dans le chapitre 5. Rappelons que cette variable synthétique tient compte du S/T mesuré au pH du sol, du C/N et de la forme d'humus.

Les 306 relevés, pour lesquels il existe des analyses de sols complètes, sont pris en compte. Leur répartition dans les différentes strates du plan d'échantillonnage est la suivante :

Substrat	Altitude	Dysmoder	Moder	Mull moder	Mull acide	Mull mésotrophe	Mull eutrophe	Totaux
magmatique	<600	8	7	9	7	13	17	61
	600-900	10	15	12	14	17	12	80
	>900	7	11	9	11	10	8	56
gréseux	<600	11	8	13	16	8	12	68
	600-900	7	9	7	8	6	4	41
Totaux		43	50	50	56	54	53	306

Pour cette étude, le plan d'échantillonnage est déséquilibré vis-à-vis de l'altitude. 129 relevés sont traités dans la strate inférieure à 600 mètres, 121 dans la strate comprise entre 600 et 900 m et seulement 56 dans la strate supérieure à 900 m. Cependant, même pour cette strate, un nombre de relevés relativement important (supérieur ou égal à 7) a été réalisé pour chaque type d'humus.

7.2.2. Méthode

La fréquence des espèces est calculée par la méthode de la moyenne mobile bivariée. La distribution de chaque espèce est donc calculée simultanément vis-à-vis de l'altitude et du gradient de ressources minérales. La méthodologie est la même que celle utilisée dans les chapitre 4 et 6. Ici aussi, une fonction de pondération gaussienne des relevés est utilisée. La taille de la fenêtre mobile correspond au 1/3 de l'intervalle entre le minimum et le maximum de chaque variable. D'autre part, les résultats ne sont présentés et analysés que pour les probabilités d'occurrence calculées avec au moins dix relevés.

7.3. RÉSULTATS

Les diagrammes de fréquence des espèces ont été analysés pour une fourchette altitudinale variant de 265 à 1215 m et un éventail de niveaux trophiques variant, en moyenne, du dysmoder (avec un S/T inférieur à 10 % et un C/N compris entre 25 et 30) au mull eutrophe (avec un S/T saturé et un C/N proche de 11).

La ronce (*Rubus sp.*) au comportement difficile à interpréter n'a pas été rattachée à un comportement type vis-à-vis de l'altitude et des ressources minérales du sol.

Les autres espèces sont classées suivant leur sensibilité à chacun des deux descripteurs analysés. Pour chacun des descripteurs, quatre types de distributions sont distingués : indifférence vis-à-vis du descripteur, fréquence maximale à une extrémité du descripteur, fréquence maximale pour des valeurs intermédiaires du descripteur, fréquence maximale pour l'autre extrémité du descripteur. Pour l'analyse des distributions des espèces vis-à-vis des deux variables prises simultanément, 16 (4*4) classes sont donc distinguées. Le rattachement d'une espèce à une classe est réalisé par l'observation visuelle des diagrammes de fréquence de chaque espèce vis-à-vis de l'altitude et des ressources minérales de l'horizon A1.

7.3.1. Les espèces insensibles au niveau trophique

Trois espèces semblent indifférentes vis-à-vis de l'altitude. Il s'agit de *Fagus sylvatica* (arbuste+plantule), *Dryopteris carthusiana* et *Teucrium scorodonia*.

Ilex aquifolium, *Lonicera periclymenum*, *Quercus petraea* (arbre et arbuste+plantule) (figure 67) sont localisés à faible altitude. Ces trois espèces sont, biogéographiquement, des espèces subatlantiques.

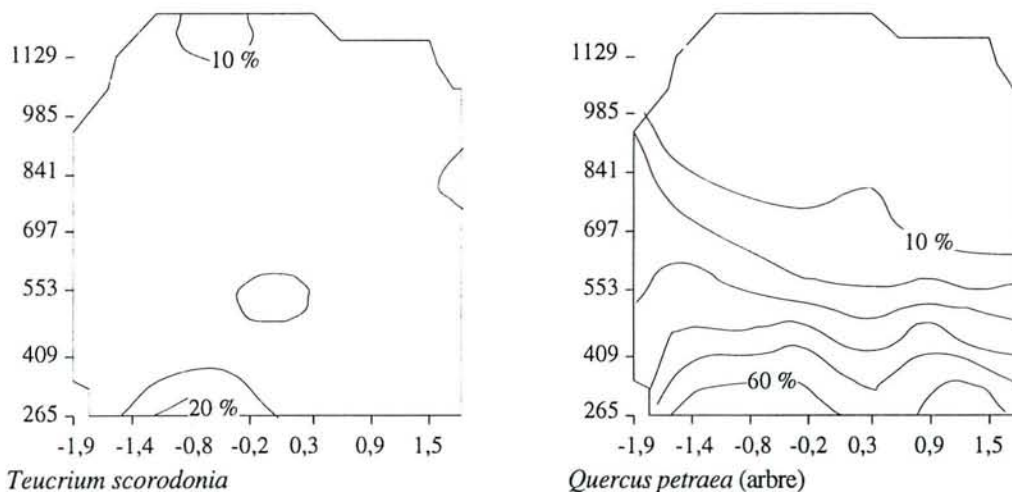
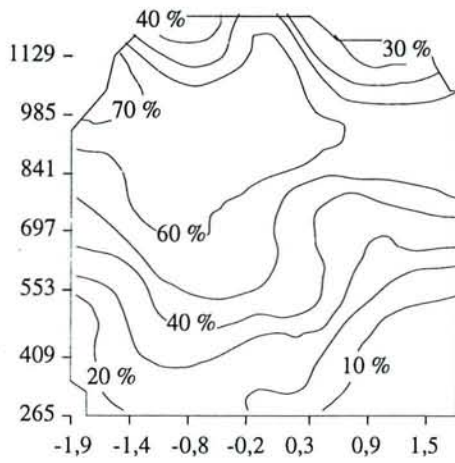
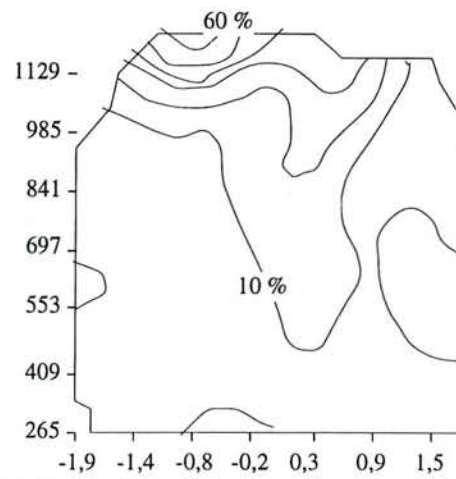


Figure 67 : Exemple de deux espèces insensibles aux ressources minérales du sol. *Teucrium scorodonia* est insensible à l'altitude, *Quercus petraea* (stade arboré) est localisé à basse altitude.

Abies alba (arbre, arbuste+plantule), *Picea abies* (arbre) et *Dryopteris dilatata* sont situés de préférence à altitude moyenne. Enfin, *Rubus idaeus* et *Solidago virgaurea* ont leur optimum pour une altitude élevée ou maximale (Figure 68).



Dryopteris dilatata

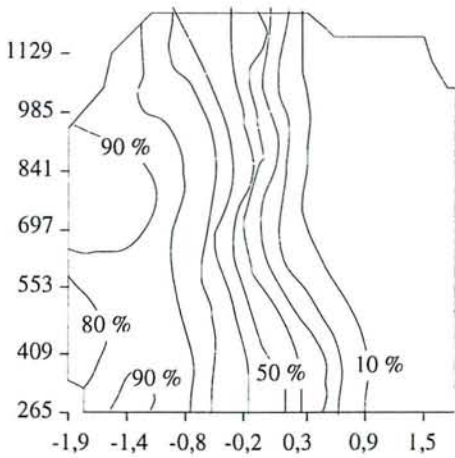


Solidago virgaurea

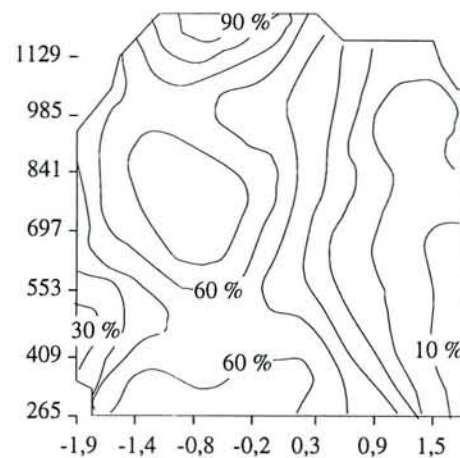
Figure 68 : Exemple de deux espèces insensibles aux ressources minérales du sol. *Dryopteris dilatata* est plutôt localisée à altitude moyenne, *Solidago virgaurea* est localisé à altitude élevée.

7.3.2. Les espèces insensibles à l'altitude

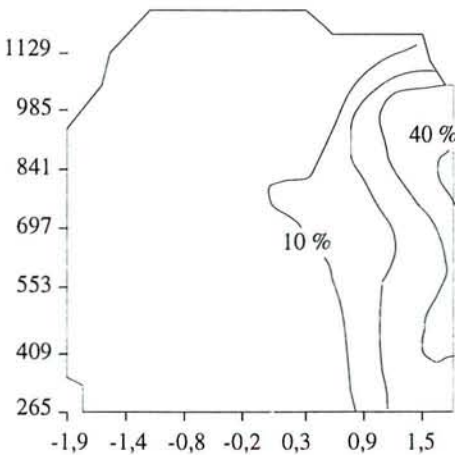
Quinze taxons dont huit espèces acidiphiles sont insensibles à l'altitude (Figure 69).



Deschampsia flexuosa



Luzula luzuloides



Plagiomnium undulatum

Figure 69 : Exemple de trois espèces insensibles à l'altitude *Deschampsia flexuosa* est plutôt localisée sur les milieux acide, *Luzula luzuloides* est localisée dans les milieux à richesse minérale faible à moyenne, *Plagiomnium undulatum* a sa fréquence maximale dans les milieux les plus riches

Il s'agit de *Bazzania trilobata*, *Calluna vulgaris*, *Deschampsia flexuosa*, *Dicranum scoparium*, *Pleurozium schreberii*, *Rhytidiadelphus loreus*, *Vaccinium myrtillus*, *Pinus sylvestris* (arbuste+plantule). Trois espèces, *Anemone nemorosa*, *Fagus sylvatica* (arbre), *Luzula luzuloides*, ont des optimums intermédiaires vis-à-vis des ressources minérales. Enfin quatre espèces neutrophiles semblent peu sensibles aux variations d'altitude. Il s'agit de *Brachypodium sylvaticum*, *Eurynchium striatum*, *Fraxinus excelsior* (arbre) et *Plagiomnium undulatum*.

7.3.3. Les espèces sensibles à l'altitude et aux ressources minérales du sol

7.3.3.1. Les espèces acidiphiles

Trois espèces acidiphiles, ainsi que la strate arborée d'une essence, sont plus fréquentes aux altitudes faibles à moyennes. Il s'agit de *Leucobryum glaucum*, *Melampyrum pratense*, *Pinus sylvestris* (arbre), *Polytrichum formosum*, et *Pteridium aquilinum* (figure 70). *Picea abies* au stade arbustif est plutôt trouvé, quant à lui, aux altitudes moyennes.

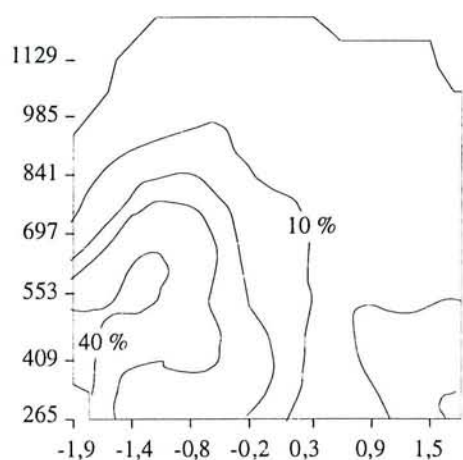
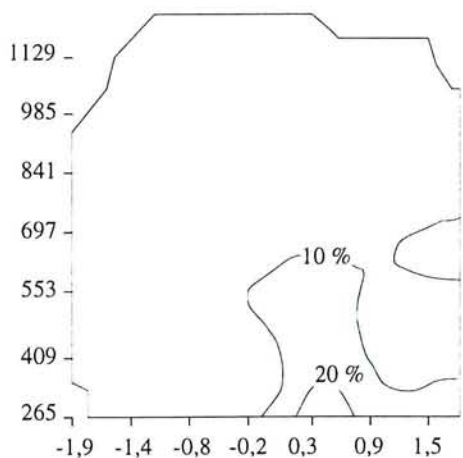


Figure 70 : Exemple d'une espèce sensible à l'altitude et aux ressources minérales du milieu. *Pteridium aquilinum* est localisée de préférence à altitude faible ou moyenne et dans les milieux acides (cette espèce est peut-être bimodale).

Pteridium aquilinum

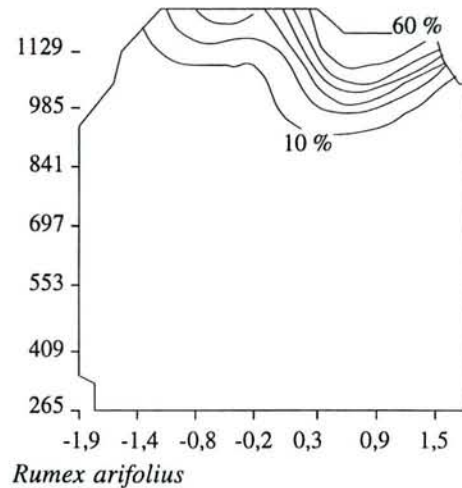
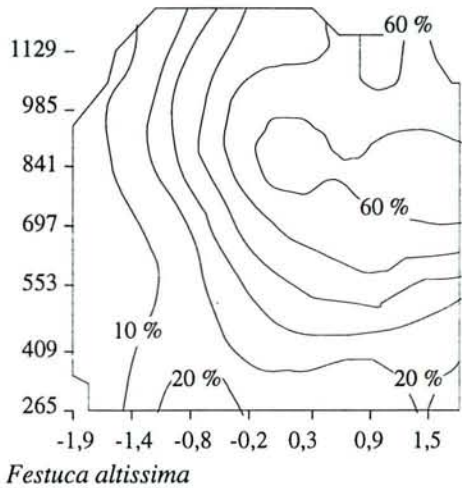
7.3.3.2. Les espèces ayant leur optimum pour des niveaux trophiques intermédiaires

18 espèces et la strate arbustive de deux essences sont classées dans cette catégorie. Deux espèces, *Luzula sylvatica* et *Sorbus aucuparia* (arbuste) ont une distribution difficile à interpréter vis-à-vis de l'altitude, c'est pourquoi, elles n'ont pas été classées vis-à-vis de ce descripteur. Parmi les autres, on trouve *Arichum undulatum*, *Carex pilulifera*, *Deschampsia cespitosa* et *Luzula pilosa* à basse altitude. *Acer pseudoplatanus* (arbuste + plantule), *Cardamine heptaphylla*, *Digitalis purpurea*, *Festuca altissima*, *Galium saxatile* et *Oxalis acetosella* sont trouvés à altitude moyenne.



Luzula pilosa

Figure 71 : Exemple de trois espèces sensibles à l'altitude et aux ressources minérales du sol. Ces trois espèces ont leur optimum pour des milieux à ressources minérales intermédiaires. *Luzula pilosa* est localisée à faible altitude, *Festuca altissima* est localisée à altitude moyenne, *Rumex arifolius* a sa fréquence maximale pour les altitudes les plus élevées.



Enfin, *Adenostyles alliariae*, *Athyrium filix-femina*, *Milium effusum*, *Paris quadrifolia*, *Polygonatum verticillatum*, *Prenanthes purpurea*, *Rumex arifolius* et *Senecio fuchsii* ont leur optimum pour les altitudes les plus élevées (figure 71).

7.3.3.3. Les espèces neutrophiles

Les 26 espèces (ou strates) de ce groupe sont également réparties dans toutes les gammes d'altitude (figure 72).

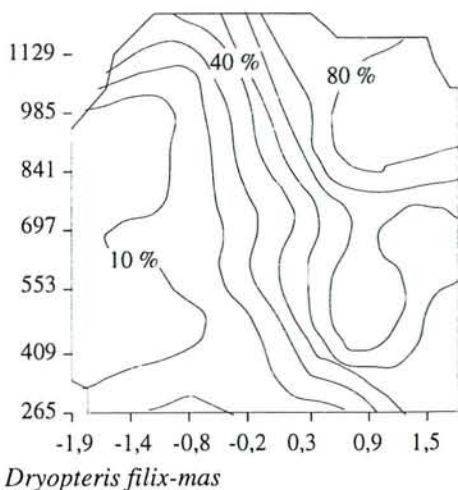
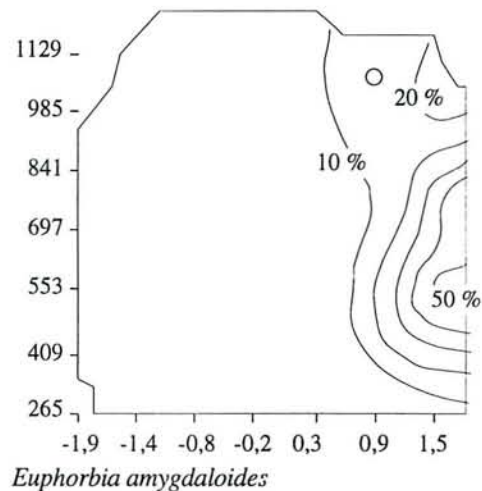
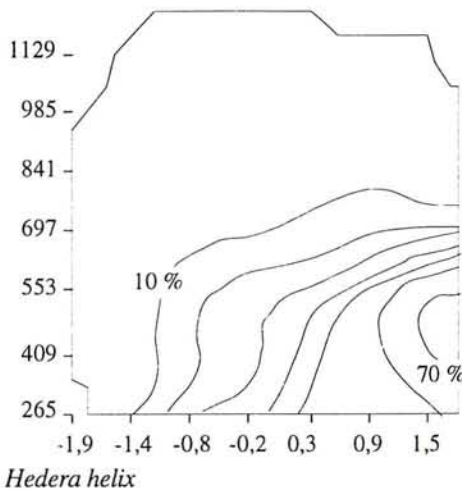


Figure 72 : Exemple de trois espèces sensibles à l'altitude et aux ressources minérales du sol. Ces trois espèces ont leur optimum pour des milieux à ressources minérales élevées. *Hedera helix* est localisé à faible altitude, *Euphorbia amygdaloides* est localisée à altitude moyenne, *Dryopteris filix-mas* a sa fréquence maximale pour les altitudes les plus élevées.

Carpinus betulus (arbre), *Corylus avellana*, *Hedera helix*, *Melica uniflora*, *Prunus avium* (arbre) sont plutôt localisés à basse altitude. *Carex sylvatica*, *Circaea lutetiana*, *Epilobium montanum*, *Euphorbia amygdaloides*, *Fraxinus excelsior* (arbuste+plantule), *Galium odoratum*, *Geranium robertianum*, *Glechoma hederacea*, *Mercurialis perennis*, *Stachys sylvatica* et *Viola sylvestris* ont leur fréquence maximale pour les altitudes moyennes. Enfin *Acer pseudoplatanus* (arbre), *Dryopteris filix-mas*, *Galeopsis tetrahit*, *Impatiens noli-tangere*, *Lamium galeobdolon*, *Lunaria rediviva*, *Poa nemoralis*, *Silene dioica*, *Stellaria nemorum*, *Ulmus glabra* (arbre) et *Urtica dioica* sont plus fréquents à altitude élevée.

7.4. DISCUSSION

7.4.1. Variations de profils écologiques avec l'altitude

L'influence marquée de l'altitude a des conséquences importantes sur la distribution des fréquences des espèces vis-à-vis de la richesse minérale. Deux grands ensembles de réponses sont possibles.

• Le premier cas est celui où il n'y a pas d'effet d'interaction entre le niveau trophique et l'altitude sur la fréquence des espèces. La fréquence d'une espèce à une altitude et pour un niveau trophique donné peut être prédite par son comportement vis-à-vis de l'altitude et son comportement vis-à-vis de la richesse minérale. Dans ce cas, le comportement des espèces vis-à-vis du niveau trophique est le suivant :

- lorsque l'espèce est éloignée de son optimum altitudinal, elle est présente sur un faible éventail de niveaux trophiques. Sa présence est localisée sur les milieux de niveau trophique optimal ;
- lorsque l'espèce est proche de son optimum altitudinal, elle est présente sur un vaste éventail de niveaux trophiques. Elle peut être située sur des milieux défavorables du point de vue nutritionnel (figure 73).

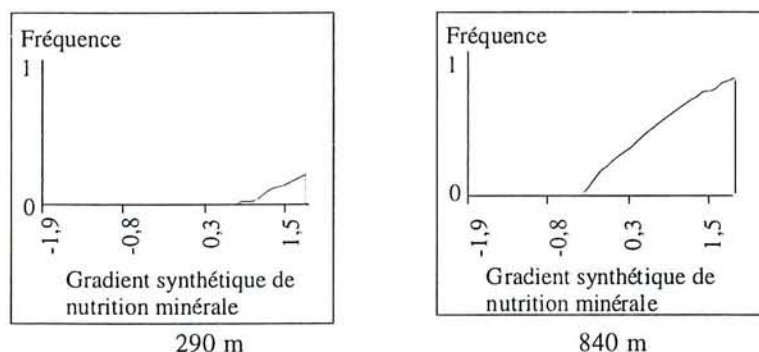


Figure 73 : Distribution de *Geranium robertianum* vis-à-vis d'un gradient synthétique de richesse minérale pour deux altitudes. L'optimum altitudinal de cette espèce est situé entre 800 et 1000 m.

• Le second cas est celui où il y a un effet d'interaction entre le niveau trophique et l'altitude sur la fréquence des espèces. La fréquence d'une espèce à une altitude et pour un niveau trophique donné ne peut pas être prédite par son comportement vis-à-vis de l'altitude et son comportement vis-à-vis de la richesse minérale. Trois types d'interaction ont été observés.

1 - L'amplitude écologique des espèces vis-à-vis de la richesse minérale diminue lorsque l'on s'approche de l'optimum altitudinal. C'est le cas de *Melica uniflora* et à un degré moindre de *Calluna vulgaris* (figure 74).

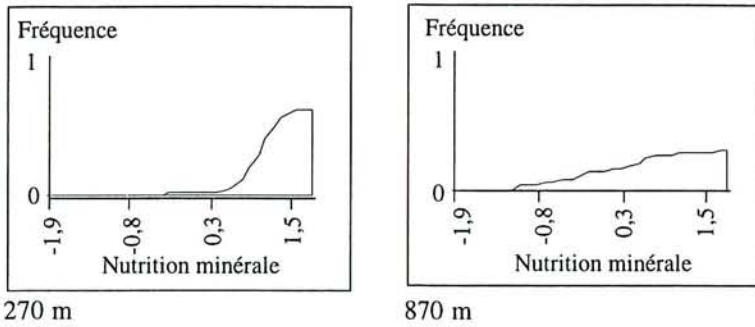


Figure 74 : Distribution de *Melica uniflora* vis-à-vis d'un gradient synthétique de richesse minérale à différentes altitudes. L'amplitude écologique de cette espèce pour les ressources minérales du sol diminue à proximité de son optimum pour l'altitude (l'axe x correspond au gradient synthétique de richesse minérale).

2 - L'optimum écologique des espèces vis-à-vis des ressources minérales varie avec l'altitude (figure 75). Ce cas correspond au phénomène de compensation de facteurs.

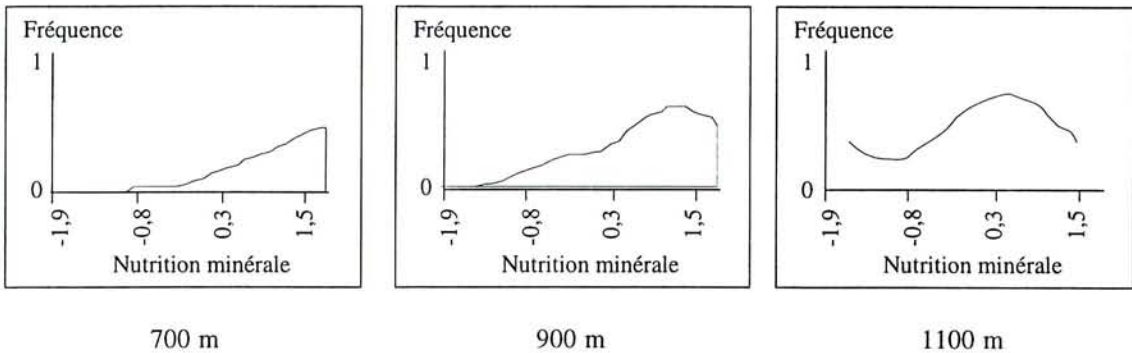


Figure 75 : Distribution de *Milium effusum* vis-à-vis d'un gradient synthétique de richesse minérale à différentes altitudes. La zone de fréquence maximale vis-à-vis des ressources minérales du sol varie avec l'altitude (x correspond au gradient synthétique de richesse minérale, y correspond à la fréquence de l'espèce ; y varie de 0 à 1).

Sept espèces sont concernées par ce phénomène, il s'agit d'*Acer pseudoplatanus* (arbuste+plantule), *Melampyrum pratense*, *Milium effusum*, *Oxalis acetosella*, *Paris quadrifolia*, *Polygonatum verticillatum*, et *Polytrichum formosum*. Étonnamment, la fréquence maximale de toutes ces espèces, qu'elles soient acidiphiles ou neutrophiles, se décale vers les milieux acides lorsqu'on s'élève en altitude. L'augmentation de pluviométrie et la baisse des températures semblent "compenser" des ressources minérales moins abondantes. Ce phénomène peut être dû à un effet direct de ces deux facteurs et/ou à des phénomènes indirects de compétition.

D'autre part, pour *Milium effusum*, ce décalage de l'optimum vers les milieux acides est comparable à celui observé par LE TACON ET TIMBAL (1972) entre les régions du nord-Est (optimum sur les milieux riches) et du nord-ouest de la France (optimum sur les milieux acides). Le principal facteur commun entre une altitude élevée dans le nord-est et le nord-ouest est la régularité des précipitations et donc l'absence de période de relative sécheresse. La période de sécheresse estivale pourrait être la cause d'une augmentation de l'aluminium dans les solutions du sol. Ceci pourrait expliquer la faible fréquence du Millet dans les milieux mésotrophes du nord-est à basse altitude.

3 - Le dernier cas de figure recensé correspond à une variation "locale" de fréquence, d'amplitude et d'optimum écologique des espèces. Le cas du chêne sessile au stade arboré est illustratif (figure 76).

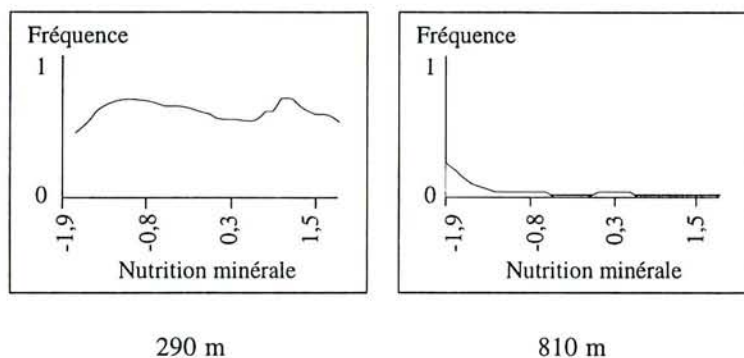


Figure 76 : Distribution de *Quercus petraea* (arbre) vis-à-vis d'un gradient synthétique de richesse minérale à différentes altitudes. Le Chêne sessile a un optimum trophique marqué pour les milieux acides à altitude élevée (x correspond au gradient synthétique de richesse minérale, y correspond à la fréquence de l'espèce).

Aucune autre espèce n'a été rattachée à ce groupe du fait de la difficulté de distinguer les fluctuations dues aux hasards des optimums "locaux" réels. C'est pourquoi une meilleure connaissance de l'autécologie des espèces ou la répétition des mesures sont nécessaires avant de pouvoir rattacher des espèces à ce type de fonctionnement.

• En conclusion, l'analyse de la réponse des espèces aux deux descripteurs étudiés montre que la plupart des espèces analysées (plus de 60 %) réagissent à l'altitude et à un gradient synthétique de richesse minérale du sol. Pour toutes ces espèces, les profils écologiques vis-à-vis de la richesse minérale du sol sont différents suivant l'altitude considérée. Pour certaines d'entre elles, ces profils sont difficilement prédictibles à l'aide des profils unidimensionnels établis pour l'altitude et pour le gradient de ressources minérales. L'observation des diagrammes bidimensionnels semble, pour ces espèces, nécessaire.

D'autre part, les phénomènes d'interaction qui affectent plusieurs espèces sont multiples. Le phénomène de compensation de facteurs ne semble représenter qu'un type possible.

7.4.2. Répartition de l'optimum des espèces vis-à-vis de l'altitude et des ressources minérales du sol.

Le classement des espèces suivant leur comportement vis-à-vis des ressources minérales du sol et de l'altitude montre un fort déséquilibre. (tableau 17).

		Augmentation des ressources minérales →				Total
		Effet nul	Effet négatif	Effet positif puis négatif	Effet positif	
Augmentation d'altitude ↓	Ress. Min. Altitude					
	Effet nul	3	8	3	4	16
	Effet négatif	4	5	4	5	17
	Effet positif puis négatif	4	1	6	11	21
	Effet positif	2	0	8	11	21
	Total	13	14	21	31	79

Tableau 17 : Classement des espèces suivant leur comportement vis-à-vis des ressources minérales du sol et de l'altitude.

Lorsque l'augmentation d'un facteur a un effet négatif sur la fréquence d'une espèce, cette espèce a son optimum pour les valeurs faibles de ce facteur. Lorsque l'augmentation d'un facteur a un effet positif puis négatif sur la fréquence d'une espèce, cette espèce a son optimum pour les valeurs intermédiaires de ce facteur. Enfin, lorsque l'augmentation d'un facteur a un effet positif sur la fréquence d'une espèce, cette espèce a son optimum pour les valeurs fortes de ce facteur.

Les espèces acidiphiles, sensibles à l'altitude, ont presque toutes leur optimum écologique situé à basse altitude. La majeure partie des acidiphiles ou des neutrophiles analysées ont leur optimum à altitude moyenne ou élevée (un grand nombre d'espèces neutrophiles sont collinéennes, mais du fait de leur faible fréquence dans l'échantillon, elles n'ont pas été retenues parmi les espèces analysées).

La répartition hétérogène des optimums des espèces vis-à-vis des gradients de richesse minérale et d'altitude a des conséquences importantes sur le caractère indicateur de la flore. L'exemple théorique, du nombre d'espèces indicatrices de chaque groupe dans un milieu mésotrophe à différentes altitudes, permet d'illustrer ces conséquences :

A faible altitude :

- plusieurs espèces acidiphiles ont leur optimum altitudinal pour cette valeur d'altitude, elles sont donc fréquentes sur une large gamme de niveaux trophiques, certaines sont présentes sur les milieux mésotrophes ;
- plusieurs espèces neutrophiles ont leur optimum altitudinal pour cette valeur d'altitude, elles sont donc fréquentes sur une large gamme de niveaux trophiques, certaines sont présentes sur les milieux mésotrophes ;

Le milieu contient donc des espèces acidiclinales, quelques espèces acidiphiles et quelques espèces neutrophiles ; le niveau trophique indiqué est mésotrophe.

A altitude élevée :

- aucune espèce acidiphile n'a son optimum altitudinal pour cette valeur d'altitude. A cette altitude, les acidiphiles sont présentes uniquement sur les sols acides qui correspondent à leur optimum nutritionnel, aucune acidiphile n'est présente sur les milieux mésotrophes ;
- plusieurs espèces neutrophiles ont leur optimum altitudinal pour cette valeur d'altitude, elles sont donc fréquentes sur un large éventail de niveaux trophiques, certaines sont présentes sur les milieux mésotrophes (voir figure 73) ;

Le milieu contient donc des espèces acidiclinales, et quelques espèces neutrophiles ; le niveau trophique indiqué est mésotrophe à eutrophe.

En conséquence, pour des milieux équivalents du point de vue de leur composition minérale, la végétation est plus neutrophile à altitude élevée qu'à faible altitude.

Trois séries de résultats obtenus à partir de trois approches indépendantes et sur trois variables différentes étayent cette affirmation. La première approche est basée sur le calcul du nombre d'espèces dans différentes situations altitudinales et trophiques, la seconde repose sur l'étude des résultats de l'A.F.C. et la troisième sur l'analyse des résidus de l'estimation du pH de l'horizon A1 par un expert.

Calcul du nombre d'espèces de chaque groupe présentes dans différents milieux

Le nombre d'espèces dans chacun des groupes de ressources minérales (acidiphiles, acidiclinales, neutrophiles) a été évalué pour différents milieux et trois altitudes (400, 750 et 1100 m). Le nombre d'espèces indiqué est plus indicateur que réel pour deux raisons :

- Seules 81 espèces sur plus de 265 sont prises en compte. Elles représentent cependant environ 85 % du total des occurrences de l'échantillon de 473 relevés. Les valeurs indiquées seront donc inférieures d'environ 15 % par rapport à la réalité.
- Le nombre d'espèces d'un groupe a été calculé en sommant la probabilité d'occurrence des espèces de ce groupe vis-à-vis de l'altitude et des ressources minérales du sol. Or pour être exact, le lissage aurait dû être réalisé sur le nombre d'espèces du groupe et non sur chaque espèce individuelle. La méthode utilisée introduit par rapport à la méthode optimale une incertitude liée à l'utilisation des probabilités de présence plutôt que des occurrences réelles des espèces. Cependant il n'y a aucune raison pour que cette méthode introduise un biais dans les résultats.

L'évaluation du nombre d'espèces est mentionnée dans le tableau 18.

Milieu hyperoligotrophe (humus type : dysmoder)							
Alt.\Groupe	Acidiph.(nb)	Acidicl.(nb)	Neut.(nb)	Alt.\Groupe	Acidiph.(%)	Acidicl.(%)	Neut.(%)
409	6	2,2	0,2	409	7 1	26	2
754	6,2	3,8	0,6	754	58	36	6
1100	3,2	4	0,9	1100	4 0	49	11
Milieu oligotrophe (humus type : mull moder)							
Alt.\Groupe	Acidiph.(nb)	Acidicl.(nb)	Neut.(nb)	Alt.\Groupe	Acidiph.(%)	Acidicl.(%)	Neut.(%)
409	3,4	4	1	409	4 0	48	12
754	3,2	5,5	1,4	754	32	54	14
1100	2,4	7,5	1,9	1100	2 0	64	16
Milieu mésotrophe (humus type : mull mésotrophe)							
Alt.\Groupe	Acidiph.(nb)	Acidicl.(nb)	Neut.(nb)	Alt.\Groupe	Acidiph.(%)	Acidicl.(%)	Neut.(%)
409	1,3	3,9	3,3	409	1 5	46	39
754	0,6	6,1	5,5	754	5	50	45
1100	0,2	8,4	5,9	1100	1	58	40
Milieu eutrophe (humus type : mull eutrophe)							
Alt.\Groupe	Acidiph.(nb)	Acidicl.(nb)	Neut.(nb)	Alt.\Groupe	Acidiph.(%)	Acidicl.(%)	Neut.(%)
409	0,4	3	8,2	409	3	26	70
754	0,3	5,5	10,7	754	2	33	65
1100	0,2	5,3	11,3	1100	1	32	67

Tableau 18: Évaluation du nombre d'espèces de chaque groupe pour trois altitudes et 4 valeurs du gradient synthétique de richesse minérale (les valeurs du gradient de ressources minérales n'ayant pas de signification par elles-mêmes, ce sont les types d'humus les plus fréquemment rencontrés pour celles-ci qui ont été indiqués). La proportion d'espèces de chaque groupe dans chaque milieu est mentionnée dans la partie droite du tableau.

Les résultats sont sans ambiguïté : la proportion d'espèces acidiphiles est nettement moindre pour les milieux globalement acides à altitude élevée qu'à faible altitude. Inversement, la proportion d'acidiclinales et de neutrophiles est plus importante.

Analyse des résultats de l'A.F.C.

L'axe 1 de l'A.F.C. (voir figure 52) réalisé sur les 306 relevés de l'échantillon est fortement corrélé au S/T de l'horizon A1 (R^2 ajusté = 0,59). Les résidus de la régression : Coordonnée d'un relevé sur le F1 = f(S/T du relevé) sont corrélés de façon hautement significative à l'altitude. Il en résulte que si l'estimation du S/T peut être réalisée avec la végétation uniquement, cette estimation sera plus précise si l'on tient compte de l'altitude. L'équation de la régression multiple est la suivante :

$$S/T = (0,341 * \text{coord. F1}) + (-0,000227 * \text{altitude}) + 0,544.$$

L'effet des deux variables est hautement significatif.

Il résulte de cette équation que pour un S/T égal à X prédit à 400 et à 1100 m., le S/T réel sera effectivement égal à X à 400 m et égal à X(1-16/100) à 1100 m.

Analyse de la prédiction du pH de l'horizon A1 à l'aide de la végétation par un expert

Le pH eau de l'horizon A1 a été estimé à l'aide du caractère bio-indicateur de la végétation par un expert (voir chapitre 10). Les prédictions sont réalisées à partir de la végétation seule, sans indication de la valeur de variables de milieu. La différence entre le pH réel et le pH estimé par l'expert est corrélée à l'altitude de façon significative au seuil de 10 %. L'estimation du pH eau est surévaluée pour les altitudes élevées. Pour un même pH X évalué à 400 et 1100 m, le pH réel est égal à X à 400 m et à X - 0,3 à 1100 m. L'expert est, pour les mêmes caractéristiques minérales du sol, trompé par le caractère plus neutrophile de la végétation à altitude élevée qu'à altitude faible.

7.4.3. Influence des autres facteurs sur la fréquence des espèces

L'examen attentif des diagrammes de fréquence montre des effets qui ne sont pas imputables aux descripteurs étudiés. L'analyse de quelques espèces de la strate arborée illustre la combinaison des paramètres qui influent sur l'écologie des essences. Ces espèces sont choisies parce que leur écologie est mieux connue que celle des herbacées d'une part et parce que l'étude de l'influence mutuelle des espèces les unes sur les autres est plus simple du fait du faible nombre d'espèces concernées (une dizaine pour la strate arborée). Les quatre espèces étudiées sont le Chêne sessile, le Hêtre, le Sapin et l'Érable. Ces quatre essences sont les plus fréquentes dans l'échantillon (si l'on exclut l'Épicéa très utilisé comme essence de reboisement). La distribution des fréquences de ces quatre espèces est indiquée dans la figure 77.

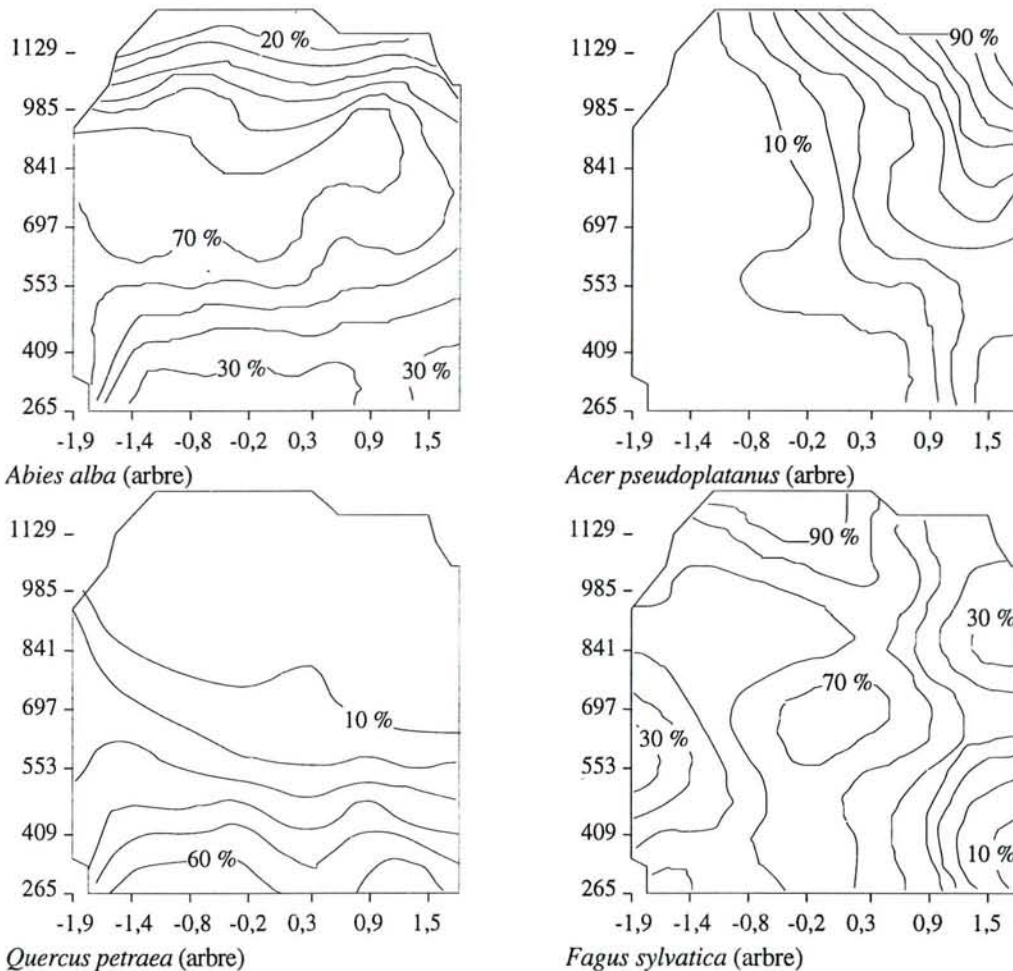


Figure 77 : Fréquence de quatre essences au stade arboré en fonction d'un gradient synthétique de richesse minérale du sol et de l'altitude.

Deux espèces sont très sensibles à l'une ou l'autre des variables analysées : le chêne sessile est localisé à basse altitude ; l'Érable sycomore a un préférendum écologique marqué pour les sols à bonnes ressources minérales. Du point de vue autécologique, le Sapin et le Hêtre ont tendance à être localisés dans les milieux médians vis-à-vis de l'altitude pour le Sapin, vis-à-vis des ressources minérales du sol pour le Hêtre.

Deux facteurs non abiotiques viennent modifier les fréquences de ces quatre essences. Il s'agit du facteur anthropique et de la compétition entre espèces.

L'homme, par sa sylviculture, a modifié la fréquence du Sapin principalement aux altitudes faibles (à proximité des villages) et à altitude élevée (à proximité des pâturages d'altitude). Il est donc tout à fait probable que la fréquence du Sapin est naturellement plus importante aux deux extrêmes altitudinaux (RAMEAU *et al.*, 1994).

La compétition entre essences constitue le second facteur qui influence de façon visible la fréquence des espèces. Pour la presque totalité des combinaisons écologiques, deux essences dominent les peuplements. Il s'agit du Hêtre et du Chêne à basse altitude, et du Hêtre et du Sapin à altitude plus élevée (après 500 m environ). A partir de ce canevas, l'augmentation de fréquence des autres essences se traduit par une diminution de l'une ou l'autre des essences principales.

L'examen des variations de fréquence du Hêtre est significatif à cet égard. Ainsi, il est possible de trouver une explication logique aux fréquences faibles de cette essence.

Le creux à 30 % de fréquence dans les milieux riches situés à altitude forte est du au fort pouvoir concurrentiel de l'Érable à cette altitude et pour ce niveau trophique.

Le creux à 10 % dans les milieux riches collinéens est provoqué par la forte concurrence du Charme en partie favorisé par l'homme. Il est clair que la baisse de fréquence à cette altitude n'est pas autécologique mais bien due à la concurrence car avec la disparition du Charme au delà de 600 m, le Hêtre a une fréquence élevée dans les milieux riches.

Au pôle acide, le creux de fréquence à 30 % du Hêtre est explicable par la triple concurrence à cette altitude du Sapin, du Chêne sessile et du Pin sylvestre. Inversement le pouvoir concurrentiel limité du Hêtre pour les milieux très acides favorise le développement du Chêne à des altitudes qu'il n'atteint nulle part ailleurs.

De même, les pics de fréquence du Hêtre sont imputables à une concurrence plus faible des autres essences. Ainsi sa fréquence (ainsi que celle de l'Érable) augmente fortement à altitude élevée du fait de la disparition du Sapin. Le pic à 70 % correspond également à des zones écologiques où l'influence des autres essences est modérée. Cette faible influence est provoquée par des milieux trop acides pour l'Érable, trop riches pour le Pin sylvestre, trop élevé en altitude pour le Chêne et peut-être pas assez élevé pour le Sapin (qui à cette altitude a probablement été éliminé de façon drastique par les activités humaines).

En conclusion, il est probable que le Hêtre a sa fréquence maximale dans des milieux (altitude élevée et milieu assez acide) où il est peu à l'aise sur le plan écologique. Ce phénomène est imputable au faible pouvoir concurrentiel des autres espèces dans ce type de milieu.

Ce modèle n'est cependant pas transposable entièrement aux espèces herbacées. Pour ces espèces, l'intervention anthropique ne peut être qu'indirecte du fait de la modification de la canopée. D'autre part, les effets de la concurrence doivent être moins importants : un recouvrement important de la strate herbacée est en effet assez peu fréquent.

7.5. CONCLUSION

L'analyse de l'influence de l'altitude sur la distribution des espèces vis-à-vis des ressources minérales du sol met en évidence plusieurs points intéressants.

L'influence de l'altitude sur le comportement nutritionnel des espèces est très marquée : pour une espèce, la fréquence, l'amplitude et même l'optimum écologique vis-à-vis de la nutrition minérale peuvent évoluer fortement avec l'altitude. Trois facteurs principaux semblent à l'origine de ces variations. Il s'agit de l'augmentation naturelle de la fréquence des espèces lorsque l'on s'approche de leur optimum altitudinal, des effets d'interaction de facteurs et enfin des phénomènes liés à la concurrence entre espèces.

Ces variations des profils écologiques pour la richesse minérale avec l'altitude entraîne trois conséquences pratiques :

- L'élaboration des profils écologiques doit être réalisée selon un plan d'échantillonnage stratifié suivant la richesse minérale et l'altitude. L'absence de stratification selon l'altitude conduit à des profils écologiques biaisés.
- Le caractère indicateur des profils écologiques réalisés avec des relevés provenant d'un vaste éventail d'altitudes doit être utilisé avec prudence à une altitude donnée. En effet, le profil d'une espèce pour une altitude fixée est généralement différent du profil global. Cependant, les résultats montrent des variations de fréquences plutôt que d'optimums. Il en résulte que le caractère indicateur des espèces ne varie pas sur un large éventail d'altitudes.

- Enfin, il est possible d'imaginer une différenciation du caractère indicateur des espèces les plus sensibles avec l'altitude, notamment pour celles dont l'optimum vis-à-vis de la richesse minérale du sol est subordonnée à l'altitude.

Du point de vue fondamental, la variété des phénomènes d'interaction a pour conséquence de rendre ceux-ci difficilement modélisables (par la régression logistique par exemple) sans observation préalable des diagrammes bidimensionnels.

La répartition hétérogène des optimums des espèces vis-à-vis de l'altitude et des ressources minérales du sol constitue le second résultat intéressant de ce chapitre. **Pour des ressources minérales identiques, ce phénomène est à l'origine d'une végétation de plus en plus neutrophile au fur et à mesure que l'on s'élève en altitude.**

Ce chapitre confirme et illustre également l'importance déjà bien connue de la compétition entre espèces. La fréquence observée vis-à-vis du niveau trophique semble toujours être la résultante d'un équilibre entre les phénomènes autécologiques et les phénomènes de compétition. Le Hêtre qui a sa fréquence maximale dans une situation autécologique défavorable, est un bon exemple.

L'analyse des phénomènes d'interaction, dont ce chapitre illustre la complexité, mériterait, par ailleurs, d'être approfondie. L'influence de la concurrence sur les profils autécologiques vis-à-vis d'une variable environnementale nécessite également des études complémentaires. Enfin une étude plus fondamentale sur les problèmes de niche écologique à deux dimensions peut être réalisée. En effet, d'une part, l'écologie des espèces vis-à-vis des deux variables de milieu les plus importantes est définie et d'autre part les outils d'étude de la niche (les notions d'optimums et d'amplitude écologique) sont aisément extrapolable de une à deux dimensions.

8 INFLUENCE DE LA SITUATION GÉOGRAPHIQUE

8.1. INTRODUCTION

La représentation cartographique des données concernant la flore et la végétation est une préoccupation souvent importante des phytoécologues. Le plus souvent, ce sont des communautés végétales définies qui sont cartographiées.

La cartographie des espèces offre la possibilité d'étudier l'aire de répartition de chaque taxon (DUPONT, 1990) et d'établir la relation entre les caractères macroclimatiques ou géologiques et la distribution des espèces. La cartographie offre un intérêt certain en matière de politique patrimoniale. Elle permet également d'émettre des hypothèses sur la diversité génétique des espèces à travers les caractères de leur aire de répartition (aires continues, disjointes...)

Nous abordons également la distribution spatiale des données floristiques, mais notre objectif diffère de ceux généralement assignés à ce genre d'étude. Il s'agit ici d'**analyser l'influence de la situation géographique des relevés sur le profil écologique des espèces vis-à-vis de la richesse minérale du sol.**

L'analyse de l'effet régional nécessite la maîtrise des principaux facteurs du milieu influant sur la végétation. En effet, un lien entre des modalités d'un facteur important et une zone géographique pourrait conduire à attribuer à la région une influence qui n'est due qu'à une variable liée. Les études réalisées sur ce massif (PENEL, 1979 ; HUBERT, 1986 ; MORLOT, 1986 ; OBERTI, 1987 ; PIGUET, 1987...) ainsi que les résultats des analyses multivariées de ce travail indiquent qu'un seul descripteur, l'altitude, est réellement important dans le cadre fixé pour la validité des résultats (couvert fermé, absence de conditions hydromorphes). C'est pourquoi, ce descripteur est pris en compte dans toutes les analyses réalisées dans ce chapitre.

L'évaluation de l'influence du contexte géographique est réalisée en plusieurs étapes. Dans un premier temps, un effet global de la situation géographique sur la répartition des espèces est recherché une fois tenu compte de l'altitude et des ressources minérales du sol. Pour réaliser cette première étape, la probabilité de présence de chaque espèce est estimée pour chaque relevé à partir de l'altitude et du niveau trophique de celui-ci. La différence entre note réelle et probabilité de présence est ensuite calculée. Cette différence est positive si l'espèce est plus présente que prévu sur le site du relevé; elle est négative sinon.

La répartition spatiale des différences entre note réelle et probabilité de présence est utilisée pour distinguer les différences qui sont aléatoires ou locales de celles qui sont dues au contexte géographique. Un ensemble de différences presque toutes du même signe (par exemple, la note réelle est presque toujours supérieure à la note attendue) dans une même région est attribué à l'effet du contexte géographique. Dans ce cas on peut penser que les différences ne sont pas dues au hasard, mais à un facteur du milieu localisé dans cet espace géographique. Par contre, des fluctuations de signe différent dans une même région seront attribuées à des effets aléatoires ou locaux.

L'étape suivante consiste à regrouper les espèces qui réagissent de façon semblable et à réaliser des moyennes de différences entre note réelle et probabilité d'occurrence par groupe d'espèces afin de définir précisément les limites des régions individualisées.

L'interprétation des effets régionaux en terme d'effets de facteurs du milieu importants pour la plante est ensuite réalisée. Cette interprétation n'est pas indépendante de l'échelle de travail (BUREL *et al.*, 1992 ; REED *et al.*, 1993). L'échelle de distance entre les sites sondés est kilométrique dans une région d'étude qui s'étend sur tout le massif. Il semble donc exclu d'observer des phénomènes influant à des échelles inférieures telles que l'effet du peuplement ou celui du mésoclimat (BECKER, 1982). A l'échelle du massif Vosgien, il est probable que ce sont essentiellement des effets macroclimatiques qui seront mis en évidence.

La dernière étape du traitement est basée sur la réalisation de profils bidimensionnels (niveau trophique-altitude) pour chaque espèce et chacune des régions individualisées. Il est alors possible d'obtenir des profils monovariés de fréquence vis-à-vis du niveau trophique connaissant l'altitude et la région. L'effet propre de la situation régionale sur le comportement nutritionnel des espèces peut alors être évalué.

8.2. MATÉRIELS ET MÉTHODES

L'influence de la situation géographique est étudiée pour 82 espèces. Les critères de choix de ces espèces sont exposés au paragraphe 421.

306 relevés sont utilisés. Ce sont les mêmes que ceux utilisés dans les chapitres 5 et 8. La répartition spatiale de ces relevés est indiquée sur la carte 5.

Les relevés sont répartis de façon relativement homogène sur tout le massif, tant dans sa partie lorraine que dans sa partie alsacienne.

8.2.1. Sensibilité des espèces à l'influence de la situation géographique

Pour un relevé, la probabilité de présence d'une espèce est estimée à l'aide du diagramme de probabilité d'occurrence pour la richesse minérale du sol et l'altitude (voir le chapitre 7). La variable synthétique, définie au chapitre 5 constitue l'indicateur de nutrition minérale utilisé dans cette partie. Il prend en compte le S/T, le C/N et le type d'humus (voir le chapitre 5.3.3.3). Pratiquement, la probabilité de présence n'est pas estimée graphiquement, mais directement à partir des valeurs calculées. Les calculs sont réalisés pour 100 valeurs régulièrement réparties le long de chaque gradient écologique. 10000 (100*100) probabilités de présence sont donc estimées pour chaque espèce.

La différence entre la note réelle (0 ou 1) d'une espèce dans un relevé et sa valeur estimée est ensuite calculée puis représentée cartographiquement. (figure 78).

8.2.2. Délimitation des zones géographiques

Elle est réalisée en plusieurs étapes.

- Pour chaque espèce, l'observation de la carte des différences entre note réelle et probabilité de présence permet de localiser les zones où l'espèce est moins fréquente que prévu ainsi que celles où elle est plus fréquente que prévu ; Cette détermination est réalisée de façon visuelle (figure 79).

- Les espèces possédant un comportement semblable sont ensuite regroupées dans une même classe.

- En chaque site, une moyenne des différences de fréquence est ensuite réalisée pour toutes les espèces d'un même groupe. Ceci, afin d'éliminer les fluctuations des espèces prises de façon individuelle et de déterminer précisément les limites des régions.

8.2.3. Établissement des profils écologiques des espèces vis-à-vis du gradient de nutrition minérale pour chaque zone

L'influence de la situation géographique sur la fréquence des espèces vis-à-vis du gradient trophique est étudiée en tenant compte de l'effet de l'altitude : ce sont les diagrammes de distribution de fréquence suivant l'altitude et le niveau trophique qui sont analysés pour chaque région.

La fréquence des espèces est calculée par la méthode de la moyenne mobile bivariée. La méthodologie est la même que celle utilisée dans le chapitre 4. Une fonction de pondération gaussienne des relevés est utilisée. La taille de la fenêtre mobile correspond au 1/3 de l'intervalle entre le minimum et le maximum de chaque variable. D'autre part, les résultats ne sont présentés et analysés que pour les probabilités d'occurrence calculées avec au moins cinq relevés.

8.3. RÉSULTATS

8.3.1. Recherche des espèces sensibles

L'observation des différences entre fréquences prévues et fréquences observées montre des résultats généraux assez nets.

Trente et une espèces sont indifférentes aux variations de situation géographique. Il s'agit de :

Acer pseudoplatanus (arbre), *Adenostyles alliariae*, *Anemone nemorosa*, *Bazzania trilobata*, *Brachypodium sylvaticum*, *Cardamine heptaphylla*, *Deschampsia cespitosa*, *Deschampsia flexuosa*, *Dicranum scoparium*, *Fagus sylvatica* (arbre), *Galium odoratum*, *Galium saxatile*, *Glechoma hederacea*, *Impatiens noli-tangere*, *Leucobryum glaucum*, *Lonicera periclymenum*, *Lunaria rediviva*, *Luzula pilosa*, *Melampyrum pratense*, *Mercurialis perennis*, *Milium effusum*, *Pinus sylvestris* (arbuste+plantule), *Plagiomnium undulatum*, *Poa nemoralis*, *Polygonatum verticillatum*, *Prunus avium* (arbre), *Rumex arifolius*, *Stachys sylvatica*, *Teucrium scorodonia*, *Ulmus glabra* (arbre), *Vaccinium myrtillus*.

CARTE 5 : LOCALISATION DES RELEVÉS UTILISÉS POUR ÉVALUER L'EFFET DE LA SITUATION GÉOGRAPHIQUE SUR LE COMPORTEMENT NUTRITIONNEL DES ESPECES

ECHELLE : 1 / 750 000

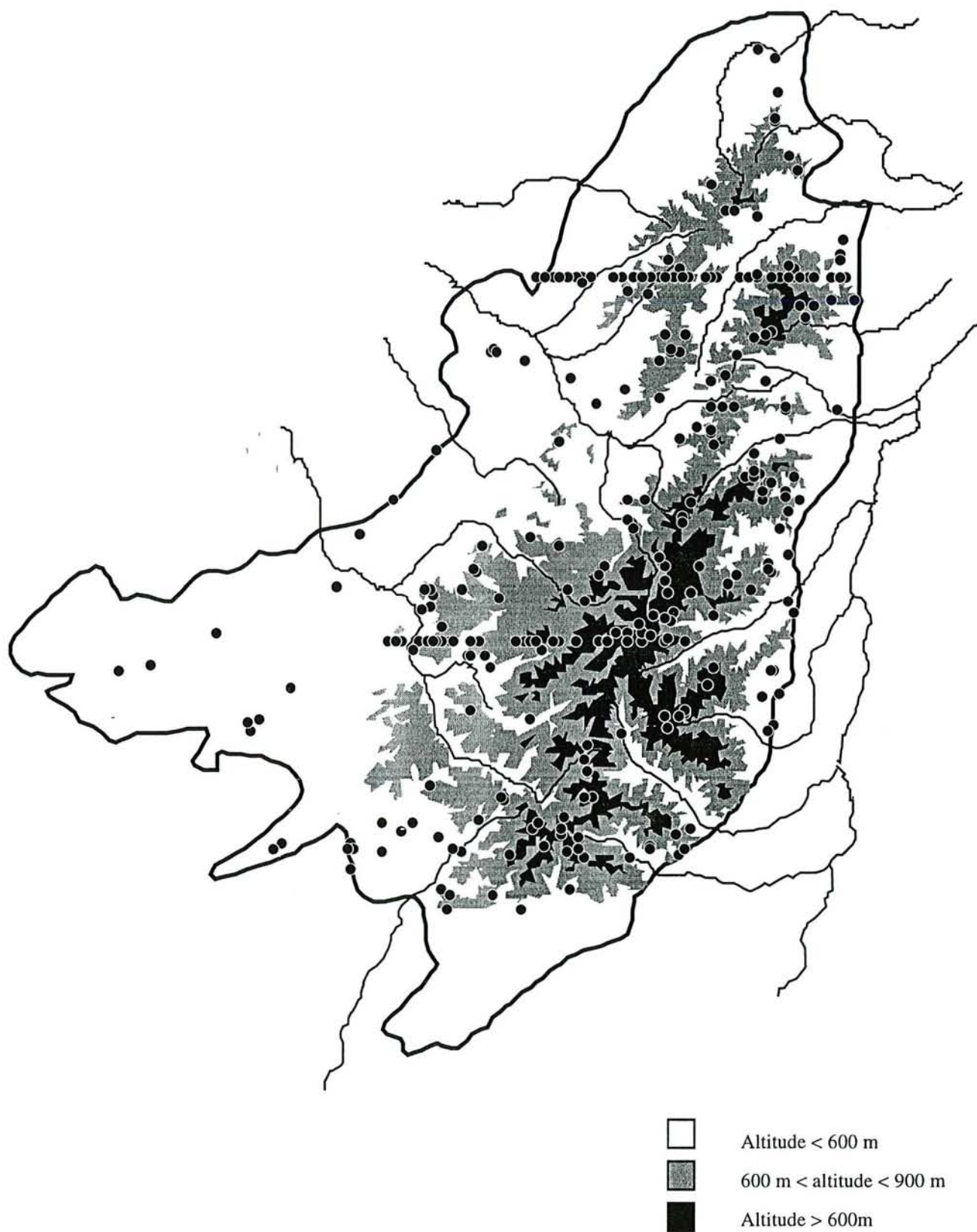


Figure 78 : Représentation des cinq étapes du calcul de la différence entre note réelle et probabilité de présence pour *Lamiastrum galeobdolon*. Illustration des différents cas de figure possibles sur 5 relevés représentatifs.

1ère étape : Représentation cartographique des occurrences et des absences de l'espèce (figure 78a)

2ème étape : Estimation de la probabilité de présence de l'espèce grâce au diagramme bidimensionnel (figure 78b)

3ème étape : Représentation cartographique des probabilités de présence de l'espèce (figure 78c)

4ème étape : Calcul de la différence entre note réelle et probabilité de présence

5ème étape : Représentation cartographique des différences (figure 78d)

Nota : pour chaque carte de la figure 78, la taille des points est proportionnelle aux valeurs de la variable observée.

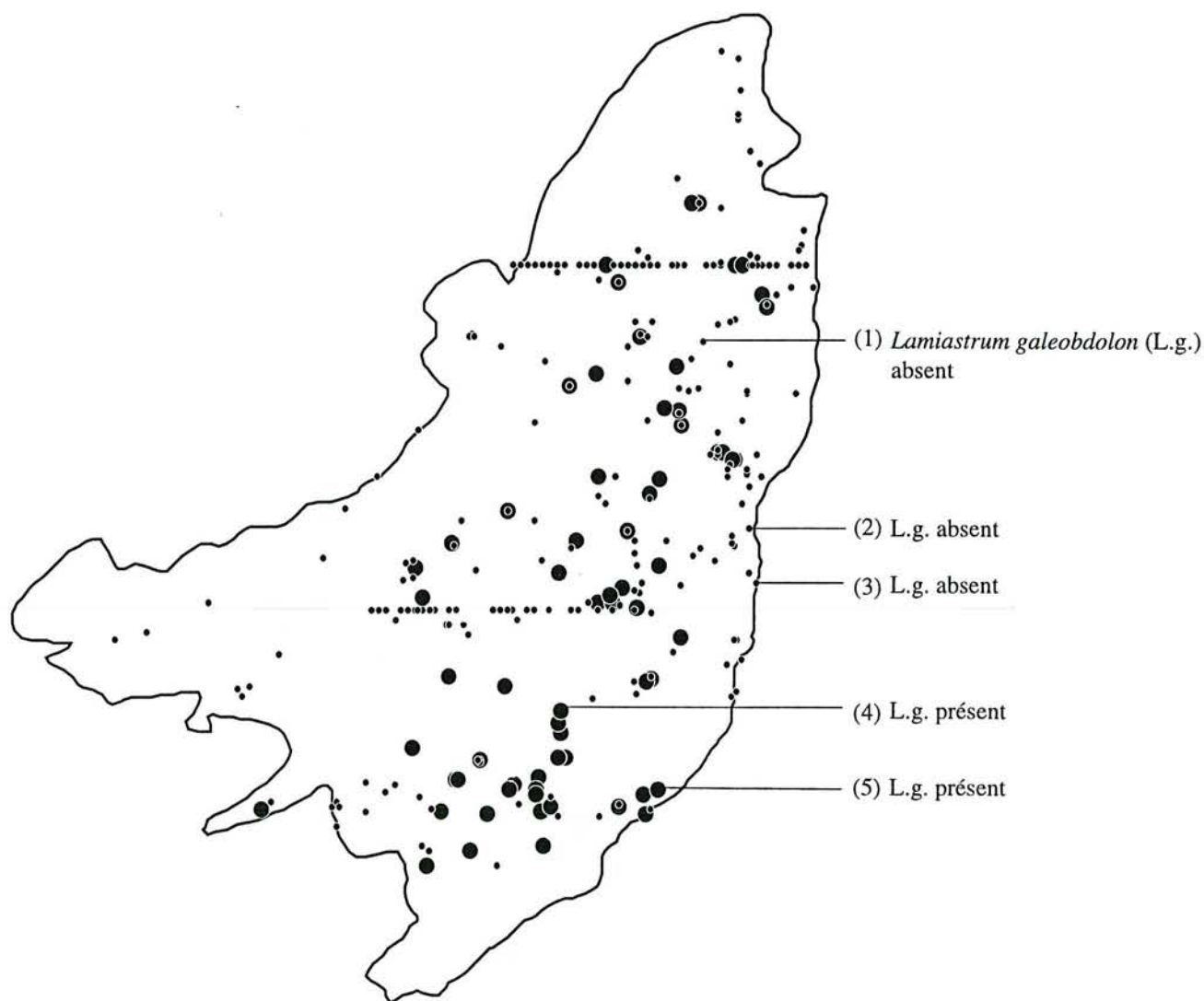


Figure 78a : Représentation cartographique des occurrences et des absences de *Lamiastrum galeobdolon* (1ère étape)

Figure 78b : Estimation de la probabilité de présence de *Lamiastrum galeobdolon* grâce au diagramme bidimensionnel (2ème étape)

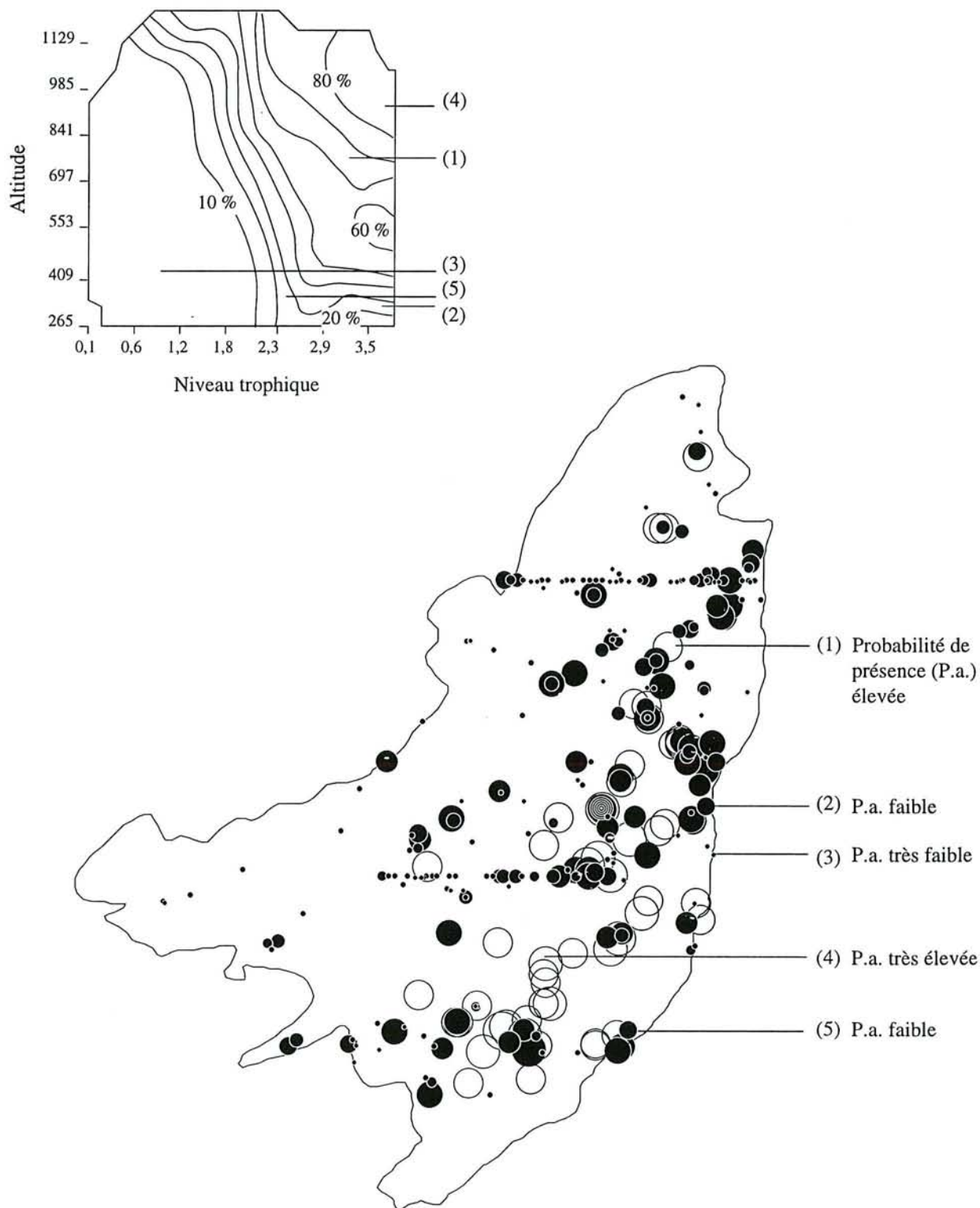


Figure 78c : Représentation cartographique des probabilités de présence de *Lamiastrum galeobdolon* (3ème étape)

Figure 78d : Représentation cartographique des différences entre notes réelles et valeurs prédites (probabilités de présence) (5ème étape)

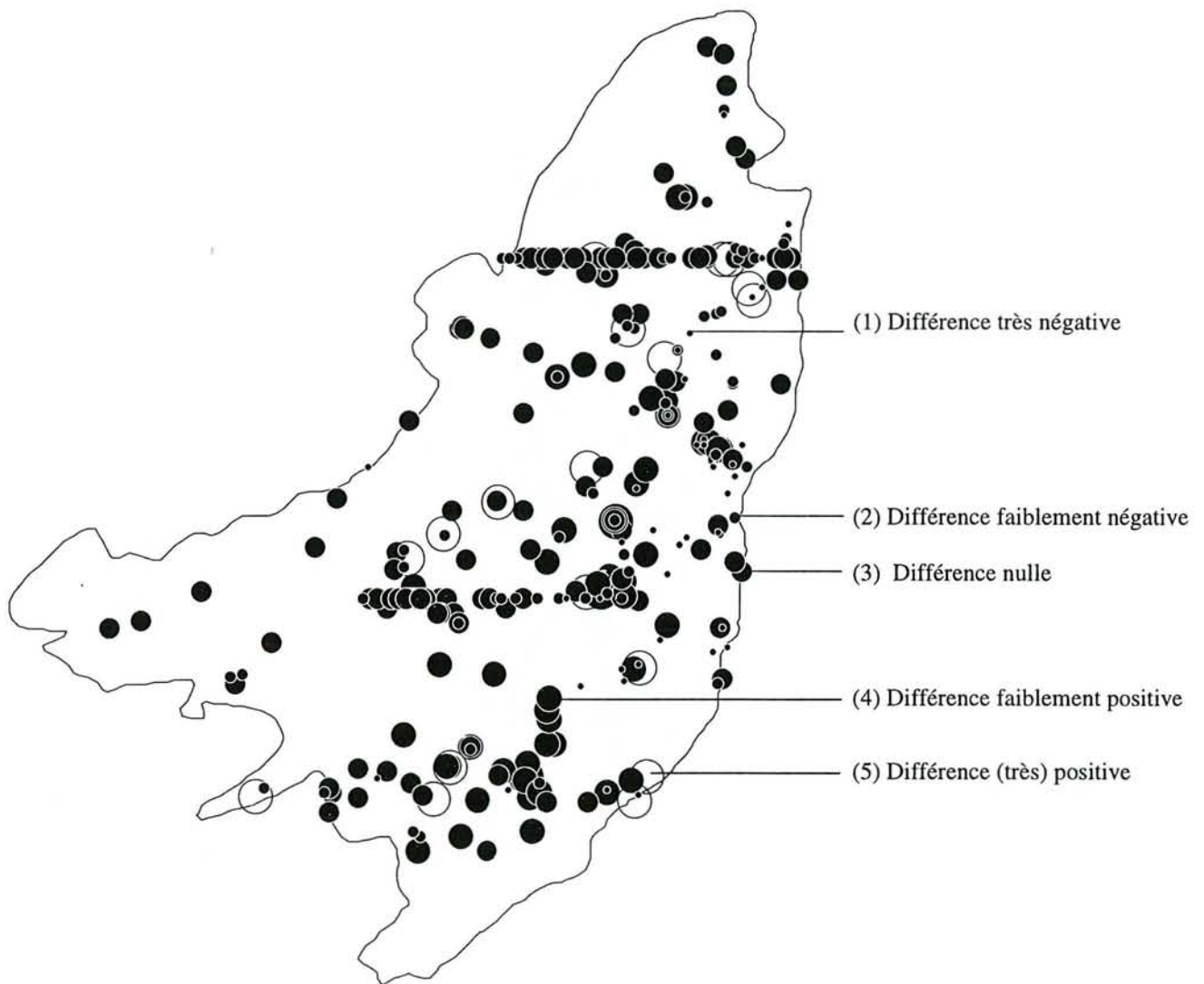


Figure 79 : Carte de la délimitation pour une espèce (*Lamiastrum galeobdolon*) des zones de différences de fréquence homogènes



Trente sept espèces sont moins représentées que prévu à l'est et/ou à l'ouest du massif et plus représentées au centre. Il s'agit de :

Abies alba (arbre), *Abies alba* (arbuste+plantule), *Acer pseudoplatanus* (arbuste+plantule), *Athyrium filix-femina*, *Atrichum undulatum*, *Calluna vulgaris*, *Carex sylvatica*, *Circaea lutetiana*, *Corylus avellana*, *Digitalis purpurea*, *Dryopteris carthusiana*, *Dryopteris dilatata*, *Dryopteris filix-mas*, *Epilobium montanum*, *Festuca altissima*, *Fraxinus excelsior* (arbuste+plantule), *Galeopsis tetrahit*, *Hedera helix*, *Ilex aquifolium*, *Lamium galeobdolon*, *Luzula luzuloides*, *Luzula sylvatica*, *Oxalis acetosella*, *Paris quadrifolia*, *Picea abies* (arbre), *Picea abies* (arbuste+plantule), *Polytrichum formosum*, *Prenanthes purpurea*, *Rhytidadelphus loreus*, *Rubus idaeus*, *Rubus species*, *Senecio fuchsii*, *Silene dioica*, *Solidago virgaurea*, *Sorbus aucuparia* (arbuste+plantule), *Stellaria nemorum*, *Viola sylvestris*.

Quatre espèces sont localisées de façon plus importante que prévu à l'ouest du massif et nettement moins à l'est. Il s'agit de : *Carex pilulifera*, *Euphorbia amygdaloides*, *Fagus sylvatica* (arbuste + plantule) et *Pteridium aquilinum*.

Quatre espèces sont localisées de façon plus importante que prévu à l'est du massif et moins à l'ouest. Il s'agit de *Geranium robertianum*, *Pinus sylvestris* (arbre), *Pleurozium schreberi* et *Urtica dioica*.

Le Chêne sessile (au stade arboré ou arbustif) est plus fréquent à la fois dans la partie occidentale et la partie orientale du massif. Il est moins répandu dans la partie centrale.

Enfin quatre espèces ne réagissent pas à un gradient ouest-est. Il s'agit de *Melica uniflora* moins présente dans le sud ouest du massif et de *Carpinus betulus*, *Eurynchium striatum*, et *Fraxinus excelsior* (arbre) qui sont plus fréquents que prévu dans la partie sud du massif.

8.3.2. Délimitation des régions biogéographiques

Les trois quart des espèces sensibles à la situation géographique suivent le même schéma : fréquence moindre à l'ouest et à l'est qu'au centre du massif. Par ailleurs huit autres espèces ont des comportements différents, mais sont sensibles aux mêmes régions géographiques.

Il semble logique de considérer que toutes ces espèces réagissent à un même gradient sous-jacent qui peut être considéré comme le plus important à l'échelle étudiée, une fois tenu compte de l'altitude et du niveau trophique du site.

Le calcul de la moyenne des différences, entre note réelle et probabilité de présence, des 37 espèces réagissant de la même façon à ce paramètre pour chaque point échantillonné doit permettre d'éliminer les fluctuations aléatoires propres à chaque espèce. Les relevés pour lesquels la fréquence générale d'apparition de ces espèces est plus faible que prévu ainsi que ceux pour lesquels la fréquence générale d'apparition est plus importante que prévu sont, de cette façon, mis en évidence.

L'observation de la répartition géographique de ces relevés doit permettre (ou non) de délimiter des régions biogéographiques.

La moyenne des différences de fréquence est réalisée pour les 37 espèces sensibles réagissant de la même façon aux variations de localisation géographique. Les résultats sont représentés sur la carte 6. Sur cette carte la taille des points est proportionnelle à la différence de fréquence. Quatre classes sont représentées (tableau 19) :

Classe	Fréquence moyenne réelle des 37 espèces	Fréquence moyenne prévue des 37 espèces	Différence moyenne
●	faible	forte	>10%
●	faible	forte	<10%
●	forte	faible	<10%
●	forte	faible	>10%

Tableau 19 : Visualisation des symboles utilisés pour mettre en évidence des effets régionaux

La répartition spatiale des points permet d'individualiser trois régions : une zone occidentale où les espèces sensibles sont moins fréquentes que prévu, une région centrale dans laquelle les espèces sont plus fréquentes que prévu et une région orientale où les espèces sensibles sont moins fréquentes que prévu.

L'individualisation de chaque zone est remarquable. Chacune d'elle est en effet homogène et très différente de la région adjacente. Cette homogénéité indique que le(s) facteur(s) à l'origine des

variations géographiques de fréquence sont suffisamment importants pour gommer l'effet de facteurs influant (tel que le mésoclimat) à plus grande échelle.

8.3.3. Variations de fréquence des espèces dans chaque région

L'effet des régions sur la différence (réelle-estimée) de fréquence des espèces sensibles au gradient ouest-est a été testé par une analyse de variance. Les résultats relatifs au groupe le plus important sont présentés dans le tableau 20. Les résultats relatifs aux trois autres groupes sont associés dans le tableau 21. Les différences sont hautement significatives pour la plupart des espèces.

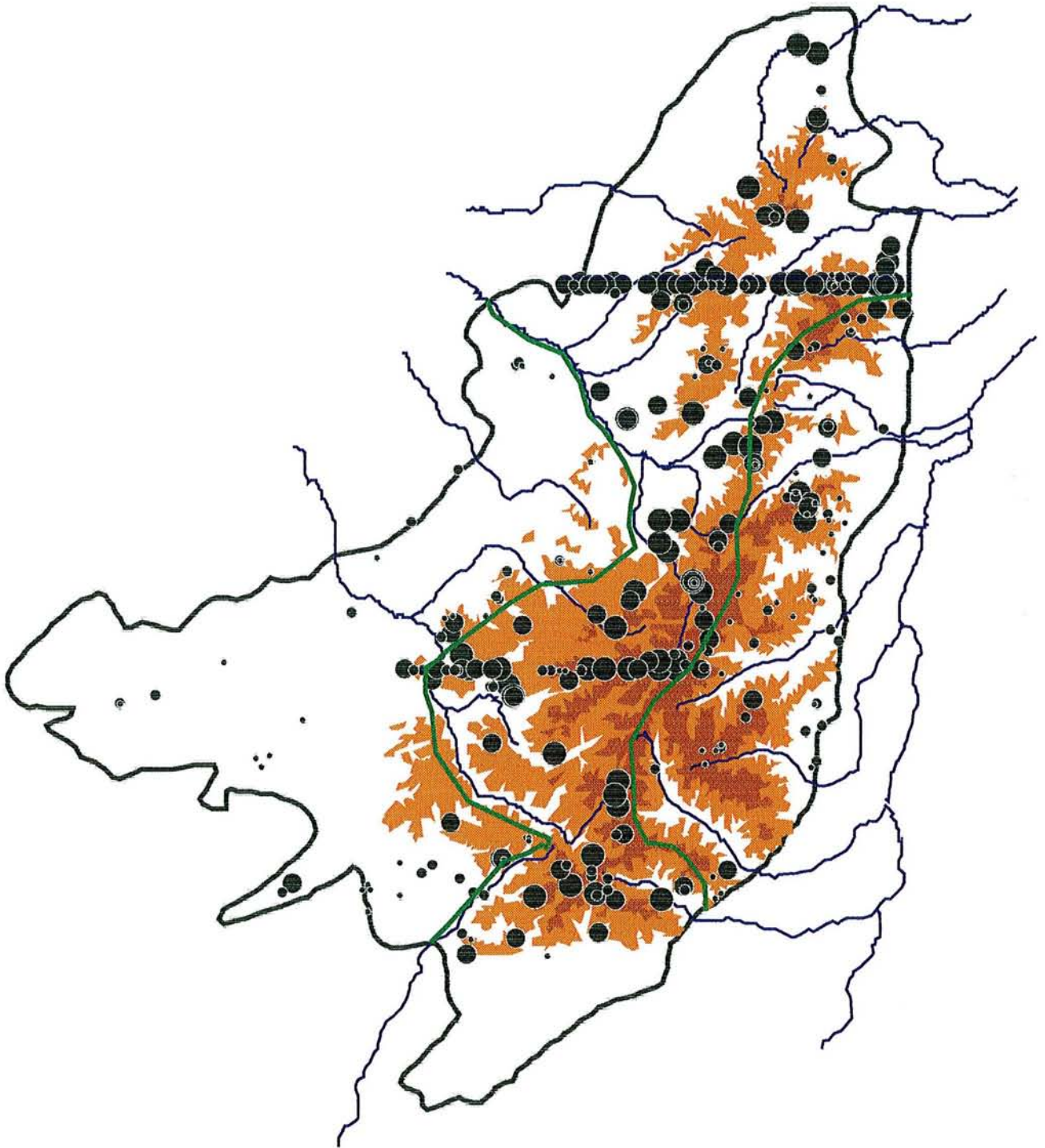
La même analyse réalisée sur les espèces classées comme indifférentes ne montre pas de résultats significatifs au seuil de 1 %.

	Espèce	Région ouest	Région centre	Région Est	Signification
Fréquence faible dans la zone ouest	<i>Abies alba</i> (arbre)	-30	9	0	0,0001
	<i>Festuca altissima</i>	-21	6	1	0,0001
	<i>Senecio fuchsii</i>	-16	5	0	0,0015
	<i>Picea abies</i> (arbre)	-13	4	0	0,03
	<i>Digitalis purpurea</i>	-11	3	-1	0,03
	<i>Dryopteris filix-mas</i>	-12	7	-4	0,0023
	<i>Rhytidadelphus loreus</i>	-14	7	-7	0,0001
	<i>Luzula sylvatica</i>	-15	7	-8	0,0001
	<i>Rubus idaeus</i>	-15	8	-8	0,0001
	<i>Circaea lutetiana</i>	-3	1	0	0,19
	<i>Calluna vulgaris</i>	-3	2	0	0,3
	<i>Polytrichum formosum</i>	-14	8	-8	0,0002
	<i>Dryopteris dilatata</i>	-18	9	-11	0,0001
	<i>Acer pseudoplatanus</i> (régénération)	-15	8	-10	0,0001
Fréquence forte dans la zone centrale	<i>Silene dioica</i>	-4	3	-3	0,09
	<i>Prenanthes purpurea</i>	-11	6	-8	0,009
	<i>Galeopsis tetrahit</i>	-7	6	-6	0,01
	<i>Stellaria nemorum</i>	-3	3	-4	0,06
	<i>Viola sylvestris</i>	-6	6	-7	0,0006
	<i>Abies alba</i> (régénération)	-13	9	-12	0,0001
	<i>Picea abies</i> (régénération)	-12	7	-12	0,0002
	<i>Ilex aquifolium</i>	-3	3	-6	0,1
	<i>Carex sylvatica</i>	-4	4	-7	0,0005
	<i>Epilobium montanum</i>	-2	4	-6	0,0005
	<i>Solidago virgaurea</i>	-2	4	-6	0,02
	<i>Oxalis acetosella</i>	-15	11	-15	0,0001
	<i>Dryopteris carthusiana</i>	-9	7	-11	0,0006
Fréquence faible dans la zone est	<i>Paris quadrifolia</i>	2	2	-5	0,05
	<i>Sorbus aucuparia</i> (régénération)	-10	7	-14	0,0001
	<i>Atrichum undulatum</i>	1	3	-7	0,03
	<i>Athyrium filix-femina</i>	-11	10	-16	0,0001
	<i>Hedera helix</i>	-2	5	-10	0,0009
	<i>Corylus avellana</i>	-1	4	-10	0,0013
	<i>Fraxinus excelsior</i> (régénération)	1	4	-9	0,0024
	<i>Rubus sp</i>	-14	12	-21	0,0001
	<i>Luzula luzuloides</i>	-1	6	-14	0,004
	<i>Lamiastrum galeobdolon</i>	3	6	-15	0,0001

Tableau 20 : Différence moyenne (en %) entre fréquence réelle et fréquence attendue du groupe d'espèces moins répandues que prévu à l'ouest et/ou à l'est du massif vosgien. Les différences de fréquence sont fournies pour chacune des 3 régions individualisées par l'analyse cartographique. Le seuil de signification de l'analyse de variance testant la validité des différences de fréquences est indiqué dans la colonne de droite.

CARTE 6 : LOCALISATION DES RÉGIONS BIOGÉOGRAPHIQUES

ECHELLE : 1 / 750 000



- Fréquence des espèces sensibles beaucoup moins importante que prévu
- Fréquence des espèces sensibles moins importante que prévu
- Fréquence des espèces sensibles plus importante que prévu
- Fréquence des espèces sensibles beaucoup plus importante que prévu

- Altitude < 600 m
- 600 m < altitude < 900 m
- Altitude > 600m

	Espèce	Région ouest	Région centre	Région Est	Signification
Espèces plus fréquentes à l'ouest du massif	<i>Carex pilulifera</i>	9	-2	-2	0,01
	<i>Euphorbia amygdaloides</i>	3	2	-7	0,002
	<i>Fagus sylvatica</i> (régénération)	9	5	-2	0,0001
	<i>Pteridium aquilinum</i>	3	1	-9	0,07
Espèces plus fréquentes à l'est du massif	<i>Geranium robertianum</i>	-3	0	6	0,07
	<i>Pinus sylvestris</i> (arbre)	-4	-2	10	0,002
	<i>Pleurozium schreberi</i>	-5	-1	7	0,0004
	<i>Urtica dioica</i>	-2	0	4	0,18
Esp. moins fréq. au centre du mass.	<i>Quercus petraea</i> (arbre)	17	-7	7	0,0001
	<i>Quercus petraea</i> (régénération)	8	-5	6	0,002

Tableau 21 : Différence moyenne (en %) entre fréquence réelle et fréquence attendue des autres groupes d'espèces sensibles à la situation géographique. Les différences de fréquence sont fournies pour chacune des 3 régions individualisées par l'analyse cartographique. Le seuil de signification de l'analyse de variance testant la validité des différences de fréquences est indiqué dans la colonne de droite.

8.3.4. Influence de la situation géographique sur la fréquence des espèces vis-à-vis du gradient trophique.

L'influence de la situation géographique sur le comportement nutritionnel des espèces est analysée en tenant compte de l'effet de l'altitude : ce sont les diagrammes de distribution de fréquences suivant l'altitude et le niveau trophique qui sont analysés pour chaque région.

Cependant, du fait des caractéristiques trophiques et altitudinales de la région occidentale, seules les altitudes inférieures à 700 m et les niveaux trophiques faibles et moyens ont pu être analysés dans cette région.

D'autre part, seules les espèces présentant des différences de fréquence significatives au seuil de 1 % entre les régions sont analysées. Ce choix limité a été décidé du fait de la lourdeur de la procédure.

Le faible nombre de relevés pour chaque ensemble régional -57, 175, 74- (respectivement dans les régions occidentale, centrale et orientale) est à l'origine de fortes fluctuations de fréquences. Ces fluctuations ont rendu l'interprétation visuelle des diagrammes à la fois difficile et incertaine. C'est pourquoi, seules les tendances générales marquées, ont été interprétées comme des effets régionaux.

L'analyse des résultats indique trois grands types de comportements suivant les régions :

- le cas où les profils écologiques des espèces sont semblables à une différence de fréquence près, ceci de façon constante quelle que soit l'altitude ;
- le cas où les profils écologiques des espèces sont semblables à une différence de fréquence près. Cependant, ici, les différences de fréquence sont plus ou moins marquées suivant l'altitude prise en compte ;
- le cas où les profils écologiques vis-à-vis du niveau trophique diffèrent.

Quelques espèces ont, en outre, un comportement difficile à interpréter et n'ont de ce fait pas été classées. Il s'agit de *Picea abies* (régénération), *Pteridium aquilinum*, *Rhytidiadelphus loreus* et *Rubus sp.*.

8.3.4.1. Effet régional constant

La région modifie la fréquence des espèces concernées de façon égale quels que soient le niveau trophique et l'altitude pris en compte.

La plupart des espèces sont situées dans ce groupe. Il s'agit de : *Abies alba* (arbre et régénération), *Acer pseudoplatanus* (régénération) (figure 80), *Dryopteris carthusiana*, *Dryopteris dilatata*, *Dryopteris filix-mas*, *Fagus sylvatica* (régénération), *Lamiastrum galeobdolon*, *Luzula luzuloides*, *Luzula sylvatica*, *Polytrichum formosum*, *Prenanthes purpurea*, *Quercus petraea* (régénération).

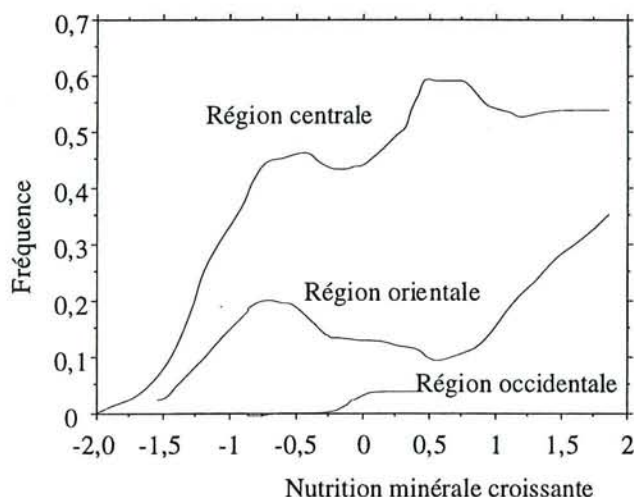


Figure 80: Profils écologiques d'*Acer pseudoplatanus* (régénération) vis-à-vis de la richesse minérale du sol pour chaque région biogéographique. L'altitude est égale à 360 m. La variation de fréquence entre les régions est considérée comme significative. Les variations de comportement nutritionnel ne sont pas considérées comme significatives.

Le cas extrême de cette diminution de fréquence correspond à l'absence de l'espèce dans une région. Deux possibilités peuvent se présenter :

- l'espèce est absente pour des raisons autécologiques : les milieux où elle se développe ne sont pas présents dans la région étudiée ;
- l'espèce est absente pour des raisons chorologiques : les milieux où elle se développe sont présents, mais l'espèce est absente.

Carex sylvatica, *Epilobium montanum*, *Euphorbia amygdaloides*, *Fraxinus excelsior* (régénération) et *Viola sylvestris* sont absentes ou presque dans la partie occidentale du massif. Des raisons autécologiques (les milieux riches chimiquement sont rares dans cette région) suffisent à expliquer l'absence de ces espèces exigeantes du point de vue de leur alimentation minérale.

Par contre, *Senecio fuchsii* et *Pleurozium schreberi*, (figure 81) sont également quasi absents dans la région occidentale. Pour ces espèces, seules des raisons d'ordre chorologique permettent d'expliquer cette absence.

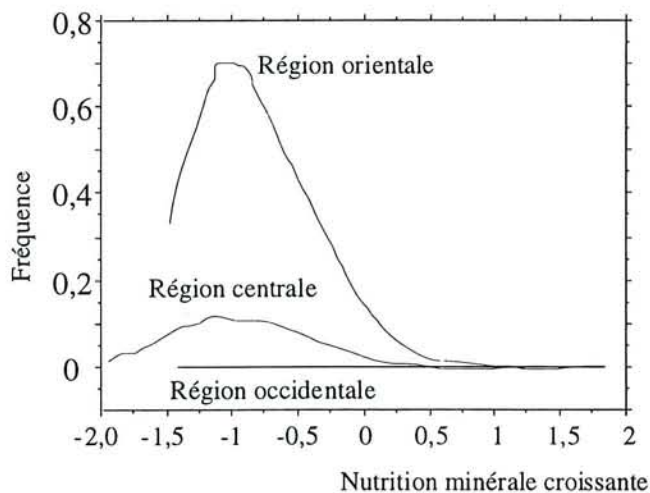


Figure 81 : Profils écologiques de *Pleurozium schreberi* vis-à-vis de la richesse minérale du sol pour chaque région biogéographique. L'altitude est égale à 400 m.

8.3.4.2. Effet régional variable suivant l'altitude.

Cet effet n'est perceptible que dans la comparaison entre la région centrale et la région orientale du massif. Les variations d'altitude sont trop faibles dans la partie occidentale pour pouvoir l'observer. En effet, pour cette région occidentale, les altitudes ne dépassent guère 700 m.

Pour les espèces de ce groupe, l'effet de la région se fait sentir de façon différente suivant l'altitude du relevé. Mais pour une même altitude l'effet régional est constant quelle que soient les ressources minérales du sol.

Deux sous-groupes peuvent être individualisés :

- les espèces pour lesquelles l'effet négatif de la région orientale est important à faible altitude et moins important à altitude forte. Il s'agit d'*Athyrium filix-femina* (figure 82), *Oxalis acetosella*, *Rubus idaeus*, *Sorbus aucuparia* (régénération) ;
- les espèces pour lesquelles l'effet négatif de la région orientale est faible à basse altitude et important à altitude élevée. C'est le cas pour *Corylus avellana* et *Hedera helix*.

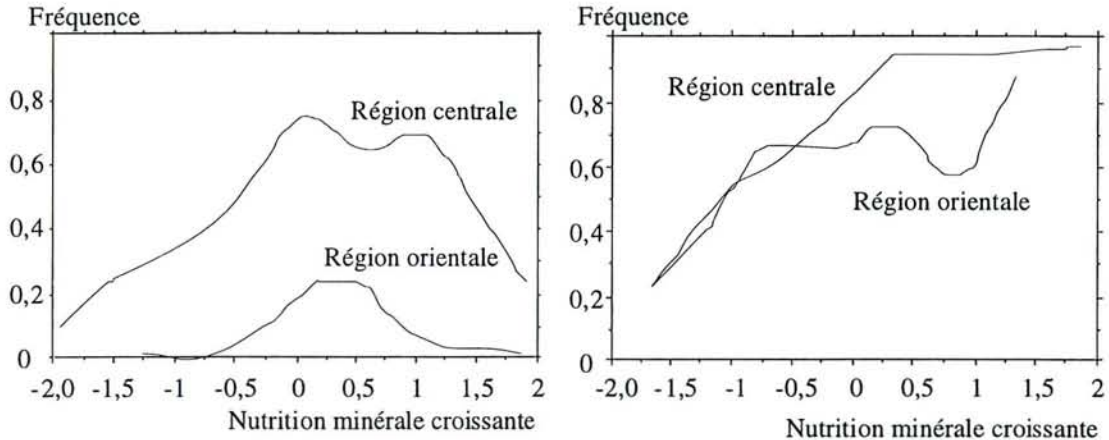


Figure 82 : Profils écologiques d'*Athyrium filix-femina* vis-à-vis de la richesse minérale du sol pour deux régions biogéographiques. L'altitude est égale à 460 m (à gauche) et 1010 m à droite. Les variations de fréquence sont considérées comme significatives à 460 m, mais pas à 1010 m. Les variations de comportement nutritionnel ne sont pas considérées comme significatives.

Rubus idaeus a par ailleurs la particularité d'être absent de la région occidentale.

8.3.4.3. Effet régional variable suivant le niveau trophique

Pour les espèces de ce groupe, l'effet de la région est variable suivant la richesse minérale du sol. Ceci est explicable par des variations de concurrence inter régionales ou par des phénomènes de compensations de facteurs. Deux espèces semblent concernées par ce phénomène. Il s'agit de *Festuca altissima* (figure 83) et de *Quercus petraea* au stade arboré.

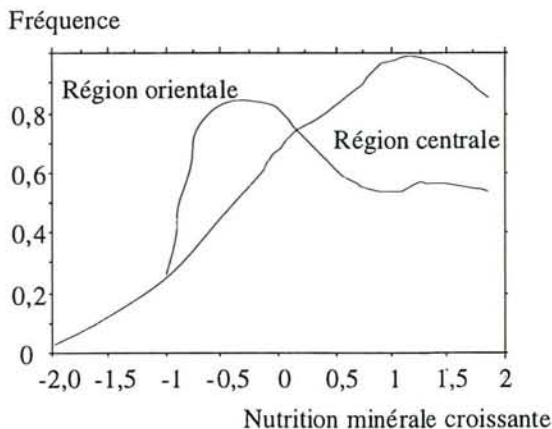


Figure 83 : Profils écologiques de *Festuca altissima* vis-à-vis de la richesse minérale du sol pour deux régions biogéographiques. L'altitude est égale à 756 m. L'espèce est absente dans la région occidentale.

Festuca altissima est par ailleurs absente dans l'échantillon de la zone occidentale. Cette absence est imputable à des phénomènes chorologiques car les conditions sont réunies pour qu'elle soit présente dans 20 % des relevés de cette zone.

8.4. DISCUSSION

8.4.1. Rappel des résultats

L'observation des différents résultats met en évidence plusieurs phénomènes.

1) 51 espèces ou strates (environ 60 %) analysées sont sensibles à la situation géographique des relevés et ceci indépendamment des ressources minérales et de l'altitude de ceux-ci.

2) 47 espèces réagissent aux mêmes régions bioclimatiques. Il est logique de penser que le ou les facteurs écologiques responsables de leur répartition sont les mêmes pour toutes ces espèces.

3) Une moyenne des différences, entre présence/absence réelle et probabilité d'apparition des 37 espèces, qui réagissent de la même façon aux variations spatiales, permet d'individualiser 3 régions à l'intérieur du massif vosgien. Les différences de fréquence des espèces sensibles sont statistiquement significatives entre ces trois régions une fois tenu compte de l'altitude et de la richesse minérale du sol.

4) L'influence de la situation géographique est donc démontrée ; la délimitation en trois zones est pertinente biologiquement et la plupart des espèces classées comme espèces sensibles à partir d'un examen cartographique le sont de façon significative du point de vue statistique.

5) Enfin l'observation des profils écologiques des espèces vis-à-vis des ressources minérales en fonction de l'altitude et de la région biogéographique indique que l'effet de la région est généralement constant sur le comportement nutritionnel des espèces.

L'ensemble de ces résultats a conduit, d'une part à rechercher les causes des différences de fréquence entre régions géographiques et d'autre part à analyser l'effet de la région sur les profils écologiques vis-à-vis du gradient trophique. Par ailleurs, différents aspects méthodologiques sont discutés afin de cerner la validité des résultats obtenus.

8.4.2. Recherche des causes de différenciation des trois régions biogéographiques

Les facteurs à l'origine des localisations préférentielles des trois groupes marginaux d'espèces ne sont pas aisés à déterminer. Le hasard, les préférences climatiques et les caractéristiques des peuplements participent probablement à cette localisation préférentielle.

Les facteurs à l'origine des variations géographiques de répartition des 37 espèces du groupe principal sont certainement d'ordre climatique.

En effet, pour une même altitude et sensiblement une même température moyenne annuelle (de 7 à 9°C), on passe, à la latitude de Remiremont, d'une lame d'eau de 900 mm environ à l'ouest du massif à plus de 1200 mm dans la zone centrale, puis à moins de 800 mm dans la partie alsacienne (à partir des cartes climatiques détaillées de Strasbourg 1983 et de Mulhouse 1988).

Cette augmentation de pluviométrie est à mettre en relation avec le caractère montagnard de la plupart des espèces sensibles : 75 % des espèces de ce groupe ont leur optimum à moyenne ou haute altitude contre 40 % des espèces indifférentes à la répartition géographique du relevé.

Cependant, si le macroclimat explique bien la présence du gradient général, de même que la limite de la région orientale (voir les régions climatiques du massif définies par CACHAN, 1974), il ne permet pas de comprendre l'importance de l'effet dépressif de la région occidentale. De même, les limites de celle-ci

restent pour une bonne part inexplicables. La pluviométrie de la région occidentale est, en effet, supérieure à celle de la région orientale. Pourtant, en moyenne, l'effet dépressif est légèrement plus marqué à l'ouest qu'à l'est du massif.

La distance différente de ces deux régions au centre de massif, ainsi que les vents du sud-ouest dominants doivent être en partie responsables de l'effet dépressif important de la région occidentale. La majorité des espèces sensibles étant montagnardes, la plupart des semenciers se trouvent au coeur du massif. Il en résulte que la distance importante des semenciers ainsi que les vents dominants défavorables limitent la dissémination des diaspores dans la partie occidentale du massif.

Les effets anthropiques peuvent également constituer un facteur explicatif de la moindre présence de nombreuses espèces dans les régions occidentales et orientales. En effet, le poids de l'action humaine a été particulièrement marqué sur les marges du massif notamment dans les Vosges gréseuses. Celles-ci ont subi une forte dégradation de leurs peuplements primaires transformés en landes à Callune jusqu'à une période récente. Par opposition, les Vosges granitiques semblent avoir toujours gardé une couverture forestière peu altérée par l'action de l'homme (GUILLET, 1972 et 1974).

8.4.3. Influence de la région sur les profils écologiques des espèces vis-à-vis des ressources minérales du sol

Pour la plupart des espèces, l'effet régional est à l'origine d'une différence de fréquence uniforme d'une région à l'autre. Les profils écologiques vis-à-vis du gradient trophique sont donc semblables à une différence de fréquence près. Les optimums et amplitudes écologiques sont les mêmes dans les trois régions.

L'effet régional est parfois différent selon l'altitude des relevés. Dans ce cas, l'optimum de l'espèce vis-à-vis du gradient trophique n'est, en général, pas modifié. Par contre l'amplitude écologique peut être modifiée de façon importante (voir la figure 82).

Enfin, il semble que l'effet régional puisse influencer sur la distribution, l'optimum et l'amplitude écologique d'une faible proportion d'espèces.

8.4.4. Discussion sur la méthode

La méthode développée dans ce chapitre peut être décrite comme une succession de 10 étapes aboutissant à l'analyse d'un effet régional sur le comportement nutritionnel des espèces. La démarche générale est la suivante :

- 1) Détermination des facteurs importants pour la végétation (chapitre 1.4).
- 2) Prédiction de la probabilité d'occurrence des espèces pour les combinaisons de ces facteurs importants.
- 3) Calcul, pour chaque relevé, de la différence entre note réelle et probabilité d'occurrence de chaque espèce.
- 4) Représentation cartographique, pour chaque espèce, des différences obtenues.
- 5) Détermination des espèces sensibles à un effet régional par l'observation des répartitions des différences de fréquence.
- 6) Regroupement des espèces sensibles qui réagissent de la même façon aux variations spatiales.
- 7) Calcul de la moyenne des différences de fréquence des espèces d'un même groupe.
- 8) Cartographie des moyennes obtenues, et délimitation des régions biogéographiques.
- 9) Comparaison des régions biogéographiques avec la répartition de facteurs cartographiés (géologie, T, P...) afin de déterminer les facteurs sous-jacents aux variations de répartition des espèces (et/ou détermination intuitive).
- 10) Calcul, par la réalisation de diagrammes bidimensionnels pour chaque région, des fréquences des espèces vis-à-vis du gradient trophique connaissant la région géographique et les grands paramètres du milieu.

Ce schéma théorique soulève des problèmes à plusieurs étapes du travail.

La détermination des facteurs importants pour la répartition des espèces n'est pas évident ! Le couplage AFC-ACC semble le plus approprié pour permettre de déterminer les principaux paramètres du milieu responsables de la répartition des espèces.

La prédiction de la probabilité d'occurrence peut être réalisée par différentes méthodes dont il conviendrait de comparer l'efficacité : ACC, moyenne mobile et régression logistique. Le nombre de variables à prendre en compte ne peut, dans le cas de la régression logistique, qu'être réduit. De plus ces paramètres doivent être bien stratifiés.

Le calcul de la différence entre note réelle et probabilité d'occurrence se heurte à la nature différente de ces deux types des données. Les valeurs évaluées sont en effet des réels compris entre 0 et 1. Par contre, les notes de présence-absence réelles sont toutes égales à 0 ou à 1. Par conséquent, il y a toujours une différence entre note réelle et évaluation, même sans effet de la variable analysée.

La délimitation des zones autour des valeurs ponctuelles constitue, à l'issue de la cartographie, un autre problème difficile à résoudre.

La comparaison des cartographies obtenues par les différents groupes d'espèces sensibles à un même paramètre constitue également une difficulté. Pour prendre un exemple théorique, la cartographie des zones acides grâce à la présence des espèces acidiphiles n'est peut-être pas la même que celle obtenue par la cartographie de l'absence des espèces neutrophiles.

L'amélioration de la démarche exposée dépasse les compétences du seul phytoécologue puisqu'elle utilise, outre les connaissances propres à la phytoécologie, des outils mathématiques et cartographiques.

8.5. CONCLUSION

Plusieurs résultats concernant l'influence de la localisation des relevés sont obtenus. Ils confirment des effets régionaux sur les espèces, indépendants de l'effet de l'altitude et du niveau trophique du sol.

Ces effets régionaux sont délimités dans l'espace par la création de trois sous-régions grâce à une démarche originale. Les zones sont déterminées **après** l'observation du comportement des espèces sur un grand nombre de points et non pas a priori sur des critères du milieu.

L'effet régional modifie généralement la fréquence des espèces. Les changements de fréquence sont le plus souvent imputables à des effets macroclimatiques non pris en compte par la mesure de l'altitude. Parfois, les effets régionaux affectent le comportement nutritionnel des espèces. Les phénomènes de concurrence et de compensation de facteurs peuvent probablement être avancés pour rendre compte de ces modifications.

D'autre part, la méthode développée dans ce chapitre s'inscrit dans un cadre assez général qui permet d'aborder trois grands types de problématiques.

L'élimination d'effets de facteurs écologiques représente un sujet important du traitement des données. L'approche par la fenêtre mobile pour éliminer l'influence de facteurs du milieu sur les espèces semble nouvelle. Elle a permis, dans ce chapitre, de mettre en évidence l'effet d'un paramètre écologique secondaire : la région bioclimatique. Elle complète les méthodes d'élimination d'effets développées dans le cadre des analyses multivariées sous contrainte (YOCCOZ et CHESSEL, 1988).

L'utilisation cartographique des probabilités d'occurrence des espèces constitue un autre sujet à approfondir. La différence entre probabilités d'occurrence et notes réelles permet de déterminer l'effet de variables écologiques difficilement appréhendables sur le terrain (comme le macroclimat).

Enfin, la comparaison de la cartographie des occurrences des espèces avec celle des probabilités de présence constitue un outil d'étude de la chorologie des espèces. Dans les régions où l'espèce est absente, cette comparaison permet de déterminer si l'absence est due à des phénomènes autécologiques ou si elle provient de phénomènes chorologiques. Cette distinction est impossible avec la seule cartographie des occurrences des espèces, sans une connaissance très approfondie de l'autécologie de celles-ci.

4ÈME PARTIE

**CONTRIBUTION A L'ÉTUDE DU CARACTÈRE
BIOINDICATEUR DES ESPÈCES.**

9

**EXEMPLE DE L'ESTIMATION DU
PH D'UN SITE**

9.1 INTRODUCTION

La prédiction des variables environnementales par la végétation est une application très importante de l'écologie des espèces. Par exemple, la détermination des paléoclimats repose en partie sur le caractère bio-indicateur des êtres vivants (GUIOT *et al.*, 1989 ; GUIOT et ROUX, 1993). De même, dans le cadre de la typologie des stations basée sur une approche phytoécologique, la justification des types de stations repose explicitement sur le caractère indicateur des espèces (BRETHES, 1989 ; BECKER et LE GOFF, 1988).

La démarche générale d'évaluation des variables environnementales se décompose généralement en deux étapes.

La première consiste à définir le caractère indicateur des espèces pour la variable environnementale analysée. Cette étape n'est possible que par la connaissance simultanée, sur différents sites, des occurrences et des absences des espèces et des valeurs prises par la variable.

La seconde étape consiste à estimer la valeur de la variable analysée à partir de la composition floristique d'un site nouveau et du caractère indicateur des espèces, défini dans l'étape précédente.

Plusieurs méthodes peuvent être utilisées pour réaliser les prédictions.

- La première trouve son origine dans une approche plus générale de l'étude de l'écologie des espèces (DAGET et GODRON, 1982). Elle n'est pas, à proprement parler, une méthode de prédiction d'une seule variable écologique, puisque son objet est de regrouper et d'ordonner les relevés selon les paramètres écologiques principaux qui structurent la végétation. Cependant l'approche est transposable à l'évaluation d'une variable quelconque du milieu. Les diverses étapes aboutissant à l'estimation de la valeur de la variable peuvent être décrites comme suit.

Des profils écologiques sont d'abord élaborés pour chaque espèce vis-à-vis de la variable étudiée. Les espèces aux exigences semblables sont ensuite associées en groupes écologiques. Les espèces, classées en groupes écologiques, sont alors ordonnées suivant leur optimum pour le gradient analysé. Les relevés dont on désire déterminer la valeur de la variable sont introduits dans ce tableau et ordonnés pour former un tableau diagonalisé. Les relevés sont ainsi triés vis-à-vis du gradient étudié à partir du caractère indicateur des espèces. L'étape de l'évaluation de la valeur de la variable environnementale n'a, semble-t-il, jamais été réalisée par cette méthode.

- La seconde méthode détermine la valeur indicatrice des espèces par une moyenne pondérée (ELLENBERG, 1948 *in* LEBRETON *et al.*, 1988a). Le caractère indicateur de l'espèce correspond à la moyenne des valeurs prises par la variable environnementale des relevés dans lesquels l'espèce est présente. Cette moyenne est parfois pondérée par l'abondance de l'espèce dans les différents relevés.

La valeur de la variable environnementale déterminée à partir de la composition floristique d'un relevé est prédite ensuite par la moyenne (pondérée ou pas) des valeurs indicatrices des espèces présentes dans ce relevé (ELLENBERG *et al.*, 1991).

Cette méthode a été automatisée grâce à l'utilisation des propriétés d'une méthode d'analyse récente : l'analyse canonique des correspondances (ou A.C.C.) (TER BRAAK, 1986). Son principe consiste à réaliser une analyse du tableau floristique de référence, sous contrainte du tableau de la variable du milieu. Le tableau des variables floristiques contient n lignes : les relevés, et p colonnes : les espèces. Le tableau des variables instrumentales contient n lignes : les relevés et une colonne : la variable de milieu. Une A.C.C. est réalisée à partir de ces deux tableaux. Les coordonnées des espèces dans cette analyse sont ensuite utilisées pour prédire le pH des relevés dont on veut connaître la valeur de la variable environnementale. Pour un relevé, le pH estimé est proportionnel à la moyenne des coordonnées des espèces présentes dans ce relevé.

L'approche de la moyenne pondérée présente deux inconvénients.

1 - La valeur du caractère indicateur des espèces est variable suivant la distribution des valeurs prises par la variable dans le jeu de données utilisé. Si les valeurs faibles sont suréchantillonnées, la valeur indicatrice calculée des espèces sera plus faible que les valeurs indicatrices calculées avec un échantillonnage équilibré. De même, si ce sont les valeurs fortes qui sont suréchantillonnées, les valeurs indicatrices calculées seront plus élevées que celles calculées avec un échantillonnage équilibré.

2 - Les valeurs indicatrices, ainsi que les estimations de la variable étant calculées par des moyennes, il est impossible d'obtenir des valeurs extrêmes. Les pH extrêmes ne sont donc jamais prédits. On obtient plutôt une ordination des relevés par rapport au descripteur analysé que des estimations réelles de ce descripteur.

• La méthode la plus récente consiste à modéliser la courbe de réponse des espèces vis-à-vis de la variable grâce à une régression logistique (TER BRAAK et LOOMAN, 1986). L'estimation de la valeur de la variable environnementale est ensuite réalisée à partir de l'ensemble des courbes de réponse des espèces.

Le développement de deux nouvelles méthodes univariées de prédiction des variables environnementales à partir de la végétation constitue l'une des deux problématiques de ce chapitre.

La première approche, complètement nouvelle, est basée sur l'évolution, le long du gradient étudié, de la similitude floristique entre un relevé dont on veut prédire la variable et des relevés de référence. La seconde approche est, comme celle d'Ellenberg, basée sur la moyenne pondérée des valeurs indicatrices. L'aspect innovateur réside dans le calcul de la valeur indicatrice des espèces. C'est en effet la valeur de l'optimum écologique défini dans cette thèse qui est utilisé comme valeur indicatrice.

L'efficacité de ces méthodes est testée sur un jeu de données et les résultats sont comparés à ceux des autres approches : valeurs indicatrices d'Ellenberg (1991), A.C.C., régression logistique, et enfin prédiction par un expert qui a utilisé la méthode des groupes écologiques (RAMEAU, communication personnelle).

La seconde problématique de ce chapitre repose sur l'analyse précise des résultats obtenus par chacune des méthodes afin de déterminer les approches les plus pertinentes pour prédire la végétation.

9.2 MATÉRIELS ET MÉTHODES

9.2.1. Données

9.2.1.1. Variable étudiée

L'estimation du pH eau a été choisie pour plusieurs raisons. C'est l'une des variables les plus utilisées dans les études de prédiction ; elle correspond à l'une des variables (la valeur de réaction) pour laquelle ELLENBERG a estimé la valeur indicatrice des espèces ; elle représente enfin une assez bonne synthèse de la richesse minérale du sol.

9.2.1.2. Relevés et espèces utilisés

Les relevés ont été séparés en deux lots. Le premier est constitué dans le but d'établir le caractère indicateur des espèces vis-à-vis du pH. Ces relevés (316) sont appelés relevés de référence. Le second lot, regroupant 134 relevés tests, est utilisé pour estimer la valeur du pH à partir de la composition floristique des relevés. La séparation des relevés en deux ensembles est effectuée afin d'éviter des problèmes de biais dans l'estimation des pH.

Le classement des relevés dans l'un de ces deux lots est déterminé par un tirage aléatoire particulier dans l'ensemble des relevés effectués. La méthode de tirage a été élaborée de façon à respecter plusieurs objectifs :

- avoir un lot de référence comprenant environ 300 relevés (les 2/3) et un lot test comprenant environ 150 relevés (1/3). Ces nombres, arbitraires, sont retenus pour avoir une bonne estimation du caractère indicateur des espèces ainsi qu'une assez bonne évaluation de l'efficacité des méthodes utilisées ;
- conserver pour l'estimation du caractère indicateur des espèces, une distribution équilibrée des relevés dans les strates d'échantillonnage, de façon à obtenir une qualité d'estimation homogène dans les différents milieux étudiés ;
- tester la validité des différentes méthodes dans tous les milieux étudiés.

Pour réaliser ces objectifs, le tirage au sort est réalisé successivement dans chacune des 30 strates du plan d'échantillonnage. Le nombre de relevés à prélever dans chaque strate est déterminé de la façon suivante : soit n le nombre de relevés dans la strate d'échantillonnage. Le nombre de relevés tiré est égal à $(n-6)/2$.

Cette méthode de tirage a permis de classer 316 relevés dans le lot de référence en gardant au minimum 6 relevés dans chaque strate (lorsque ce nombre était atteint dans le lot initial). La répartition exacte de ces relevés est la suivante :

Substrat	Altitude	Dysmoder	Moder	Mull moder	Mull acide	Mull mésotrophe	Mull eutrophe	Totaux
magmatique	<600	8	8	9	10	14	14	63
	600-900	8	14	13	19	14	10	78
	>900	8	11	9	11	8	7	54
gréseux	<600	13	13	11	16	9	9	71
	600-900	13	9	8	9	6	5	50
Totaux		50	55	50	65	51	45	316

La méthode de tirage a également permis de classer 134 relevés dans le lot test. Leur répartition est la suivante :

Substrat	Altitude	Dysmoder	Moder	Mull moder	Mull acide	Mull mésotrophe	Mull eutrophe	Totaux
magmatique	<600	2	1	3	4	8	8	26
	600-900	2	10	5	15	8	4	44
	>900	2	4	2	5	2	1	16
gréseux	<600	7	5	6	10	3	3	34
	600-900	7	3	0	3	1	0	14
Totaux		20	23	16	37	22	16	134

L'observation des deux tableaux précédents montre un assez bon équilibre de la répartition des relevés du lot de référence ; par contre celle des relevés du lot test est plutôt mauvaise. Il sera donc difficile d'évaluer la qualité de prédiction en fonction du milieu étudié.

Les espèces présentes dans moins de 1% des relevés de référence soit 3 relevés ou moins sont, par ailleurs, éliminées afin d'éviter l'influence de fluctuations d'occurrences aléatoires. 153 espèces sont analysées. Les espèces rencontrées dans les relevés tests n'apparaissant pas dans les relevés de référence ont été éliminées.

9.2.2. Présentation de l'approche utilisant la similitude floristique entre relevés

9.2.2.1. Principe

Cette approche repose sur la comparaison de la composition floristique d'un relevé dont on veut déterminer la valeur du pH avec celle de chaque relevé du jeu de référence. Les relevés du jeu de référence étant préalablement ordonnés suivant leur pH, un lissage, par la méthode de la fenêtre mobile, de l'indice de similitude permet de déterminer la valeur du gradient pour laquelle cet indice est le plus important. C'est cette valeur qui est considérée comme la meilleure estimation du pH réel.

Les différentes étapes de cette approche peuvent être décrites comme suit :

- 1) Ordination des relevés du jeu de référence suivant la valeur prise par leur pH ;
- 2) Calcul de l'indice de similitude entre chacun de ces relevés et le relevé dont on veut déterminer la valeur du pH ;
- 3) Réalisation, par la méthode de la fenêtre mobile de la courbe de l'indice de similitude moyen ;
- 4) Détermination de la valeur du pH correspondant au maximum de la courbe. Cette valeur du pH est considérée comme la meilleure estimation du pH réel. La démarche est schématisée dans la figure 84.

Cette méthode repose donc sur l'hypothèse suivante : les valeurs prises par une variable de milieu pour deux relevés seront d'autant plus proches que la composition floristique de ce couple de relevés est semblable. Pour le cas du pH, l'indice de similitude entre deux relevés est d'autant plus important que leur pH est proche.

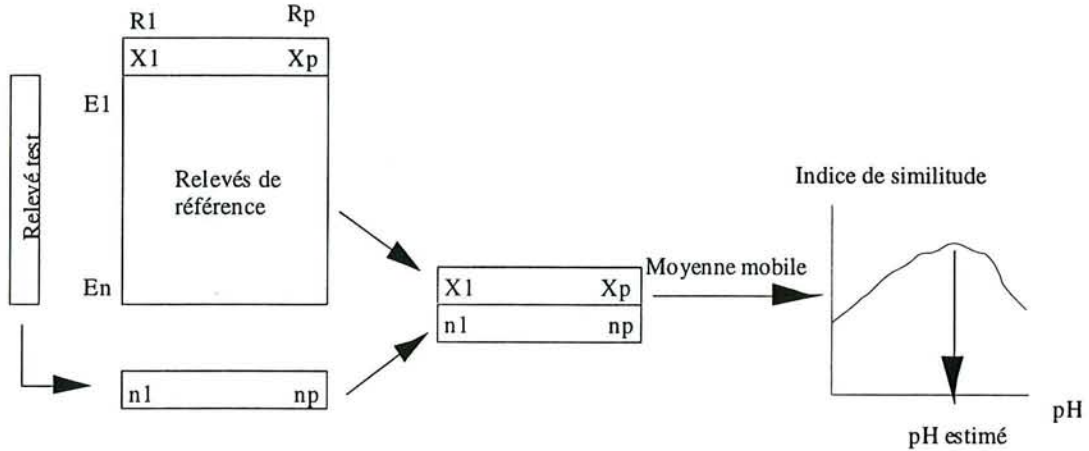


Figure 84 : Démarche générale d'estimation d'une variable environnementale à l'aide du caractère bioindicateur de la végétation. Les relevés (R) sont en colonne, les espèces (E) sont en lignes. X_1 à X_p indiquent les valeurs prises par la variable environnementale dans les relevés ordonnés vis-à-vis de cette variable. n_1 à n_p indiquent le nombre d'espèces communes entre le relevé test et chacun des relevés de référence.

9.2.2.2. Propriété

Cette méthode utilise, pour calculer la similitude entre relevés, toutes les notes de présence et d'absence de chaque espèce. Il en résulte que la participation de chaque espèce à la formation d'un maximum de la courbe moyenne des indices de similitude est proportionnelle à son caractère indicateur.

Ainsi, soit un relevé test qui possède une espèce indicatrice dont le maximum de fréquence est marqué pour une valeur x_j du gradient analysé x ; celle-ci est surtout présente dans les relevés qui ont une valeur du gradient proche de x_j .

La prise en compte de cette espèce a pour conséquence de faire augmenter la similitude entre le relevé test et les relevés ayant des valeurs de x proche de x_j . Par contre la similitude entre le relevé test et les relevés ayant des valeurs de x éloignées de x_j diminue. La courbe lissée des indices de similitude augmente donc fortement pour les valeurs de x proche de x_j et diminue ailleurs.

A l'opposé, soit un relevé test qui possède une espèce à large amplitude ; celle-ci est distribuée régulièrement sur tout le gradient. La prise en compte de cette espèce a pour conséquence de faire augmenter la similitude entre le relevé test et des relevés répartis sur tout le gradient. La courbe lissée des indices de similitude sera modifiée de façon uniforme sur tout le gradient.

Cette propriété signifie que pour calculer le pH d'un relevé, on prend en compte la distribution entière de chaque espèce par rapport au pH. Cette prise en compte constitue une source d'amélioration par rapport aux méthodes (toutes sauf l'approche par la régression logistique) dans lesquelles on utilise une seule valeur pour caractériser le caractère indicateur d'une espèce.

9.2.2.3. Indices de similitude utilisés

Trois mesures de la similitude entre relevés ont été testés. Ils combinent de diverses manières les valeurs suivantes associées aux deux relevés comparés :

- a = nombre d'espèces communes ;
- b = nombre d'espèces possédées par le relevé test et absente du relevé de référence ;
- c = nombre d'espèces possédées par le relevé de référence et absente du relevé test ;
- d = nombre d'espèces que ne possèdent ni le relevé test ni le relevé de référence.

Le premier indice pris en compte est le calcul du nombre d'espèces communes entre 2 relevés. On calcule donc la valeur prise par a.

Le second indice retenu correspond au calcul du nombre de notes communes entre deux relevés. On calcule donc la valeur $a+d$.

Le troisième indice retenu est l'indice de similitude de Dice ou Czekanowski (SAPORTA 1990) égal à : $(2a)/(2a+b+c)$. Cet indice est choisi de préférence à celui de Jaccard (égal à $a/(a+b+c)$) car il augmente plus vite que ce dernier pour des coefficients de similitude faibles à moyens (inférieurs à 0,7). Cette augmentation plus rapide entraîne des différences d'indices plus fortes et donc, lors du lissage, des pics plus marqués. L'indice de similitude moyen calculé entre chacun des 134 relevés tests et chacun des 316 relevés de référence est égal à 0,27. Le choix de l'indice de Dice ou Czekanowski semble donc approprié.

Par ailleurs, les termes de cet indice ont une signification biologique, ce qui n'est pas le cas de l'indice de Jaccard. L'indice de Dice peut, en effet, être exprimé par $a/(a+((b+c)/2))$ qui représente le nombre d'espèces communes rapporté au nombre moyen d'espèces dans les deux relevés.

9.2.2.4. Détermination des paramètres nécessaires au calcul des valeurs lissées

La fonction de pondération de l'importance des relevés utilisée dans la méthode de la fenêtre mobile est gaussienne. Elle est identique à celle utilisée dans les chapitres précédents. La largeur de la fenêtre mobile choisie est égale au quart de l'intervalle situé entre les deux bornes de pH. L'indice de similitude entre un relevé test et les relevés de référence est calculé sur un intervalle de pH pour lequel chaque valeur est estimée avec au moins 20 relevés. Le pH minimum de cet intervalle est égal à 3,1, le pH maximum à 5,7.

9.2.3. Présentation des approches utilisant les valeurs indicatrices des espèces

Des estimations du pH sont réalisées à partir de la valeur indicatrice des espèces évaluée par trois approches différentes :

- les valeurs indicatrices d'ELLENBERG estimées à l'aide de plusieurs milliers de relevés floristiques ;
- les valeurs indicatrices obtenues par l'ACC, qui correspondent à la moyenne des pH des relevés dans lesquels les espèces sont présentes ;
- les valeurs indicatrices qui sont données par le mode des distributions des fréquences relatives des espèces calculées par la méthode de la fenêtre mobile (développée au chapitre 3 de cette thèse).

9.2.3.1. Méthode d'estimation d'ELLENBERG

Les valeurs indicatrices d'ELLENBERG *et al.* (1991) ont été attribuées aux différentes espèces du tableau de référence. Une valeur de pH a ensuite été calculée pour chacun des relevés tests. Plus précisément, et conformément aux indications d'ELLENBERG, la démarche est la suivante :

- la valeur indicatrice vis-à-vis de la réaction (r) d'ELLENBERG est attribuée à chaque espèce ;
- les stades de croissance des essences participant à différentes strates sont regroupés, la présence dans une strate étant suffisante pour définir la présence de l'espèce ;
- la valeur indicatrice d'Ellenberg est attribuée à chaque espèce présente dans un relevé ;
- une moyenne est effectuée sur la valeur indicatrice des espèces présentes dans chaque relevé test. Les espèces qui n'ont pas de valeur indicatrice ne sont pas prises en compte ;
- cette valeur moyenne est considérée comme le pH du relevé.

9.2.3.2. Méthode d'estimation par l'analyse canonique des correspondances

L'estimation est réalisée en plusieurs étapes.

- Une Analyse Canonique des Correspondances (TER BRAAK, 1986 et 1987) est réalisée sur le tableau floristique de référence associé au tableau des valeurs du pH de chaque relevé. Les deux tableaux contiennent donc 316 lignes et respectivement 153 colonnes (les espèces) et 1 colonne (la valeur du pH).
- Les paramètres a et b de l'équation : $pH=ax_r+b$ sont déterminés. La variable pH correspond au pH des relevés de référence et la variable x_r correspond aux coordonnées (établies à partir du tableau des variables instrumentales) des relevés de référence pour l'axe 1 de l'ACC.
- Les coordonnées des espèces sur le premier axe de l'ACC sont transformées à l'aide de l'équation : $y_e=ax_e+b$. Dans cette équation, x_e correspond aux coordonnées des espèces pour l'axe 1 de l'ACC du tableau de référence ; a et b sont les constantes de l'équation $pH=ax_r+b$. Cette transformation permet de passer des coordonnées x_e des espèces dans l'ACC à des valeurs indicatrices y_e exprimées en unités de

pH. Les valeurs y_e sont égales aux valeurs indicatrices obtenues en calculant, pour chaque espèce, la moyenne des pH des relevés dans lesquelles l'espèce est présente.

- la valeur y_e est attribuée à chaque espèce présente dans un relevé ;
- une moyenne est effectuée sur les valeurs y_e des espèces présentes dans chaque relevé test.
- Cette valeur moyenne est considérée comme le pH estimé du relevé.

9.2.3.3. Méthode d'estimation par la moyenne des optimums écologiques des espèces

Une troisième méthode utilisant des valeurs indicatrices est testée. Elle complète l'approche d'Ellenberg et celle de l'ACC. Dans cette approche la valeur indicatrice de chaque espèce correspond à la valeur du gradient pour laquelle la fréquence de l'espèce est maximale. La valeur du gradient pour laquelle la fréquence de l'espèce est maximale correspond à son optimum écologique défini au chapitre 3 de cette thèse. La démarche d'estimation du pH est la suivante :

- réalisation des profils écologiques des espèces par la méthode de la fenêtre mobile à partir des 329 relevés de référence ;
- détermination de la valeur indicatrice de chaque espèce qui correspond à la valeur du gradient pour laquelle sa fréquence est maximale (valeur de l'optimum écologique) ;
- la valeur indicatrice est attribuée à chaque espèce présente dans un relevé ;
- une moyenne est effectuée sur la valeur indicatrice des espèces présentes dans chaque relevé test ;
- cette valeur moyenne est considérée comme le pH estimé du relevé.

9.2.4. Présentation de l'approche par la régression logistique

La régression logistique est utilisée pour réaliser les deux étapes de l'estimation de la variable environnementale : déterminer le caractère indicateur des espèces d'une part, évaluer le pH des relevés tests à partir de leur composition floristique d'autre part.

9.2.4.1. Caractère indicateur des espèces

La régression logistique est utilisée pour estimer la probabilité d'occurrence des espèces vis-à-vis du pH. Les courbes sont estimées avec l'hypothèse d'une réponse unimodale des espèces vis-à-vis de la variable environnementale étudiée.

La courbe de probabilité de présence d'une espèce i le long du gradient de pH a pour équation :

$$P(i \text{ présente}/pH) = 1/(1+\exp(a_i + b_i \cdot pH + c_i \cdot pH^2)) \quad (1)$$

où a_i , b_i , c_i sont des coefficients caractéristiques de l'espèce i pour la variable pH.

(1) implique que la courbe de probabilité des absences a pour équation :

$$P(i \text{ absente}/pH) = \exp(a_i + b_i \cdot pH + c_i \cdot pH^2)/(1+\exp(a_i + b_i \cdot pH + c_i \cdot pH^2)) \quad (1')$$

Un test est réalisé pour juger de la signification statistique des différents coefficients. Lorsque le coefficient c_i n'est pas significatif au seuil de 5 %, la courbe de réponse des espèces est modélisée par les équations :

$$P(i \text{ présente}/pH) = 1/(1+\exp(a_i + b_i \cdot pH)) \quad (2) \text{ et}$$

$$P(i \text{ absente}/pH) = \exp(a_i + b_i \cdot pH)/(1+\exp(a_i + b_i \cdot pH)) \quad (2')$$

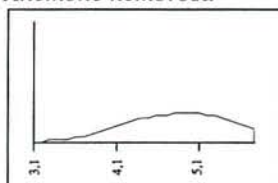
Un test est réalisé pour juger de la signification statistique du coefficient b_i . Lorsque celui-ci n'est pas significatif au seuil de 5 %, l'équation utilisée devient :

$$P(i \text{ présente}/x) = a_i \text{ et } P(i \text{ absente}/x) = 1-a_i. \quad (3) (3')$$

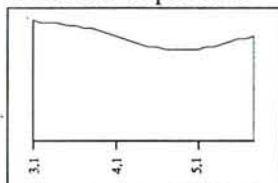
où a_i est égal à la fréquence relative de l'espèce dans l'ensemble des relevés.

Des exemples de courbes de probabilité d'occurrence et de probabilité d'absence sont données pour les trois types d'équation (figure 85).

Anemone nemorosa



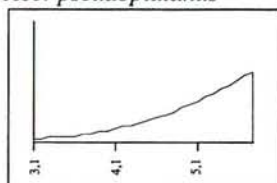
Probabilité de présence



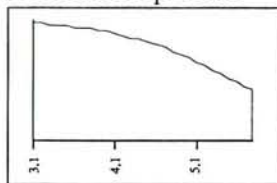
Probabilité d'absence

Figure 85a

Acer pseudoplatanus



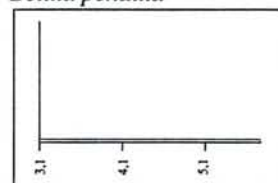
Probabilité de présence



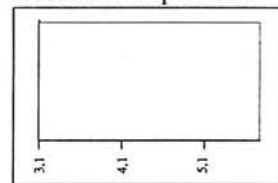
Probabilité d'absence

Figure 85b

Betula pendula



Probabilité de présence



Probabilité d'absence

Figure 85c

Figure 85 : Probabilité d'occurrence et d'absence pour *Anemone nemorosa* (a), *Acer pseudoplatanus* (arbre) (b) et *Betula pendula* (c). Les équations utilisées pour modéliser la réponse de ces trois espèces sont respectivement les équations (1)(1'), (2)(2') et (3)(3'). Les pH sont en abscisses. Ils varient de 3,1 à 5,8. La probabilité de présence ou d'absence des espèces est en ordonnée. Elle varie de 0 à 1.

9.2.4.2. Estimation du pH des relevés tests

L'estimation du pH d'un relevé test est basée sur le calcul, pour toute la gamme de valeurs du gradient, de la probabilité de présence de l'ensemble des espèces présentes dans le relevé et de la probabilité d'absence de l'ensemble des espèces absentes dans le relevé. Autrement dit, on calcule la probabilité d'avoir exactement la composition floristique du relevé pour toutes les valeurs de pH du gradient et on choisit comme estimation du pH du relevé la valeur qui maximise cette probabilité. Cette méthode correspond à la méthode du maximum de vraisemblance. Le calcul est réalisé en deux étapes.

1) On calcule pour un grand nombre de valeurs de pH (en pratique 100) régulièrement réparties le long du gradient la probabilité d'obtenir la composition floristique exacte du relevé. Le calcul est établi en supposant que les présences/absences des espèces sont indépendantes les unes des autres conditionnellement au pH. On calcule la probabilité d'observer l'ensemble des espèces présentes ou absentes du relevé comme suit :

$$P(\text{pH}) = \prod_i \text{présentes} \frac{1}{1 + \exp(a_i + b_i \cdot \text{pH} + c_i \cdot \text{pH}^2)} * \prod_j \text{absentes} \frac{\exp(a_j + b_j \cdot \text{pH} + c_j \cdot \text{pH}^2)}{1 + \exp(a_j + b_j \cdot \text{pH} + c_j \cdot \text{pH}^2)}$$

P est donc une fonction du pH et de la présence ou de l'absence des espèces.

Pratiquement les équations de type (2) ont été introduites lorsque les coefficients c n'étaient pas significatifs. De même, les équations de type 3 ont été introduites lorsque les coefficients b et c n'étaient pas significatifs.

2) Pour chaque relevé, on cherche ensuite la valeur du pH la plus "vraisemblable", c'est à dire celle qui maximise P(pH) (exemple figure 86).

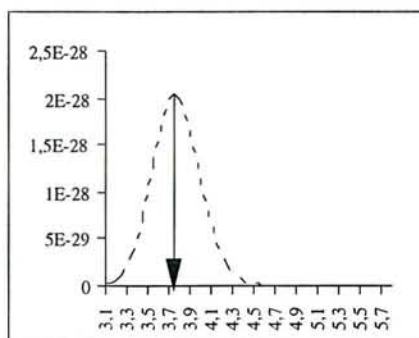
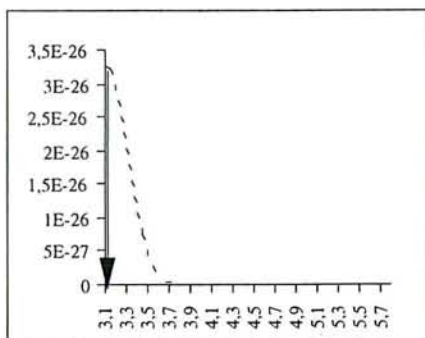


Figure 86: Deux exemples de fonctions P(pH) pour deux relevés réels. Le pH est en abscisse. La probabilité de trouver la composition floristique exacte du relevé est en ordonnée.

C'est cette valeur qui est retenue comme valeur estimée du pH réel.

9.2.5. Présentation de l'approche utilisée par un expert

Un "expert", J.-C. RAMEAU, a également évalué le pH des 134 relevés tests. Deux documents ont servi de base à cette évaluation. D'une part, le tableau floristique en abondance dominance des 134 relevés et des 153 espèces, d'autre part la distribution des pH des 316 relevés de référence. Aucune variable de milieu n'a été jointe au tableau floristique, dans le but de pouvoir apprécier le caractère indicateur de la végétation. La méthode utilisée pour cette estimation consiste en un regroupement des espèces en groupes indicateurs établis à partir de l'expérience de l'expert. Les relevés sont ensuite ordonnés à partir de la combinaison de ces groupes. Le pH est enfin estimé sur la base de la distribution des pH des 316 relevés de référence.

9.2.6. Évaluation de la qualité des méthodes

Deux mesures sont utilisées pour évaluer la qualité des différentes méthodes testées. Une mesure directe et une mesure après correction.

La mesure directe est la plus commune utilisée pour évaluer l'erreur moyenne d'une procédure d'estimation ou de prévision. Cette mesure est la racine de l'erreur quadratique moyenne (REQM) :

$$REQM1 = \sqrt{1/n * \sum_{i=1}^n (\text{pH réel} - \text{pH estimé})^2}$$

Cette mesure a la forme d'un écart-type. Elle a donc l'avantage de pouvoir être comparée à l'écart-type de la distribution des pH des relevés tests que l'on exprime par :

$$s = \sqrt{1/n * \sum_{i=1}^n (\text{pH réel} - \text{pH moyen})^2}$$

La mesure directe permet donc de comparer les prévisions d'une méthode quelconque, à la meilleure prévision obtenue par une constante (la constante qui minimise la REQM est en effet égale au pH moyen). Une méthode de prévision est évidemment mauvaise si la REQM de cette prévision est supérieure à l'écart-type de la distribution.

La mesure indirecte de la qualité de prévision d'une méthode est réalisée grâce à un ajustement préalable. Dans un premier temps, on calcule par une régression linéaire, les paramètres a et b de la relation :

$$\text{pH réel} = a * \text{pH estimé} + b$$

On estime ensuite la qualité de prédiction par la valeur :

$$REQM2 = \sqrt{1/n * \sum_{i=1}^n (\text{pH réel} - (a * \text{pH estimé} + b))^2}$$

La méthode indirecte compare la valeur réelle du pH à une valeur estimée corrigée ($\hat{\text{pH}}$) donnée par :
 $\text{pH estimé corrigé} = a * \text{pH estimé} + b$.

9.3 RÉSULTATS

9.3.1. Prédiction par la similitude floristique entre relevés

9.3.1.1. Estimation par le nombre d'espèces communes

La relation entre le pH estimé par la méthode du nombre d'espèces communes et le pH réel des 134 relevés test est faible. L'erreur de prévision entre la valeur estimée et la valeur réelle, égal à 0,85 unité, est très important. Elle est supérieure à l'écart type du pH réel égal à 0,69. Par contre, si on utilise l'équation : $\text{pH estimé corrigé} = 0,404 * (\text{pH estimé}) + 2,493$, la REQM tombe à 0,50 unité.

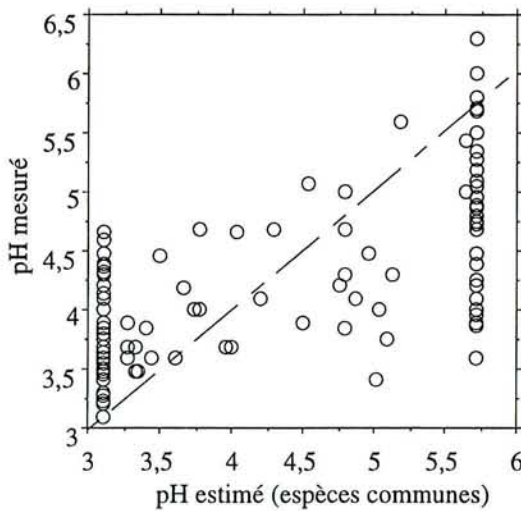


Figure 87 : Relation entre le pH eau estimé par le nombre d'espèces communes et le pH eau mesuré sur les relevés. La droite pH réel = pH estimé est représentée sur le graphique

Comme le montre la figure 87, de nombreux pH estimés par la flore sont extrêmes : égaux à 3,1 (61 relevés) ou à 5,7 (38 relevés). Par contre, seuls un petit nombre de relevés ont un pH mesuré égal à ces valeurs : 1 relevé a un pH mesuré égal à 3,1, 5 relevés ont un pH mesuré supérieur ou égal à 5,7.

Un grand nombre de relevés de pH supérieur à 3,1 ont un pH prédit plus acide que leur pH réel. Or la valeur prédite est égale à la valeur qui correspond au maximum de la courbe du nombre d'espèces communes (figure 88). Les 61 relevés ont donc un nombre d'espèces communes maximum avec des relevés de pH plus acide que le leur.

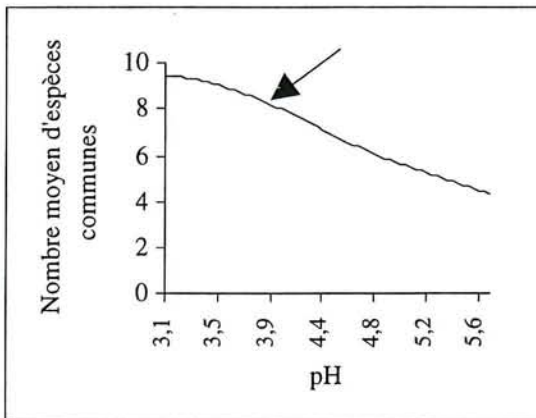


Figure 88 : Nombre moyen d'espèce communes, estimé par la méthode de la fenêtre mobile, entre un relevé de pH 3,9 et des relevés situés sur toute la gamme de pH. Ce relevé a, en moyenne, un plus grand nombre d'espèces communes avec des relevés de pH 3,1 (9,5 espèces communes), qu'avec des relevés de pH égal au sien (8,4 espèces communes) (flèche).

De même, un grand nombre de relevés de pH inférieur à 5,7 ont un pH prédit plus basique que leur pH réel. La plupart des 38 relevés de pH prédit égal à 5,7 ont un nombre d'espèces communes maximum avec des relevés de pH plus basique que le leur.

9.3.1.2. Estimation par le nombre de notes communes

La relation entre le pH estimé par la méthode du nombre de notes communes et le pH réel des 134 relevés test est assez bonne (figure 89). La REQM entre la valeur estimée et la valeur réelle est égale à 0,69 unité. Elle est égale à l'écart-type de la distribution de pH. L'erreur de prévision tombe à 0,46 unité si on utilise l'équation $\text{pH estimé corrigé} = 0,569 * (\text{pH estimé}) + 1,989$.

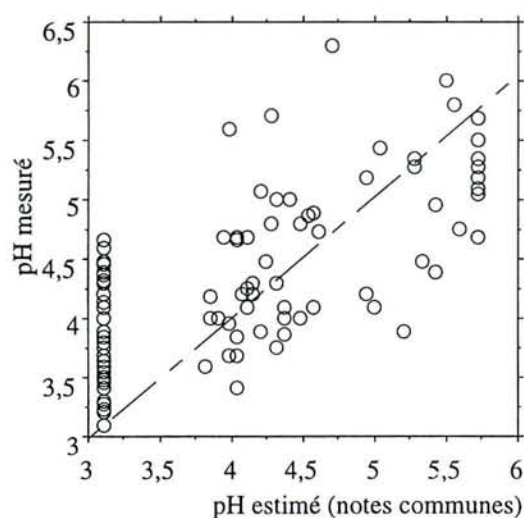


Figure 89 : Relation entre le pH eau estimé par le nombre de notes communes et le pH eau mesuré sur les relevés. La droite pH réel = pH estimé est représentée sur le graphique

Comme lors de l'estimation du pH par le nombre d'espèces communes, de nombreux pH estimés (71) sont minimums. Par contre, relativement peu de pH maximums (9) sont prédits.

La différence de pH extrêmes prédits entre la méthode du nombre d'espèces communes et celle du nombre de notes communes peut être expliquée par les nombres respectifs d'espèces communes et d'absences communes aux différents pH.

Aux pH assez acides, proches de 3,5-4, les relevés ont en moyenne :

- plus d'occurrences communes avec des relevés de pH plus acide qu'avec des relevés de pH égal au leur ;
- moins d'espèces différentes avec des relevés de pH plus acide qu'avec des relevés de pH égal au leur ;
- donc plus d'absences communes avec des relevés de pH plus acide qu'avec des relevés de pH égal au leur ;

Ces caractéristiques sont responsable d'une forte similitude floristique (mesurée par l'indice a+d) de ces relevés avec des relevés de pH plus acides.

Aux pH peu acides, proche de 5, les relevés ont en moyenne :

- plus d'occurrences communes avec des relevés de pH plus basique qu'avec des relevés de pH égal au leur ;
- plus d'espèces différentes avec des relevés de pH plus basique qu'avec des relevés de pH égal au leur ;
- donc moins d'absences communes avec des relevés de pH plus basique qu'avec des relevés de pH égal au leur ;

La valeur de d étant faible, l'indice a+d ne favorise guère la similitude floristique entre des relevés de pH 5 et des relevés de pH plus basique. Un faible nombre de ces pH est donc prédit.

9.3.1.3. Estimation par l'indice de similitude de Dice ou Czezanowski

L'indice de Czezanowski combine les 2 indices précédents : nombre d'espèces communes et nombre de notes communes. En effet le nombre d'espèces communes entre directement dans le numérateur et dans le dénominateur de l'indice. D'autre part si n est égal au nombre total d'espèces (153) rencontrées dans les différents relevés, on a : $(b+c)=n-(a+d)$. Le nombre d'espèces différentes correspond au nombre total d'espèces moins le nombre de notes communes. Ainsi à une constante près : le nombre total d'espèces, l'indice de Dice peut s'écrire comme une combinaison des deux indices précédents : $2a/(2a+n-(a+d))$

L'estimation du pH par l'indice de similitude de Dice est moins bonne que celle réalisée à l'aide du nombre de notes communes (figure 90). L'erreur de prévision entre la valeur estimée et la valeur réelle est égale à 0,80. L'utilisation de l'équation $\text{pH estimé corrigé} = 0,393 * \text{pH estimé} + 2,527$ permet de réduire l'erreur de prédiction : elle tombe à 0,50 unité.

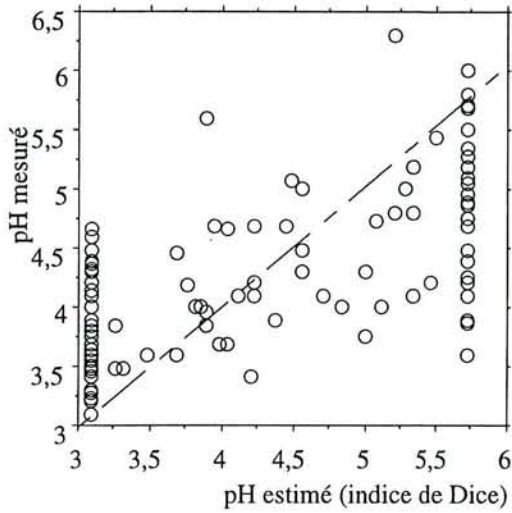


Figure 90 : Relation entre le pH eau estimé par l'indice de Dice et le pH eau mesuré sur les relevés. La droite pH réel = pH estimé est représentée sur le graphique

L'indice de Dice combinant les deux indices précédents, il fournit logiquement des résultats intermédiaires : Les nombres de pH minimas et de pH maximas prédits sont compris entre ceux des méthodes du nombre d'espèces communes et ceux du nombre de notes communes.

9.3.2. Prédiction par les valeurs indicatrices

9.3.2.1. Estimation par les coefficients d'ELLENBERG

L'estimation du pH eau de l'horizon A1 par les valeurs indicatrices d'ELLENBERG *et al.* (1991) est assez faible (figure 91). La REQM entre la valeur estimée et la valeur réelle est égale à 0,98. L'utilisation de l'équation $\text{pH estimé corrigé} = 0,351 * (\text{pH estimé}) + 2,682$ réduit l'erreur d'estimation qui vaut alors 0,52 unité.

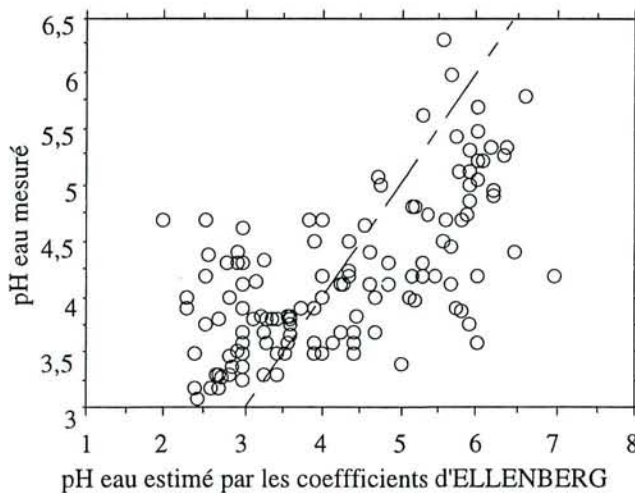


Figure 91 : Présentation des résultats de l'estimation du pH eau d'un lot de 134 relevés par les coefficients de ELLENBERG.

9.3.2.2. Estimation à l'aide des résultats de l'ACC

L'erreur de prévision entre la valeur estimée et la valeur réelle est égale à 0,53 (figure 92). L'utilisation de l'équation $\text{pH estimé corrigé} = 1,944 * (\text{pH estimé}) - 4,014$ réduit cette erreur de prévision qui vaut alors 0,47 unité.

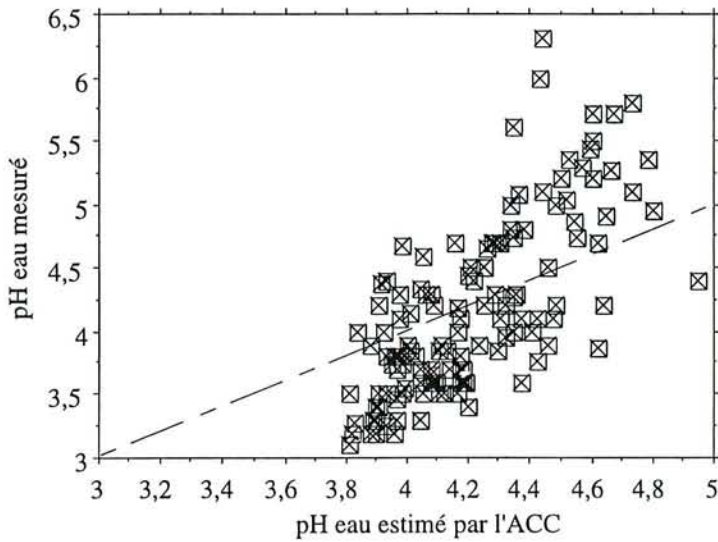


Figure 92 : Présentation des résultats de l'estimation du pH eau d'un lot de 134 relevés à l'aide de l'ACC.

9.3.2.3. Estimation par la moyenne des optimums écologiques

La REQM entre la valeur estimée et la valeur réelle est égale à 0,53 (figure 93). L'utilisation de l'équation $\text{pH estimé corrigé} = 0,73 * (\text{pH estimé}) + 1,042$ réduit l'erreur de prévision qui vaut alors 0,49 unité.

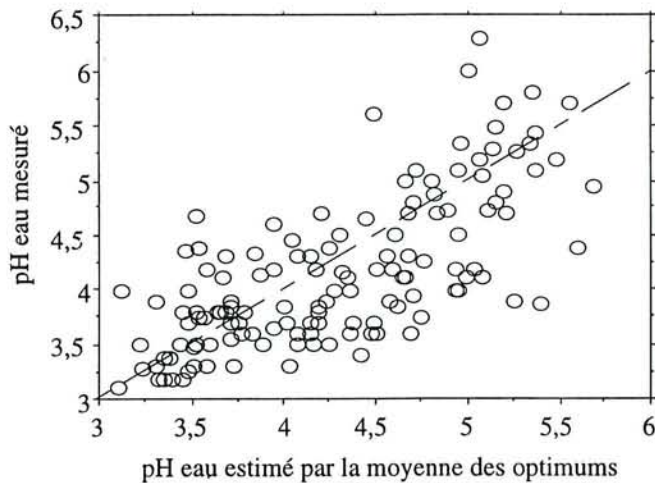


Figure 93 : Présentation des résultats de l'estimation du pH eau d'un lot de 134 relevés par la méthode de la moyenne des optimums écologiques des espèces.

9.3.3. Prédiction par la régression logistique

La relation entre le pH estimé par la régression logistique et le pH réel des 134 relevés test est bonne (figure 94). La REQM entre la valeur estimée et la valeur réelle est égale à 0,55 unité. L'erreur de prédiction est égale à 0,46 unité si on utilise l'équation $\text{pH estimé corrigé} = 0,638 * (\text{pH estimé}) + 1,433$.

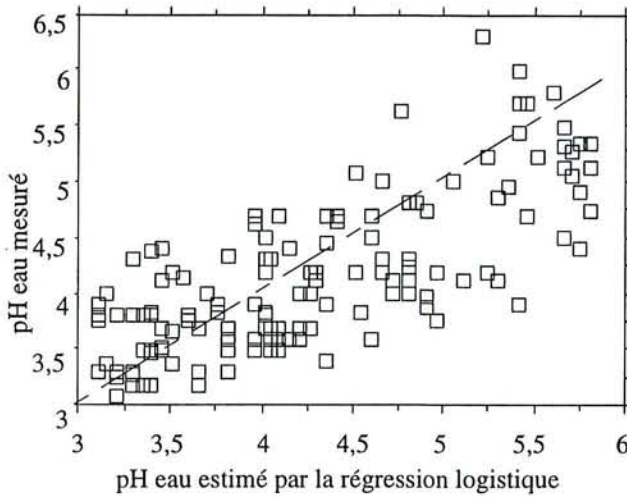


Figure 94 : Présentation des résultats de l'estimation du pH eau d'un lot de 134 relevés par la régression logistique .

9.3.4. Prédiction par un expert

La qualité des prédictions réalisées par un expert est proche de l'écart-type de la distribution (figure 95). L'erreur de prédiction entre la valeur estimée et la valeur réelle est égale à 0,71. L'utilisation de l'équation $\text{pH estim\acute{e} corrig\acute{e}} = 0,576 * (\text{pH estim\acute{e}}) + 1,564$ réduit l'erreur de prédiction qui vaut alors 0,52 unité.

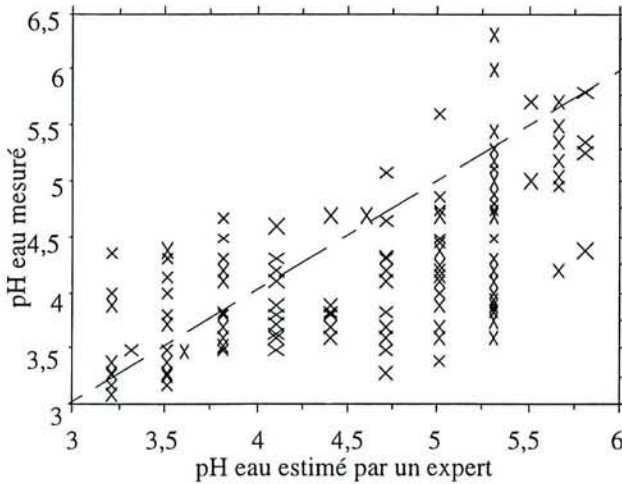


Figure 95 : Présentation des résultats de l'estimation du pH eau d'un lot de 134 relevés par un expert .

9.4 DISCUSSION

La prédiction des valeurs de pH par la méthode de la similitude floristique entre relevés fournit des résultats de qualité moyenne. En effet, l'attribution à tous les relevés d'un pH constant égal à 4,2 (le pH moyen des 134 relevés) a pour conséquence une qualité de prédiction équivalente à celle obtenue par cette nouvelle méthode.

Cette qualité de prédiction médiocre est due, on l'a vu, à une plus grande similitude floristique des relevés avec des relevés de pH différent qu'avec des relevés de pH semblable. Cependant les pH prédits ne semblent pas distribués au hasard de part et d'autre des pH mesurés : dans les milieux de pH faible, les pH prédits sont presque systématiquement plus faibles que les pH mesurés ; dans les milieux de pH élevés, les pH prédits sont presque systématiquement plus élevés que les pH mesurés. Il en résulte que :

- les relevés situés sur des sols de pH faible (environ 4) semblent avoir, en moyenne, une plus grande similitude floristique avec des relevés de pH plus acide qu'avec des relevés de pH équivalent au leur ;
- les relevés situés sur des sols de pH assez élevé (environ 5) semblent avoir, en moyenne, une plus grande similitude floristique avec des relevés de pH plus élevé qu'avec des relevés de pH équivalent au leur.

La vérification et la compréhension, sur l'ensemble des relevés utilisés dans notre travail, de ce phénomène paradoxal constitue la première partie de la discussion.

La seconde partie est consacrée à discuter et à comparer la qualité de prédiction de toutes les méthodes abordées.

9.4.1. Étude du phénomène de similitude floristique entre milieux différents

Les faits mentionnés dans le chapitre "résultats" ont été démontrés à partir de l'observation des similitudes de 134 relevés par rapport à 316 autres. Une étude plus poussée a été réalisée afin de déterminer la réalité du phénomène de similitude floristique entre milieux différents. Pour atteindre cet objectif, l'indice de similitude de chacun des 473 relevés utilisés dans notre thèse est calculé avec les 472 autres.

Pour analyser les résultats et présenter des valeurs synthétiques, les relevés sont séparés en quatre classes. Leurs limites et le nombre de relevés qu'elles contiennent sont les suivants :

- $3,1 \leq \text{pH} \leq 3,8$: 166 relevés
- $3,8 < \text{pH} \leq 4,5$: 175 relevés
- $4,5 < \text{pH} \leq 5,2$: 76 relevés
- $\text{pH} > 5,2$: 33 relevés

le traitement des données est réalisé en calculant le coefficient de similitude moyen de chaque relevé avec l'ensemble des relevés d'une classe (figure 96).

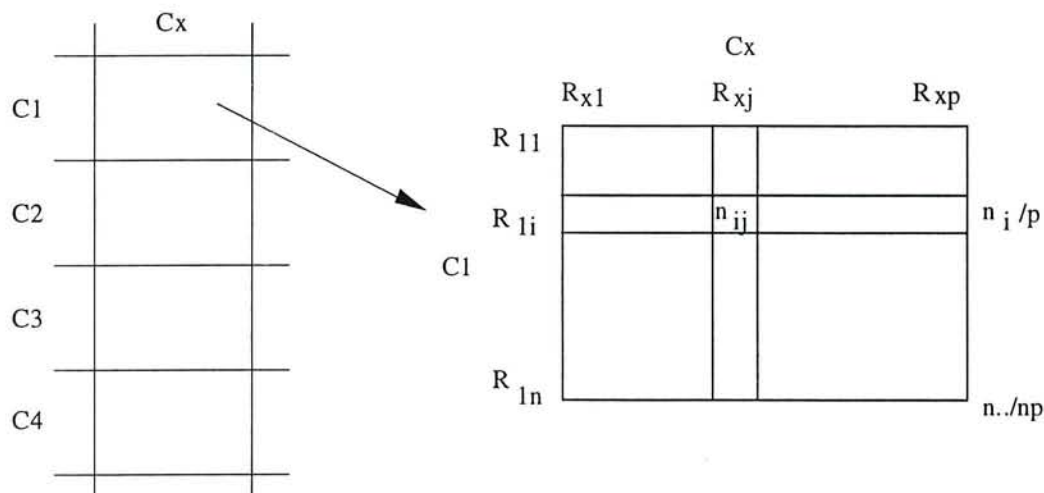


Figure 96: Présentation de la technique de calcul du coefficient de similitude moyen entre classes de pH.

Pour réaliser cette opération, les relevés de la classe C_x étudiée sont mis en colonne et les relevés de cette classe et ceux des autres classes sont mis en lignes.

L'intersection d'une ligne i et d'une colonne j contient le coefficient de similitude floristique n_{ij} entre le relevé i et le relevé j (ou aucune valeur si le même relevé est traité en ligne et en colonne). La moyenne n_i/p des coefficients de similitude d'un relevé avec les relevés de la classe C_i est ensuite calculée. La moyenne $n./np$ de l'ensemble des valeurs n_{ij}/p correspond au coefficient de similitude d'un relevé moyen de C_i avec un relevé moyen de C_x . c'est cette valeur qui est présentée dans un tableau synthétique.

9.4.1.1. Vérification du phénomène

Le calcul du nombre d'espèces communes d'un relevé moyen de chaque classe de pH avec un relevé moyen des autres classes de pH est mentionné dans le tableau 22 :

Classe	pH≤3,8	3,8<pH≤4,5	4,5<pH≤5,2	pH>5,2
pH≤3,8	<i>6,0</i>			
3,8<pH≤4,5	4,7	<i>4,5</i>		
4,5<pH≤5,2	3,7	4,2	<i>5,0</i>	
pH>5,2	3,2	4,0	5,7	<i>7,0</i>

Tableau 22 : Nombre moyen d'espèces communes entre deux relevés, pour chaque couple de classes de pH. La similitude floristique entre relevés de pH semblable est indiquée en italique. Une similitude floristique plus importante entre milieux différents qu'entre milieux semblables est indiquée en gras.

Le calcul du nombre de notes communes d'un relevé moyen de chaque classe de pH avec un relevé moyen des autres classes de pH est mentionné dans le tableau 23 :

Classe	pH≤3,8	3,8<pH≤4,5	4,5<pH≤5,2	pH>5,2
pH≤3,8	<i>135</i>			
3,8<pH≤4,5	132	<i>131</i>		
4,5<pH≤5,2	127	128	<i>127</i>	
pH>5,2	122	123	124	<i>122</i>

Tableau 23 : Nombre moyen de notes communes entre deux relevés, pour chaque couple de classes de pH. La similitude floristique entre relevés de pH semblable est indiquée en italique. Une similitude floristique plus importante entre milieux différents qu'entre milieux semblables est indiquée en gras.

Le calcul de l'indice de similitude de Dice d'un relevé moyen de chaque classe de pH avec un relevé moyen des autres classes de pH est mentionné dans le tableau 24 :

Classe	pH≤3,8	3,8<pH≤4,5	4,5<pH≤5,2	pH>5,2
pH≤3,8	<i>0,39</i>			
3,8<pH≤4,5	0,31	<i>0,29</i>		
4,5<pH≤5,2	0,22	0,24	<i>0,26</i>	
pH>5,2	0,17	0,21	0,27	<i>0,30</i>

Tableau 24 : Indice de similitude moyen entre 2 relevés, pour chaque couple de classes de pH. La similitude floristique entre relevés de pH semblable est indiquée en italique. Une similitude floristique plus importante entre milieux différents qu'entre milieux semblables est indiquée en gras.

L'observation des tableaux 22 à 24 met en évidence, pour les relevés de plusieurs classes, une similitude maximale avec les relevés situés dans d'autres milieux. Cependant, seuls, les relevés d'une seule classe (3,8<pH≤4,5) ont des indices de similitude moyens systématiquement plus élevés avec les relevés d'une autre classe (pH≤3,8) que la leur.

Deux sites de pH proches de 4 ont, en moyenne, un indice de similitude floristique plus faible que celui de deux sites de pH respectif 3,5 et 4.

Si les indices de similitude sont des images de la similarité de composition floristique entre relevés (GOUNOT 1969), on peut dire que la composition floristique la plus semblable à celle située dans un site de pH 4 se trouve, le plus souvent, dans un site de pH proche de 3,5.

9.4.1.2. Validité écologique

Un lien nul entre la variable environnementale et la flore entraîne une absence de différence entre les indices de similarité de couples de relevés pris dans n'importe quel milieu. La valeur écologique du pH comme indicateur de niveau trophique est discutée par certains auteurs (DUCHAUFOR, 1989). Il est donc possible que la similitude floristique forte entre milieux différents puisse être imputée à un lien faible entre le pH et la flore pour certaines parties du gradient. Pour vérifier ou invalider cette hypothèse, la similarité des relevés floristiques a été calculée en classant les relevés suivant la valeur du S/T (mesuré au pH du sol) de l'horizon A1. Deux lots ont été réalisés. le premier de 164 relevés regroupe les relevés dont le S/T est compris entre 0 et 20 % inclus. Le second lot regroupe les relevés dont le S/T varie de 20 à 40 % inclus. Cette classe contient 110 relevés.

Le coefficient de similitude moyen entre les relevés du groupe situé sur les sols dont le S/T est compris entre 20 et 40 % est égal à 0,31. Le coefficient de similitude moyen entre les relevés situés sur des sols dont le S/T est compris entre 20 et 40 % et les relevés situés sur des sols dont le S/T est compris entre 0 et 20 % est égal à 0,33.

Dans notre échantillon, les relevés situés dans des milieux assez désaturés ont une composition floristique moyenne plus proche de celle de relevés situés dans des milieux fortement désaturés que de celle de relevés situés dans des milieux ayant des taux de saturation semblables au leur.

9.4.1.3. Approche théorique

Le phénomène de similitude floristique entre des relevés de milieux différents, montré à partir de 134 relevés a été vérifié à l'aide de l'utilisation de l'ensemble des relevés (450) disposant de mesure du pH eau de l'horizon A1. Les faits semblent donc établis non seulement pour le gradient de pH mais aussi pour le gradient de S/T. Si :

- on considère la présence ou l'absence des espèces comme une image de la composition floristique des relevés ;
 - les indices de similitude utilisés reflètent la ressemblance entre relevés ;
 - les relevés de pH 3 à 4,5 de notre échantillon sont représentatifs de la flore située sur des pH équivalents ;
- il est possible de postuler que dans le massif vosgien :

1) La flore la plus semblable à celle située dans un site de pH faible est généralement située dans un site de pH très faible.

Ou, ce qui revient au même :

2) Deux sites, de pH respectivement faible et très faible, ont généralement une composition floristique plus semblable que celle de deux sites de pH faible .

C'est la possibilité théorique de ce postulat qui est discutée dans cette partie. Cette approche théorique est développée en prenant le nombre d'espèces communes comme exemple d'indice de similitude. Cet indice, bien qu'imparfait, a été choisi du fait de sa relative simplicité.

Possibilité théorique

Pour deux relevés, x_{m1} pris au hasard dans $m1$;
 x_{m2} pris au hasard dans $m2$.

Soit $c_{i/m1*m2}$ la variable qui vaut 1 si l'espèce i est commune à x_{m1} et x_{m2} ;
0 sinon.

Soit $a(x_{m1}, x_{m2})$ le nombre d'espèces communes à x_{m1} et x_{m2} .

on a $a(x_{m1}, x_{m2}) = \sum_{i=1}^n (c_{i/m1*m2})$

et le nombre moyen d'espèces communes entre un relevé de m1 et un relevé de m2 est :

$$\bar{a} = E(a(x_{m1}, x_{m2})) = E\left(\sum_{i=1}^n (c_i/m1 * m2)\right) = \sum_{i=1}^n E(c_i/m1 * m2)$$

Pour une espèce, on a :

$$E(c_i/m1 * m2) = 1 \cdot \Pr\{c_i/m1 * m2 = 1\} + 0 \cdot \Pr\{c_i/m1 * m2 = 0\} \\ = P_{Ei/m1} * P_{Ei/m2}$$

$$\text{d'où } \bar{a} = \sum_{i=1}^n (P_{Ei/m1} * P_{Ei/m2})$$

Le nombre moyen d'espèces communes, entre deux relevés x_{m1} et x_{m2} situés dans les milieux m1 et m2, correspond à la somme des probabilités de présence simultanée de chacune des n espèces dont la présence est possible dans les milieux m1 et m2.

Dans la suite, pour alléger les formules et faciliter la compréhension $P_{Ei/m1}$ sera notée P_1 et $P_{Ei/m2}$ sera notée P_2 .

L'objectif de cette démonstration est de prouver la possibilité théorique d'un nombre d'espèces communes plus important entre relevés situés sur des milieux (m1 et m2) différents qu'entre relevés situés sur des milieux (m1 et m1) identiques.

On cherche donc :

$$a(x_{m1}, x_{m2}) = \sum_{i=1}^n (P_1 * P_2) > a(x_{m1}, x_{m1}) = \sum_{i=1}^n (P_1 * P_1) \text{ ou}$$

si le relevé est réduit à une espèce :

$$a(x_{m1}, x_{m2}) - a(x_{m1}, x_{m1}) = P_1(P_2 - P_1) > 0 \text{ dès que } P_2 > P_1.$$

Autrement dit, si une espèce est plus fréquente dans m2 que dans m1, sa probabilité de présence commune sera plus forte dans un couple de relevés de m1 et de m2 que dans un couple de relevés de m1. Il en résulte que toute espèce plus fréquente dans m2 contribuera à une similitude floristique plus grande entre m1 et m2 qu'entre m1 et m1. Par contre, toute espèce plus fréquente dans m1 contribuera à une similitude floristique plus grande entre m1 et m1.

Pour des relevés ayant un nombre d'espèces quelconque, on peut réécrire l'équation en deux termes : l'un contenant les espèces plus fréquentes dans m2 (=ind2)² et l'autre contenant les espèces plus fréquentes dans m1 (=ind1). L'équation s'écrit :

$$a(x_{m1}, x_{m2}) - a(x_{m1}, x_{m1}) = \sum_{i=1}^n (P_1 * (P_2 - P_1)) \\ = \sum_{ind2} (P_1 * (P_2 - P_1)) - \sum_{ind1} (P_1 * (P_1 - P_2)) \quad (1) \\ = \Sigma_2 \quad - \quad \Sigma_1$$

Dans cette équation, la probabilités de présence des espèces caractéristiques de m2 peut s'écrire :

$$P_1(P_2 - P_1) = P_2^2 P_1/P_2 (1 - P_1/P_2) \quad (2) \text{ et}$$

la probabilité de présence des espèces caractéristiques de m1 peut s'écrire :

²"ind2" comme espèces indicatrices du milieu 2.

$$P_1(P_1 - P_2) = P_2^2 P_1/P_2 (P_1/P_2 - 1) \quad (3)$$

On cherche alors les règles qui contribuent à augmenter Σ_2 et à diminuer Σ_1 . Ces règles sont au nombre de trois.

• Règle 1 : Règle des rapports de fréquence :

Pour les espèces caractéristiques de m2, (2) est maximum lorsque $P_1/P_2 = 1/2$; on a alors $P_2^2 P_1/P_2 (1 - P_1/P_2) = P_2^2/4$

Pour les espèces caractéristiques de m1, (3) est minimum lorsque P_1/P_2 est Proche de 1 ; on a alors $P_2^2 P_1/P_2 (P_1/P_2 - 1)$ Proche de 0.

(1) sera d'autant plus important que les espèces caractéristiques de m2 seront deux fois plus fréquentes dans m2 que dans m1 et que les espèces caractéristiques de m1 seront presque aussi fréquentes dans m1 que dans m2.

• Règle 2 : règle de la valeur de fréquence :

Pour les espèces caractéristiques de m2, (2) est maximum lorsque p_2^2 est maximum donc lorsque P_2 est maximum.

Pour les espèces caractéristiques de m1, (3) est minimum lorsque P_2^2 est minimum donc lorsque P_2 est minimum.

(1) sera d'autant plus important que les espèces caractéristiques de m2 seront plus fréquentes dans m2 et que les espèces caractéristiques de m1 seront moins fréquentes dans m2.

• Règle 3 : Règle du nombre d'espèces plus fréquentes dans chaque milieu.

(1) sera d'autant plus important que les espèces caractéristiques de m2 seront nombreuses et que les espèces caractéristiques de m1 seront peu nombreuses.

Examen des classes de relevés au regard des règles énoncées.

L'observation des caractéristiques spécifiques des relevés des classes de pH permet de déterminer quelles sont, dans les conditions naturelles, parmi les 3 règles énoncées, celles qui sont prépondérantes pour expliquer une forte similitude floristique entre milieux différents. Les milieux différents à nombre d'espèces communes important sont comparés.

Comparaison des caractéristiques spécifiques des milieux de pH compris entre 3,8 et 4,5 avec celles des milieux de pH compris entre 3,1 et 3,8

Les caractéristiques spécifiques de chacune des deux classes de relevés étudiées sont les suivantes (tableau 25) :

Caractéristiques\Classes	pH 3,1-3,8 (m2)	pH 3,8-4,5 (m1)
Nombre moyen, dans un relevé, d'espèces plus fréquentes à pH 3,1-3,8 (m2)	10,35	6,21
Nombre moyen, dans un relevé, d'espèces de fréquence égale dans les 2 classes	0,28	0,27
Nombre moyen, dans un relevé d'espèces plus fréquentes à pH 3,8-4,5 (m1)	4,35	8,74
Nombre potentiel d'esp. plus fréquentes à pH 3,1-3,8 (m2)	52	
Nombre potentiel d'esp. indifférentes	15	
Nombre potentiel d'esp. plus fréquentes à pH 3,8-4,5 (m1)	123	
Fréquence moyenne des espèces plus fréquentes à pH 3,1-3,8 (m2)	0,20	0,12
Fréquence moyenne des espèces indifférentes	0,02	0,02
Fréquence moyenne des espèces plus fréquentes à pH 3,8-4,5 (m1)	0,04	0,07

Tableau 25 : Caractéristiques spécifiques des milieux de pH compris entre 3,1 et 3,8 et des milieux de pH compris entre 3,8 et 4,5.

Le nombre d'espèces caractéristiques de chaque milieu et leur fréquence moyenne dans chacun des milieux permettent d'estimer quelles sont les règles qui sont présentes dans la nature pour expliquer le nombre importants d'espèces communes entre milieux différents. Les résultats sont fournis dans le tableau 26.

Règle	Valeurs favorables	valeurs dans les classes	Les valeurs favorisent une similitude entre
Rapport de fréquences	indicatrices de m1 : $P_2/P_1=1$ indicatrices de m2 : $P_2/P_1=0,5$	ind 1 : $P_2/P_1=0,6$ ind 2 : $P_1/P_2=0,6$	effet nul
Valeurs de fréquence	indicatrices de m1 : fréquence faible dans m2 indicatrices de m2 : fréquence forte dans m2	ind 1 : $P_2=0,04$ ind 2 : $P_2=0,20$	$m1 * m2$
nombre d'espèces caractéristiques	indicatrices de m1 : nombre faible indicatrices de m2 : nombre élevé	ind 1 : 123 ind 2 : 52	$m1 * m1$

Tableau 26 : Présentation des résultats expliquant un plus grand nombre d'espèces communes entre milieux de pH proche de 4 et milieux de pH proche de 3,5 qu'entre milieux de pH proche de 4 et autres milieux de pH proches de 4.

L'examen des résultats exprimés dans le tableau 26 indique que le nombre d'espèces communes plus important entre milieux différents qu'entre milieux identiques est du, dans les milieux assez acides à la différence de fréquence des espèces dans les deux milieux (règle 2).

Comparaison des caractéristiques spécifiques des milieux de pH compris entre 4,5 et 5,2 avec celles des milieux de pH compris entre 5,2 et 6,3

L'examen des fréquences des espèces dans les deux groupes de relevés fournit les résultats suivants (tableau 27) :

Caractéristiques	pH 4,5-5,2 (m1)	pH 5,2-7,3 (m2)
Nombre moyen, dans un relevé, d'espèces plus fréquentes à pH 4,5-5,2 (m1)	8,39	5,39
Nombre moyen, dans un relevé, d'espèces de fréquence égale dans les 2 classes	1,17	2,21
Nombre moyen, dans un relevé d'espèces plus fréquentes à pH 5,2-7,3 (m2)	8,68	14,97
Nombre potentiel d'esp. plus fréquentes à pH 4,5-5,2 (m1)	54	
Nombre potentiel d'esp. indifférentes	77	
Nombre potentiel d'esp. plus fréquentes à pH 5,2-7,3 (m2)	67	
Fréquence moyenne des espèces plus fréquentes à pH 4,5-5,2 (m1)	0,16	0,10
Fréquence moyenne des espèces indifférentes	0,02	0,03
Fréquence moyenne des espèces plus fréquentes à pH 5,2-7,3 (m2)	0,13	0,22

Tableau 27: Caractéristiques spécifiques moyennes des groupes de relevés présents sur des sols de pH compris entre 4,5 et 5,2 et sur des sols de pH compris entre 5,2 et 6,3.

Ces caractéristiques permettent de déterminer quelles règles permettent une similitude floristique importante entre milieux de pH proche de 5 et milieux de pH proche de 6. Les résultats sont présentés dans le tableau 28 :

Règle	Valeurs favorables	valeurs dans les classes	Les valeurs favorisent une similitude entre
Rapport de fréquences	indicatrices de m1 : $P_2/P_1=1$ indicatrices de m2 : $P_2/P_1=0,5$	ind 1 : $P_2/P_1=0,6$ ind 2 : $P_1/P_2=0,6$	effet nul
Valeurs de fréquence	indicatrices de m1 : fréquence faible dans m2 indicatrices de m2 : fréquence forte dans m2	ind 1 : $P_2=0,10$ ind 2 : $P_2=0,22$	$m1*m2$
nombre d'espèces caractéristiques	indicatrices de m1 : nombre faible indicatrices de m2 : nombre élevé	ind 1 : 54 ind 2 : 67	$m1*m2$

Tableau 28 : Présentation des résultats expliquant un plus grand nombre d'espèces communes entre milieux de pH proche de 5 et milieux de pH proche de 5,5 qu'entre milieux de pH proche de 5 et autres milieux de pH proche de 5.

L'examen des résultats exprimés dans le tableau 28 indique que la forte similitude floristique des relevés situés sur des sols de pH proches de 5 avec les relevés de pH proche de 5,5 est due au nombre élevé d'espèces caractéristiques des milieux eutrophes (règle 3) et à leur fréquence élevée dans l'ensemble des relevés (règle 2).

L'étude théorique a donc permis de montrer la possibilité d'avoir un plus grand nombre d'espèces communes entre milieux différents qu'entre milieux identiques. L'analyse, au regard des résultats théoriques, des relevés acidiphiles et acidiclins indique que ce ne sont pas toujours les mêmes règles qui, dans la nature, permettent cette plus grande similitude floristique.

9.4.2. Qualité d'estimation du pH par les différentes approches abordées

9.4.2.1. Méthode de la similitude floristique entre relevés

Les trois approches d'évaluation de la similitude de la composition floristique entre relevés fournissent des résultats aux caractères généraux semblables : les relevés situés sur certaines parties du gradient ont des flores très proches de celles de milieux différents. Ces similitudes floristiques sont dues à des spécificités de la composition floristiques de ces milieux. Cette proximité floristique induit une évaluation générale du pH plutôt moyenne avec de nombreuses estimations de pH extrêmes.

Les résultats indiquent que l'indice le plus fiable pour estimer le pH eau de l'horizon A1 d'un sol est celui du nombre de notes communes : 2 relevés qui ont un maximum de notes communes ou, ce qui revient au même, un minimum de notes différentes ont plus de chance de se trouver sur des milieux de pH semblable, que deux relevés ayant un maximum d'espèces communes ou un indice de similitude de Dice maximum. Il en résulte que la meilleure estimation du pH est réalisée par le calcul du nombre de notes communes plutôt que par un autre indice de similitude.

9.4.2.2. Qualité de prédiction des autres méthodes

Parmi les autres méthodes d'estimation du pH, l'approche par la moyenne des valeurs indicatrices des espèces fournit des résultats faibles à bons. Ils sont assez faibles lorsque la valeur indicatrice est fournie pour une très grande diversité de milieux et pour un vaste territoire (l'Allemagne) situé en dehors des limites de la région d'étude.

L'estimation par l'ACC donne de bons résultats. Elle présente cependant un inconvénient majeur : elle ne permet pas de prédire les pH extrêmes. En effet, la valeur indicatrice des espèces correspond au barycentre des relevés dans lesquels elles sont présentes. Les espèces ne peuvent avoir de valeur indicatrice correspondant à un pH extrême que si elles sont présentes uniquement dans des relevés de pH extrême ; ce qui n'arrive jamais. Dans l'étape suivante, le phénomène se reproduit encore une fois, puisque les relevés situés au barycentre des espèces qu'ils contiennent, ne peuvent avoir des pH aussi extrêmes que les valeurs indicatrices de ces espèces. Il en résulte que les pH prédits par cette méthode varient de 3,8 à 4,9 alors que les pH réels varient de 3,1 à 6,3. De même, l'écart-type des valeurs prédites est de 0,26 alors que l'écart-type des valeurs mesurées est égal à 0,69.

L'estimation par la moyenne des optimums écologiques fournit également de bons résultats : la qualité de prédiction par cette méthode est équivalente à celle de l'ACC. Contrairement à l'ACC, l'approche par la moyenne des optimums permet l'estimation des valeurs de pH extrêmes. Les valeurs prédites ont d'ailleurs le même écart-type que les valeurs mesurées. L'absence de diminution de l'écart-type est due au nombre important (68 % du total) d'espèces qui présentent un optimum égal au pH minimal ou au pH maximal. **La valeur de l'optimum écologique, qui correspond à la valeur du gradient pour laquelle la fréquence de l'espèce est maximale, peut donc être considérée comme un bon indice de la valeur indicatrice des espèces.**

Les résultats obtenus par la régression logistique sont bons. Cette qualité est due à une démarche de prédiction a priori supérieure à celle des valeurs indicatrices. En effet, dans cette méthode, on utilise toute l'information fournie par la distribution des espèces et pas seulement un seul nombre. Il en résulte que les espèces ont, dans le calcul de la prédiction, une importance proportionnelle à leur caractère indicateur. Cette caractéristique oppose cette approche aux méthodes utilisant les valeurs indicatrices.

L'estimation d'un expert est moyenne (écart-type avec les pH réel = 0,71). C'est à la fois étonnant -il intègre a priori beaucoup plus de connaissances que celles fournies comme référence à l'ordinateur- et normal : d'une part, les prédictions sont en général réalisées sur le terrain en intégrant tous les paramètres de milieu, et d'autre part, il prédit traditionnellement un niveau trophique général et non un pH. L'ordination fournie par l'expert est ainsi mieux corrélée au S/T ou au gradient trophique synthétique qu'au pH.

9.4.2.3. Comparaison des méthodes

Seules quatre méthodes sont réellement comparables car les données utilisées dans toutes les étapes de prédiction sont identiques. Il s'agit des approches qui utilisent la similitude floristique entre relevés, la moyenne des optimums écologiques, l'ACC, et la régression logistique. L'approche d'ELLENBERG emploie les valeurs indicatrices des espèces à partir de relevés de référence établis en Allemagne. L'expert utilise évidemment ses connaissances personnelles.

La comparaison des résultats indique que les qualités de prédiction obtenues par les nouvelles approches sont légèrement inférieures ou équivalentes à celles obtenues par les meilleures méthodes traditionnelles (figure 97).

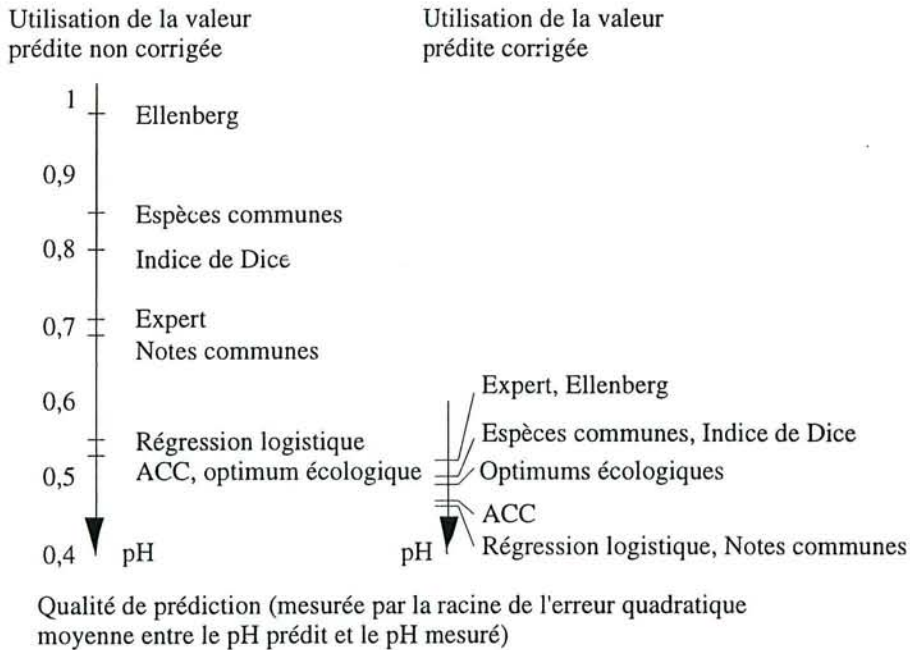


Figure 97 : Comparaison des résultats des différentes méthodes de prédiction du pH.

Parmi l'ensemble des méthodes utilisées, trois méthodes de prédiction non corrigées sont supérieures aux autres. Il s'agit de l'ACC, de la régression logistique et de l'approche par l'optimum écologique des espèces. Les autres méthodes sont nettement plus mauvaises : leur qualité de prédiction est égale ou supérieure à l'écart-type (0,69) de la distribution des pH réels.

La différence de qualité entre les méthodes est beaucoup plus faible lorsque les valeurs estimées sont corrigées. Pour ces approches, trois méthodes sont supérieures aux autres. Il s'agit de l'ACC, de la régression logistique et de la méthode de similitude floristique entre relevés (qui utilise le nombre d'espèces communes comme indice de similitude).

9.5 CONCLUSION

Les méthodes de prédiction du pH, à l'aide de la végétation introduites dans ce travail ont été testées et comparées aux approches traditionnelles. L'ensemble des résultats indique une qualité de prédiction satisfaisante de ces nouvelles méthodes.

Ce chapitre permet également d'avoir une vue générale des méthodes utilisées par les phytoécologues pour prédire une variable environnementale à l'aide du caractère bio-indicateur de la végétation. Il semble possible de les regrouper en quatre catégories.

L'approche par la similitude floristique entre relevés constitue la méthode la plus marginale. Plusieurs voies d'amélioration de cette approche semblent possibles. La première consiste à mettre en relation directement les paramètres a, b, c, d avec le pH des relevés de référence par l'intermédiaire d'une analyse multivariée. Une seconde solution consiste à utiliser des distances entre relevés plutôt que des indices de similitude. Les distances permettraient d'utiliser les notes d'abondance des espèces ou de réaliser des opérations plus complexes. Enfin une dernière solution consiste à calculer la similitude des relevés avec des relevés moyens positionnés par rapport à deux gradients, par exemple le pH et l'altitude. Cette méthode permettrait d'évaluer le gain de qualité d'estimation apporté par la connaissance d'une variable du milieu importante, en plus de la végétation.

L'approche par la moyenne des valeurs indicatrices des espèces est traditionnellement la plus employée. Dans cette méthode, l'information apportée par chaque espèce est résumée à un nombre. Cette approche semble donc assez réductrice. Ce chapitre a démontré que les méthodes objectives de détermination des valeurs indicatrices ne se limitaient pas à l'approche utilisant la notion de moyenne. L'utilisation de la valeur correspondant au mode des profils écologique peut également être utilisée. Cette utilisation a une grande importance du point de vue de l'application des résultats de cette thèse :

les optimums des espèces pour les variables nutritionnelles (indiquées dans l'annexe 3) peuvent probablement être utilisées comme valeurs indicatrices pour prédire ces variables à l'aide de la végétation. Le domaine de validité est le massif vosgien.

La mesure, pour chaque valeur du gradient, de la probabilité d'avoir la flore du relevé observé constitue la troisième grande méthode de prédiction utilisée. Une seule technique, la régression logistique, est basée sur ce principe. Dans cette approche, la totalité du profil écologique des espèces est pris en compte. De ce fait, cette méthode semble beaucoup plus moderne que celle qui utilise les valeurs indicatrices des espèces. Paradoxalement, la qualité de prédiction estimée par nos tests est comparable pour les deux types de méthode (régression logistique et valeur indicatrice).

La prédiction par un expert constitue la dernière approche de la prédiction de la végétation. Son objectivation est évidemment difficile. Cependant la démarche de l'expert peut être utilisée pour valider et améliorer les méthodes formalisées.

D'autre part, l'utilisation de l'ensemble des méthodes pour prédire le pH de l'horizon A1 d'un sol, permet d'évaluer globalement la qualité du caractère bio-indicateur des espèces vis-à-vis du pH. La qualité de prédiction est médiocre même pour les bonnes méthodes. Il est en effet impossible de prédire le pH avec un écart-type inférieur à 0,4 unité. Quelle que soit la méthode utilisée, les valeurs estimées du pH d'un horizon A1 restent donc imprécises.

Cette mauvaise prédiction relative peut être due à l'inadéquation des méthodes actuellement utilisées. Elle est également la conséquence des relations assez moyennes liant le pH et la végétation (voir les chapitres 3 et 5). Ces corrélations médiocres sont probablement imputables, pour les sols acides, à une forte variabilité des mesures de pH à l'intérieur des placettes (BRAUN-BLANQUET, 1932 ; GOOVAERTS et al., 1989) et dans le temps (ELLENBERG, 1986). L'utilisation de moyennes de pH mesurés sur plusieurs sites à l'intérieur d'une placette et au cours du temps aurait probablement fourni une meilleure estimation. Il est donc possible que les estimations soient assez bonnes et les mesures mauvaises.

Enfin, certains résultats de ce chapitre sont tout à fait inattendus. Ils ont trait aux distributions des communautés végétales vis-à-vis du gradient de pH. La flore des relevés de pH 4 a une meilleure similitude avec des relevés de pH 3,5 qu'avec d'autres relevés de pH 4. Ce phénomène étonnant met peut-être en évidence une certaine faiblesse des indices de similarité pour refléter la similarité réelle entre relevés.

CONCLUSION GÉNÉRALE

La détermination du comportement nutritionnel des espèces forestières du massif Vosgien et l'étude de leur caractère bio-indicateur représentaient les objectifs de notre travail. Pour les atteindre, nous avons employé une démarche comportant trois étapes principales : l'étude des variables à analyser, l'élaboration d'une stratégie d'échantillonnage et l'utilisation d'un éventail de traitements des données.

- Un **souci d'exhaustivité** a conduit à étudier simultanément un grand nombre de variables floristiques et écologiques. **157 espèces** fréquentes ont été analysées. Les principales variables nutritionnelles : pH, cations échangeables du complexe adsorbant, carbone et azote (totaux) ont été mesurées. Parmi les variables choisies, l'originalité repose sur la prise en compte systématique de la quantité d'ions Al^{+++} mesurée au pH du sol.

- La localisation des relevés a été déterminée selon un **plan d'échantillonnage contraignant**. Celui-ci a été établi pour satisfaire trois impératifs :

- cerner au mieux, l'effet des variables étudiées (ressources minérales mais aussi substrat et altitude) sur les espèces ;
- éviter des problèmes de biais dérivant d'un mauvais contrôle d'autres variables importantes tels que le stade de maturation dynamique des communautés ou les caractéristiques hydriques des sols ;
- acquérir un grand nombre de relevés dans tout l'éventail des variables étudiées afin d'obtenir des résultats fiables.

La collecte de **473 relevés** répartis de façon relativement homogène dans les différentes strates du plan d'échantillonnage a permis de satisfaire cet objectif.

- La démarche employée pour comprendre et définir le comportement nutritionnel des espèces a commencé par le simple examen de l'effet de chaque variable initiale sur chaque espèce pour aboutir à l'étude plus complexe de l'effet d'un paramètre du milieu sur le comportement nutritionnel synthétique des taxons.

Le passage de l'effet d'une variable à l'action de plusieurs facteurs a été mené en synthétisant les variables corrélées en un seul descripteur et en observant la distribution des espèces par rapport à deux descripteurs simultanément.

L'approche utilisée pour établir le lien entre une ou deux variables et une espèce est basée sur la technique de la **fenêtre mobile**. Celle-ci permet de calculer la fréquence d'une espèce pour chaque valeur d'une variable. Son emploi permet une étude novatrice du comportement des espèces. Elle n'avait jamais été utilisée, en effet, pour étudier le comportement de plus de quelques taxons vis-à-vis de quelques variables. Elle fournit pourtant plusieurs avantages qui justifient son utilisation.

La méthode de la fenêtre mobile donne une estimation de la fréquence d'une espèce, en chaque point du gradient, plus exacte que celle des profils écologiques. En effet, à l'intérieur d'une classe d'un profil écologique, la fréquence est la même quelle que soit la valeur du gradient analysé. Or, il est bien évident que la fréquence réelle de l'espèce varie entre les deux bornes de la classe. Avec la technique de la fenêtre mobile, chaque point du gradient est placé au centre d'une classe qui est utilisée pour calculer la fréquence de l'espèce.

La méthode de la fenêtre mobile décrit les données plutôt qu'elle ne les modélise. Les probabilités d'occurrence calculées pour une espèce ne dépendent donc pas d'un modèle a priori. Cette approche descriptive des données oppose la méthode de la fenêtre mobile à celle de la régression logistique qui calcule des probabilités d'occurrence à partir de modèles établis a priori.

Cependant, elle offre un inconvénient par rapport à la régression logistique en ne fournissant pas de résumés numériques. Or, ceux-ci sont très utiles pour la synthèse des comportements nutritionnels d'un grand nombre d'espèces.

C'est pourquoi, nous avons élaboré **deux résumés numériques ayant pour objectif de caractériser "l'optimum" et "l'amplitude" écologique des espèces**. La valeur de l'optimum choisie correspond à la valeur du gradient pour laquelle la fréquence de l'espèce est maximale. La valeur de l'amplitude correspond à l'intervalle du gradient pour lequel la fréquence de l'espèce est maximale et qui représente une part définie de la distribution.

Ces notions d'optimum et d'amplitude écologiques sont applicables à l'étude d'une ou plusieurs variables du milieu.

Conclusion générale

Les probabilités d'occurrence fournies par la méthode de la moyenne mobile peuvent être représentées graphiquement pour une ou deux dimensions écologiques. Cette possibilité, indispensable au dépouillement des résultats, permet l'examen synthétique des fréquences calculées. D'autre part, le calcul des probabilités d'occurrence des différentes classes d'abondance met en évidence pour la première fois, la contribution des différentes notes d'abondance dominante à la réalisation d'un profil.

Les différentes étapes d'acquisition et de traitement des données ont permis d'obtenir un certain nombre de résultats concernant non seulement les problématiques abordées mais aussi les aspects méthodologiques.

• L'étude a d'abord permis d'établir le **signalement écologique** complet -distribution et résumés numériques- des 157 espèces étudiées vis-à-vis de toutes les variables de richesse minérale prises en compte.

L'analyse des relations espèces-variables nutritionnelles confirme l'importance de certains cations sur la répartition des espèces. Il s'agit du calcium, du magnésium, de l'aluminium, des protons et du fer. L'effet du potassium et du manganèse semble moins marqué. Il existe, d'autre part, des relations étroites entre certains groupes d'espèces aux exigences trophiques communes et certaines variables du gradient trophique. Les espèces **acidiphiles** réagissent particulièrement aux variations de pH et de C/N. Par contre, la plupart des **neutrophiles** sont plutôt sensibles à l'aluminium.

L'analyse simultanée de l'aluminium et des bases échangeables a permis d'étudier les variations de fréquence des espèces liées à l'augmentation de la quantité de l'aluminium dans le sol. Les résultats obtenus sont comparables à ceux obtenus avec des études expérimentales qui portent sur l'influence de l'aluminium sur la croissance racinaire. Cependant, notre étude semble apporter quelques résultats originaux :

- environ 50 % des espèces étudiées se révèlent être sensibles à de fortes quantités d'ions aluminium présentes dans l'horizon A1 ;
- toutes les espèces exigeant une bonne alimentation en bases sont sensibles à la toxicité aluminique. Réciproquement, les espèces peu exigeantes vis-à-vis des bases échangeables ne sont pas sensibles à un effet toxique de l'aluminium ;
- les espèces sensibles ont des réactions très variables avec l'évolution des quantités d'aluminium et de bases dans le sol. Il en résulte que l'utilisation du rapport S/Al, comme indicateur de toxicité aluminique, fournit des résultats qui ne sont pas toujours pertinents dans les conditions naturelles. Pour un certain nombre d'espèces, ces résultats peuvent être complètement erronés ;
- l'augmentation de la quantité d'aluminium dans le sol est responsable d'une baisse de fréquence des espèces plus importante dans les milieux riches en bases que dans les milieux pauvres en bases ;
- enfin, un certain nombre d'espèces réagissent positivement à l'augmentation de la quantité d'aluminium du sol. Cette augmentation est imputable à une baisse de la concurrence plutôt qu'à une réelle sensibilité à l'aluminium.

L'étude simultanée de l'influence de l'aluminium et des bases montre que les espèces qui ont des optimums semblables pour les bases échangeables ont également des optimums semblables pour l'aluminium. Plus généralement, l'analyse de l'ordination des optimums des espèces indique que celles-ci s'ordonnent de la même façon vis-à-vis de dix variables nutritionnelles. Il semble donc raisonnable de résumer ces variables par un descripteur synthétique caractérisant le niveau trophique de l'horizon A1. L'évaluation de la pertinence des descripteurs synthétiques traditionnels révèle que le S/T mesuré au pH du sol traduit avec le plus de précision les variations de végétation dues aux conditions de nutrition.

Un outil moderne d'analyse, l'ACC, a permis de construire un **nouvel indicateur performant qui combine de façon optimale le S/T, le C/N et le type d'humus**. L'optimum des espèces vis-à-vis de ce descripteur dans les Vosges correspond à leur caractère indicateur vis-à-vis du pH et de l'azote du sol défini en Allemagne et en Suisse. Ces résultats semblent prouver un comportement nutritionnel homogène des espèces sur un vaste territoire géographique.

La recherche de l'effet des ressources minérales du deuxième horizon a révélé leur importance pour le tiers des espèces analysées. Le comportement de ces espèces vis-à-vis du S/T du deuxième horizon est, mis à part quelques exceptions, le même que leur comportement vis-à-vis du S/T du premier horizon.

L'étude du deuxième horizon n'invalide donc pas les résultats obtenus par l'analyse du premier. Elle apporte cependant quelques précisions sur les phénomènes de compensation de nutrition minérale entre différents horizons : pour la plupart des espèces sensibles, **il existe un phénomène de compensation de richesse en bases pour les espèces neutrophiles (mais aussi d'acidité pour les acidiphiles) entre les deux horizons.**

L'observation simultanée de l'**influence de l'altitude** et de la nutrition minérale révèle plusieurs points intéressants. Le comportement nutritionnel de la plupart des espèces varie peu avec l'altitude : l'allure générale de la courbe est comparable d'une altitude à l'autre. Par contre, la fréquence générale des espèces sensibles à l'altitude varie avec celle-ci. Les phénomènes d'interaction qui affectent plusieurs espèces sont multiples. Le phénomène de compensation de facteurs ne semble représenter qu'un type possible. Enfin la répartition hétérogène des optimums des espèces vis-à-vis des deux variables a une conséquence qui n'avait jamais, semble-t-il, été mise en évidence : **la proportion des espèces neutrophiles, des acidiclinales et des acidiphiles varie selon l'altitude pour un même niveau trophique du sol.**

L'étude de l'**influence de la situation géographique** indique plusieurs résultats intéressants. Indépendamment de la nutrition minérale et de l'altitude, trois régions ont une influence marquée sur la fréquence des espèces. Ces régions sont orientées dans le sens nord-sud et correspondent approximativement à la Vôge, aux Vosges cristallines lorraines et aux Vosges alsaciennes. Ces trois zones modifient la fréquence des espèces mais n'ont guère d'influence sur leur comportement nutritionnel.

L'influence des ressources minérales du sol sur le **recouvrement** des espèces fait apparaître un décalage significatif des optimums des classes d'abondance forte vers les milieux acides. L'amplitude écologique de ces classes d'abondance élevée est également plus réduite que celle des classes d'abondance faible. Les variations de comportement entre classes d'abondance affectent principalement les espèces acidiphiles et acidiclinales. Le comportement nutritionnel des neutrophiles est semblable quelle que soit leur abondance. Le décalage des recouvrements forts des espèces acidiphiles vers les milieux les plus pauvres coïncide avec une diversité spécifique plus faible de ces milieux. Ce décalage traduit probablement une réaction de ces espèces à une baisse des phénomènes de concurrence.

L'essai de prédiction du pH avec le cortège floristique des relevés fournit des résultats médiocres quelle que soit la méthode utilisée. Cependant, l'emploi de valeurs corrigées améliore sensiblement la qualité de prédiction. **Une nouvelle méthode, basée sur la comparaison de la flore de relevés de pH inconnu avec celle de relevés de pH connu, est introduite. La pertinence de ses prédictions est plutôt moyenne. Ces résultats passables sont imputables à une particularité étonnante de la flore des milieux de pH proches de 4 : La composition floristique de deux relevés de pH 4 est plus dissemblable que la composition floristique de deux relevés de pH respectifs 4 et 3,5. Les pH prédits pour les milieux de pH proches de 4 sont donc presque systématiquement sous-évalués.**

D'autre part, l'utilisation de l'optimum écologique comme valeur indicatrice des espèces permet de réaliser des prédictions de bonne qualité. Il en résulte que **les optimums écologiques déterminés dans cette thèse (annexe 3) peuvent être utilisés comme valeurs indicatrices des espèces.**

La comparaison des résultats obtenus par l'ensemble des approches laisse apparaître que **les méthodes de la régression logistique et de la moyenne pondérée (ACC et optimums écologiques) fournissent les prédictions les plus fiables. Celles-ci sont de qualité supérieure aux résultats indiqués par un expert.**

• Ces différents résultats ont plusieurs conséquences méthodologiques. Elles concernent la phase d'acquisition des données et l'analyse de l'influence des variables nutritionnelles ou des horizons sur les espèces.

Un plan d'échantillonnage, qui permet de contrôler les principaux facteurs influant sur la répartition des espèces, est nécessaire. Comme le démontre l'analyse de l'effet de l'altitude, ces facteurs ont une forte influence sur la forme des profils écologiques vis-à-vis de la nutrition minérale. Un plan d'échantillonnage très déséquilibré sera la cause de profils écologiques biaisés.

La corrélation entre les variables nutritionnelles rend délicate l'analyse de l'effet d'une seule variable : son influence propre sur les espèces est difficile à distinguer de celle des autres facteurs. Par exemple, lorsque l'on observe le profil écologique d'une espèce par rapport à la quantité de calcium du sol, on observe l'effet

Conclusion générale

du Ca mais aussi l'effet simultané des éléments qui sont plus ou moins corrélés au Ca, c'est-à-dire l'effet du pH, du Mg, du K et du Al.

Pour des raisons analogues, l'étude de l'effet des ressources minérales d'un horizon est impossible sans le contrôle simultané des horizons supérieurs. Les ressources minérales des différents horizons étant corrélées, la sensibilité d'une espèce à une variable dans l'horizon A1 peut être responsable de sa sensibilité apparente dans les horizons profonds.

Le travail réalisé sur les relations espèces-nutrition minérale du sol laisse enfin apparaître plusieurs sujets qui restent à approfondir.

Les résultats moyens obtenus en matière de prédiction de pH incitent à une réflexion sur la méthode de prélèvement des échantillons. Il semble raisonnable de penser (ceci est démontré dans certains travaux) que les mesures réalisées à un moment donné et en un lieu précis ne correspondent pas au pH réel de la totalité de la station pour l'ensemble de l'année. Une multiplication des prélèvements dans le temps et l'espace pourrait permettre d'évaluer le pH de façon plus correcte.

Du point de vue du traitement des données, la signification statistique des résultats obtenus par la méthode de la fenêtre mobile ne peut pas être testée. Or, il est souvent difficile de déterminer si les variations de fréquences sont imputables à l'échantillonnage (au "hasard") ou au comportement de l'espèce. La multiplication des mesures de fréquence sur une partie des données doit permettre de valider les effets observés.

Le comportement des espèces vis-à-vis du deuxième horizon confirme l'influence (modérée) des ressources minérales situées en profondeur. Les profils écologiques, réalisés à partir de la composition minérale de l'horizon A1, ne traduisent pas cette influence. L'étude de la distribution des espèces par rapport à des stocks d'éléments, calculés pour une épaisseur donnée, doit permettre la prise en compte de **toutes** les ressources minérales du sol.

Le rôle réel joué par certains éléments demeure assez obscur ; ainsi, le potassium a un effet totalement différent de celui des autres éléments sur la répartition des espèces. Il faudrait également préciser l'effet du fer et des protons indépendamment de celui de l'aluminium et des bases. Il est nécessaire, enfin, de mieux connaître l'influence d'éléments qui sont mal pris en compte dans notre étude (notamment celle de la nutrition azotée).

L'effet d'autres facteurs écologiques doit être étudié : quelle est, par exemple, l'influence des phénomènes de concurrence sur le comportement nutritionnel des espèces ?

Fondamentalement, l'influence respective de la végétation et de la roche mère sur les ressources minérales du sol doit être éclaircie.

Le travail sur la prédiction des variables environnementales doit être poursuivi en essayant d'améliorer la méthode proposée et en évaluant le caractère indicateur des espèces pour tous les éléments du sol (notamment les paramètres synthétiques).

Les résultats obtenus dans ce travail sur le comportement nutritionnel et le caractère indicateur des espèces sont nombreux et variés. Ils ont cependant été acquis sur une région, le massif Vosgien, de taille réduite. La généralisation de ces résultats à un territoire géographique plus vaste semble essentielle.

BIBLIOGRAPHIE

- ANDERSSON M., 1988.- Toxicity and tolerance of aluminium in vascular plants.- *Water, Air, and Soil Pollution* 39, pp. 439-462.
- AROVAARA H., ILVESNIEMI H., 1990.- The effect of soluble inorganic aluminium and nutrient imbalances on *Pinus sylvestris* and *Picea abies* seedlings.- P Kauppi (ed.), *Acidification in Finland*, Springer. Verlag, Berlin, pp. 715-733.
- AUSTIN M.P., 1987.- Models for the analysis of species' response to environmental gradients.- *Vegetatio*, 69, pp. 35-45.
- AUSTIN M.P., CUNNINGHAM R.B., FLEMING P.M. 1984.- New approaches to direct gradient analysis using environmental scalars and statistical curve fitting procedures.- *Vegetatio*, 55, pp. 11-27.
- BARKHAM, J.P., NORRIS J.M., 1970.- Multivariate procedures in an investigation of vegetation and soil relations of two beach woodlands, Costwold Hills, England.- *Ecology*, 51, 4, pp. 630-639.
- BARRICK K.A., NOBEL M.G., 1993.- The iron and manganese states of seven upper montane tree species in Colorado, USA, following long term waterlogging.- *Journal of Ecology*, 81, pp. 523-531.
- BECKER M., 1973.- Contribution à l'étude expérimentale de l'écologie de cinq espèces herbacées forestières : *Molinia coerulea*, *Carex brizoides*, *Deschampsia coespitosa*, *Luzula albida*, *Poa chaixi*.- *Oecol. Plant.*, 8, 2, pp. 99-124.
- BECKER M., 1982.- Influence relative du climat et du sol sur les potentialités forestières en moyenne montagne. Exemple des sapinières à Fétuque (*Festuca silvatica* Vill.) dans les Vosges alsaciennes.- *Ann. Sci. Forest.*, 39, 1, pp. 1-32.
- BECKER M., LE GOFF N., 1988.- Diagnostic stationnel et potentiel de production.- R.F.F., XL, n° spécial, pp. 29-43.
- BELKACEM S., NYS C., 1993.- Effets des différentes formes d'amendements calcaires et du gypse sur les caractéristiques chimiques d'un sol acide forestier.- In "Forêt et amendements calcaires", INRA, pp. 113-125.
- BERT G.D., 1992.- Influence du climat, des facteurs stationnels, et de la pollution sur la croissance et l'état sanitaire du Sapin pectiné (*Abies alba* Mill.) dans le Jura. Etude phytoécologique et dendrochronologique. Thèse de doctorat de l'université de Nancy I, 214 p. + annexes.
- BONNEAU M., 1981.- Humus et nutrition azotée.- Cours de pédologie forestière, 2ème partie - Chapitre IV. Ecole Nationale du Génie Rural des Eaux et des Forêts, Nancy, pp. 9-11.
- BONNEAU M., 1993.- Chaulage en forêt : Justification et problèmes posés.- In "Forêt et amendements calcaires", INRA, pp. 17-34.
- BONNEAU M., LANDMANN G., 1988.- Rapport final de la convention n° 86-1 entre l'INRA et le ministère de l'agriculture.- pp. 3-01 à 3-25.
- BONNEAU M., FAIVRE P., GURY M., HETIER J.M., LE TACON F., 1978.- Carte pédologique de France à 1/100 000, St-Dié. Notice explicative. I.N.R.A., Service d'étude des sols et de la carte pédologique de France, 158 p.
- BOUDOT J.P., BECQUER T., MERLET D., ROUILLER J., 1994.- Aluminium toxicity in declining forests : a general overview with a seasonal assessment in a silver fir forest in the Vosges mountains (France).- *Ann. Sci. For.*, 51, pp. 27-51.
- BRAUN-BLANQUET J., 1932.- *Plant sociology*.- Mc Graw Hill, New York, 439 p.

- BRETHES A., 1989.- La typologie des stations forestières. Recommandations méthodologiques .- Rev. For. Fr. XLI, 1, pp. 7-26.
- BRUN J.J., 1978.- Etude de quelques humus forestiers aérés acides de l'est de la France. Critères analytiques, classification morphogénétique.- Nancy, Thèse de doctorat de 3ème cycle, Université de Nancy I, 136 p.
- BUREL F., BAUDRY J., CLERGEAU P., CONSTANT P., EYBERT M.C., 1992.- Approche spatiale des phénomènes écologiques : échelles et hiérarchie.- Bull. Ecol., 23 (1-2), pp. 93-101.
- BUREL F., BAUDRY J., CLERGEAU P., CONSTANT P., EYBERT M.C., 1992.- Approche spatiale des phénomènes écologiques : échelles et hiérarchie.- Bull. Ecol., 23 (1-2), pp. 93-101.
- CACHAN P., 1974.- Etude bioclimatique du massif vosgien. Bull. E.N.S.A.I.A. Nancy, XVI, 1-2, 45 p.
- Centre National de la Recherche Scientifique, 1983.- Carte climatique détaillée de la France. Feuille de Strasbourg. Echelle 1/250 000.- Ed. Ophrys., C.N.R.S.. Equipe de recherche n° 30.
- Centre National de la Recherche Scientifique, 1988.- Carte climatique détaillée de la France. Feuille de Mulhouse. Echelle 1/250 000.- Ed. Ophrys., C.N.R.S., Equipe de recherche n° 30.
- CHEssel D., LEBRETON J.D., PRODON R., 1982.- Mesures symétriques d'amplitude, d'habitat et de diversité intra-échantillon dans un tableau espèces-relevés : cas d'un gradient simple.- C. R. Acad. Sc. Paris, t. 295, Série III, pp. 83-88.
- CHEssel D., LEBRETON J.D., YOCCOZ N., 1987.- Propriétés de l'analyse canonique des correspondances.- Revue de Statistique Appliquée, 35, pp. 55-72.
- CHEssel D., MERCIER P., 1993.- Couplage de triplets statistiques et liaisons espèces-environnement.- In "Biométrie et Environnement" de Lebreton J.D. et Asselain B., Masson, Paris, pp. 15-43.
- DAGET P., GODRON M., 1982.- Analyse fréquentielle de l'écologie des espèces dans les communautés.- Masson, 163 p.
- DELPECH R., DUME G., GALMICHE P., 1985.- Typologie des stations forestières : vocabulaire.- Ministère de l'Agriculture (direction des forêts), Institut pour le Développement Forestier , 243 p.
- DE NEELING A.J., ERNST W.H.O., 1986.-Manganese and aluminium tolerance of *Senecio sylvaticus*.- Acta oecologica, oecologia plantarum, 7, (21), 1, pp. 43-56.
- DETHIOUX M., LIMBOURG P., NOIRFALISE A., 1983.- Répertoire écologique des espèces herbagères de Belgique.- Communications du centre d'écologie forestière et rurale, Gembloux, 29 p.
- DION J., 1979.- Les forêts vosgiennes.- Thèse de l'université de Paris-Sorbonne.- 484p.
- DRAPIER J., 1983.- Les difficultés de régénération des sapinières vosgiennes. Importance de l'humus et rôle de l'allélopathie.- Université de Nancy I, thèse, 120 p. + annexes.
- DRAPIER N., 1988.- Éléments pour une typologie forestière de la Vôge.- D.E.A. de l'université de Nancy I, 83 p.
- DUCHAUFOR P., 1977.- Pédologie. 1 - Pédogénèse et classification.- Masson, Paris, XIV + 477 p.
- DUCHAUFOR P., 1989.- Pédologie et groupes écologiques : I- Rôle du type d'humus et du pH.- Bull. Ecol., 20, 1, pp. 1-6.
- DUCHAUFOR P., TOUTAIN F., 1985.- Apport de la pédologie à l'étude des écosystèmes.- Bull. Ecol., 17, 1, pp. 1-9.

- DUPONT P., 1990.- Atlas partiel de la flore de la France.- Paris, Museum National d'Histoire Naturelle, 442 p.
- ELLENBERG H., 1948.- Unkrautgesellschaften als Maß für den Säuregrad, die Verdichtung und andere Eigenschaften des Ackerbodens.- Ber. Landtech., 4, pp. 130-146.
- ELLENBERG H., 1986.- Vegetation Mitteleuropas mit den Alpen. 4, Verb. Aufl. Stuttgart (Ulmer), 989 p.
- ELLENBERG H., WEBER H.E., DÜLL R., WIRTH V., WERNER W., PAULIßEN D., 1991.- Zeigerwerte von Pflanzen in Mitteleuropa. Scripta Geobotanica, XVIII, 248 p.
- ESPIAU P., PEDRO G., 1980.- Caractérisation du complexe d'échange des sols acides. Le taux d'acidité d'échange et sa signification pédogénétique sous climat tempéré.- Ann. agron., 31, 4, pp. 363-383.
- ESPIAU P., PEYRONEL A., 1976.- L'acidité d'échange dans les sols. Méthode de détermination de l'aluminium échangeable et des protons échangeables.- Science du sol, 3, pp. 161-175.
- ESPIAU P., PEYRONEL A., 1977.- Acidité d'échange dans les sols. Application à une séquence altitudinale des sols du Massif du Mont Aigoual.- Science du sol, pp. 25-44.
- FALKENGREN-GRERUP U., 1990.- Biometric and chemical analysis of five herbs in a regional acid-base gradient in Swedish beech forest soils.- Acta Oecologica, 11 (5), pp. 755-766.
- FROMENT A., SCHNOCK G., TANGHE M., 1970.- Groupes écologiques, types d'humus et régime hydrique des sols.- Bull. Soc. roy. Bot. Bel., tome 103, pp. 293-310.
- GAUCH H.G., WHITTAKER R.H., 1972.- Comparison of ordination techniques.- Ecology, 53, pp. 868-875.
- GAUTHIER B., GODRON M., HIERNAX P., 1977.- Un type complémentaire de profil écologique : le profil écologique indicé.- Can. J. Bot., 55, pp. 2859-2865.
- GÉGOUT J.-C., 1989.- Etude phyto-écologique de la région des Mille-Etangs en vue d'une typologie forestière.- D.E.A. de l'Université de Nancy 1, 56 p. + annexes.
- GÉGOUT J.C., 1992.- Typologie des stations forestières de la Plaine de la Lanterne (Haute-Saône).- 117 p.
- GÉGOUT J.C., HOUILLER F., 1993.- Apports de l'analyse factorielle des correspondances sur variables instrumentales en typologie des stations : illustration sur la plaine de la Lanterne (Haute-Saône).
- GIROMPAIRE L., 1986.- Recherche de relations entre le dépérissement de la forêt et les conditions écologiques.- Mémoire de D.E.A, Université de Nancy I, 145 p.
- GODRON M., DAGET P., EMBERGER L., LE FLOCH E., POISSONET J., SAUVAGE C., 1968.- Relevé méthodique de la végétation et du milieu.- Editions du CNRS, Paris, pp. 1-292.
- GOOVAERTS P., GERARD G., FRANKART R., 1989.- Etude de la variabilité spatiale de quelques propriétés chimiques du sol en Fagne de Chimay, Belgique. Pédologie, 39, 2, pp. 191-207.
- GOUNOT M., 1969.- Méthodes d'étude quantitative de la végétation.- Masson, Paris, 314 p.
- GUILLERM J.L., 1971.- Calcul de l'information fournie par un profil écologique et valeur indicatrice des espèces.- Oecol. Plant., 6, pp. 209-225.
- GUILLET B., 1972.- Relation entre l'histoire de la végétation et la pozolisation dans les Vosges.- Thèse de doctorat d'état, Nancy, 112 p. + annexes.

- GUILLET B., 1974.- Les problèmes de l'évolution des podzols Vosgiens et ses relations avec l'histoire de la végétation.- Rev. For. Fr., XXVI, 1, pp. 31-44.
- GUINOCHET M., 1973.- Phytosociologie.- Masson, Paris, 228 p.
- GUIOT J., PONS A., DE BEAULIEU J.L., REILLE M., 1989.- A 140,000 year continental climate reconstruction from two European pollen records.- Nature, Vol. 338, pp. 309-313.
- GUIOT J., ROUX M., 1993.- Reconstitution statistique des environnements passés à partir de données paléoécologiques.- In "Biométrie et Environnement" de Lebreton J.D. et Asselain B., Masson, Paris, pp. 123-149.
- HELLER R., 1989.- Physiologie végétale. 1. Nutrition.- Masson, Paris, 273 p.
- HEINRICHFREISE A., 1981.- Aluminiumtoleranz von *Luzula albida* und *Milium effusum* Pflanzen saurer und basischer Laubwaldböden.- Acta oecologica, oecologia plantarum, 2, (16), 1, pp. 87-100.
- HUBERT A., 1986.- Typologie des stations forestières dans la vallée de Masevaux (Haut-Rhin). Mémoire de D.E.A. de l'Université de Nancy I, 133 p. + annexes.
- ILVESNIEMI H., 1992.- The combined effect of mineral nutrition and soluble aluminium on *Pinus sylvestris* and *Picea abies* seedlings.- Forest ecology and management, 51, pp. 227-238.
- ISSLER E., 1937.- Les associations végétales des Vosges méridionales et de la plaine rhénane avoisinante. Première partie : les forêts.- 278 p.
- JOHNSON F.L., RISSER P.G., 1972.- Some vegetation-environment relationships in the upland forests of Oklahoma.- Journal of Ecology, 60, 3, pp. 655-663.
- KEITH D., SANDERS J.M., 1990.- Vegetation of the Eden Region, South-eastern Australia : Species composition, diversity and structure.- Journal of Vegetation Science, 1, pp. 203-232.
- KELLY I. M., SCHÄDELE M., THORNTON F.C., JOSLIN J.D., 1990.- Sensitivity of tree seedlings to aluminium. III - red oak, sugar maple and European beech.- J. Environ., Q Wual., 19, pp. 172-179.
- KIMMINS J.P., HAWKES B.C., 1978.- Distribution and chemistry of fine roots in a white spruce - subalpine fir stand in British Columbia : implications for management.- Can. J. For. Res. 8, pp. 265-279.
- KLINKA K., WANG Q., CARTER R.E., 1990.- Relationships among humus forms, forest floor nutrient properties, and understory vegetation.- Forest Science, 36, 3, pp. 564-581.
- KÖSTLER J.N., BRÜCKNER E., BIBELRIETHER H., 1968.- Die Wurzeln der Waldbäume.- Edit. Paul Parey, Hamburg-Berlin, 284 p.
- LANDOLT E., 1977.- Ökologische Zeigerwerte zur Schweizer Flora.- Veröffentlichungen des Geobotanischen Institutes der Eidg. Techn. Hochschule, Stiftung Rübel, in Zürich, 64. Heft.
- LE TACON F., TIMBAL J., 1972.- A propos des conditions écologiques des Hêtraies dans le nord-est et le nord-ouest de la France.- Rev. For. Fr., XXIV, 3, pp. 187-200.
- LE TACON F., TIMBAL J., 1973.- Valeurs indicatrices des principales espèces végétales des hêtraies du nord-est de la France vis-à-vis du type d'humus.- Rev. For. Fr., XXV, 4, pp. 269-282.
- LEBRETON J.D., CHESSEL D., PRODON R., YOCCOZ N., 1988a.- L'analyse des relations espèces-milieu par l'analyse canonique des correspondances. I. Variables de milieu quantitatives.- Acta Oecologica, Oecologia Generalis, 9, 1, pp. 53-67.

- LEBRETON J.D., CHESSEL D., RICHARDO-COULET M., YOCCOZ N., 1988b.- L'analyse des relations espèces - milieu par l'analyse canonique des correspondances. II. Variables de milieu qualitatives.- *Acta Oecologia, Oecologia Generalis*, 9, 2, pp. 137-151.
- LEGENDRE P., LEGENDRE L. 1983.- Echantillonnage et traitements statistiques.- *In "Stratégies d'échantillonnage en écologie"*, Masson, pp. 163-216.
- MANDIN J.P., 1990.- Essai de chorologie écologique sur la flore vasculaire du Vivarais méridional (France).- Thèse de doctorat de l'université des Sciences et Technique du Languedoc, 229 p. + annexes.
- MERCIER P., 1988.- Approche méthodologique de l'étude des relations entre la structure spatiale du peuplement ligneux et la végétation du sous-bois.- *Ann. Sci. For.*, 45 (3), pp. 275-290.
- MEYER F. H., GOTTSCHKE D., 1971.- Distribution of root tips and tender roots of Beech.- *In "Integrated Experimental Ecology"* edited by H. Ellenberg, pp 48-52.
- MONTPIED P., 1983.- Contribution à l'étude de la dynamique de la végétation dans les Vosges du sud.- Mémoire de D.E.A., Orsay, 38 p. + annexes.
- MORLOT D., 1986.- Typologie des stations forestières dans les Vosges moyennes et méridionales (massifs forestiers entre vallée de la Moselle et vallée de la Moselotte).- Mémoire de D.E.A. de l'Université de Nancy I, 121 p. + annexes,
- NEYMAN N., 1934.- On the two different aspects of the representative method : the method of stratified sampling and the method of purposive selection.- *J. Roy. Stat. Soc.*, 97, pp. 558-606.
- NOY MER I., VAN DER MAAREL E., 1987.- Relations between community theory and community analysis in vegetation science : some historical perspectives.- *Vegetatio*, 69, pp. 5-15.
- OBERTI D., 1987.- Préétude en vue d'une typologie des stations forestières dans les Vosges alsaciennes.- E.N.G.R.E.F., Nancy, 104 p.
- OBERTI D., 1990.- Catalogue des stations forestières des Vosges alsaciennes.- Ministère de l'agriculture et de la forêt, 3 fascicules, 883 p. + annexes.
- PENEL M., 1979.- Caractérisation physico-chimique et classification des humus forestiers acides en relation avec la végétation et ses exigences écologiques.- Thèse Univ. de Nancy I, 112 p.
- PERRIAUX J., 1961.- Contribution à la géologie des Vosges gréseuses.- *Mém. serv. Carte géol. Als.-Lorr.*, 18, 236 p.
- PERSSON H. A., 1983.- The distribution and productivity of fine roots in boreal forests.- *Plant and soil* 71, pp. 87-101.
- PERSSON S., MALMER N., WALLEN B., 1987.- Leaf litter fall and soil acidity during half a century of secondary succession in a temperate deciduous forest.- *Vegetatio*, 73, pp.31-45.
- PIGUET A., 1987.- Typologie des stations forestières dans les Vosges du sud.- D.E.A., Université de Franche-Comté - E.N.G.R.E.F., 116 p. + annexes.
- PICARD J.F., BECKER M., LEBOURGEOIS F., 1993.- Modifications de la flore et de l'humus induites par un apport de calcium dans différents écosystèmes forestiers du Nord-Est de la France.- *In "Forêt et amendements calcaires"*, INRA, pp. 61-73.
- PRODON R., LEBRETON J.D., 1981.- Breeding avifauna of a mediterranean succession: the olm oak and cork oak series in the Eastern Pyrenees. 1. Analysis and modelling of the structure gradient.- *Oikos*, 37, pp. 21-28.

- RAMEAU (J.C.), 1985.- Le massif vosgien : végétation naturelle ; types de forêts.- E.N.G.R.E.F., Nancy, 48 p.
- RAMEAU J.C., 1987.- Contribution phytoécologique et dynamique à l'étude des écosystèmes forestiers. Applications aux forêts du nord-est de la France.- Thèse de doctorat d'état, université de Besançon, 344 p.
- RAMEAU J.C., ESTRADE J., VADAM J.C., GILLET F., BAILLY G., 1988.- Carte de la végétation de la France, feuille de Vesoul-Belfort à l'échelle du 200 000ème.- Paris, Presse du C.N.R.S.
- RAMEAU J.C., MANSION D., DUME G., 1989.- Flore forestière française, guide écologique illustré. 1. Plaines et collines.- Institut pour le Développement Forestier, 2421 p.
- RAMEAU J.C., MANSION D., DUME G., 1993.- Flore forestière française, guide écologique illustré. 2. Montagnes.- Institut pour le Développement Forestier, 1785 p.
- RAMEAU J.C., HAGUENAUER B., HAGUENAUER C., BONNEAU M., TOUTAIN F., 1994.- Les paysages des Hautes-Vosges lorraines.- ENGREF, 154 p.
- ROMANE F., 1972.- Application à la phytoécologie de quelques méthodes d'analyse multivariable. Discussion sur des exemples pris dans les Basses Cévennes et les garrigues occidentales.- Thèse Université de Montpellier, 110 p.
- ROSS S. D., BARTLETT R. J., MAGDOFF F.R., 1991.- Exchangeable cations and the pH-independent distribution of cation exchange capacities in spodosols of forest watershed.- R. J. Wright *et al.* (Eds), Plant-soils interactions at low pH, pp. 81-82.
- SAPORTA G., 1990.- Probabilités, analyse des données et statistiques.- Ed. Technip. 493p.
- SCHERRER B., 1983.- Techniques de sondage en écologie.- In "Stratégies d'échantillonnage en écologie", Masson, pp. 63-162.
- SCHREUDER H.T., THOMAS C.E., 1991.- Establishing cause-effect relationships using forest survey data.- Forest Science, 37, 6, pp. 1497-1512.
- SIMONNOT J.L., 1991.- Contribution à la connaissance des rapport sol/végétation en forêt du Morvan.- Thèse de doctorat de l'université de Nancy I, 164 p. + annexes.
- SOUCHIER B., 1971.- Evolution des sols sur roches cristallines à l'étage montagnard (Vosges).- Mémoire du service de la carte géologique d'Alsace et de Lorraine, 33, Université Louis Pasteur, Strasbourg, 134 p.
- STAAF H., 1992.- Performance of some field layer vegetation species introduced into an acid beech forest with mor soil.- Acta Oecologica, 13 (6), pp. 753-765.
- SVERDRUP H., WARFVINGE P., 1993.- The effect of soil acidification on the growth of trees, grass and herbs as expressed by the (Ca+Mg+K) Al ratio.- Lund university department of chemical engineering, Report in ecology and environmental engineering, Report 2, 108 p.
- TER BRAAK C.J.F., 1986.- Canonical correspondence analysis : a new eigenvector technique for multivariate direct gradient analysis.- Ecology, 67, (5), pp. 1167-1179.
- TER BRAAK C.J.F., 1987.- The analysis of vegetation-environment relationships by canonical correspondence analysis.- Vegetatio, 69, pp. 69-77.
- TER BRAAK C.J.F., LOOMAN C.W.N., 1986.- Weighted averaging, logistic regression and the Gaussian response model.- Vegetatio, 65, pp. 3-11.

- TER BRAAK C.J.F., BARENDREGT L.G., 1986.- Weighted averaging of species indicator values : its efficiency in environmental calibration.- *Mathematical biosciences*, 78, pp. 52-72.
- TER BRAAK C.J.F., GREMMEN N.J.M., 1987.- Ecological amplitudes of plant species and the internal consistency of Ellenberg's indicator values for moisture.- *Vegetatio*, 69, pp. 69-79.
- THIMONIER A., 1994.- Changements de la végétation et des sols en forêt tempérée européenne au cours de la période 1970-1990. Rôle possibles des apports atmosphériques.- Doctorat de l'université de Paris XI Orsay, 179 p. + annexes.
- THIOULOUSE J., CHESSEL D., 1992.- A method for reciprocal scaling of species tolerance and sample diversity.- *Ecology*, 73, (2), pp. 670-680.
- TIMBAL J., 1979.- Notice détaillée des deux feuilles lorraines, N° 18 : Metz, N° 27 : Nancy.- Carte de la végétation de la France, Ed. du C.N.R.S., 118 p.
- TISCHNER R., KAISER U., HÜTTERMANN A., 1983.- Untersuchungen zum Einfluß von Aluminium-Ionen auf das Wachstum von Fichtenkeimlingen in Abhängigkeit vom pH-Wert.- *Forstw. Cbl.*, 102, pp. 324-336.
- TUTIN T.G. *et al.*, 1966-1976.- *Flora Europaea*.- Cambridge Univ. Press.- 5 vol.
- ULRICH B., MATZNER E., 1983.- Abiotische Folgewirkungen der weiträumigen Ausbreitung von Luftverunreinigungen.- *Forschungsbericht* 104 02 615.
- VALDENNAIRE JM., 1979.- Contribution à l'étude des relations sol-végétation dans les hêtraies du Nord-Est de la France.- Mémoire de 3ème année de l'ENITEF, 90 p. + annexes.
- VAN RAIJ B., 1991.- Fertility of acid soils.- R.J. Wright *et al.*, *Plant-soil interaction at low pH*, pp. 159-167.
- VERGER J.P., 1989.- Rôle des ions de l'acidité dans la répartition des espèces végétales. Applications à quelques espèces de l'étage alpin.- *Bull. Ecol.*, 20, 3, pp. 237-244.
- VON ELLER J.P., 1984.- Guides géologiques régionaux. Vosges Alsace.- Ed. Masson, 2ème édition, 182 p.
- WESTMAN W.E., 1991.- Measuring realized niche spaces : climatic response of chaparral and coastal sage scrub.- *Ecology* 72 (5), pp. 1678-1684.
- WORTON B.J., 1989.- Kernel methods for estimating the utilisation distribution in Home-Range Studies.- *Ecology*, 70, (1), pp. 164-168.
- YEE T.W., MITCHELL N.D., 1991.- Generalized additive models in plant ecology.- *Journal of Vegetation Science*, 2, pp. 587-602.
- YOCCOZ N., CHESSEL D., 1988.- Ordinations sous contraintes de relevés d'avifaune : éliminations d'effets dans un plan d'observations à deux facteurs.- *C. R. Acad. Sci. Paris*, 307, Série III, pp. 189-194.

SUMMARY

The aim of this work is to determine the autecology of 157 forest species of the Vosges mountains in relation to mineral nutrition parameters : exchangeable bases, cations of exchangeable acidity, saturation percentage, pH value, organic carbon and nitrogen content and C/N ratio. Nutritional behavior of these herbaceous and arborescent species is studied in relation to some environmental factors. Finally, bioindicator quality of species is discussed.

For this study, 473 forest sites were sampled. The sampling strategy was based on three criteria : humus form, altitude and geology. Several approaches are used for data analysis. The most important, smoothing methods allow to calculate species frequency for any value of one or two environmental gradients. Frequency variations are visualized as ecological profiles which take into account classes of abundance according to Braun-Blanquet. Ecological optimum and amplitude concepts are revised.

The results allow us to establish the complete description (distribution and numerical summaries) of each species in relation to each trophic variables. They also show a toxic effect of aluminium on species which prefer mesotrophic or eutrophic soils. Analysis show the same effect of many nutritional variables on species. These variables have been combined to create a synthetic factor. Species behaviour towards this factor varies with depth of soil, altitude and geographic localization of the site. All analyses prove a clear sensitivity of species to trophic factors which justifies the study of their suitability as bioindicators. The comparison of some prediction methods demonstrates the quality of logistic regression to estimate the pH value of a site based on its floristic composition.

KEY WORDS

Forest, autecology, plant nutrition, biological indicator, exchangeable cation, aluminium, pH, organic carbon, nitrogen, species, vegetation, non parametric estimation, data smoothing, multivariate analysis, France, Vosges Mountains.

RESUMEN

El objetivo de este trabajo es determinar el comportamiento de 157 especies forestales del macizo de "Les Vosges" (noreste de Francia) respecto a la mayoría de los parámetros de la nutrición mineral: bases de cambio, aluminio e hidrogeniones, grado de saturación de bases, pH, nitrógeno y relación C/N. De la misma manera se estudian las variaciones de comportamiento nutricional de estas especies herbáceas y arbóreas en función de algunos factores importantes del medio. La calidad del carácter bioindicador de la vegetación constituye la última problemática abordada.

El estudio se basa en la utilización de 473 tomas de datos fitoecológicos, repartidas según un plan de muestreo estratificado en función del tipo de humus, la altitud y el sustrato geológico. Se utilizan varios métodos de tratamiento para analizar todos los datos. El principal, basado en el alisamiento de datos, es un método no paramétrico que permite calcular la frecuencia de las especies para cualquier valor de una o dos variables del medio. Las variaciones de frecuencia se visualizan en forma de perfiles ecológicos que muestran las diferentes clases de abundancia de las especies. Para tener en cuenta esta aproximación particular se reformulan los conceptos del óptimo y la amplitud ecológica.

Los resultados permiten establecer la descripción ecológica completa (distribución, valor característico del óptimo y de la amplitud) de cada especie respecto a todas las variables estudiadas. Estos también muestran un efecto tóxico del aluminio para las especies mesoneutrófilas y neutrófilas. Por otro lado, la similitud de efecto de la mayoría de los parámetros de la nutrición mineral justifica su combinación para formar factores sintéticos. El comportamiento de las especies con respecto a éstos varía según los recursos minerales situados en profundidad, la altitud y la situación geográfica de las tomas de datos. El conjunto de los análisis demuestra una sensibilidad marcada de las especies a los factores nutricionales, que justifica el estudio de su carácter bioindicador. La comparación de varios métodos de predicción revela la calidad de la regresión logística para estimar el pH de una estación a partir de su composición florística.

PALABRAS CLAVE

Bosque, autoecología, nutrición vegetal, indicador biológico, catión intercambiable, aluminio, pH, carbono orgánico, nitrógeno, especie, vegetación, estimación no paramétrica, alisadura datos, análisis multivariable, Francia, Macizo de los Vosgos.

ZUSAMMENFASSUNG

Ziel dieser Arbeit ist es, das ökologische Verhalten von 157 Waldpflanzenarten der Vogesen bezüglich der Nährstoffparameter S-Wert, Al- und H-Ionengehalt, Basensättigungswert, pH-Wert, C- und N-Gehalt sowie C/N-Verhältnis zu bestimmen. Außerdem werden Veränderungen in der Nährstoffaufnahme verschiedener Kraut- und Baumarten in Abhängigkeit von wichtigen Umweltfaktoren untersucht. Die Eignung der Vegetation als Umweltindikator wird diskutiert.

Die Studie basiert auf 437 Vegetationsaufnahmen, die nach stratifizierter Stichprobe entsprechend Humustyp, geographischer Höhe und geologischem Substrat durchgeführt wurden. Das Datenmaterial wurde mit verschiedenen statistischen Verfahren ausgewertet. Das wichtigste ist die Methode des "mobilen Fensters", ein noch junges Verfahren, welches erlaubt, die Häufigkeit des Vorkommens einer Pflanzenart für jeden beliebigen Wert einer oder zweier Umweltvariablen zu berechnen. Häufigkeitsänderungen werden in Form von ökologischen Profilen dargestellt, welche die von Braun-Blanquet definierten Häufigkeitsklassen miteinbeziehen. Die Begriffe "Optimum" und "ökologische Amplitude" werden neu formuliert, um dieser besonderen Herangehensweise gerecht zu werden.

Die Ergebnisse erlauben, die Autökologie jeder Art bezüglich eines beliebigen Nährstofffaktors zu bestimmen und veranschaulichen die Aluminiumtoxizität gegenüber mesotrophen und eutrophen Pflanzen. Außerdem rechtfertigt der ähnliche Einfluß verschiedener trophischer Variablen auf alle Pflanzen deren Zusammenfassung zu synthetischen Faktoren. Die Reaktion der Arten auf diese Faktoren variiert in Abhängigkeit von der Nährstoffversorgung in tieferen Bodenhorizonten, der Höhe und der geographischen Lage des Standortes. Alle Analysen bestätigen die starke Abhängigkeit der untersuchten Arten von Nährstoffparametern. Die Arten werden hinsichtlich ihrer Eignung als Bioindikatoren bewertet. Der Vergleich mehrerer Vorhersagemethoden unterstreicht die Qualität der logistischen Regression als statistische Methode, die es erlaubt, den pH-Wert eines Standortes aufgrund seiner floristischen Zusammensetzung vorherzusagen.

STICHWÖRTER

Wald, Autökologie, Pflanzenernährung, Bioindikator, Kationenaustauschkapazität, Aluminium, Säuregrad, organischer Kohlenstoff, Stickstoff, Arten, Vegetation, nicht-parametrische Verfahren, multivariante Analyse, Frankreich, Vogesen.



Nom : GEGOUT

Prénom : Jean-Claude

DOCTORAT de l'UNIVERSITE HENRI POINCARÉ, NANCY-I

en BIOLOGIE FORESTIÈRE

VU, APPROUVÉ ET PERMIS D'IMPRIMER

Nancy, le 13 MARS 1995

Le Président de l'Université



RÉSUMÉ

L'objectif de ce travail est de déterminer le comportement de 157 espèces forestières du massif Vosgien vis-à-vis des paramètres suivants de la nutrition minérale : bases échangeables, cations de l'acidité d'échange, taux de saturation, pH, carbone, azote et rapport C/N. Les variations de comportement nutritionnel de ces espèces herbacées et arborescentes sont également étudiées en fonction de quelques grands facteurs du milieu. Enfin, la qualité du caractère bio-indicateur de la végétation constitue la dernière problématique abordée.

L'étude repose sur l'utilisation de 473 relevés phytoécologiques répartis selon un plan d'échantillonnage stratifié suivant le type d'humus, l'altitude et le substrat géologique. Plusieurs méthodes de traitement sont utilisées pour analyser l'ensemble des données. La principale, la méthode de la fenêtre mobile, est une approche récente qui permet de calculer la fréquence des espèces pour n'importe quelle valeur de une ou deux variables de milieu. Les variations de fréquence sont visualisées sous la forme de profils écologiques qui montrent les différentes classes d'abondance des espèces. Les concepts d'optimum et d'amplitude écologiques sont reformulés pour tenir compte de cette approche particulière.

Les résultats permettent d'établir le signalement écologique complet (distribution et résumés numériques) de chaque espèce vis-à-vis de toutes les variables étudiées. Ils montrent également un effet toxique de l'aluminium pour les espèces acidiphiles et neutrophiles. L'analyse met d'autre part en évidence un effet similaire de la plupart des variables minérales étudiées sur la végétation. Il permet la création d'un paramètre nutritionnel synthétique. Le comportement des espèces vis-à-vis de celui-ci varie avec les ressources minérales situées en profondeur, l'altitude et la situation géographique des relevés. L'ensemble des analyses réalisées démontre une sensibilité marquée des espèces aux facteurs trophiques, qui justifie l'étude de leur caractère bio-indicateur. La comparaison de plusieurs méthodes de prédiction révèle la qualité de l'approche par la régression logistique pour estimer le pH d'une station à partir de sa composition floristique.

MOTS CLÉS

Forêt, autécologie, nutrition des plantes, indicateur biologique, cations échangeables, aluminium, pH, carbone organique, azote, espèce, végétation, estimation non paramétrique, lissage des données, analyse multivariante, France, Massif Vosgien.

UNIVERSITE HENRI POINCARÉ - NANCY I
FACULTE DES SCIENCES

U.F.R. : Sciences et Techniques Biologiques
Ecole doctorale : Biologie et Santé

ÉCOLE NATIONALE DU GENIE RURAL,
DES EAUX ET DES FORETS

Laboratoire de Recherches en Sciences Forestières
Unité Ecosystèmes Forestiers et Dynamique du Paysage



THESE

présentée à l'Université de Nancy I

par

Jean-Claude GÉGOUT

pour l'obtention du diplôme de doctorat de l'Université de Nancy I

Spécialité : Biologie forestière

**Etude des relations entre
les ressources minérales du sol
et la végétation forestière dans les Vosges**

Volume 2 : annexes

Soutenue le 2 Mars 1995 devant la commission d'examen :

FAVRE J.M.	Président
LEGROS J.P.	Rapporteur
ROMANE F.	Rapporteur
BECKER M.	Examineur
LANDOLT E.	Examineur
MILLIER Cl.	Examineur
RAMEAU J.C.	Examineur

REMARQUES GÉNÉRALES

Objet

L'objet de ce volume est de fournir un catalogue exhaustif des caractéristiques autécologiques des espèces forestières du massif Vosgien vis-à-vis des ressources minérales du sol.

Données de bases

Les caractéristiques autécologiques des espèces sont établies à partir d'un échantillonnage de 473 relevés stratifiés suivant la forme d'humus, l'altitude et le substrat géologique (magmatique ou gréseux).

Pour les cations, le comportement des espèces est indiqué vis-à-vis des éléments échangeables de l'horizon A1 extraits au pH du sol.

Validité

Les résultats sont valides pour tous les milieux drainés et sous couvert globalement fermé du massif Vosgien (limité par les grès du muschelkalk).

Précisions

- Annexe 1 : La mention relative à la fenêtre indique la largeur de l'intervalle qui a servi à calculer la probabilité d'une espèce pour une valeur du gradient.
- Annexe 2 : L'absence d'indication de l'optimum de certaines espèces est liée à un problème technique. L'optimum de ces espèces est compris entre celui des espèces qui les précèdent et celui des espèces qui les suivent.

SOMMAIRE

ANNEXE 1 - Distribution des espèces par rapport aux principaux facteurs de la nutrition minérale..... 1

• Probabilité de présence des espèces en fonction du pH eau de l'horizon A1.....	3
• Probabilité de présence des espèces en fonction du pH KCl de l'horizon A1.....	7
• Probabilité de présence des espèces en fonction du Ca ⁺⁺ échangeable de l'horizon A1.....	11
• Probabilité de présence des espèces en fonction du Mg ⁺⁺ échangeable de l'horizon A1.....	15
• Probabilité de présence des espèces en fonction du K ⁺ échangeable de l'horizon A1.....	19
• Probabilité de présence des espèces en fonction du Fe ⁺⁺ échangeable de l'horizon A1.....	23
• Probabilité de présence des espèces en fonction du Mn ⁺⁺ échangeable de l'horizon A1.....	27
• Probabilité de présence des espèces en fonction du Al ⁺⁺⁺ échangeable de l'horizon A1.....	31
• Probabilité de présence des espèces en fonction des protons échangeables de l'horizon A1.....	35
• Probabilité de présence des espèces en fonction de la somme des bases échangeables de l'horizon A1.....	39
• Probabilité de présence des espèces en fonction de la CEC de l'horizon A1.....	43
• Probabilité de présence des espèces en fonction du S/T de l'horizon A1.....	47
• Probabilité de présence des espèces en fonction du carbone organique total de l'horizon A1.....	51
• Probabilité de présence des espèces en fonction de l'azote organique total de l'horizon A1.....	55
• Probabilité de présence des espèces en fonction du C/N de l'horizon A1.....	59

ANNEXE 2 - Ordination des espèces par rapport aux principaux facteurs de la nutrition minérale..... 63

• Ordination des espèces selon le pH eau de l'horizon A1.....	65
• Ordination des espèces selon le pH KCl de l'horizon A1.....	66
• Ordination des espèces selon la quantité de Ca ⁺⁺ échangeable de l'horizon A1.....	67
• Ordination des espèces selon la quantité de Mg ⁺⁺ échangeable de l'horizon A1.....	68
• Ordination des espèces selon la quantité de K ⁺ échangeable de l'horizon A1.....	69
• Ordination des espèces selon la quantité de Fe ⁺⁺ échangeable de l'horizon A1.....	70
• Ordination des espèces selon la quantité de Mn ⁺⁺ échangeable de l'horizon A1.....	71
• Ordination des espèces selon la quantité d'Al ⁺⁺⁺ échangeable de l'horizon A1.....	72
• Ordination des espèces selon les protons échangeables de l'horizon A1.....	73
• Ordination des espèces selon la somme des bases échangeables de l'horizon A1.....	74
• Ordination des espèces selon la CEC de l'horizon A1.....	75
• Ordination des espèces selon le S/T de l'horizon A1.....	76
• Ordination des espèces selon la quantité de carbone organique total de l'horizon A1.....	77
• Ordination des espèces selon la quantité d'azote organique total de l'horizon A1.....	78
• Ordination des espèces selon le C/N de l'horizon A1.....	79

ANNEXE 3 - Optimum et amplitude écologiques des espèces par rapport aux principaux facteurs de la nutrition minérale.....	81
ANNEXE 4 - Distribution des espèces vis-à-vis de l'ion Al^{3+} échangeable de l'horizon A1.....	95
ANNEXE 5 - Optimum et amplitude écologiques des espèces vis-à-vis d'un facteur synthétique de la nutrition minérale du sol.....	103
ANNEXE 6 - Coefficients significatifs (au seuil de 5 %) des équations de la régression logistique linéaire.....	107

ANNEXE 1

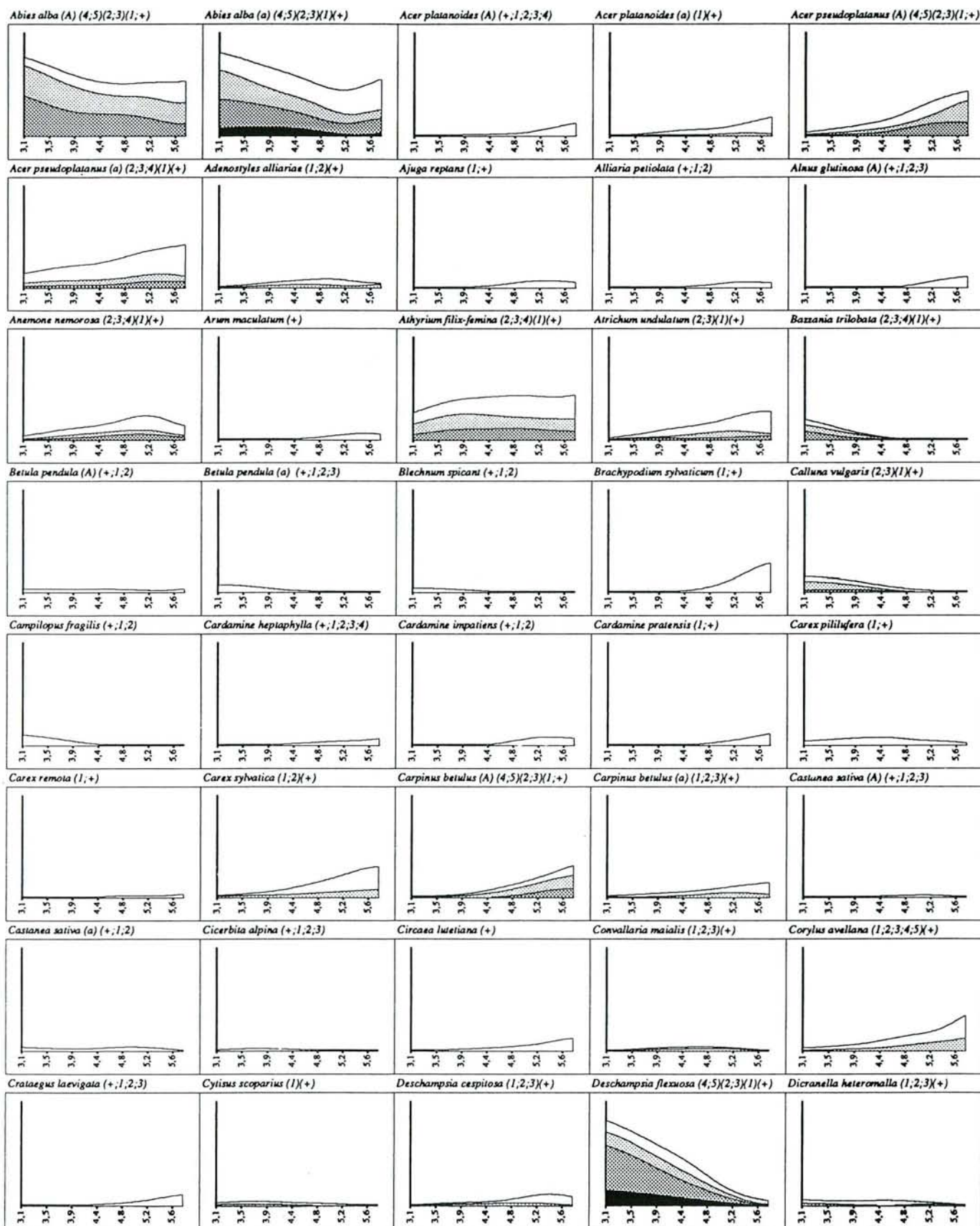
**DISTRIBUTION DES ESPÈCES PAR RAPPORT AUX
PRINCIPAUX FACTEURS DE LA NUTRITION MINÉRALE**

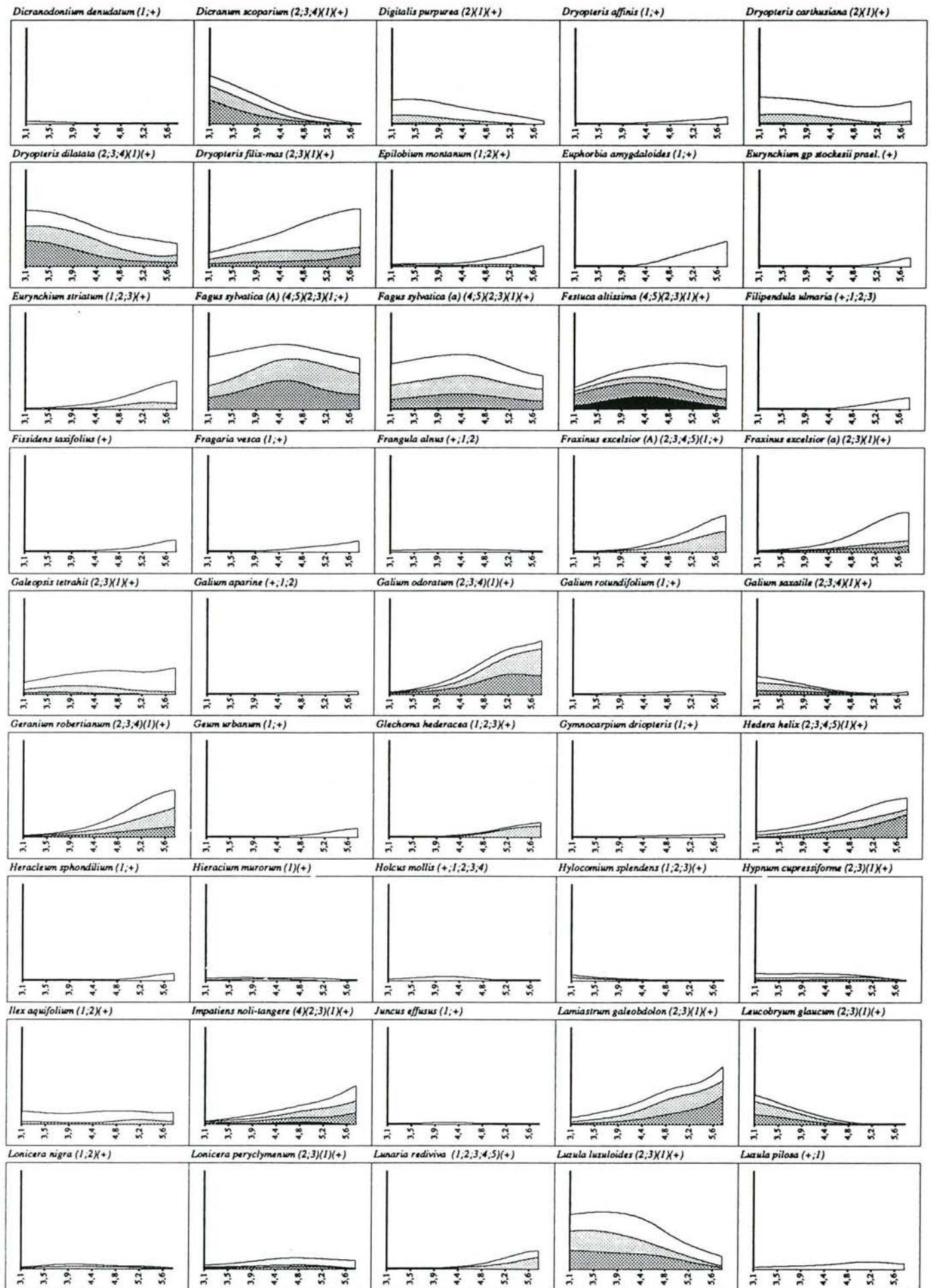
Probabilité de présence des espèces en fonction du pH eau de l'horizon A1.

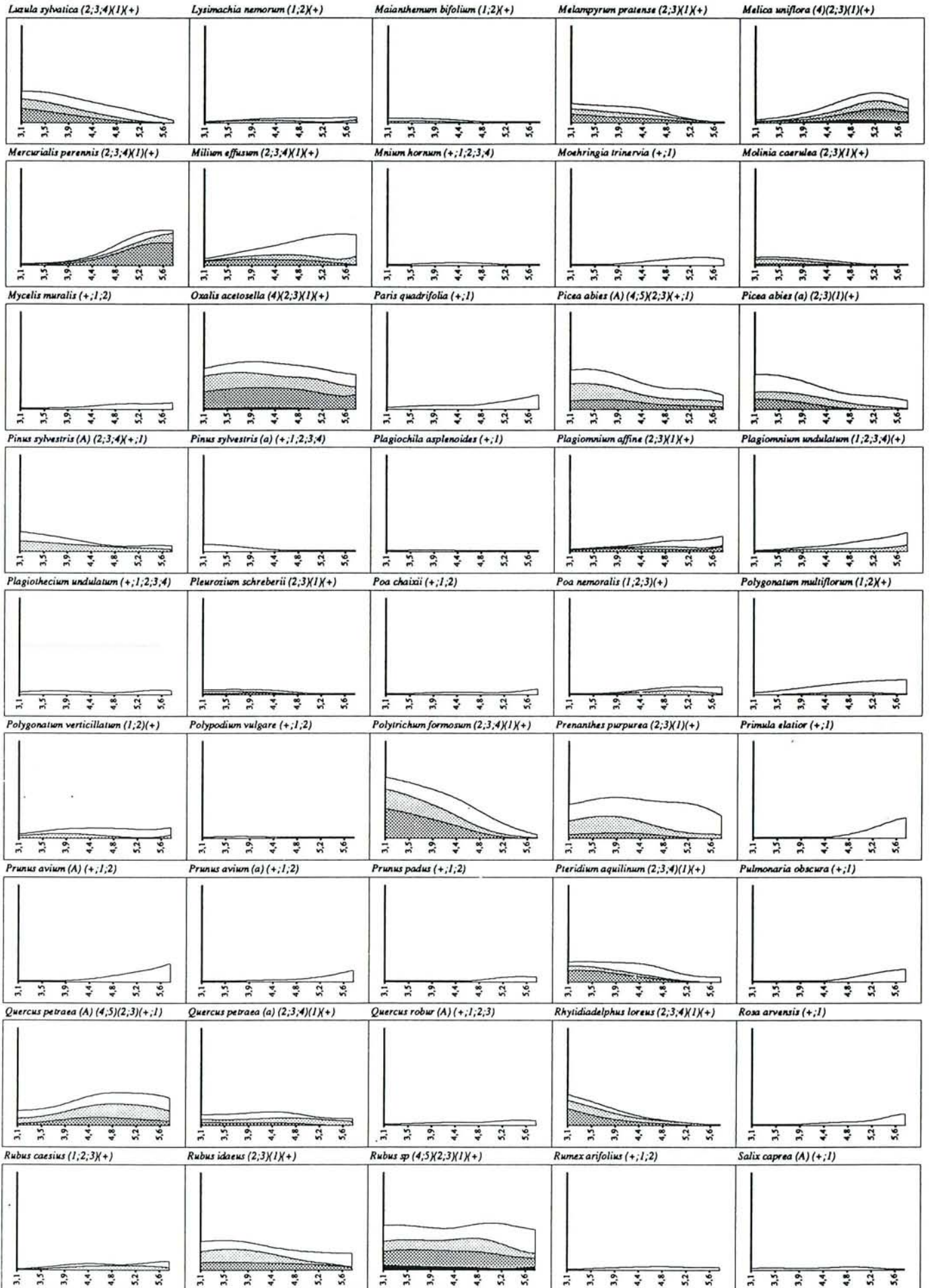
L'axe X (pH eau du A1) varie de 3,1 à 5,80. L'axe Y (fréquence relative de l'espèce) varie de 0 à 1. Fenêtre : (max-min)/4.

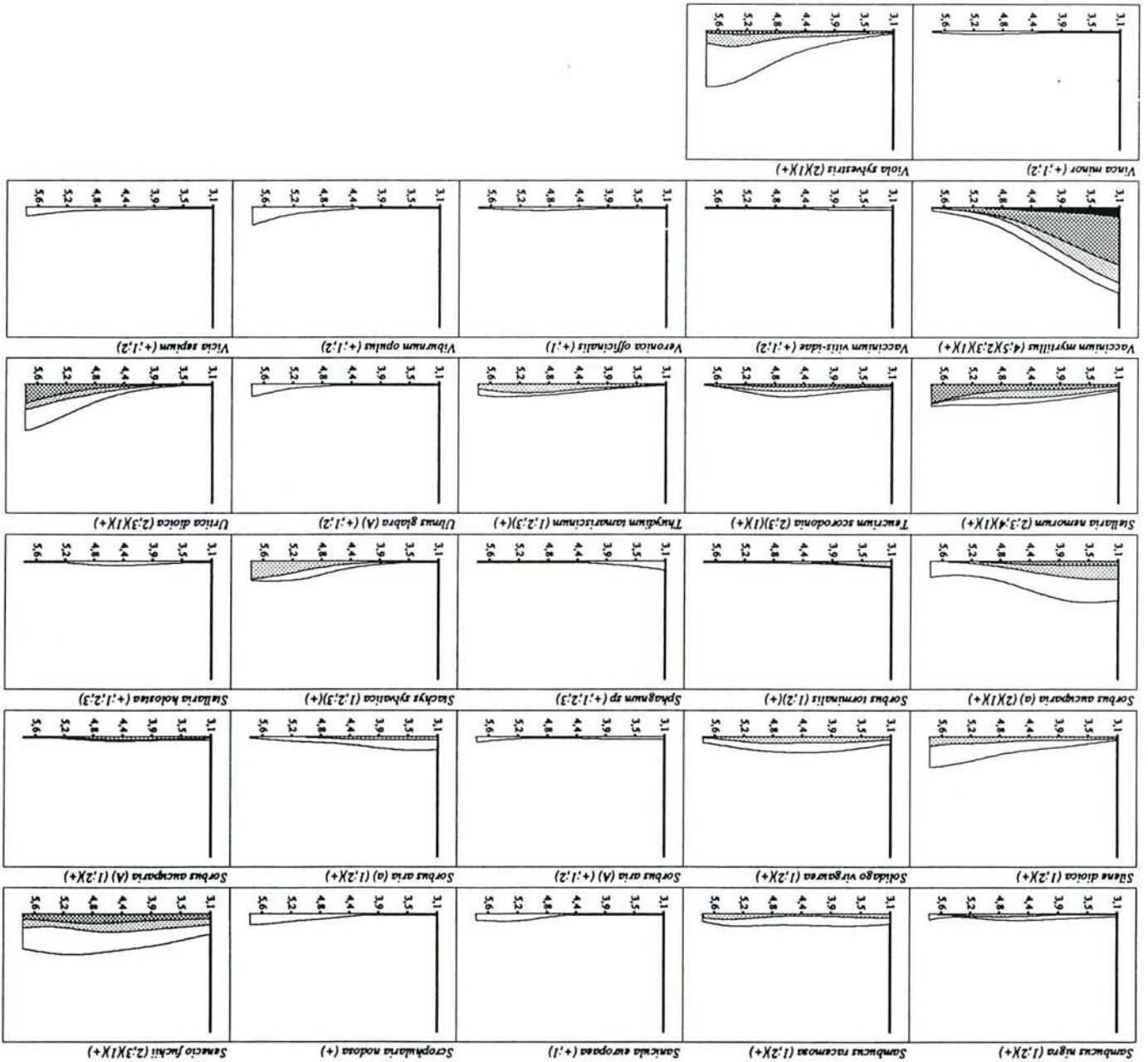
Pour chaque graphe, le nom d'espèce est suivi des notes d'abondance dominance qui permettent la formation des différentes courbes.

Les courbes sont élaborées à partir des notes cumulées. La courbe la plus haute représente donc la probabilité d'occurrence de l'espèce.



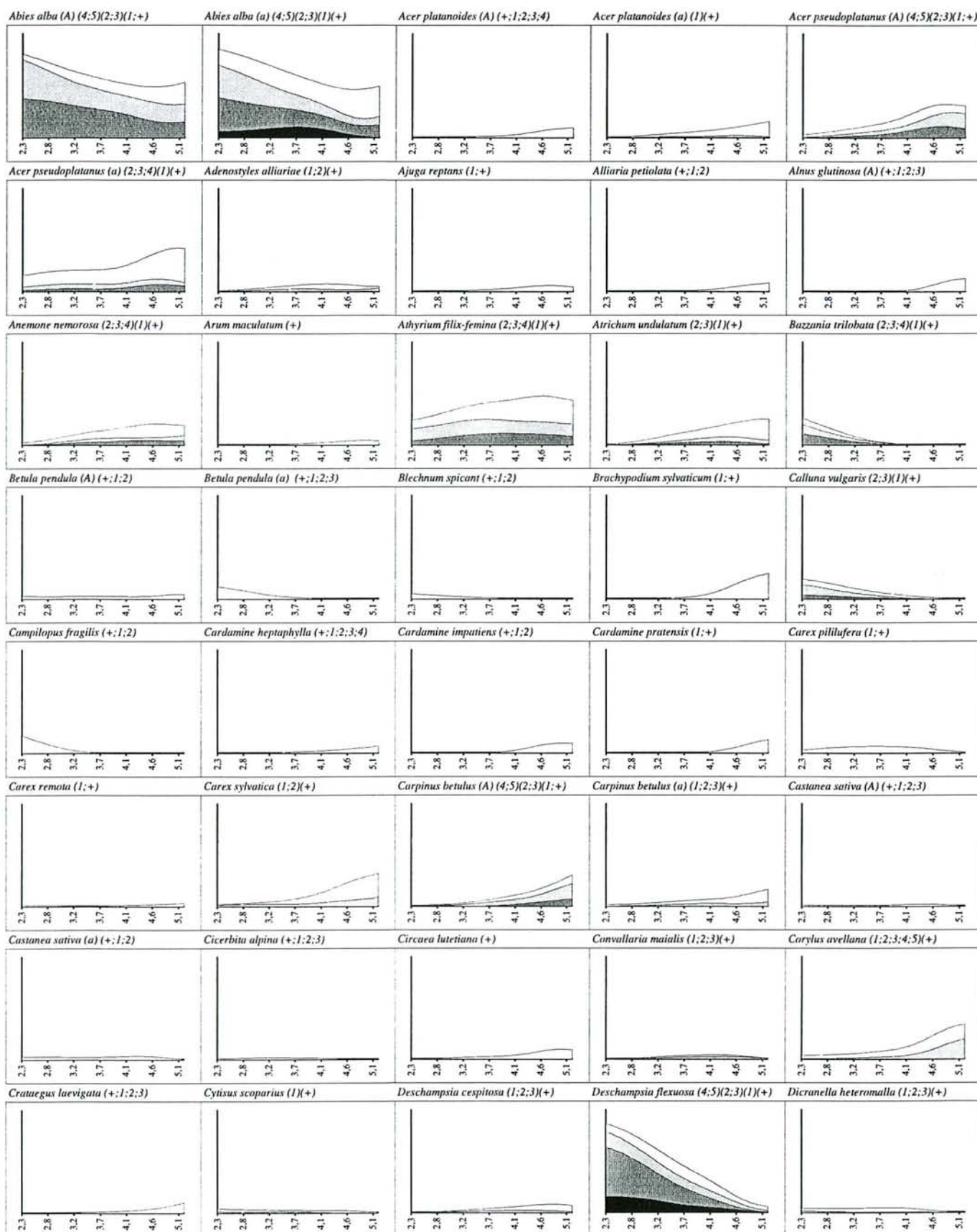


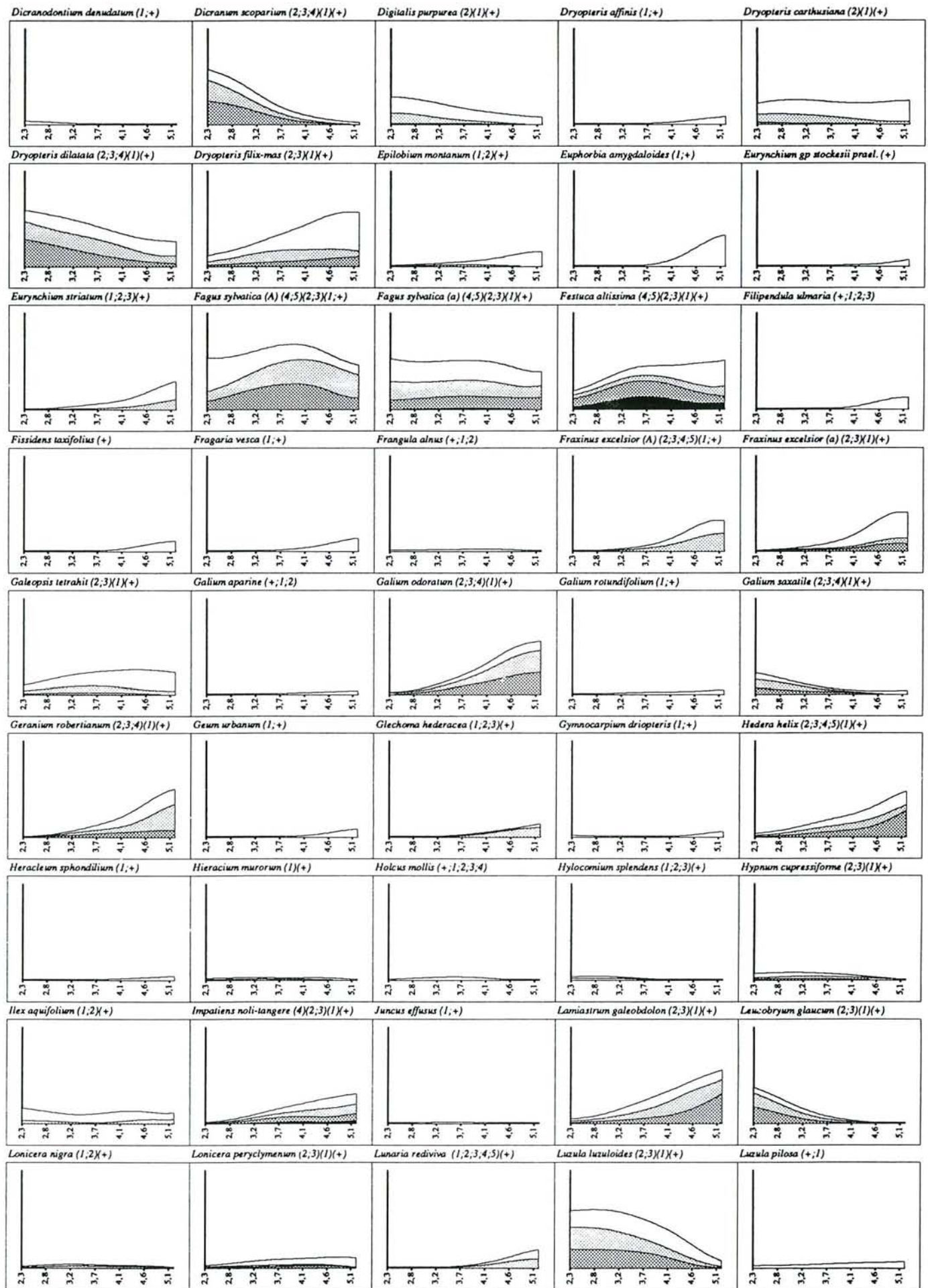


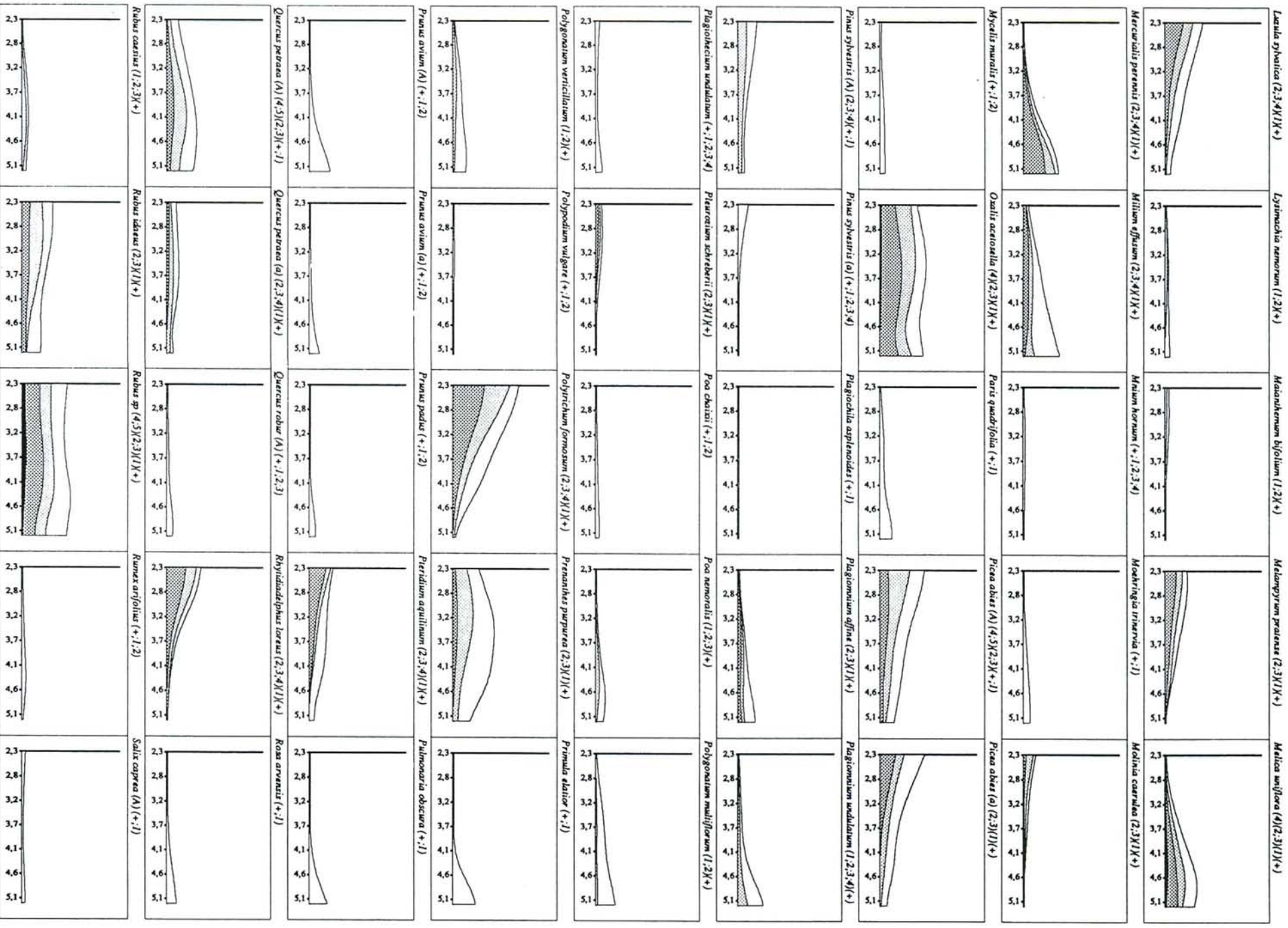


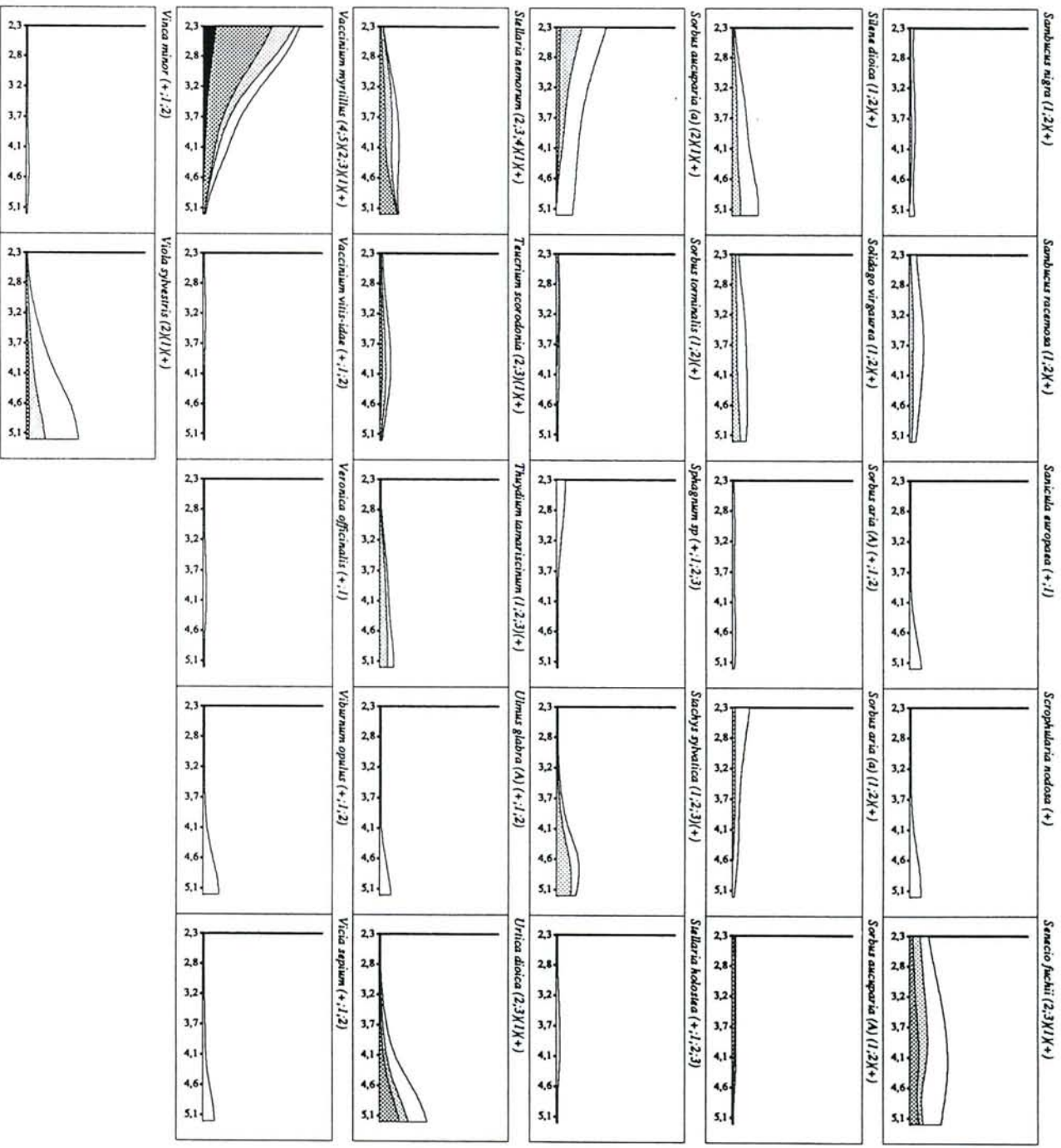
Probabilité de présence des espèces en fonction du pH KCl de l'horizon A1.

L'axe X (pH KCL du A1) varie de 2,3 à 5,2. L'axe Y (fréquence de l'espèce) varie de 0 à 1. Fenêtre : (max-min)/4.
 Pour chaque graphe, le nom d'espèce est suivi des notes d'abondance dominance qui permettent la formation des différentes courbes.
 Les courbes sont élaborées à partir des notes cumulées. La courbe la plus haute représente donc la probabilité d'occurrence de l'espèce.





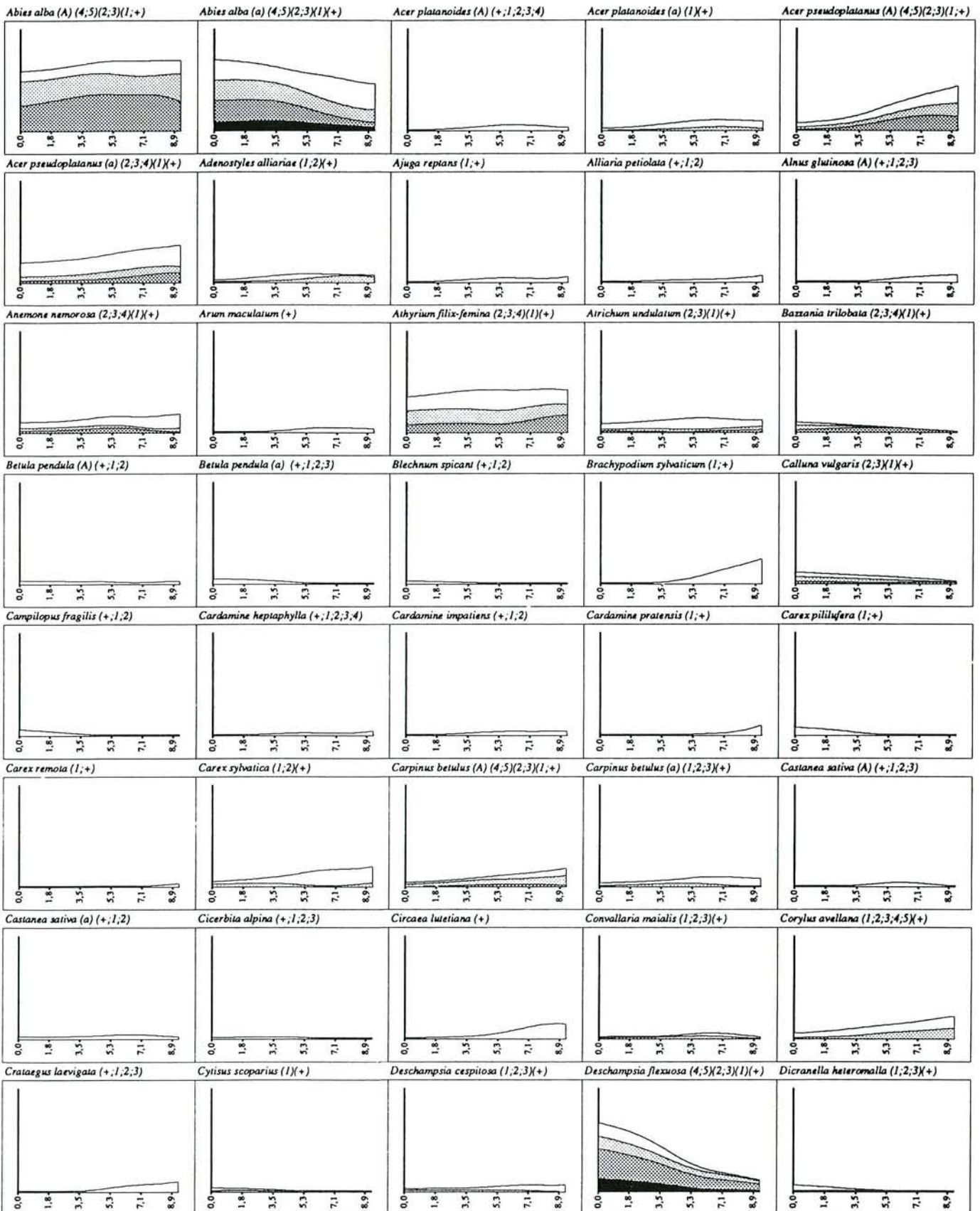


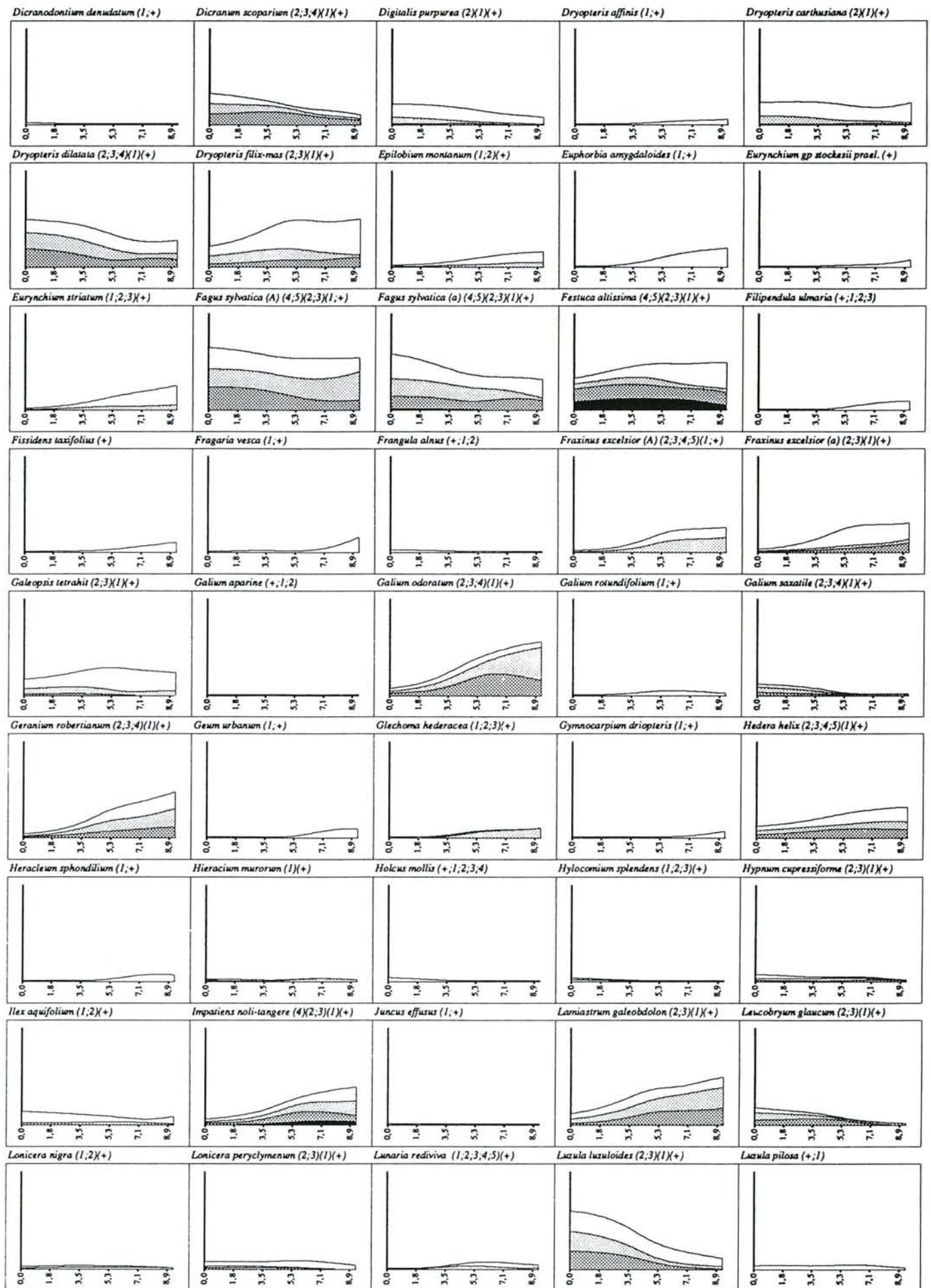


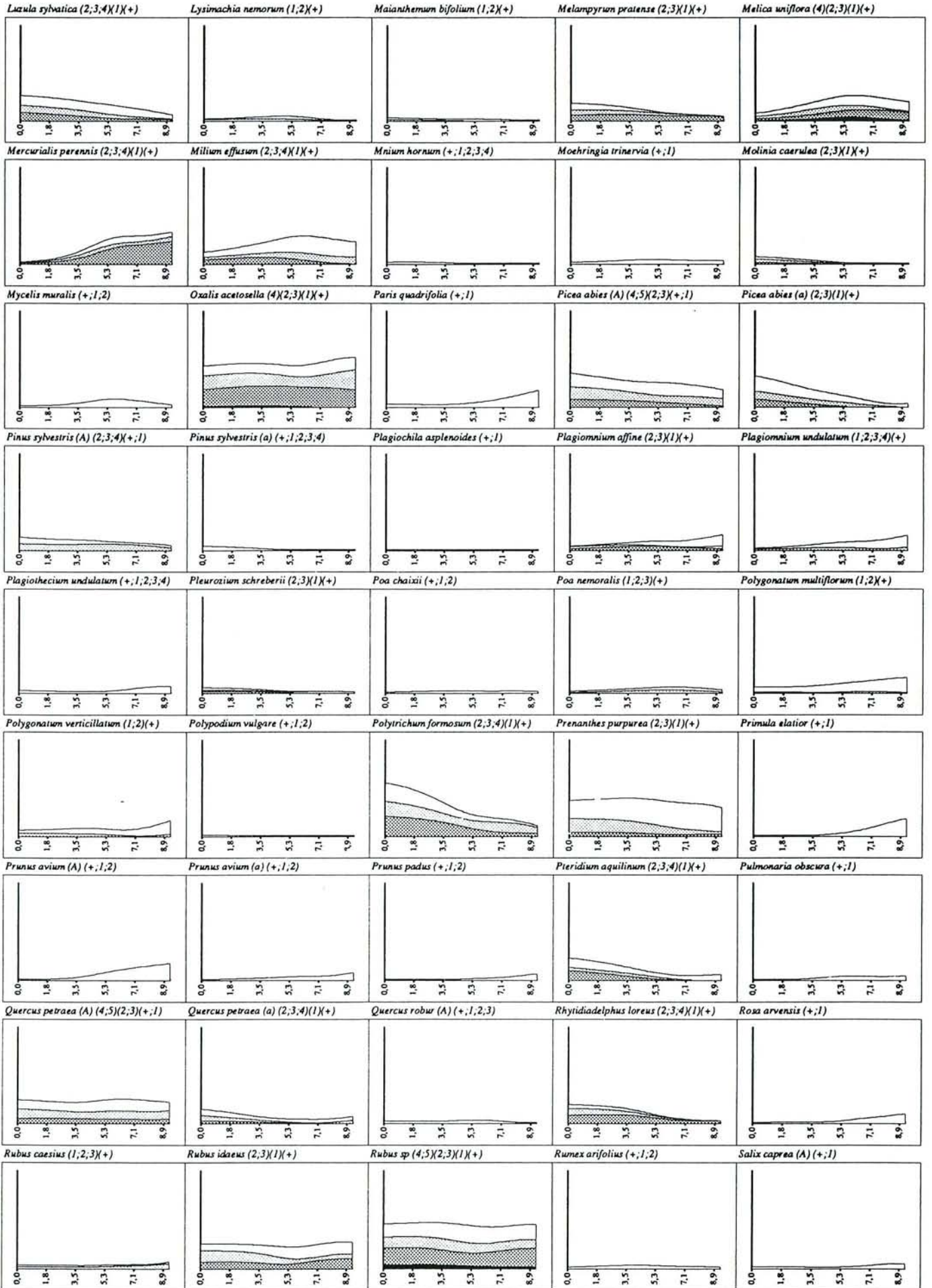
Probabilité de présence des espèces en fonction du Ca échangeable de l'horizon A1

L'axe X (Ca échangeable du A1) varie de 0 à 9,2. L'axe Y (fréquence relative de l'espèce) varie de 0 à 1. Fenêtre : (max-min)/4.

Pour chaque graphe, le nom d'espèce est suivi des notes d'abondance dominance qui permettent la formation des différentes courbes. Les courbes sont élaborées à partir des notes cumulées. La courbe la plus haute représente donc la probabilité d'occurrence de l'espèce.

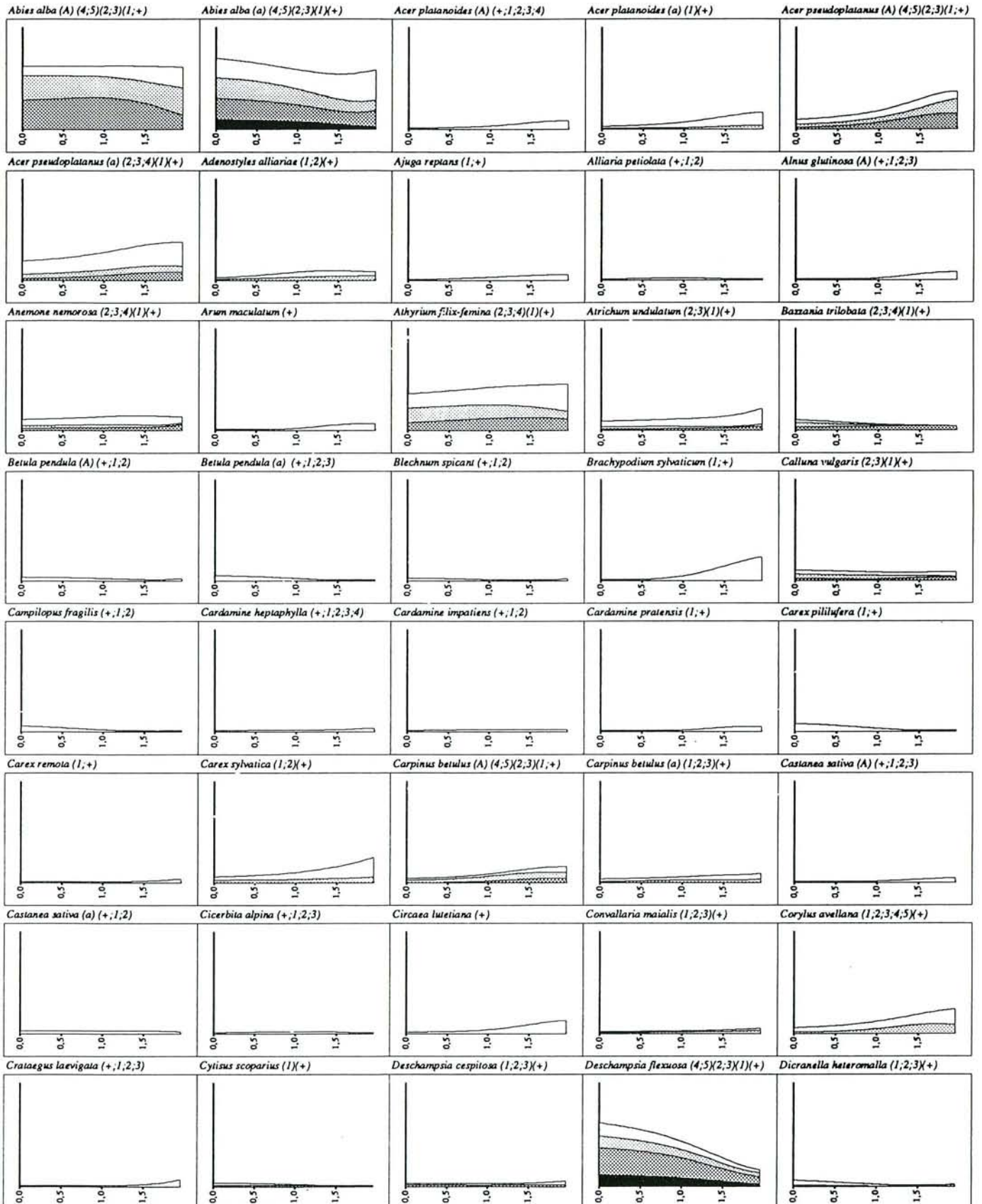


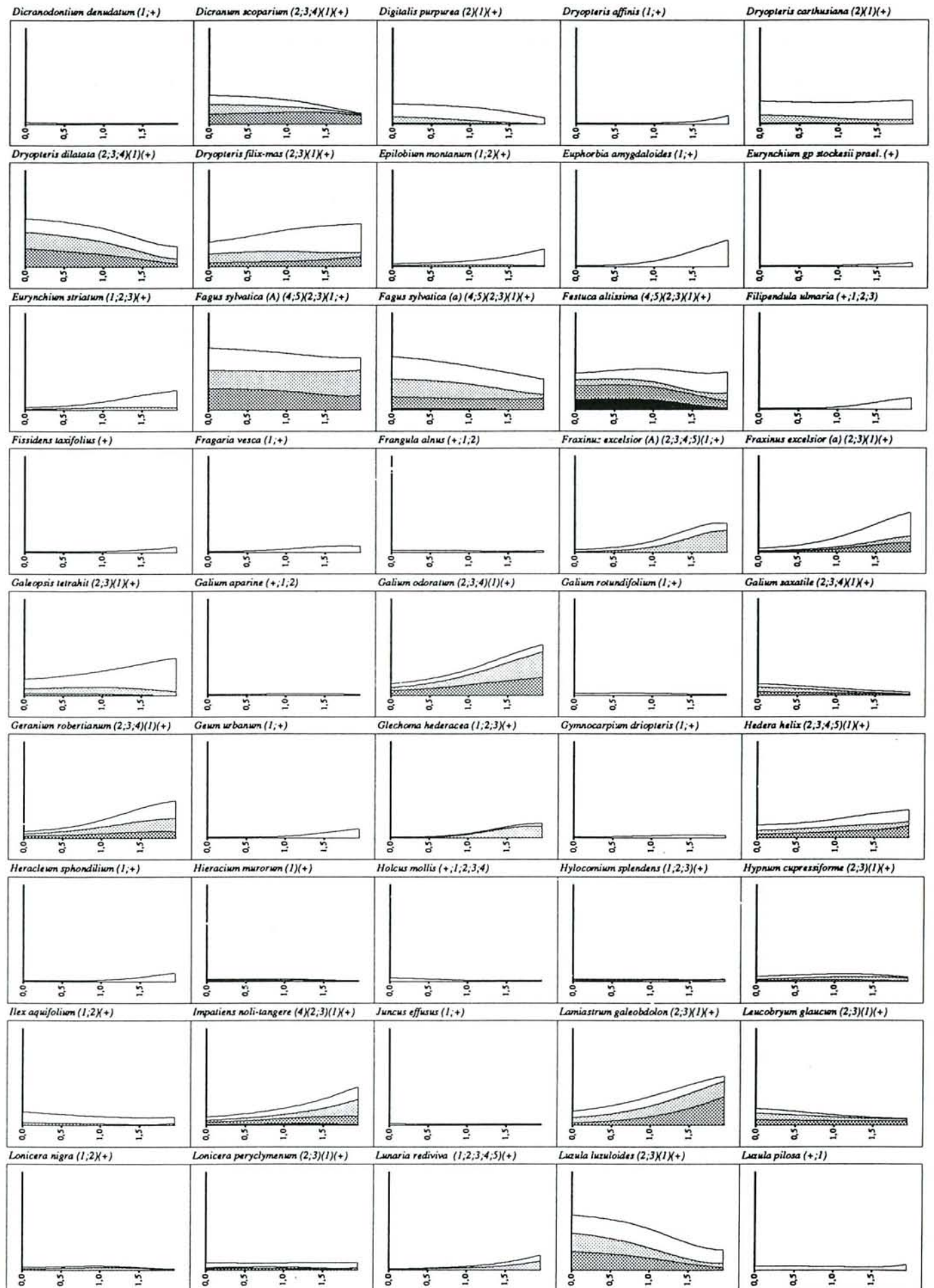


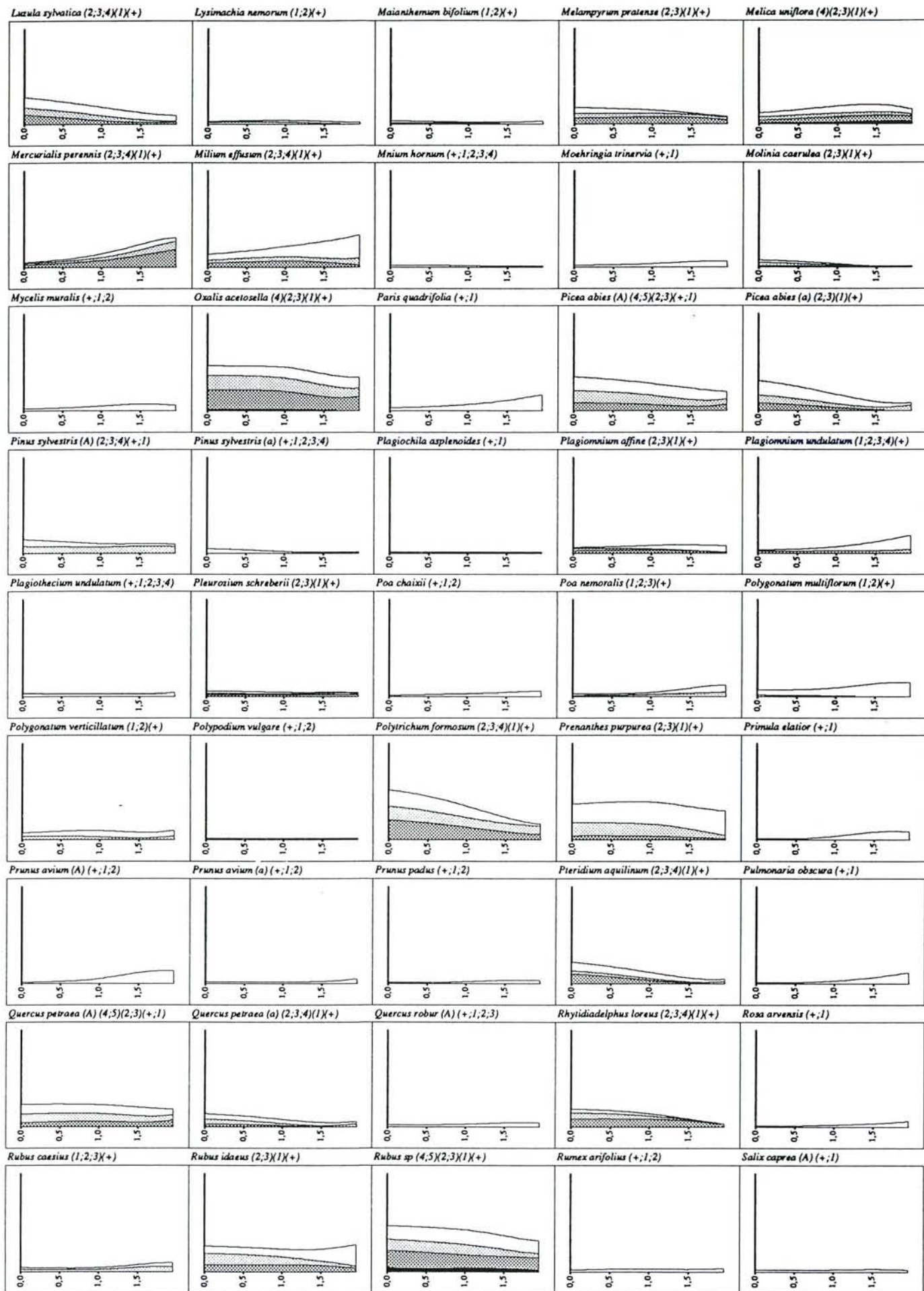


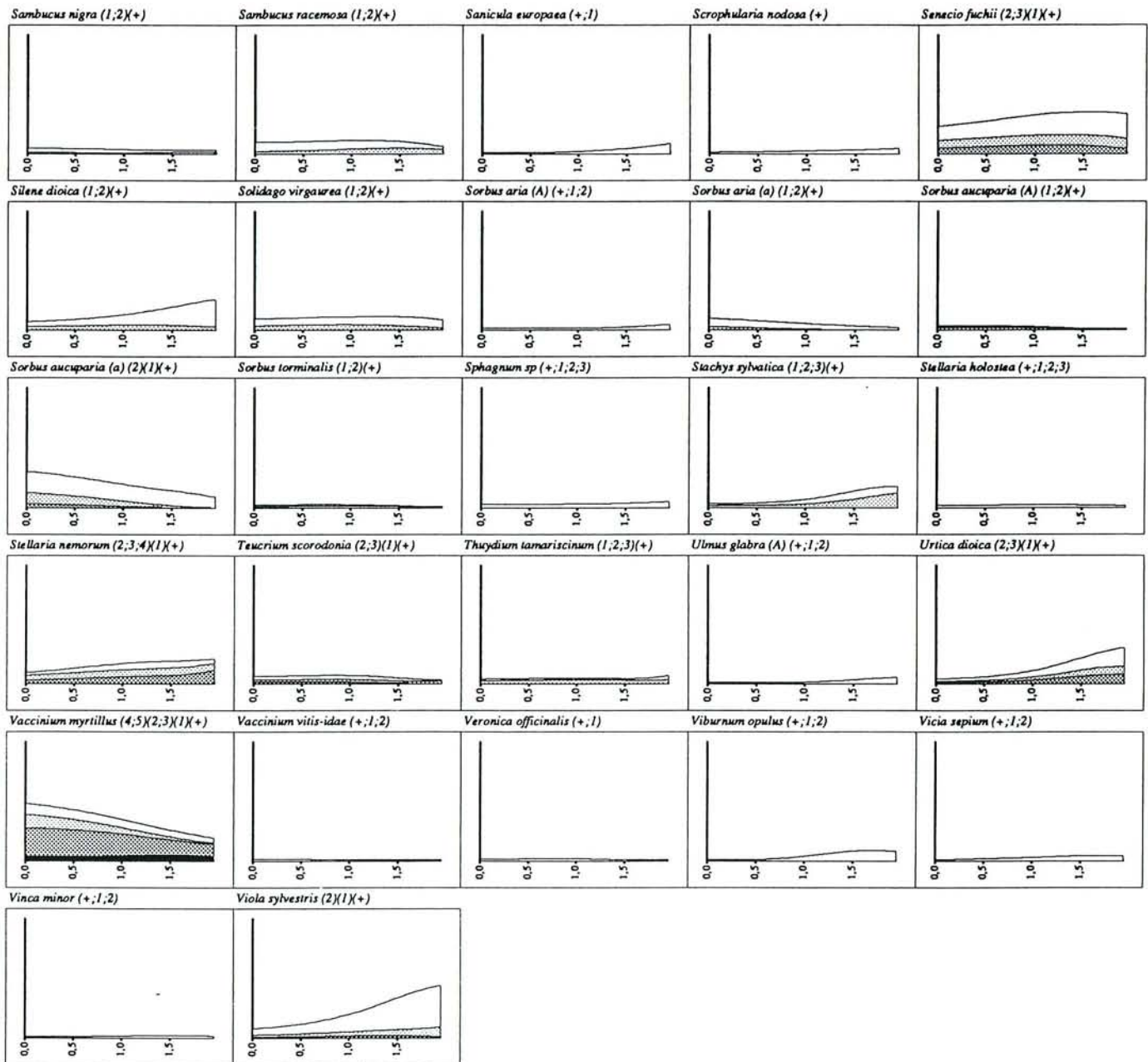
Probabilité de présence des espèces en fonction du Mg échangeable de l'horizon A1.

L'axe X (Mg échangeable du A1) varie de 0,02 à 1,00. L'axe Y (fréquence relative de l'espèce) varie de 0 à 1. Fenêtre : (max-min)/4. Pour chaque graphe, le nom d'espèce est suivi des notes d'abondance dominance qui permettent la formation des différentes courbes. Les courbes sont élaborées à partir des notes cumulées. La courbe la plus haute représente donc la probabilité d'occurrence de l'espèce.



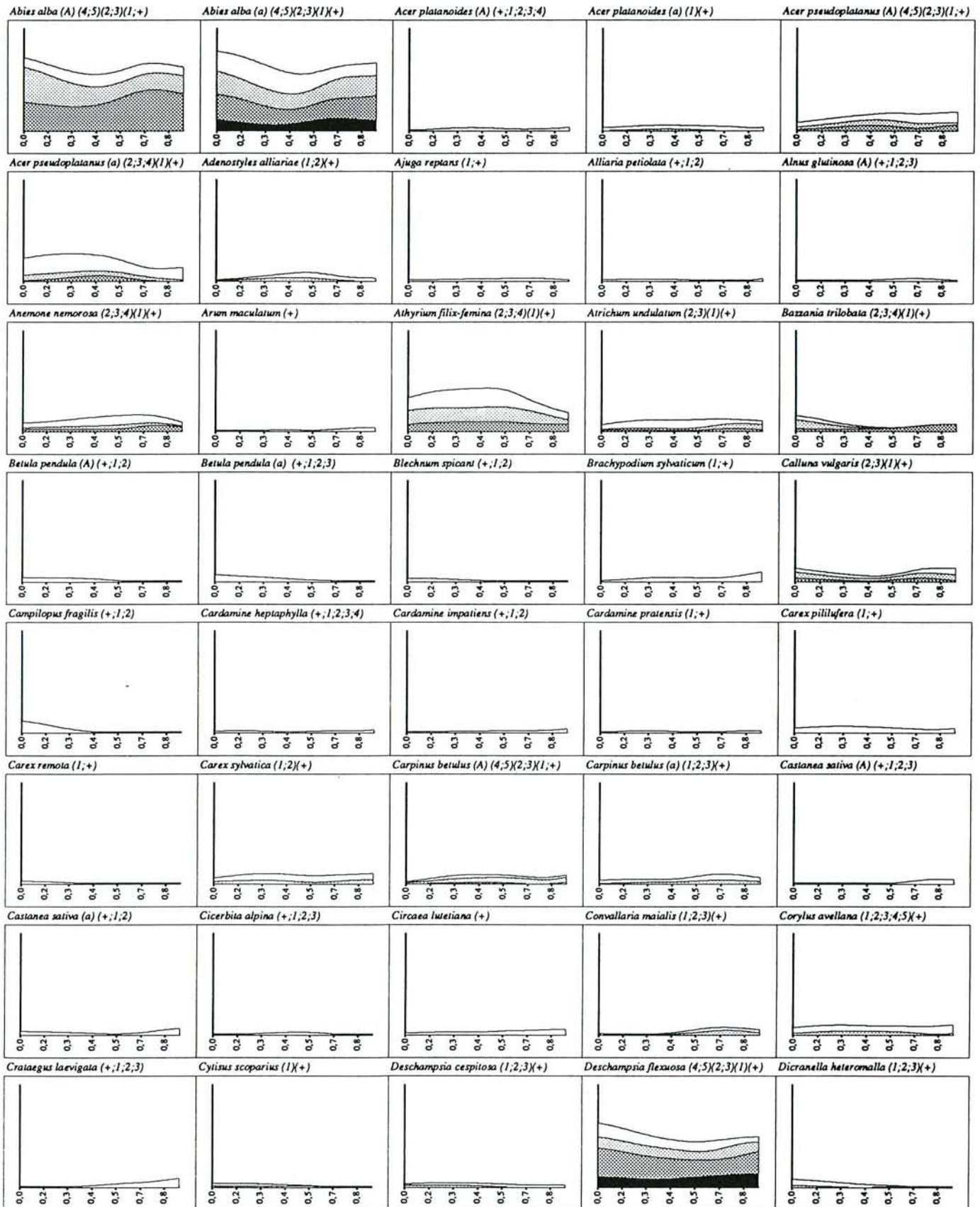


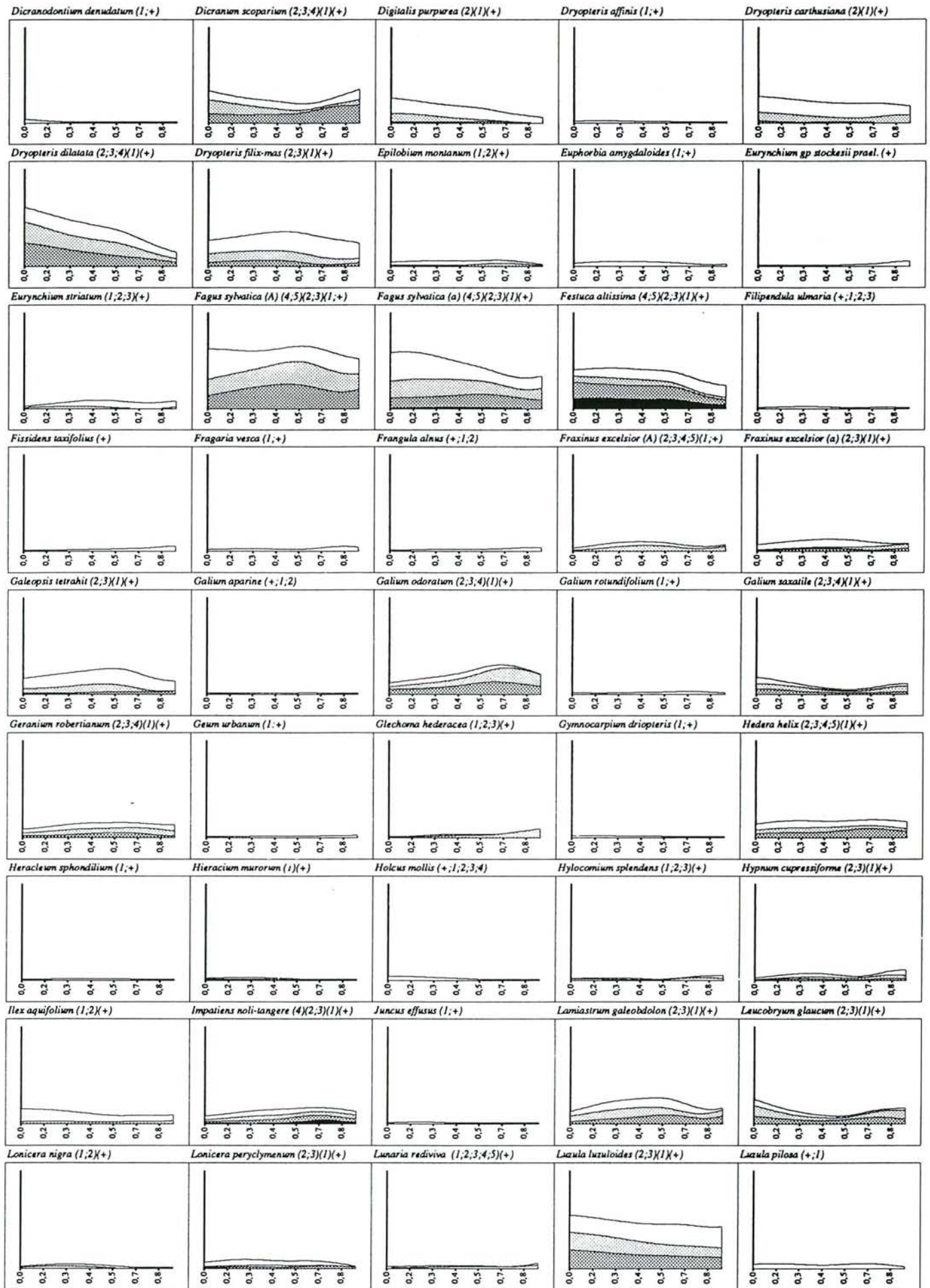


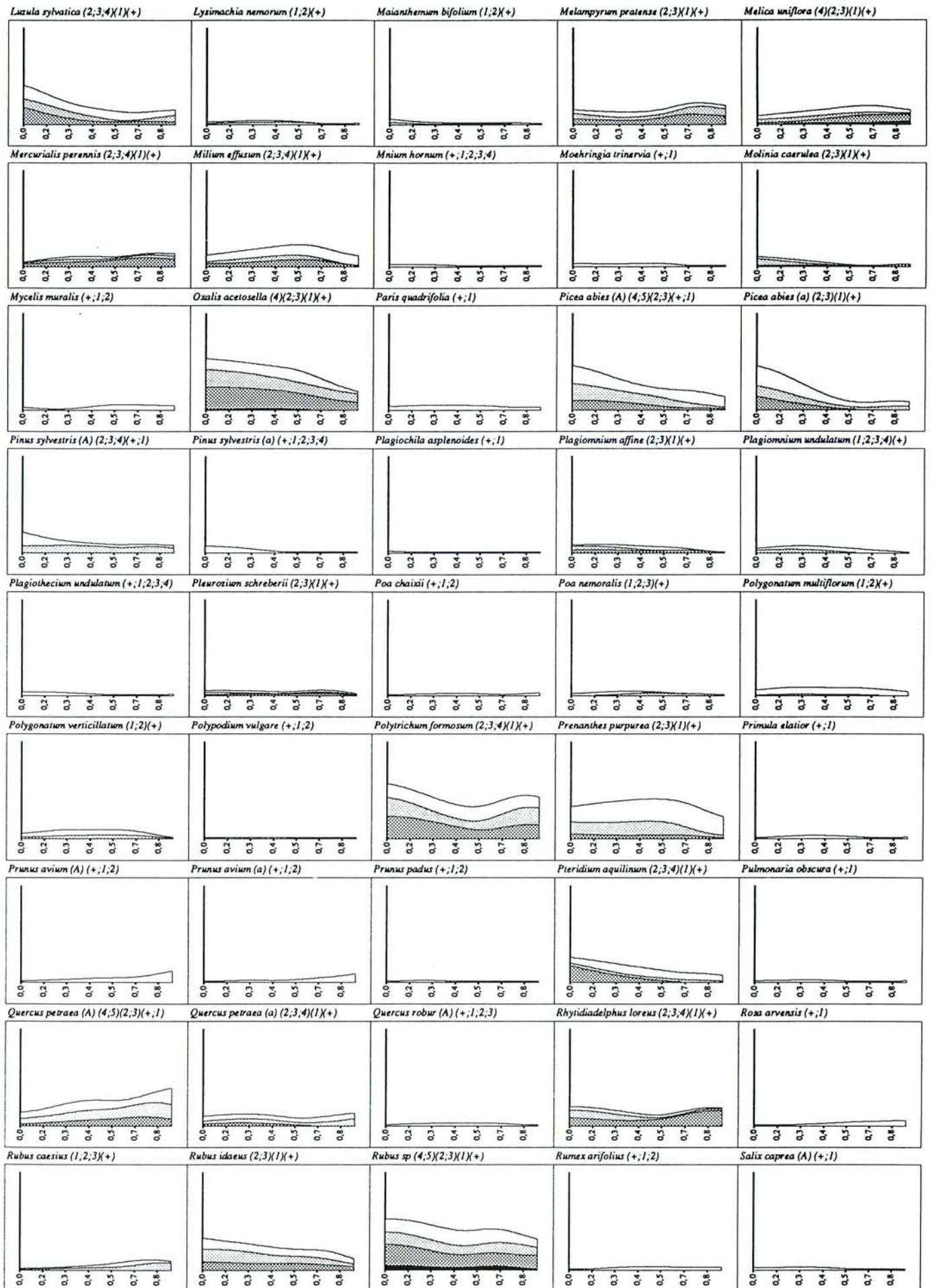


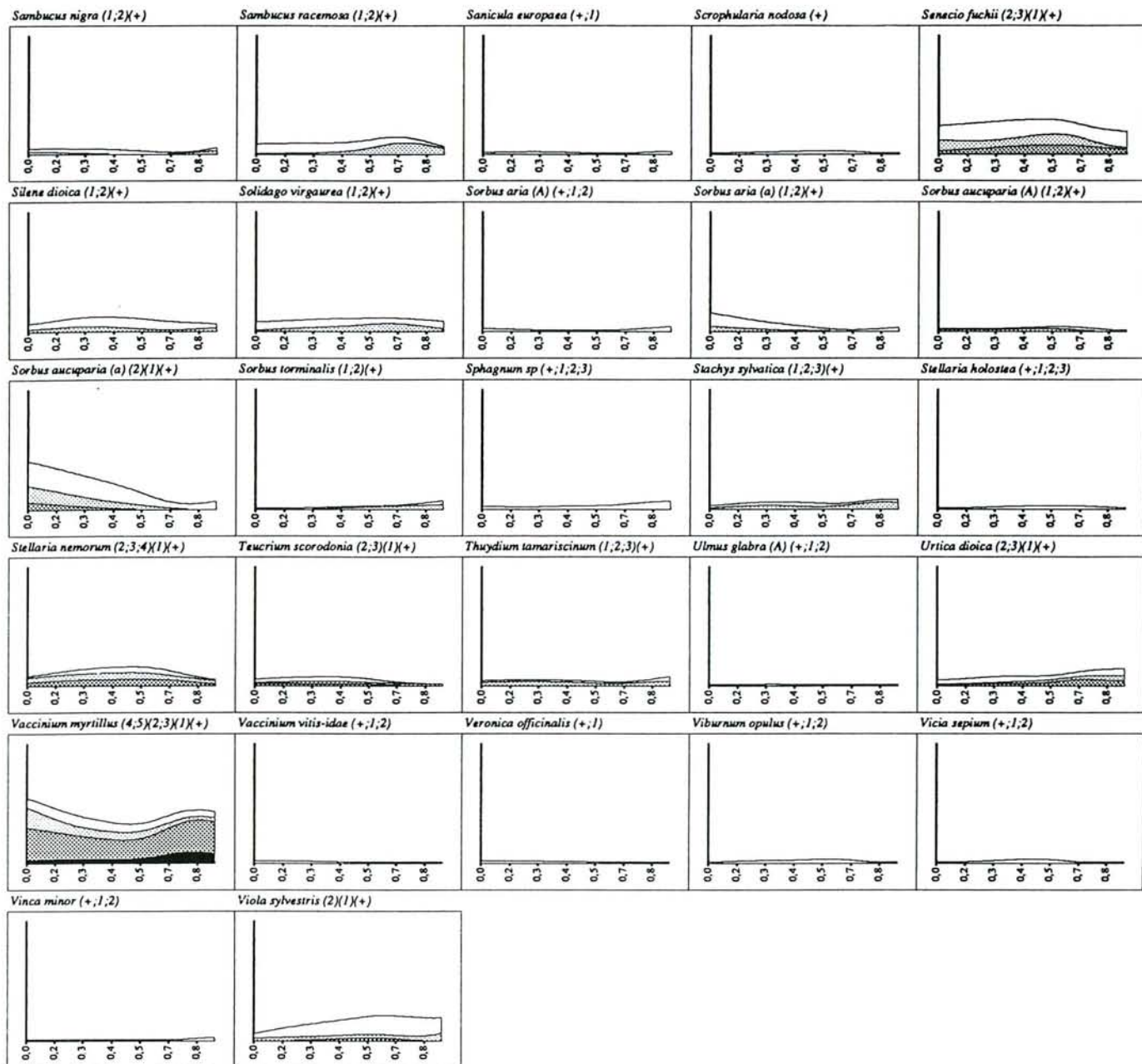
Probabilité de présence des espèces en fonction du K échangeable de l'horizon A1

L'axe X (K échangeable du A1) varie de 0,03 à 0,86. L'axe Y (fréquence relative de l'espèce) varie de 0 à 1. Fenêtre : (max-min)/4
 Pour chaque graphe, le nom d'espèce est suivi des notes d'abondance dominance qui permettent la formation des différentes courbes.
 Les courbes sont élaborées à partir des notes cumulées. La courbe la plus haute représente donc la probabilité d'occurrence de l'espèce.







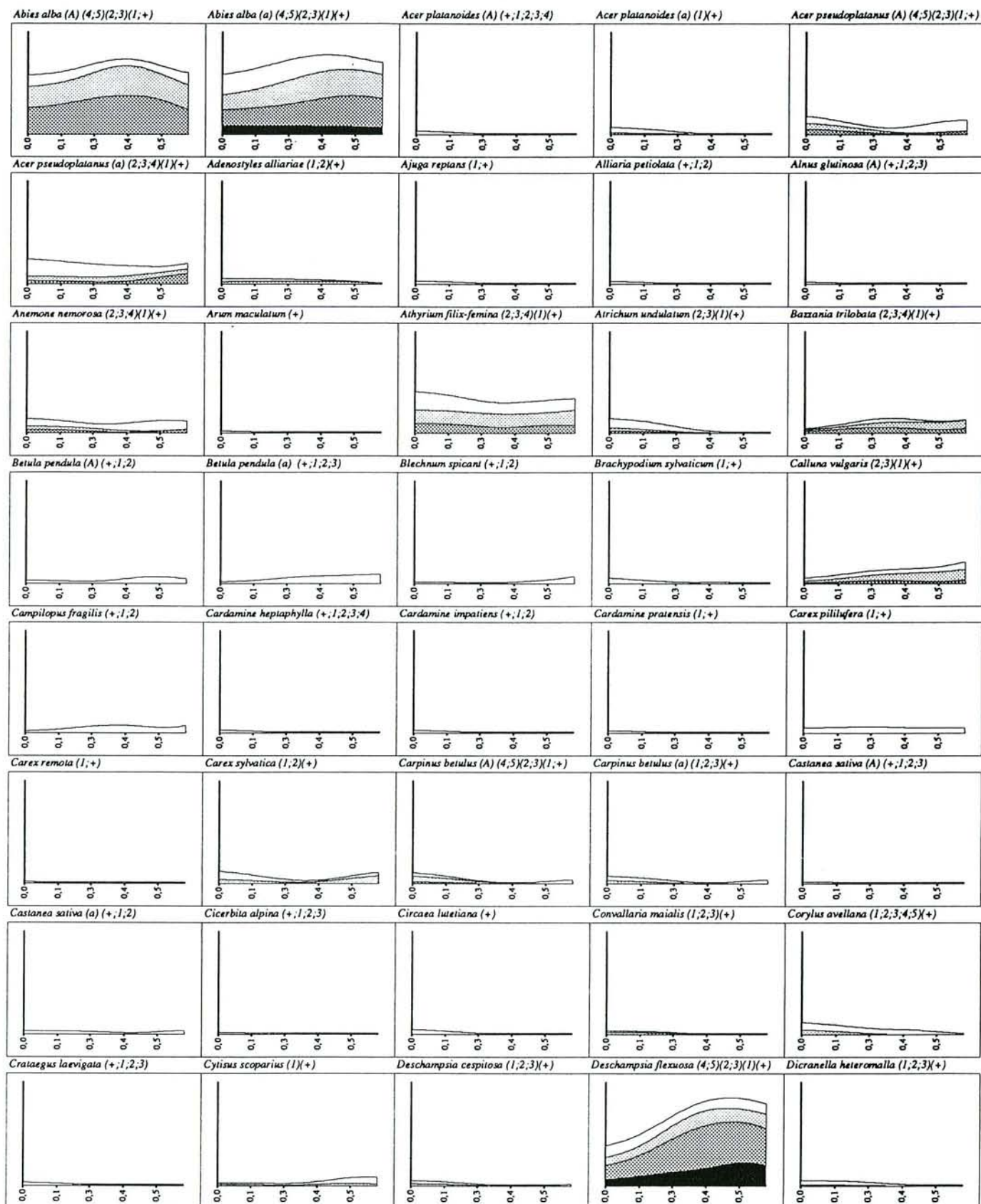


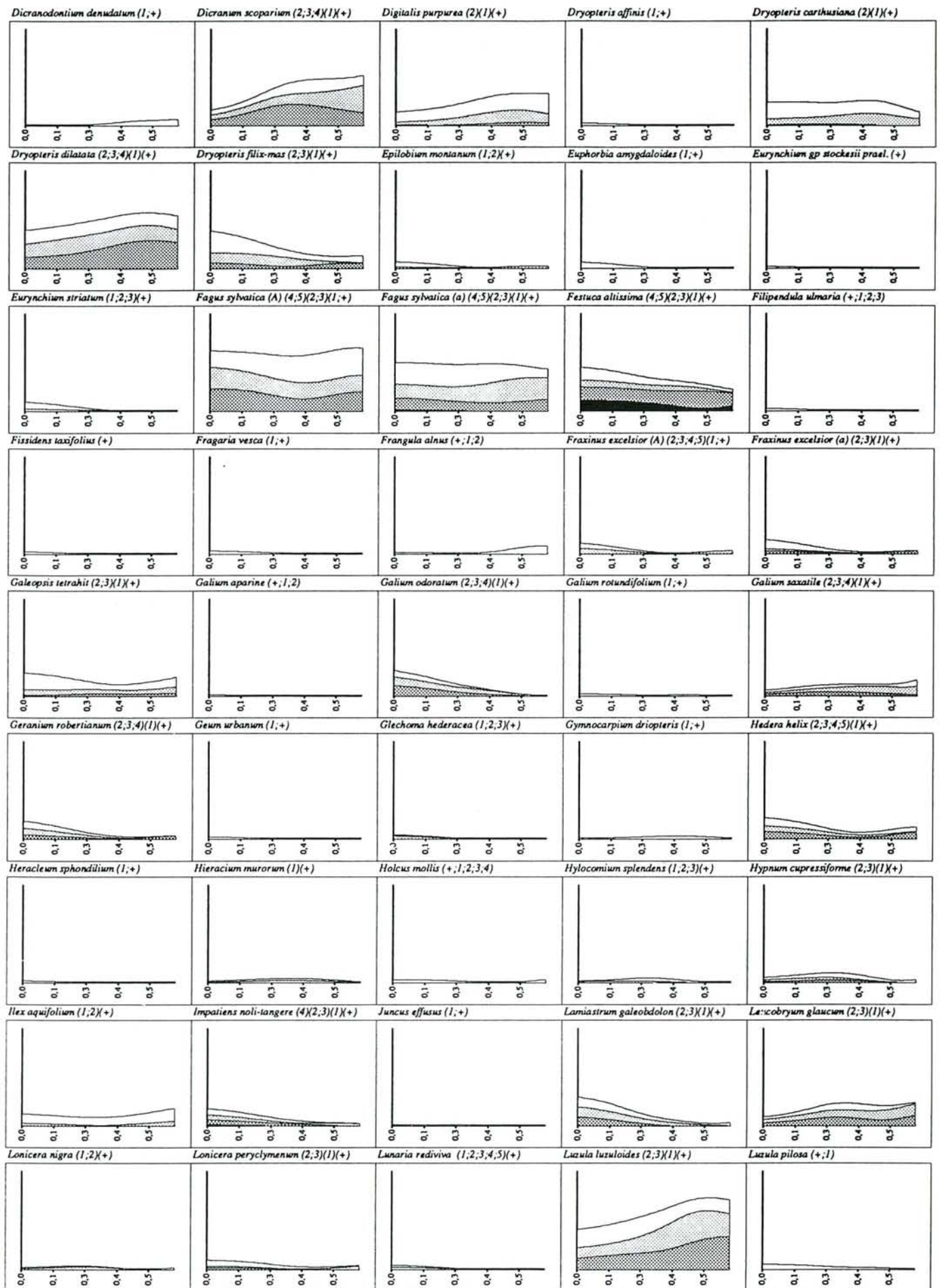
Probabilité de présence des espèces en fonction de Fe échangeable de l'horizon A1.

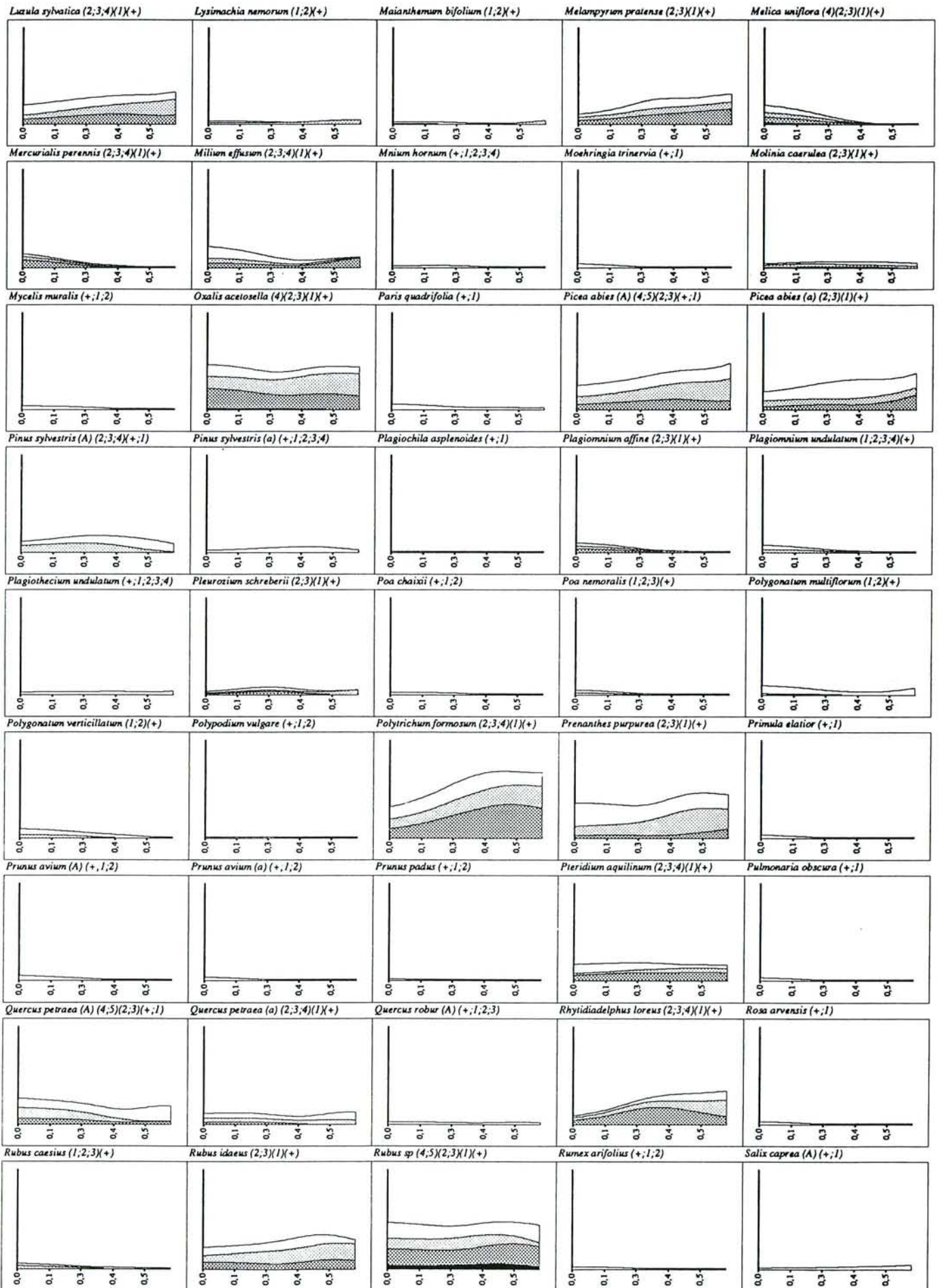
L'axe X (Fe échangeable du A1) varie de 0 à 0,61. L'axe Y (fréquence relative de l'espèce) varie de 0 à 1. Fenêtre : (max-min)/4.

Pour chaque graphe, le nom d'espèce est suivi des notes d'abondance dominance qui permettent la formation des différentes courbes.

Les courbes sont élaborées à partir des notes cumulées. La courbe la plus haute représente donc la probabilité d'occurrence de l'espèce.







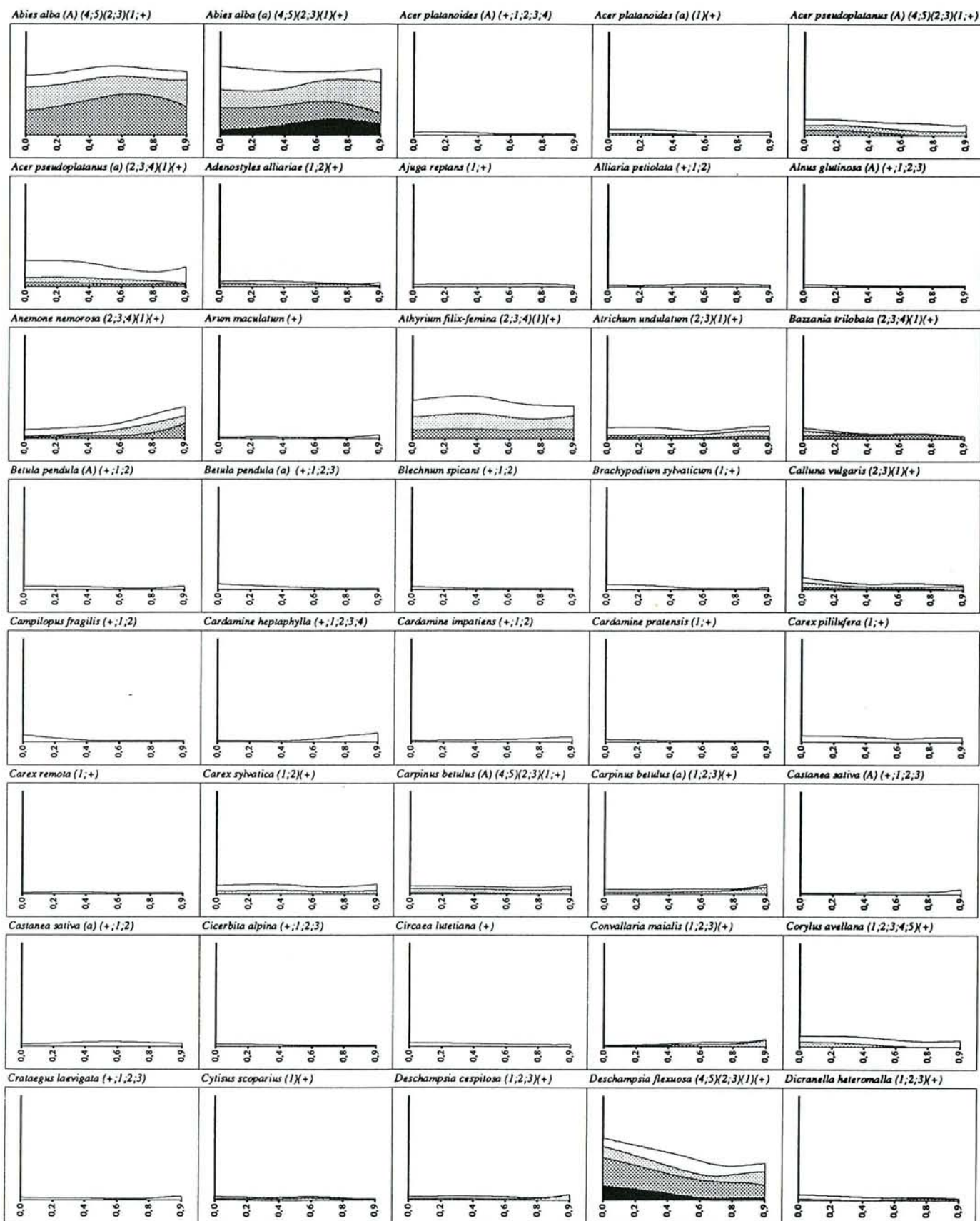


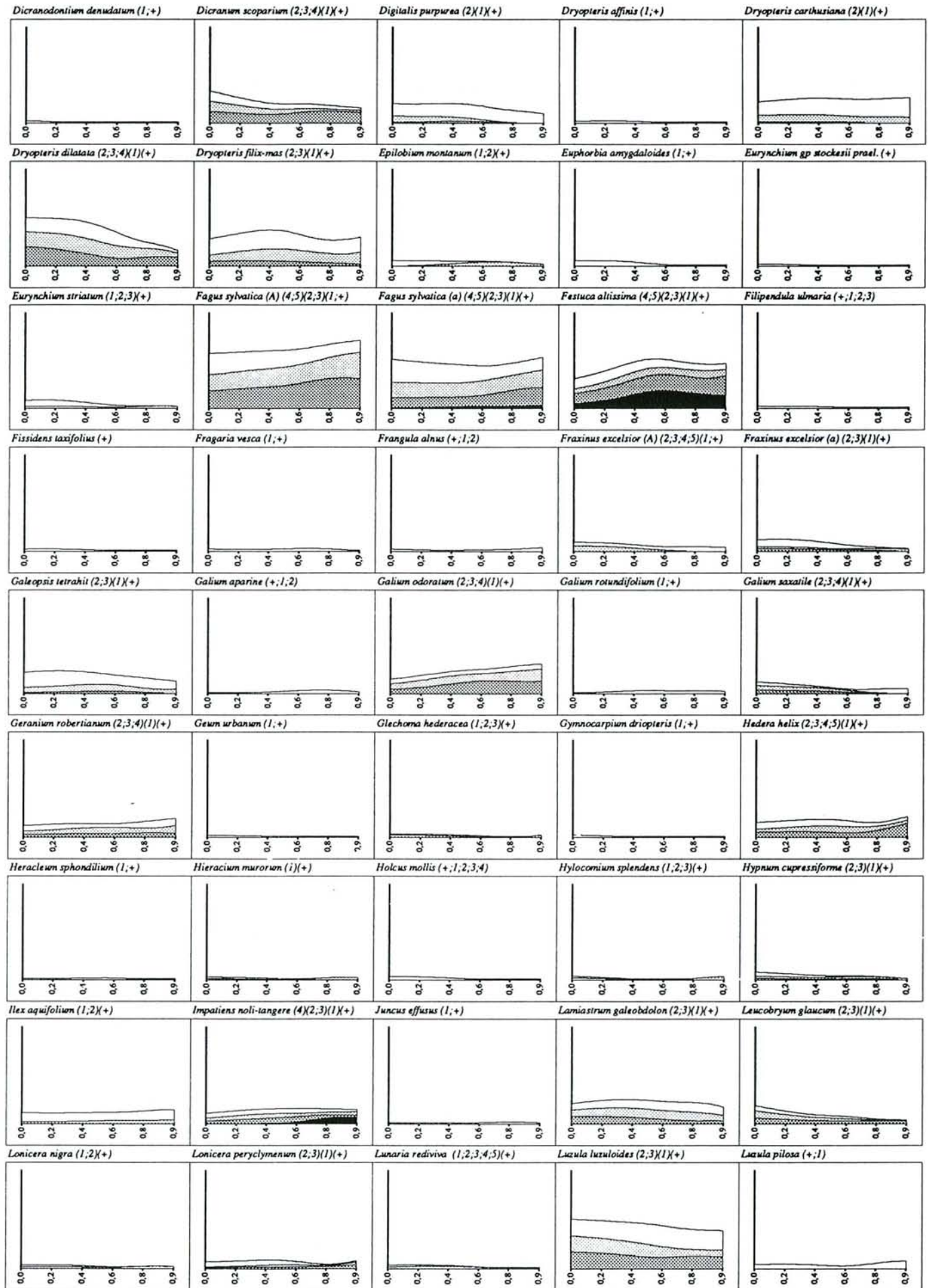
Probabilité de présence des espèces en fonction du Mn échangeable de l'horizon A1.

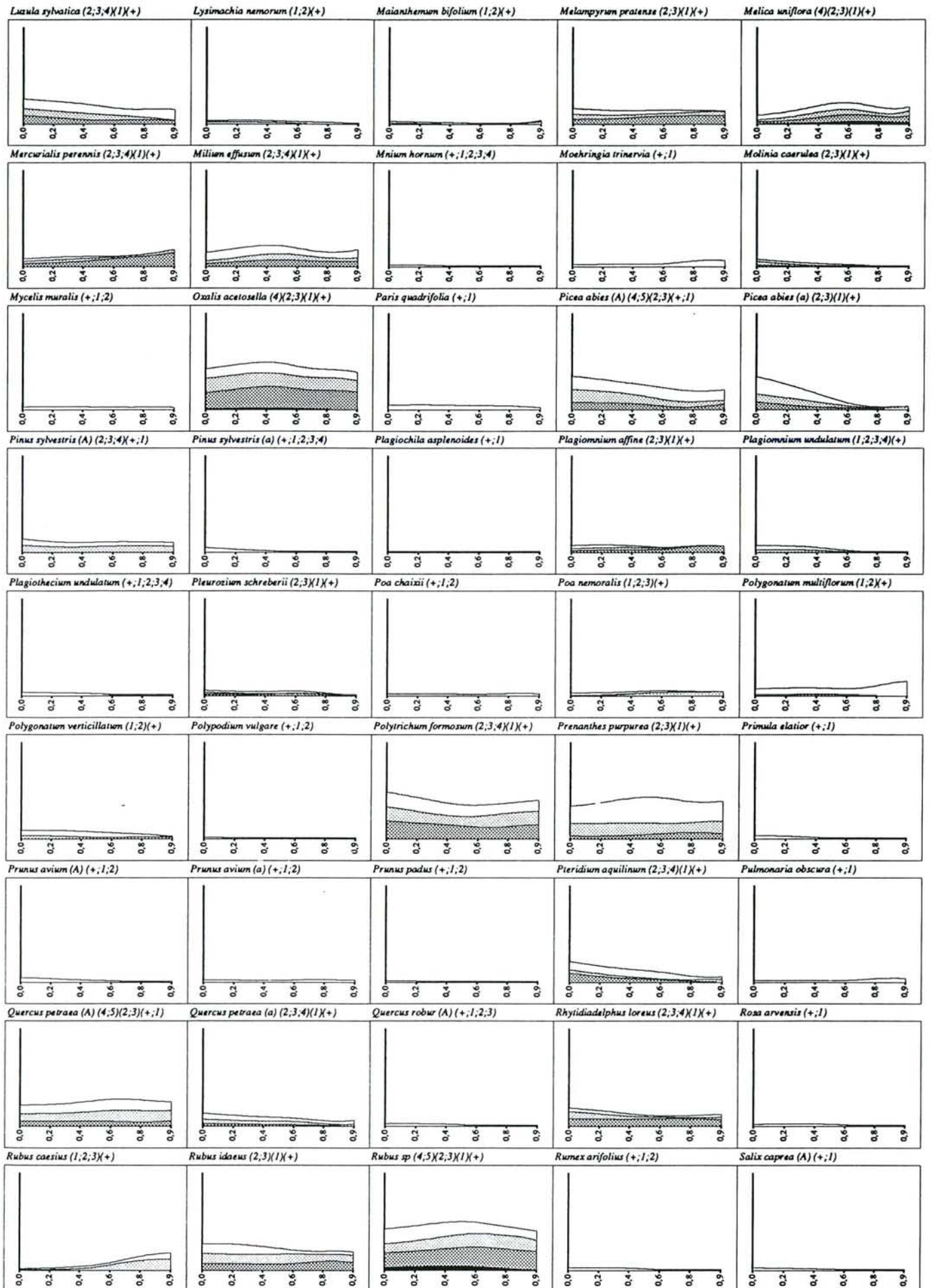
L'axe X (Mn échangeable du A1) varie de 0 à 0,95. L'axe Y (fréquence de l'espèce) varie de 0 à 1. Fenêtre : (max-min)/4.

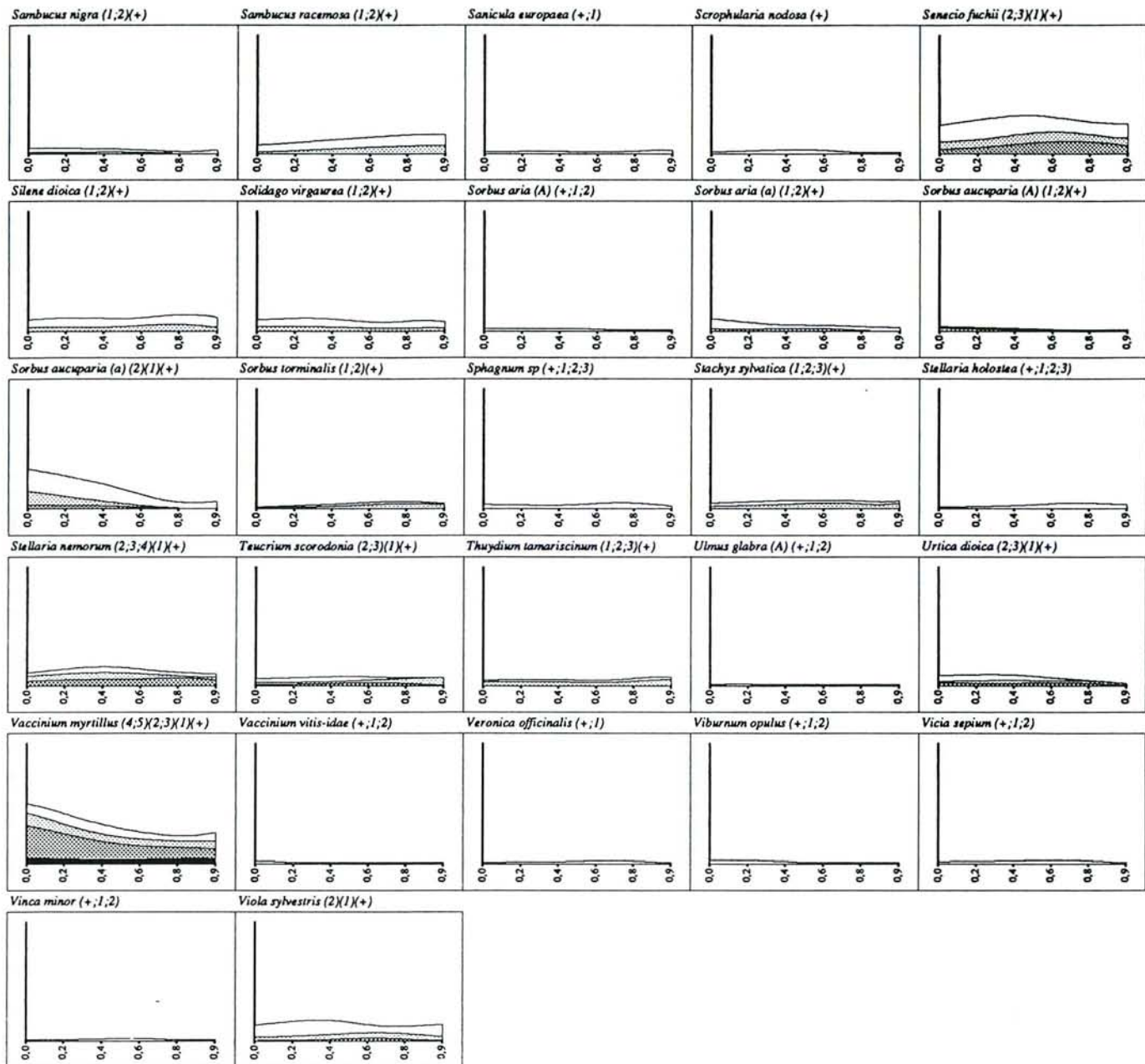
Pour chaque graphe, le nom d'espèce est suivi des notes d'abondance dominance qui permettent la formation des différentes courbes.

Les courbes sont élaborées à partir des notes cumulées. La courbe la plus haute représente donc la probabilité d'occurrence de l'espèce.







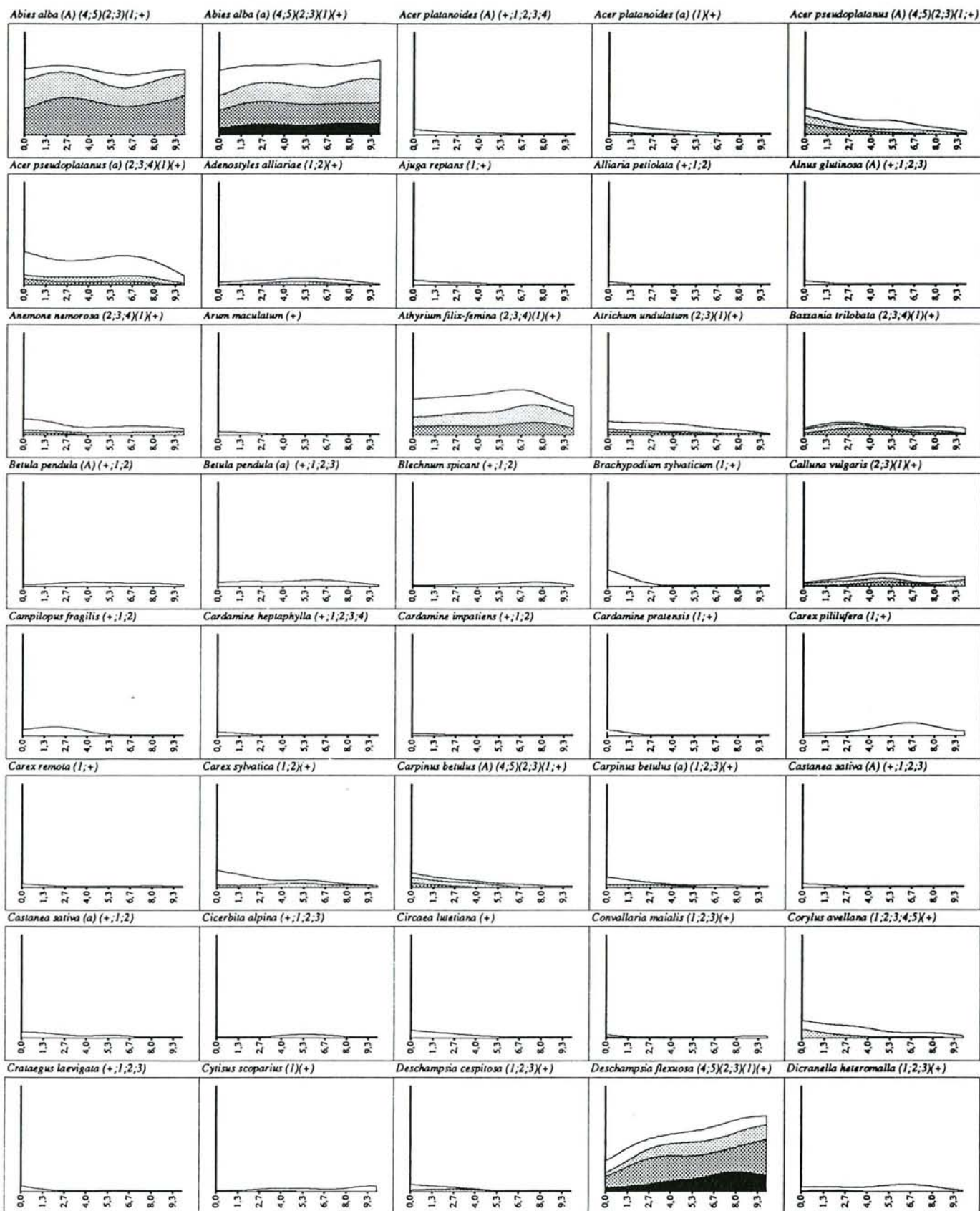


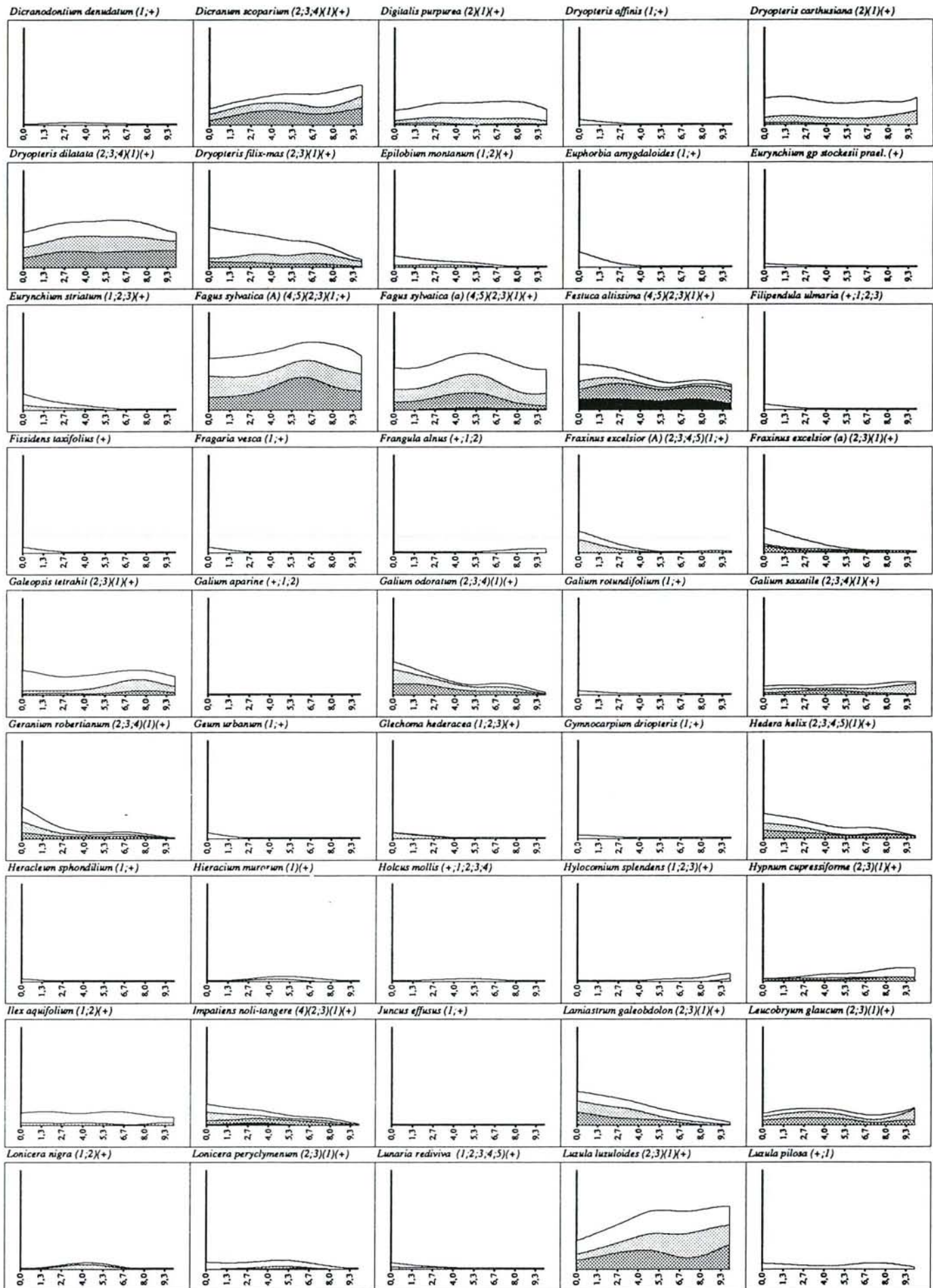
Probabilité de présence des espèces en fonction du AI échangeable de l'horizon A1.

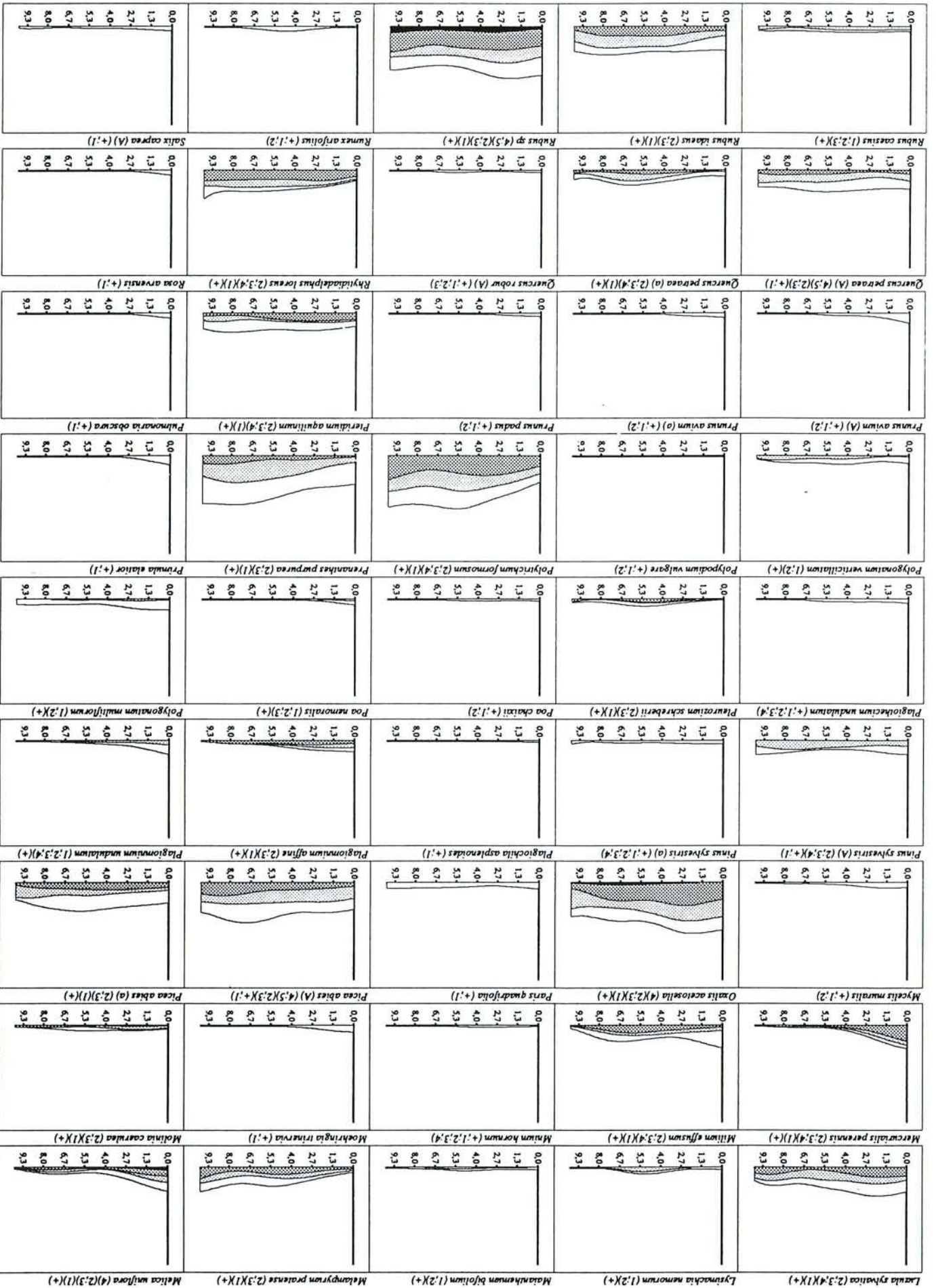
L'axe X (AI échangeable du A1) varie de 0 à 9,87. L'axe Y (fréquence relative de l'espèce) varie de 0 à 1. Fenêtre : (max-min)/2.

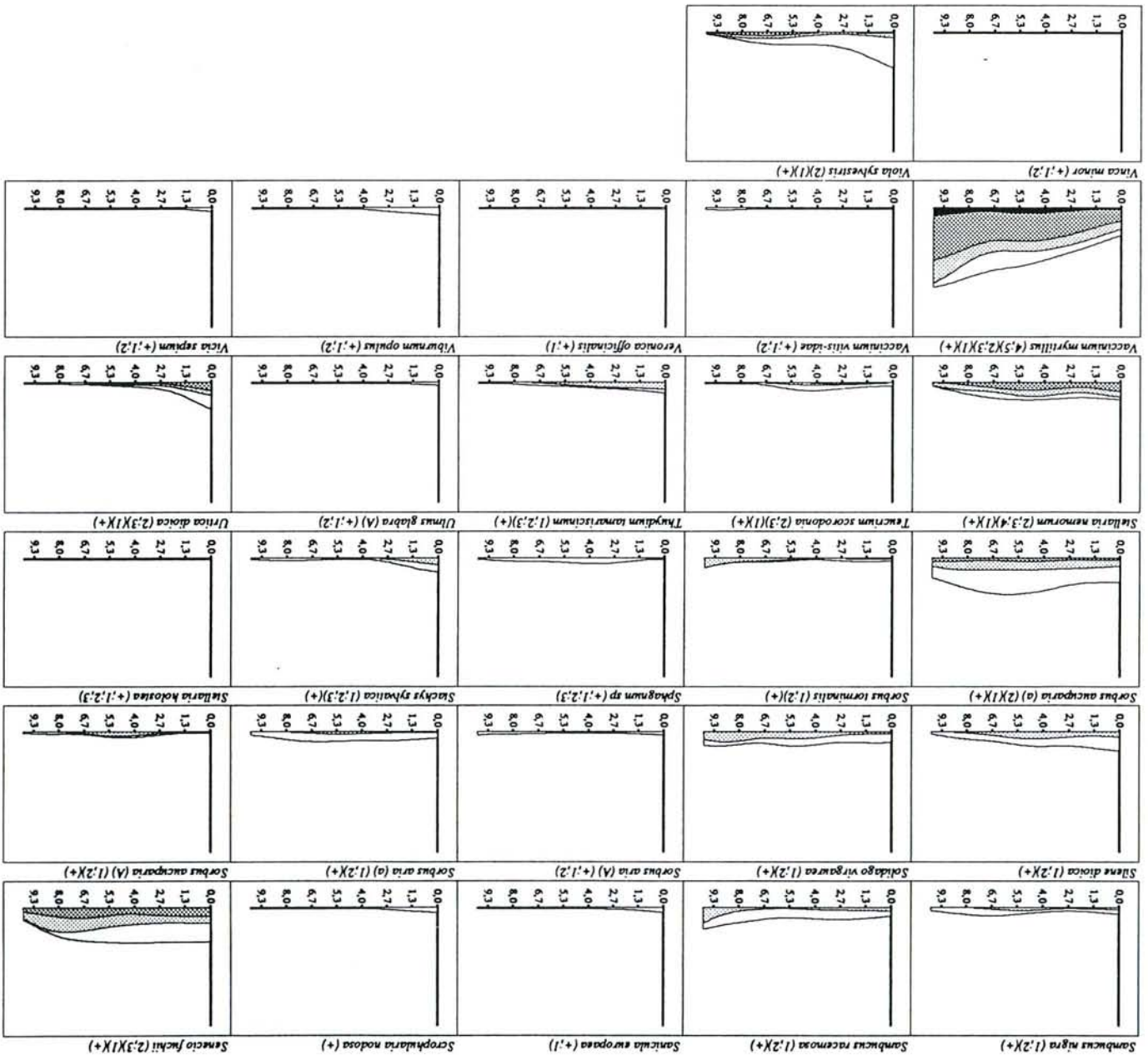
Pour chaque graphe, le nom d'espèce est suivi des notes d'abondance dominance qui permettent la formation des différentes courbes.

Les courbes sont élaborées à partir des notes cumulées. La courbe la plus haute représente donc la probabilité d'occurrence de l'espèce.



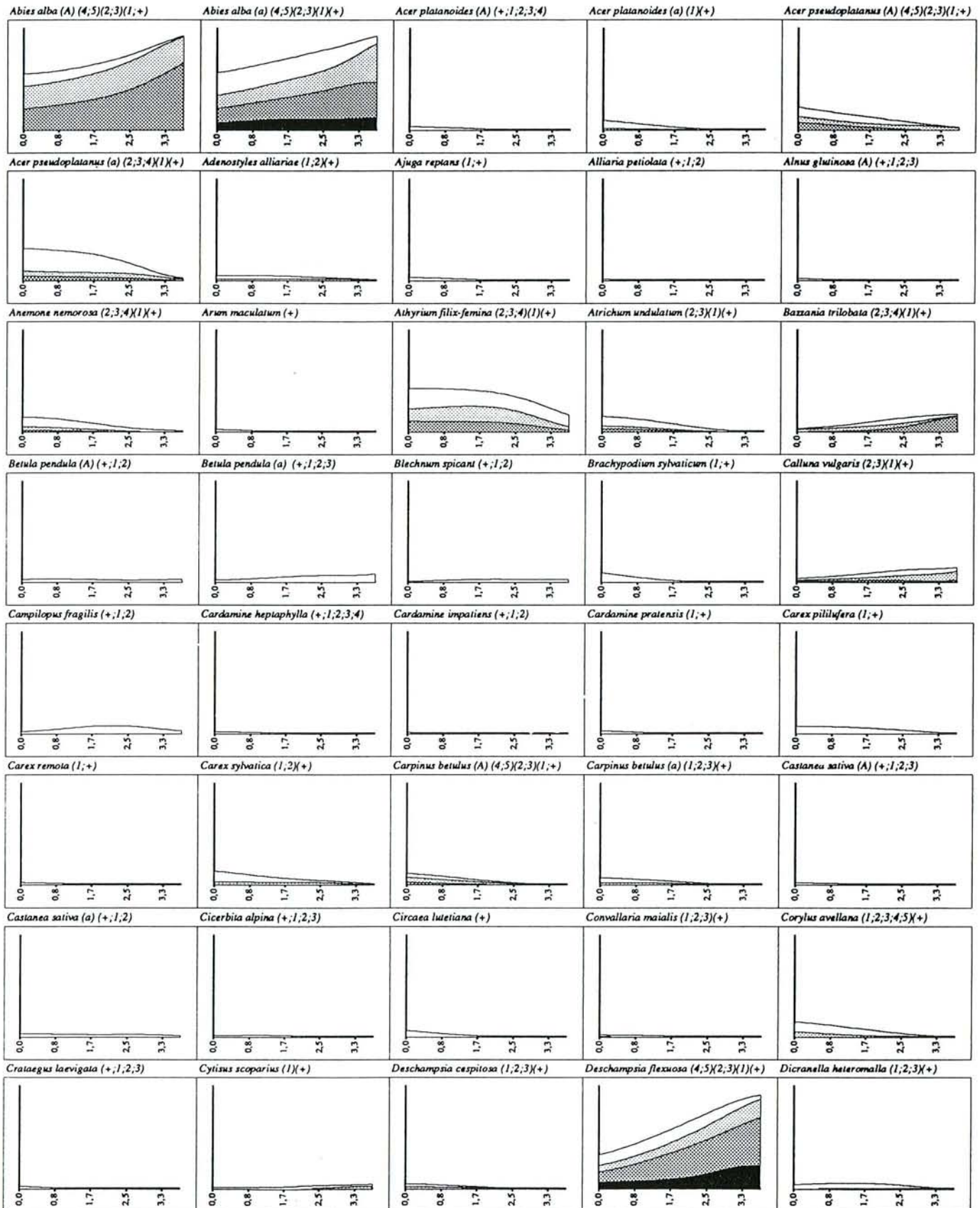


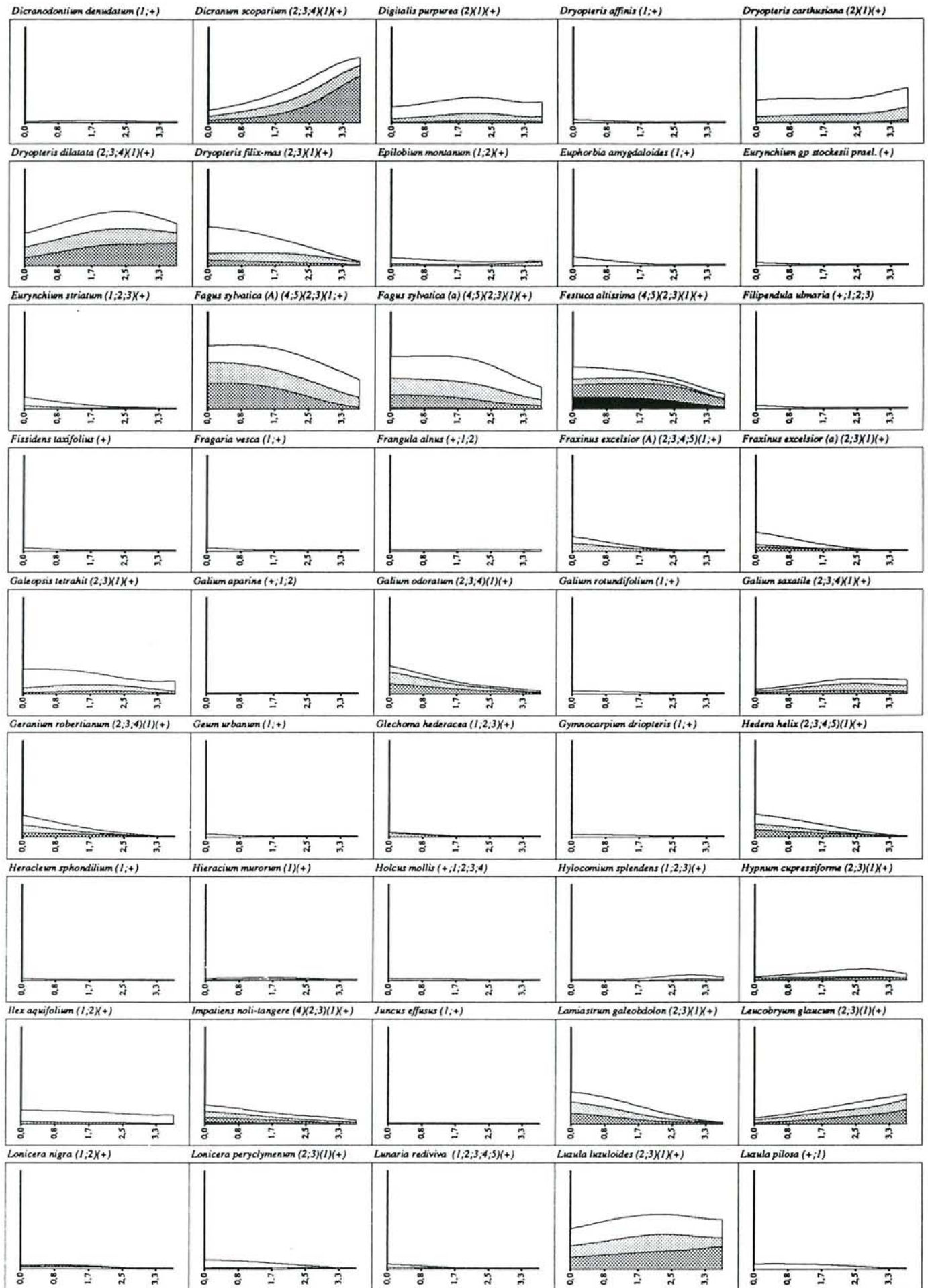


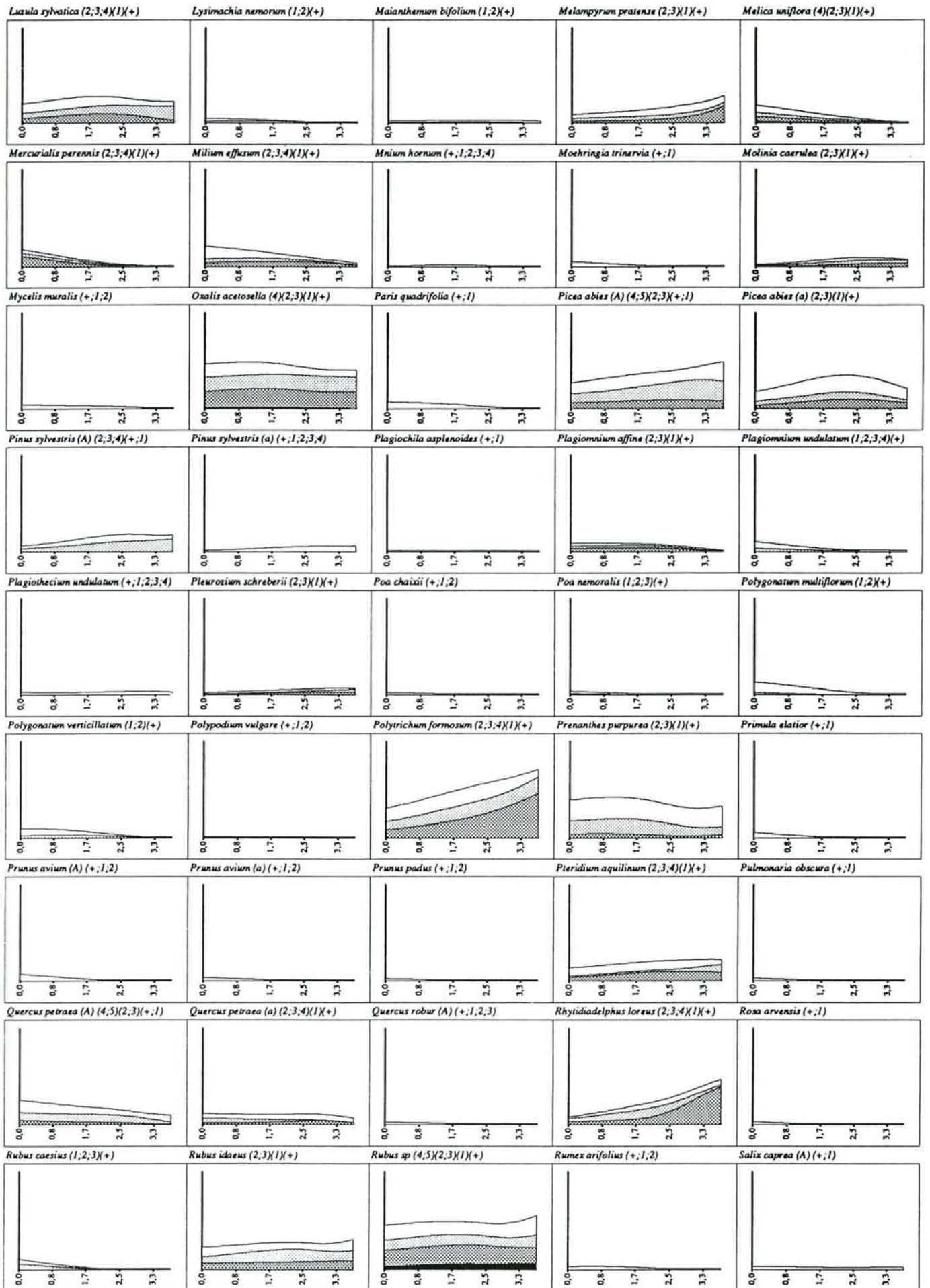


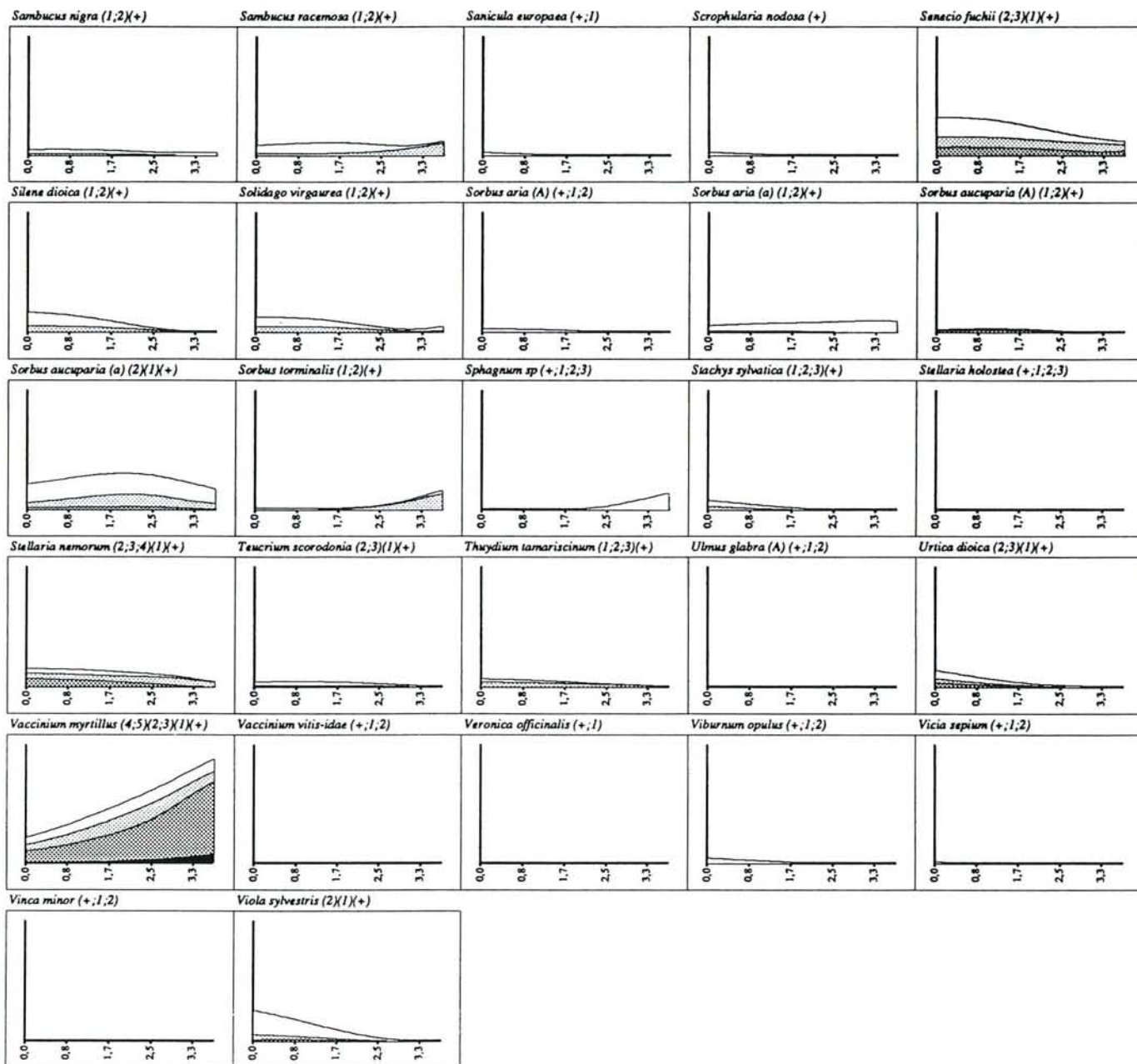
Probabilité de présence des espèces en fonction des protons échangeables de l'horizon A1.

L'axe X (protons échangeables du A1) varie de 0 à 3,75. L'axe Y (fréquence relative de l'espèce) varie de 0 à 1. Fenêtre (max-min)/2. Pour chaque graphe, le nom d'espèce est suivi des notes d'abondance dominance qui permettent la formation des différentes courbes. Les courbes sont élaborées à partir des notes cumulées. La courbe la plus haute représente donc la probabilité d'occurrence de l'espèce.







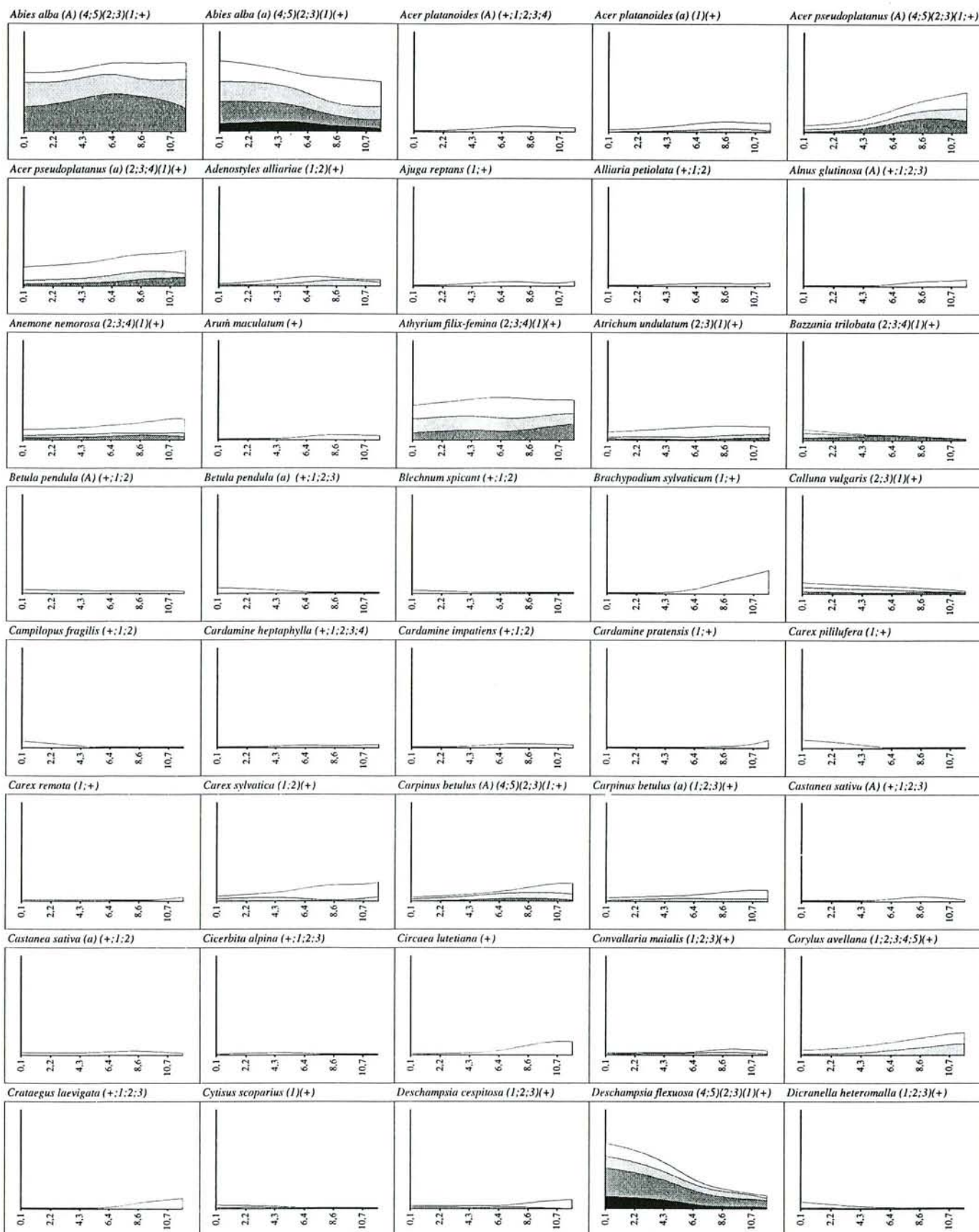


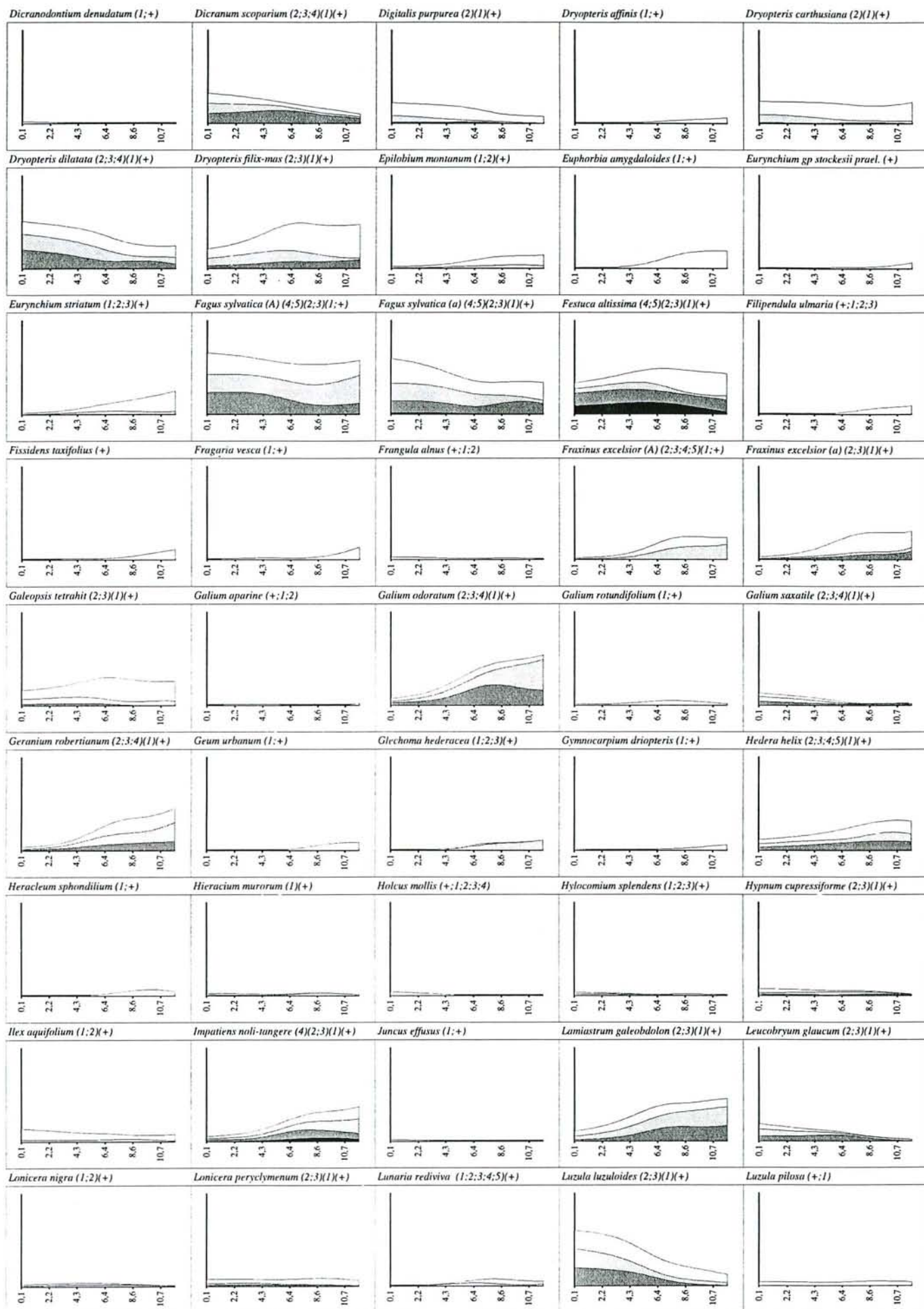
Probabilité de présence des espèces en fonction de la somme des bases échangeables de l'horizon A1

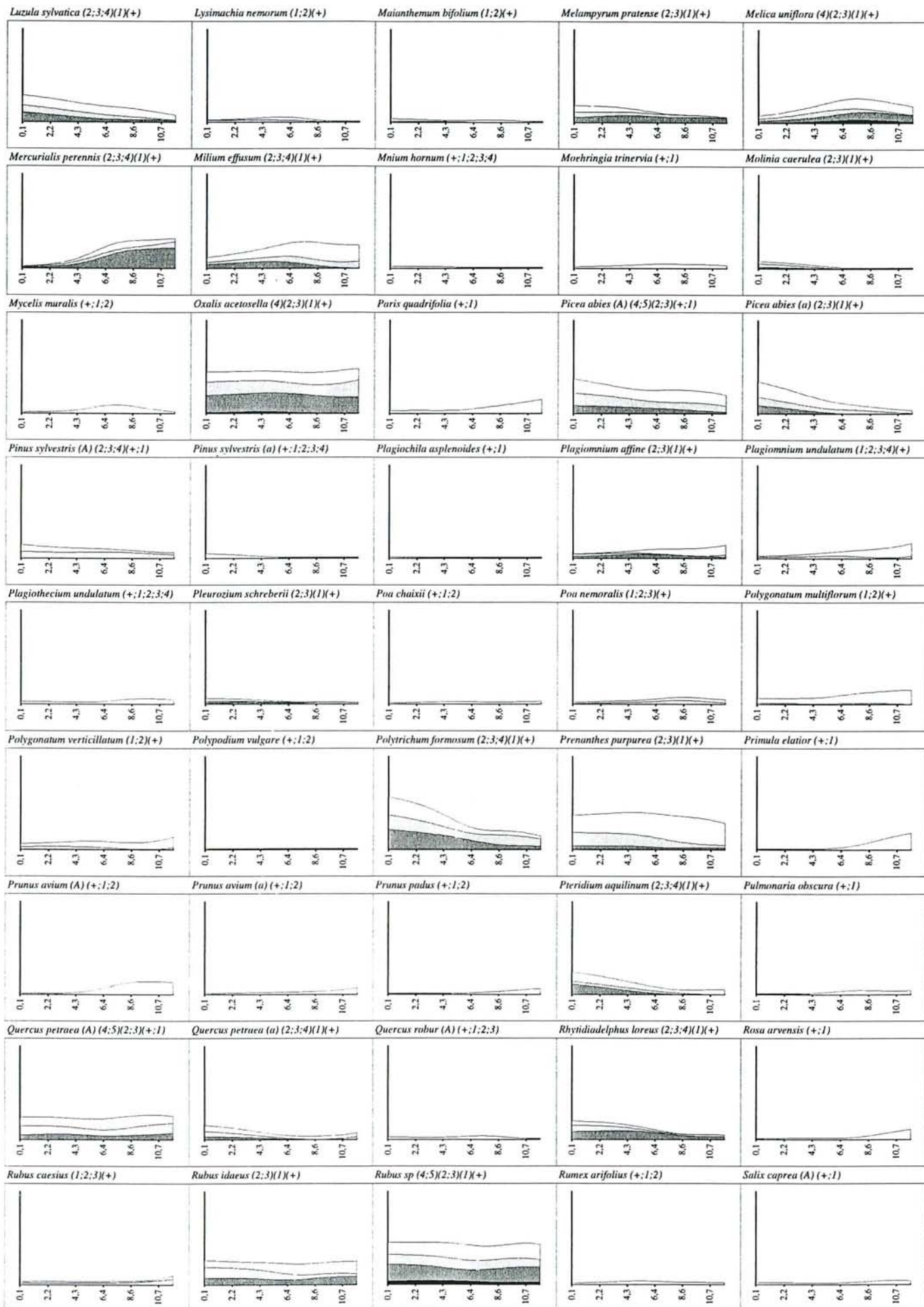
L'axe X (S du A1) varie de 0,08 à 11,7. L'axe Y (fréquence relative de l'espèce) varie de 0 à 1. Fenêtre : (max-min)/4.

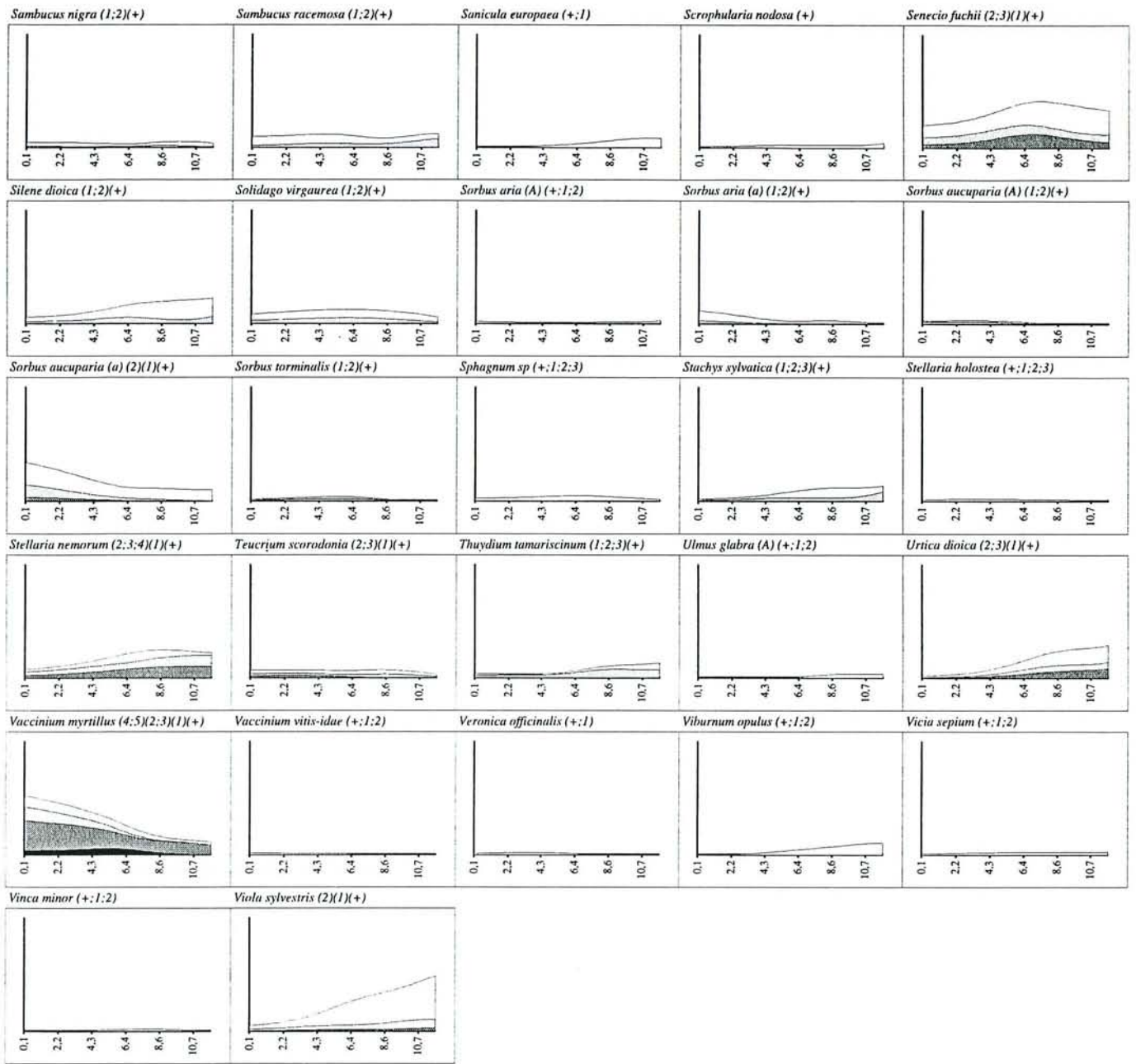
Pour chaque graphe, le nom d'espèce est suivi des notes d'abondance dominance qui permettent la formation des différentes courbes.

Les courbes sont élaborées à partir des notes cumulées. La courbe la plus haute représente donc la probabilité d'occurrence de l'espèce.





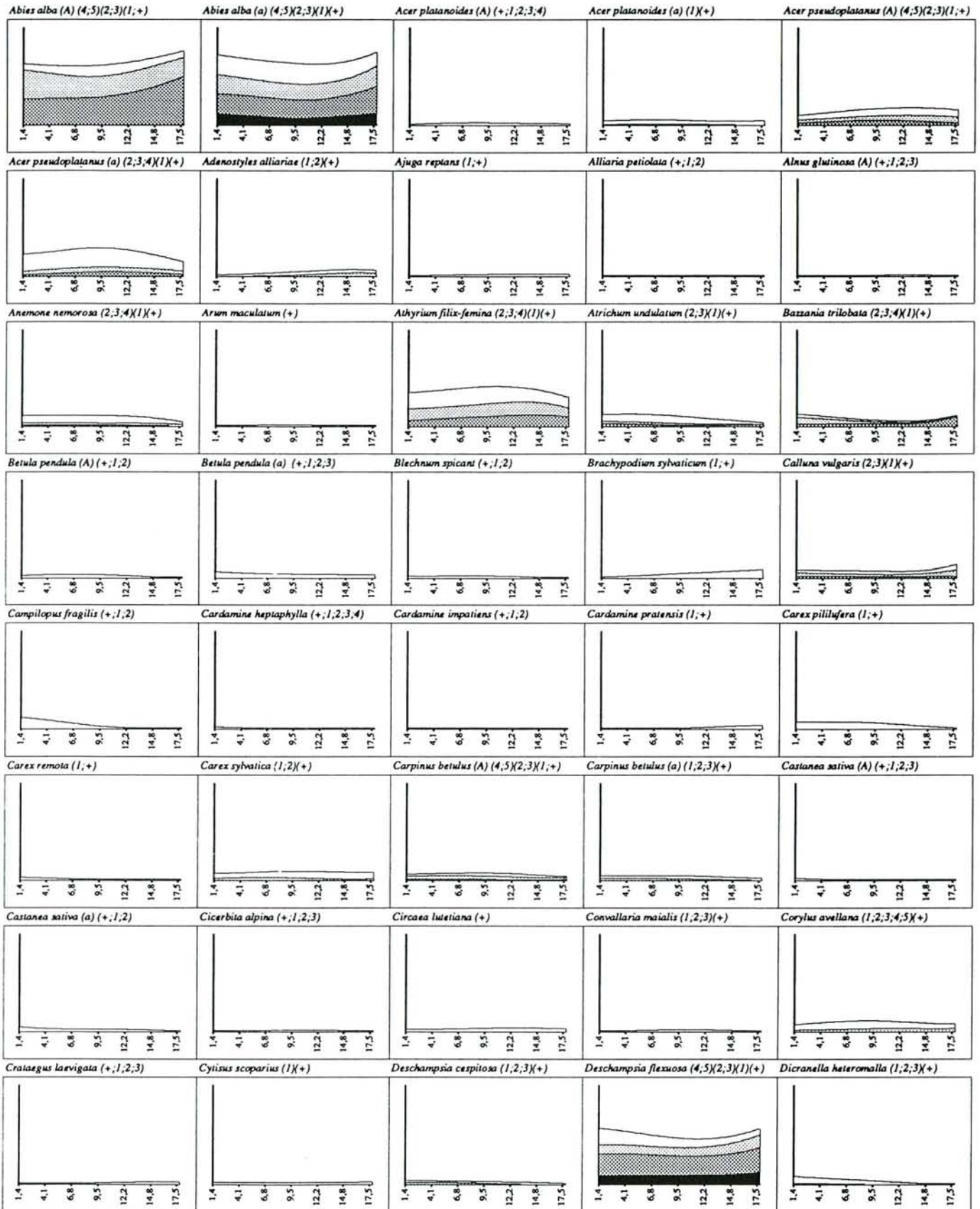


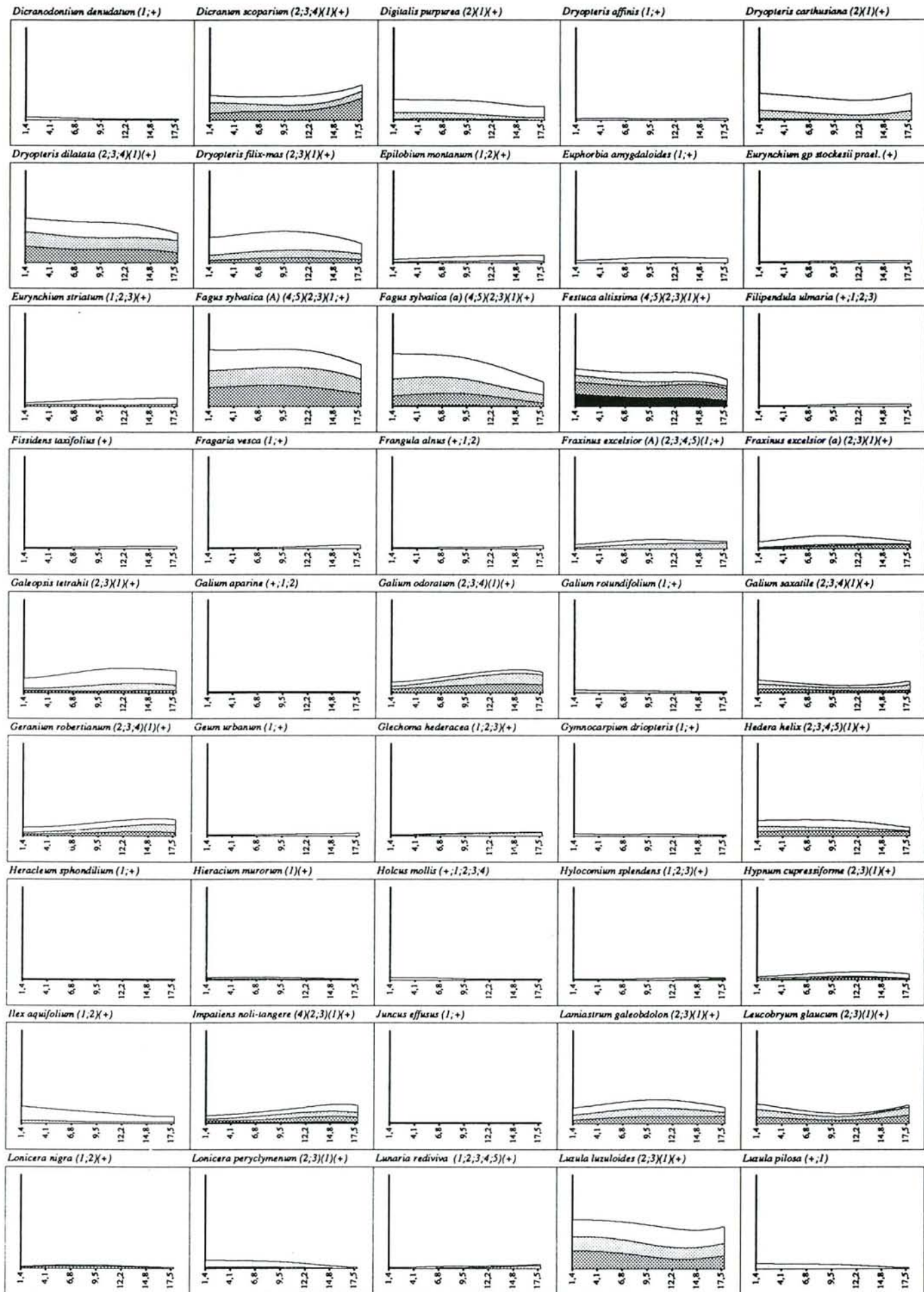


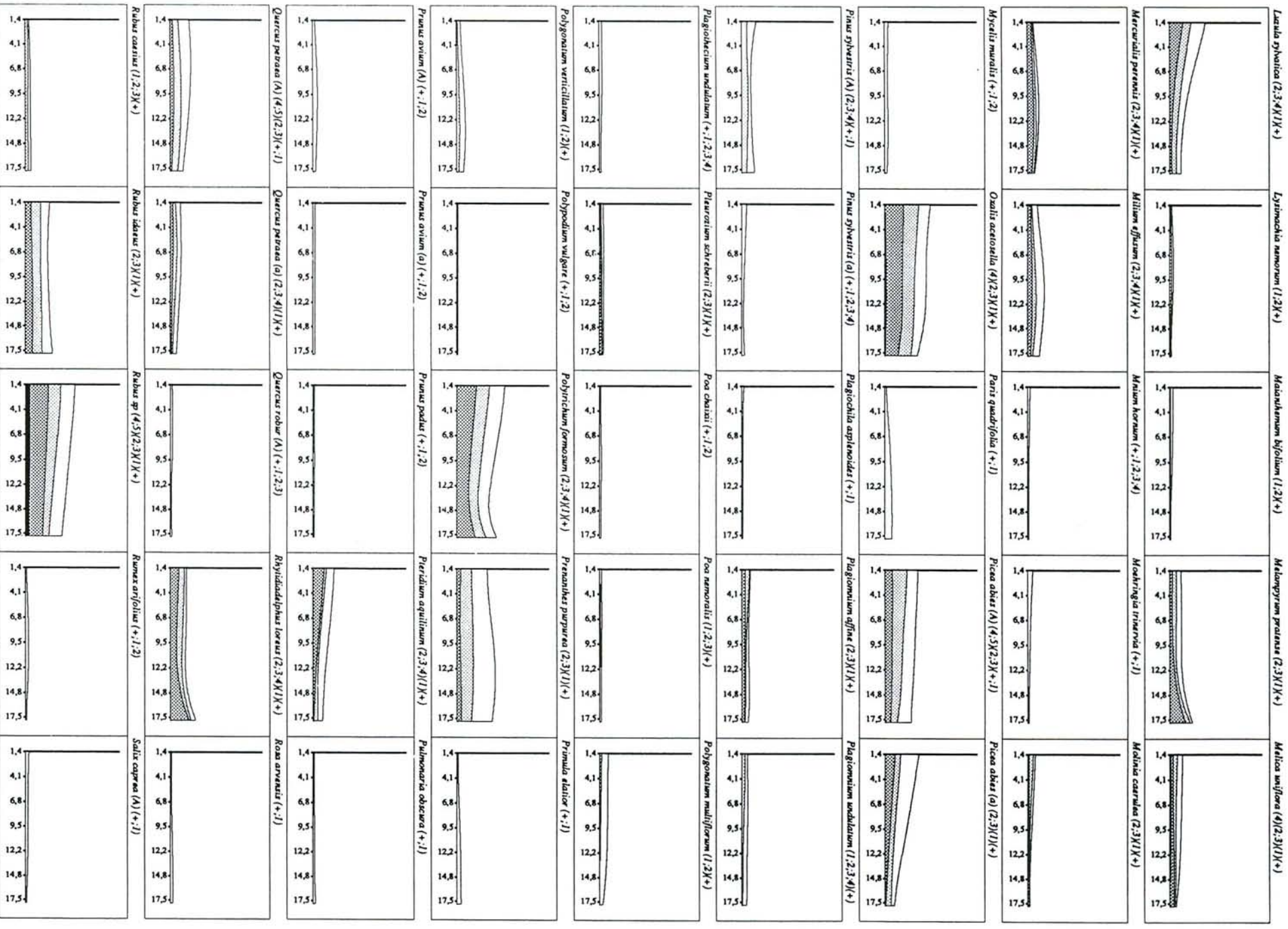
Probabilité de présence des espèces en fonction de la CEC du A1.

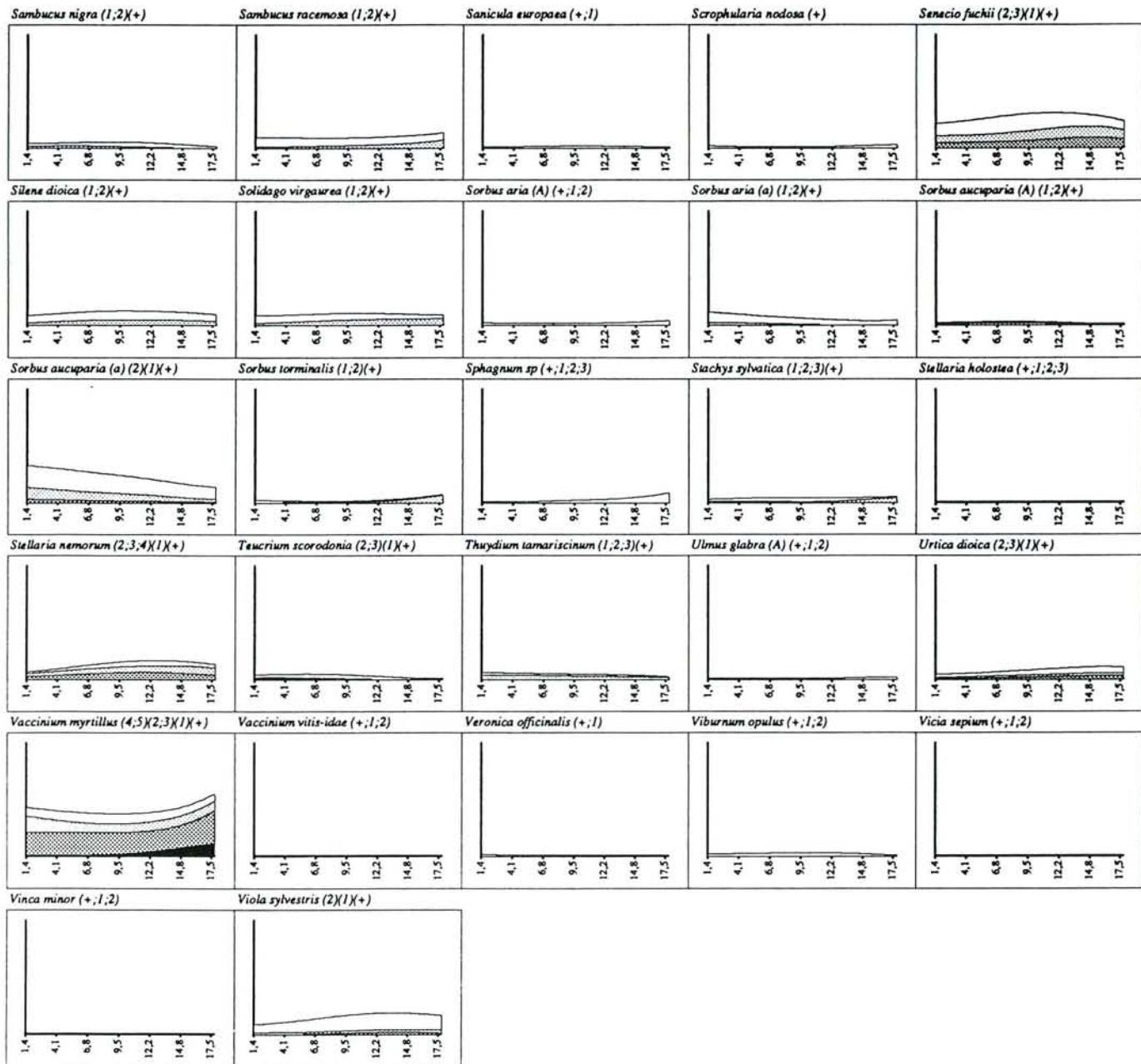
L'axe X (CEC du A1) varie de 1,42 à 17,80. L'axe Y (fréquence relative de l'espèce) varie de 0 à 1. Fenêtre (max-min)/4.

Pour chaque graphe, le nom d'espèce est suivi des notes d'abondance dominance qui permettent la formation des différentes courbes. Les courbes sont élaborées à partir des notes cumulées. La courbe la plus haute représente donc la probabilité d'occurrence de l'espèce.





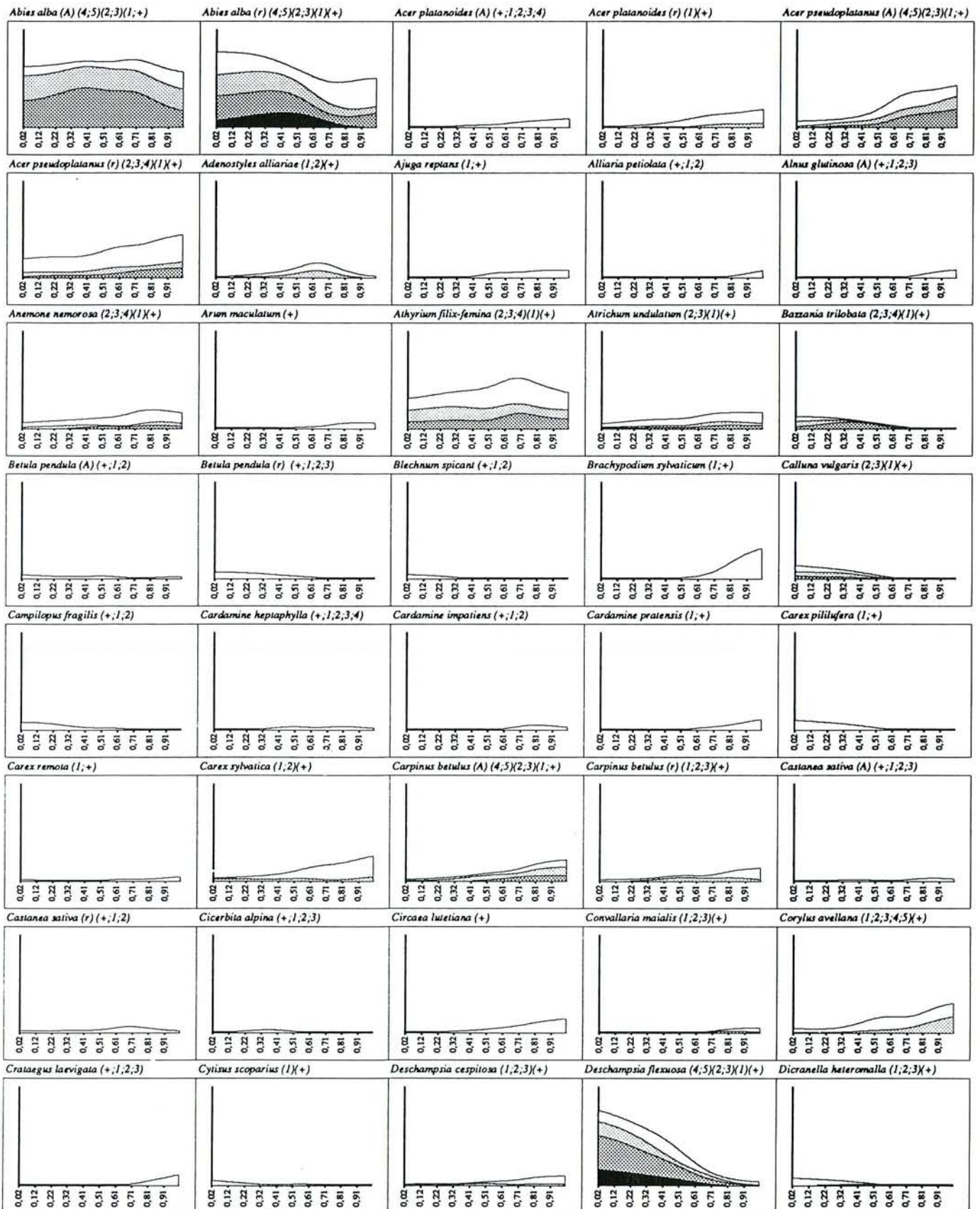


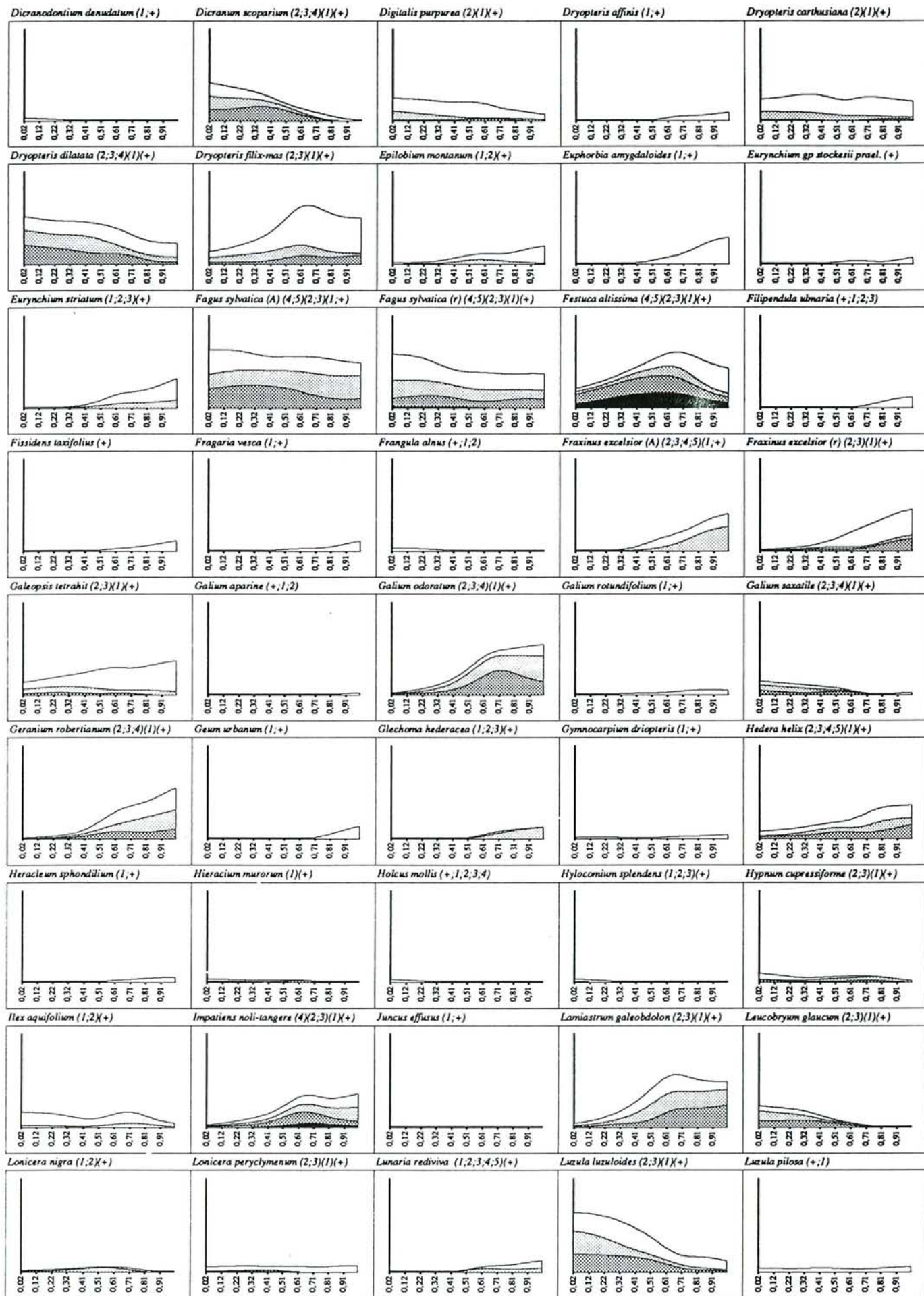


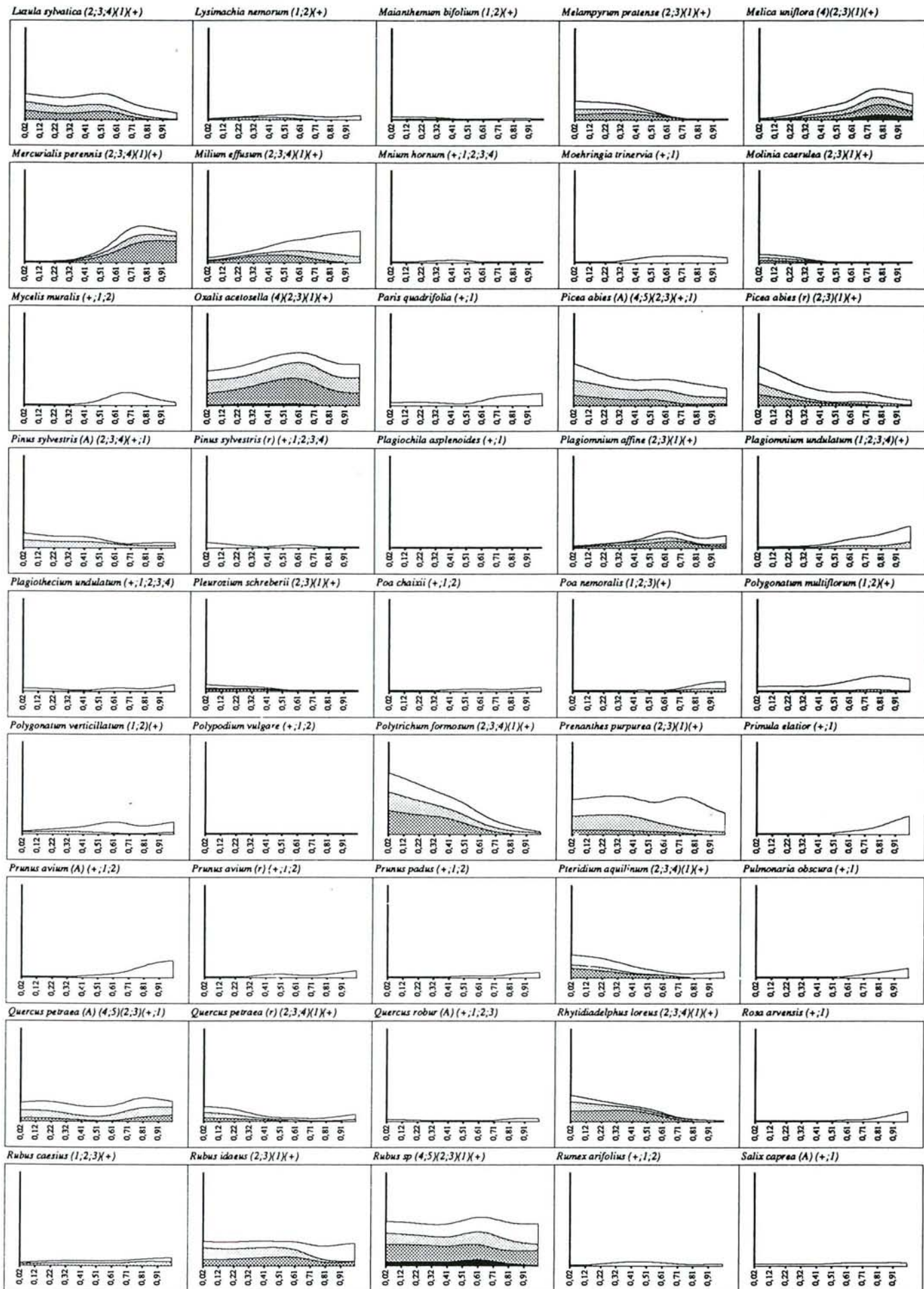
Probabilité de présence des espèces en fonction du S/T de l'horizon A1.

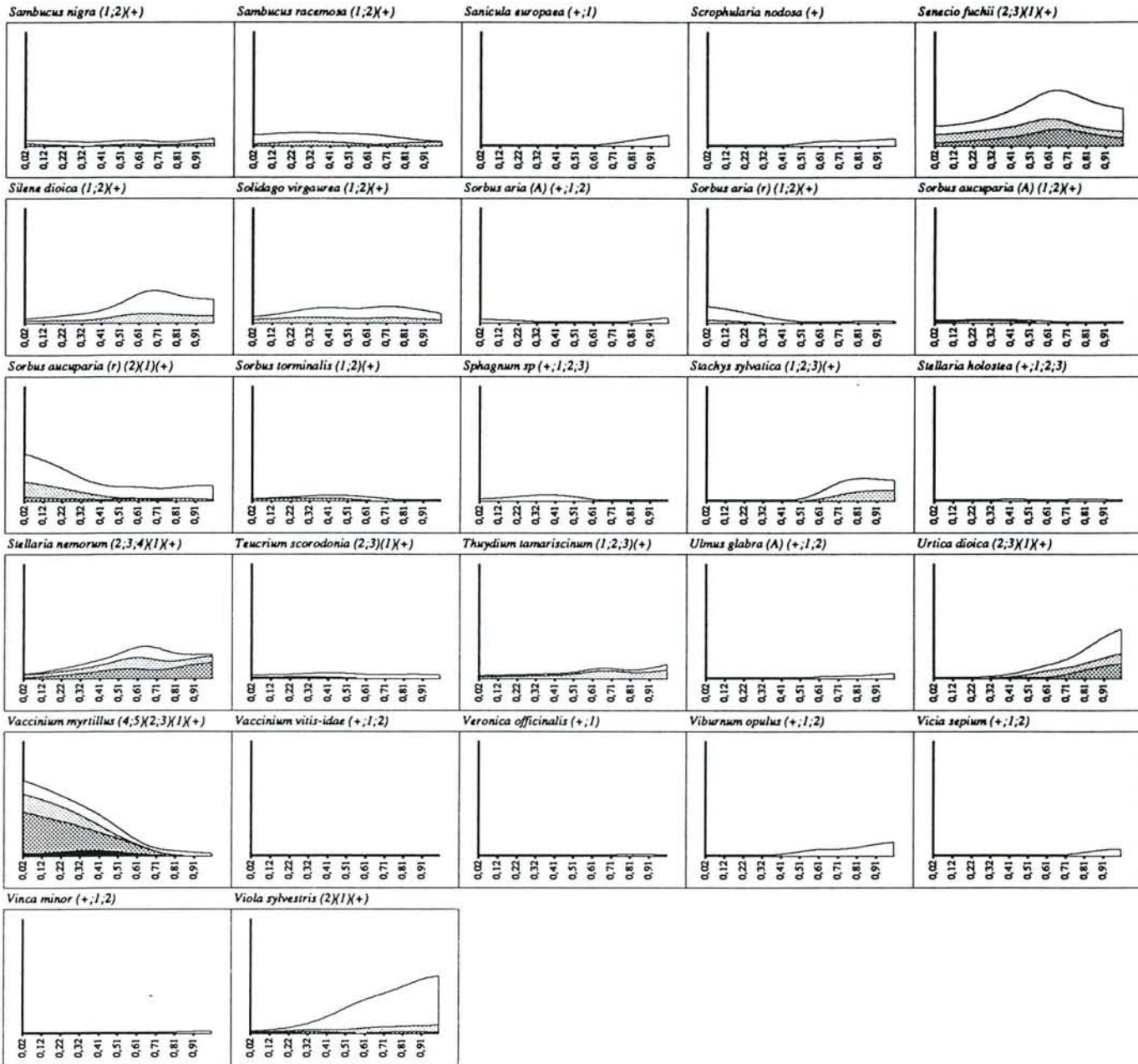
L'axe X (S/T du A1) varie de 0,02 à 0,99. L'axe Y (fréquence relative de l'espèce) varie de 0 à 1. Fenêtre : (max-min)/3.

Pour chaque graphe, le nom d'espèce est suivi des notes d'abondance dominance qui permettent la formation des différentes courbes. Les courbes sont élaborées à partir des notes cumulées. La courbe la plus haute représente donc la probabilité d'occurrence de l'espèce.





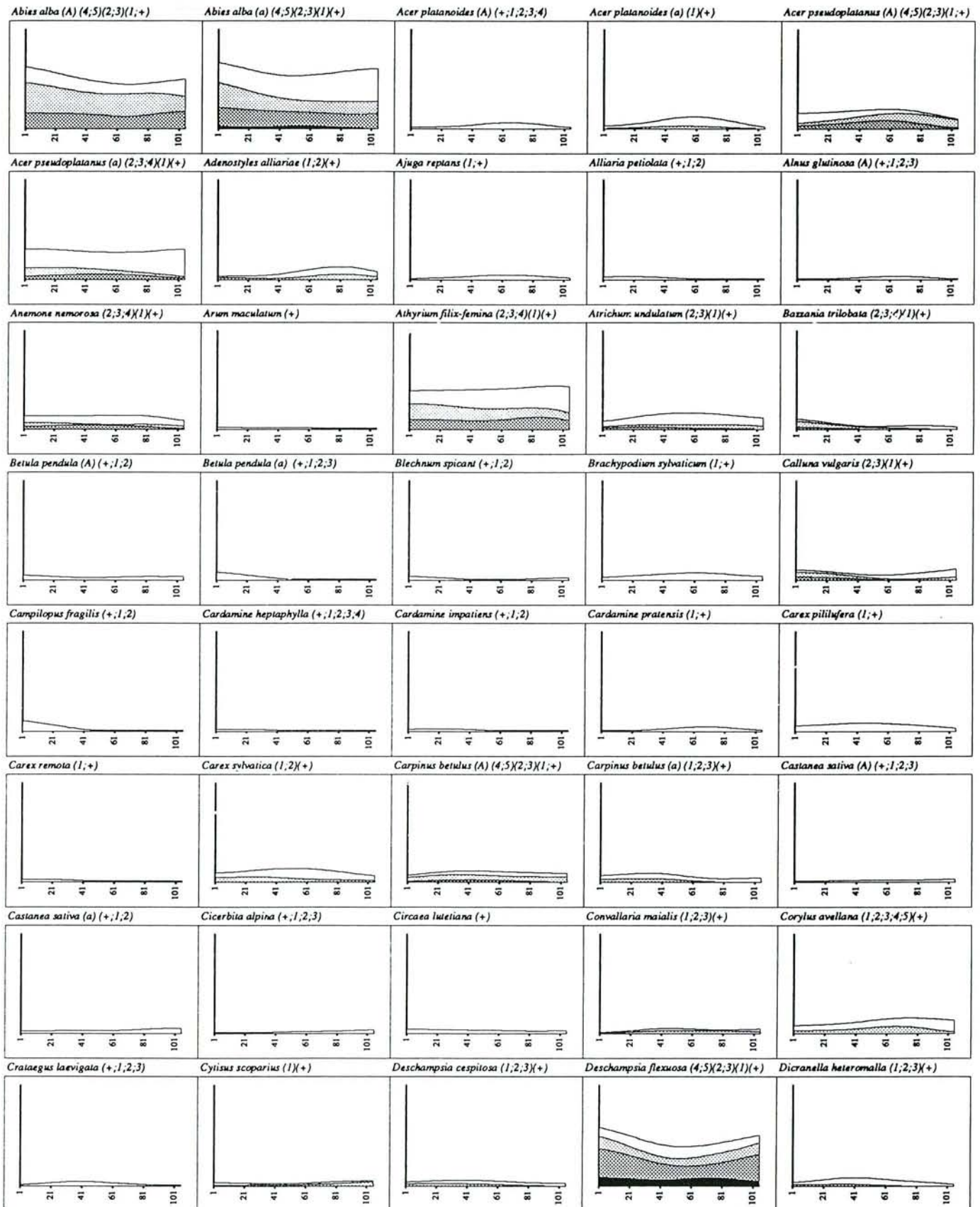


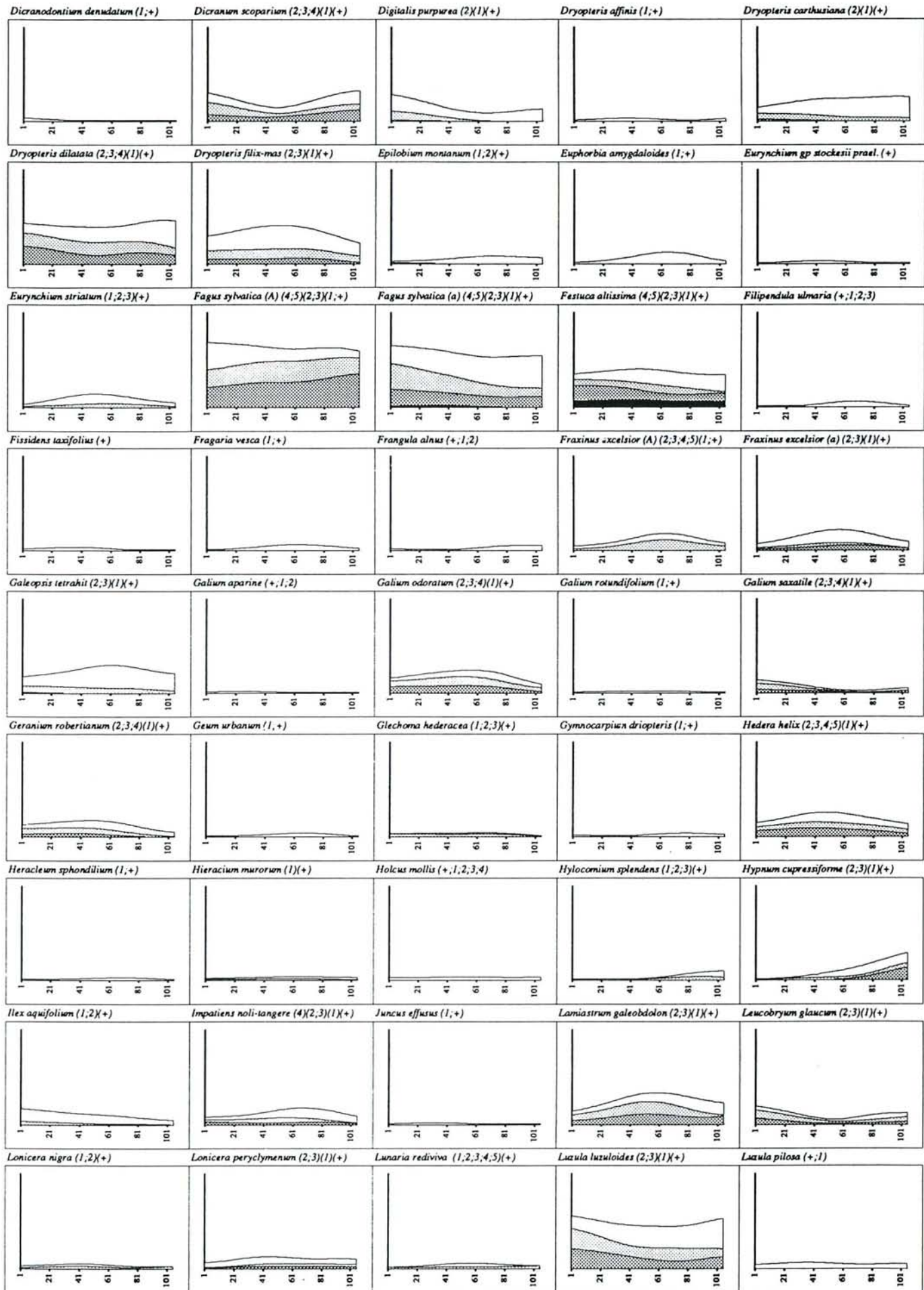


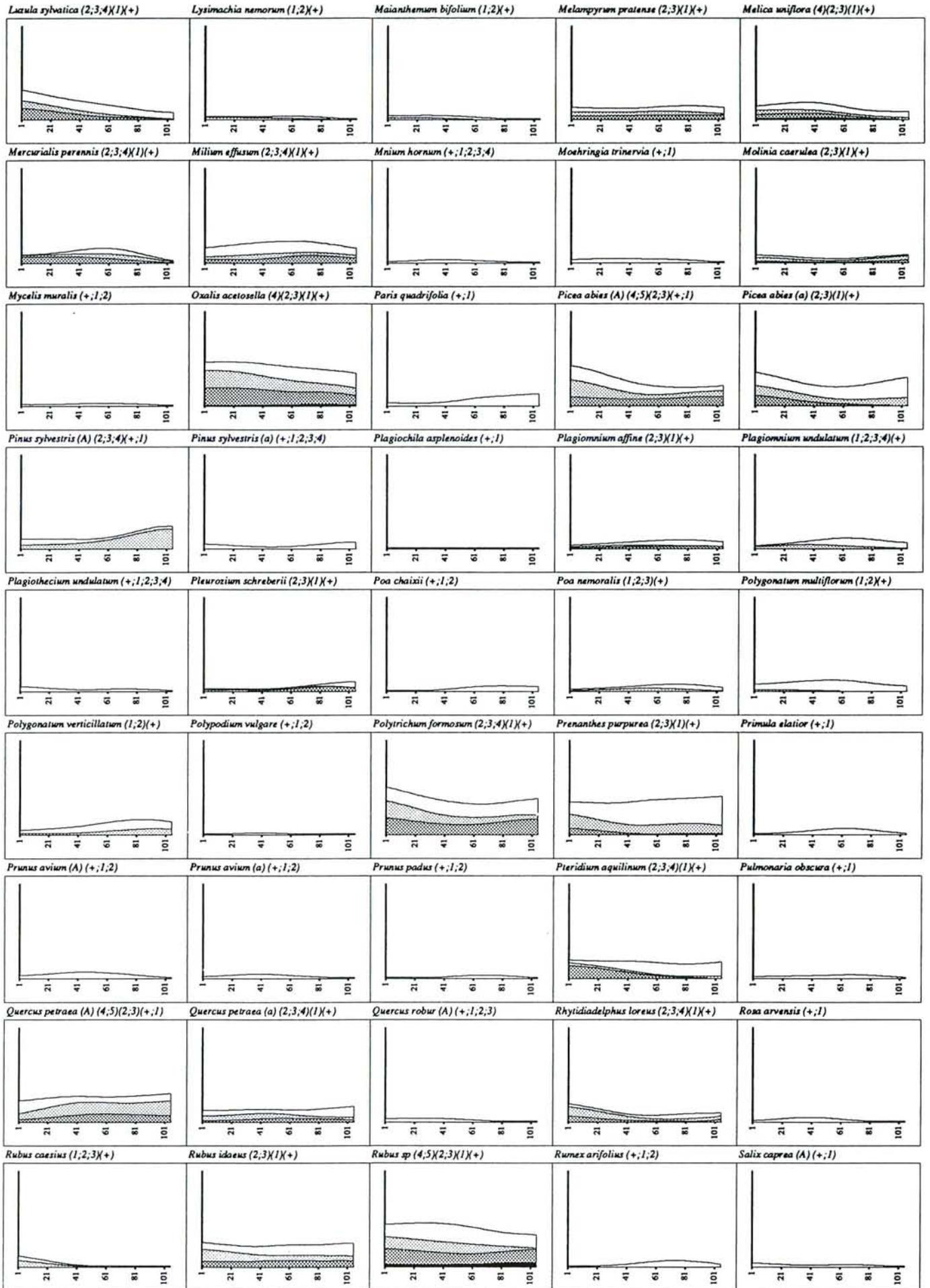
Probabilité de présence des espèces en fonction du carbone de l'horizon A1.

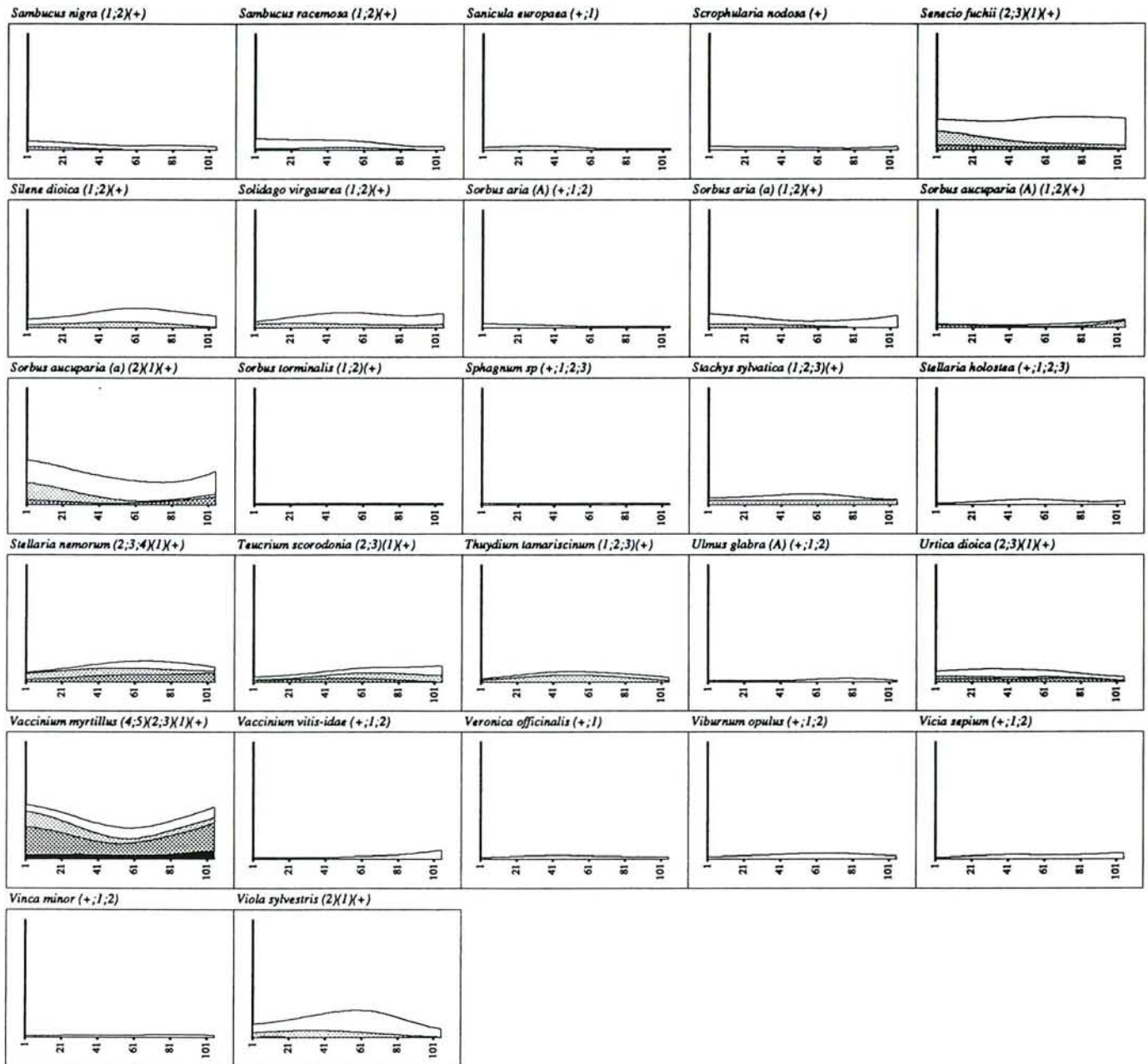
L'axe X (carbone du A1) varie de 1,1 à 104,8. L'axe Y (fréquence relative de l'espèce) varie de 0 à 1. Fenêtre : (max-min)/4.

Pour chaque graphe, le nom d'espèce est suivi des notes d'abondance dominance qui permettent la formation des différentes courbes. Les courbes sont élaborées à partir des notes cumulées. La courbe la plus haute représente donc la probabilité d'occurrence de l'espèce.





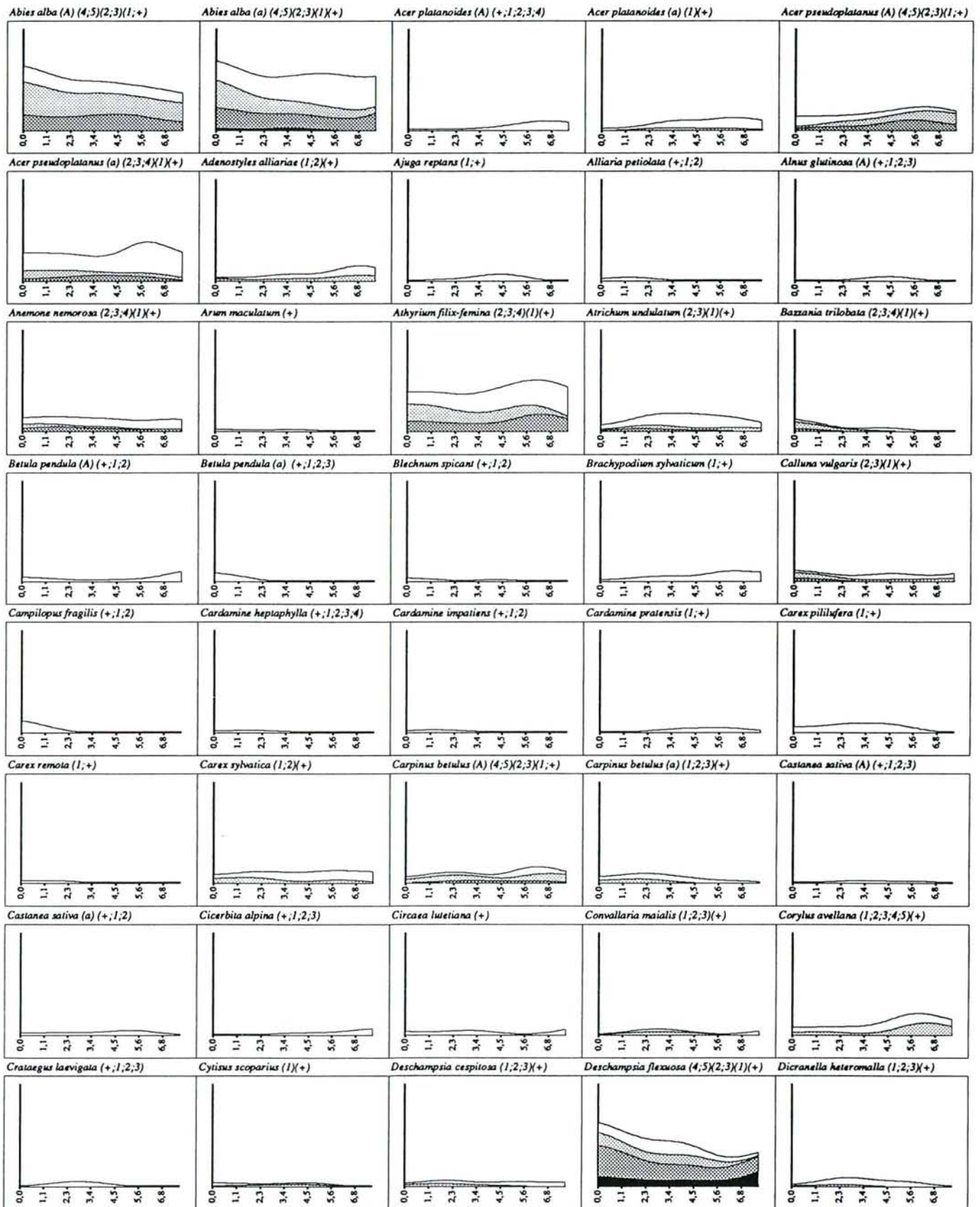


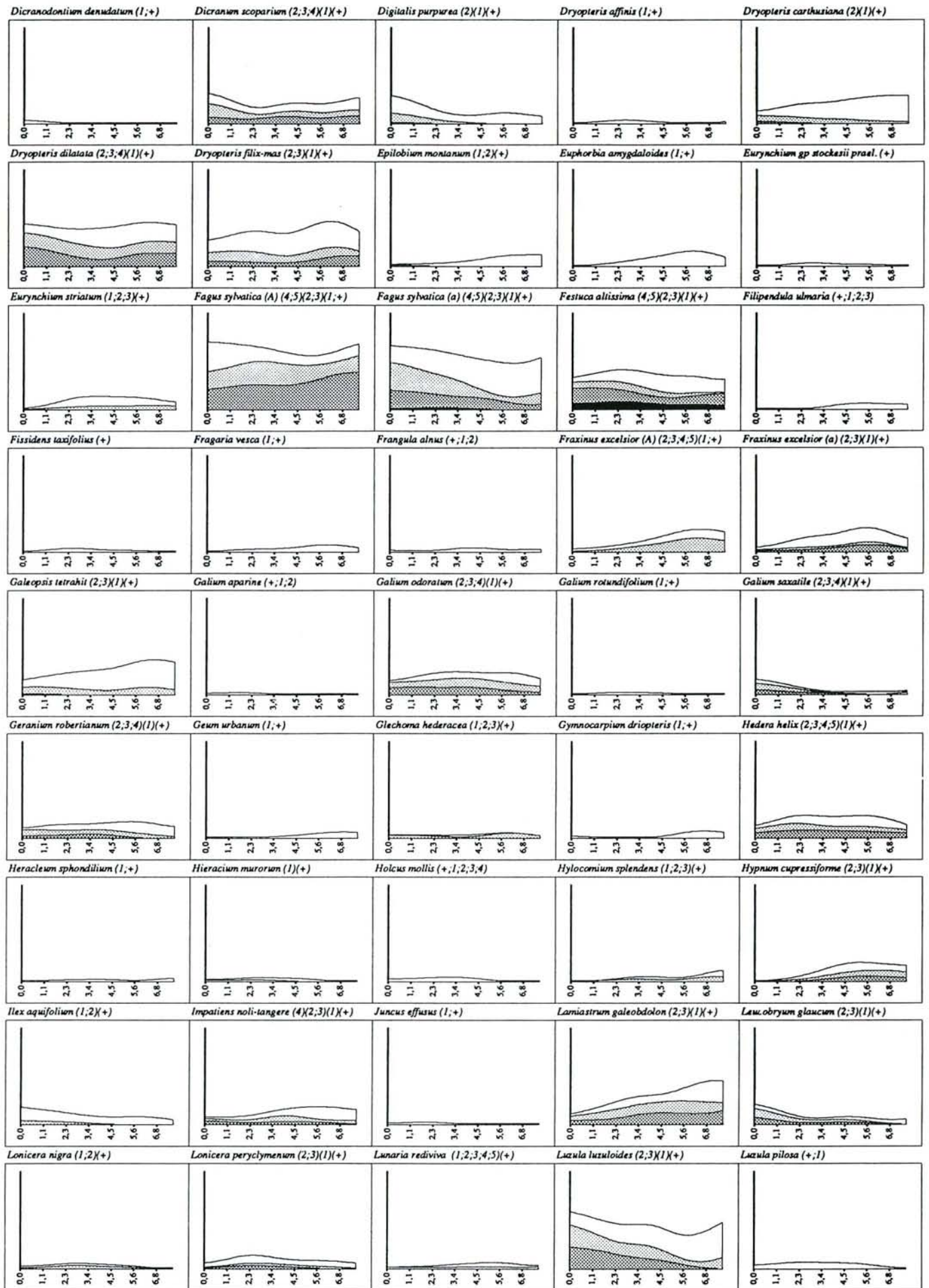


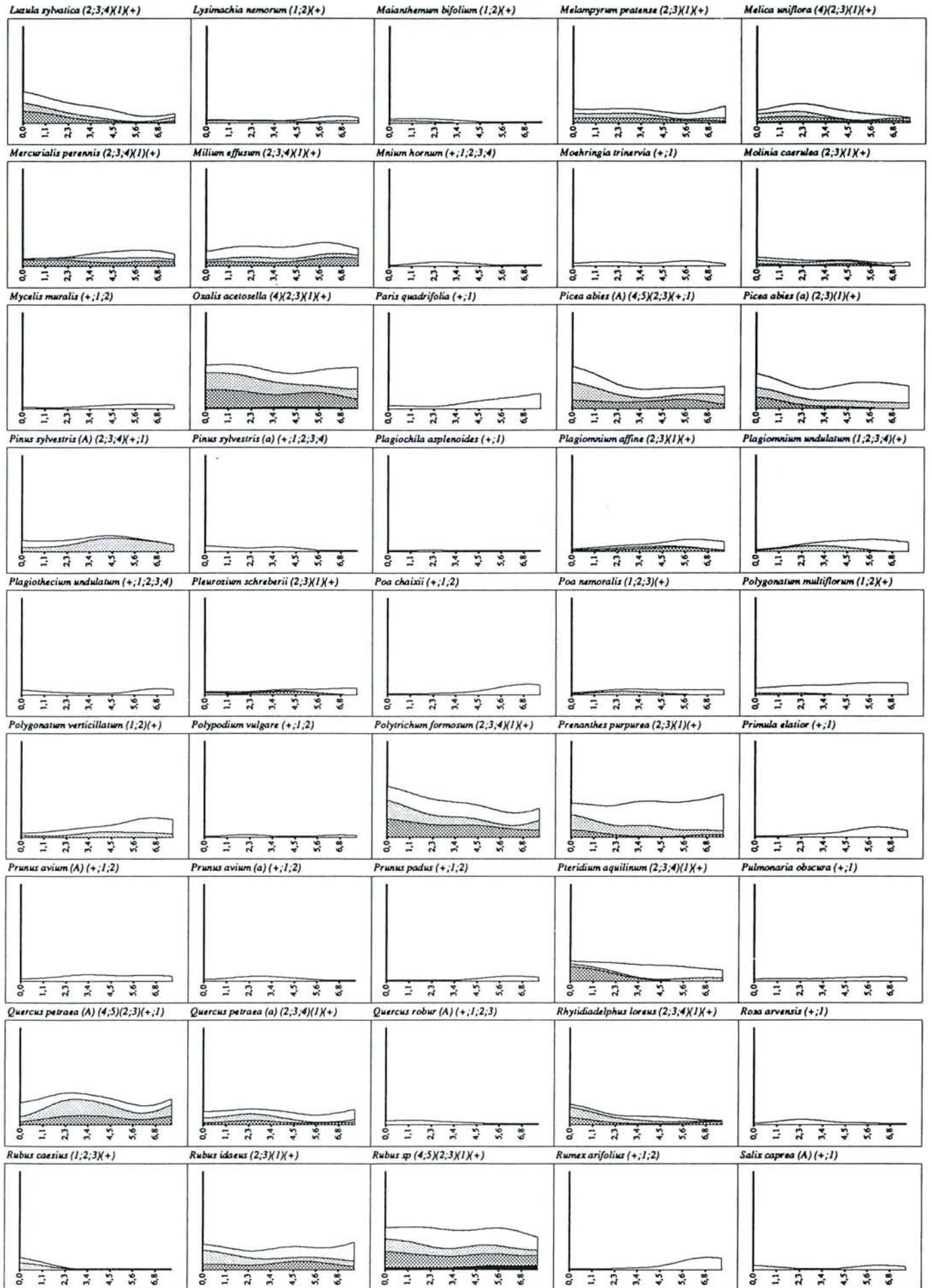
Probabilité de présence des espèces en fonction de l'azote du A1.

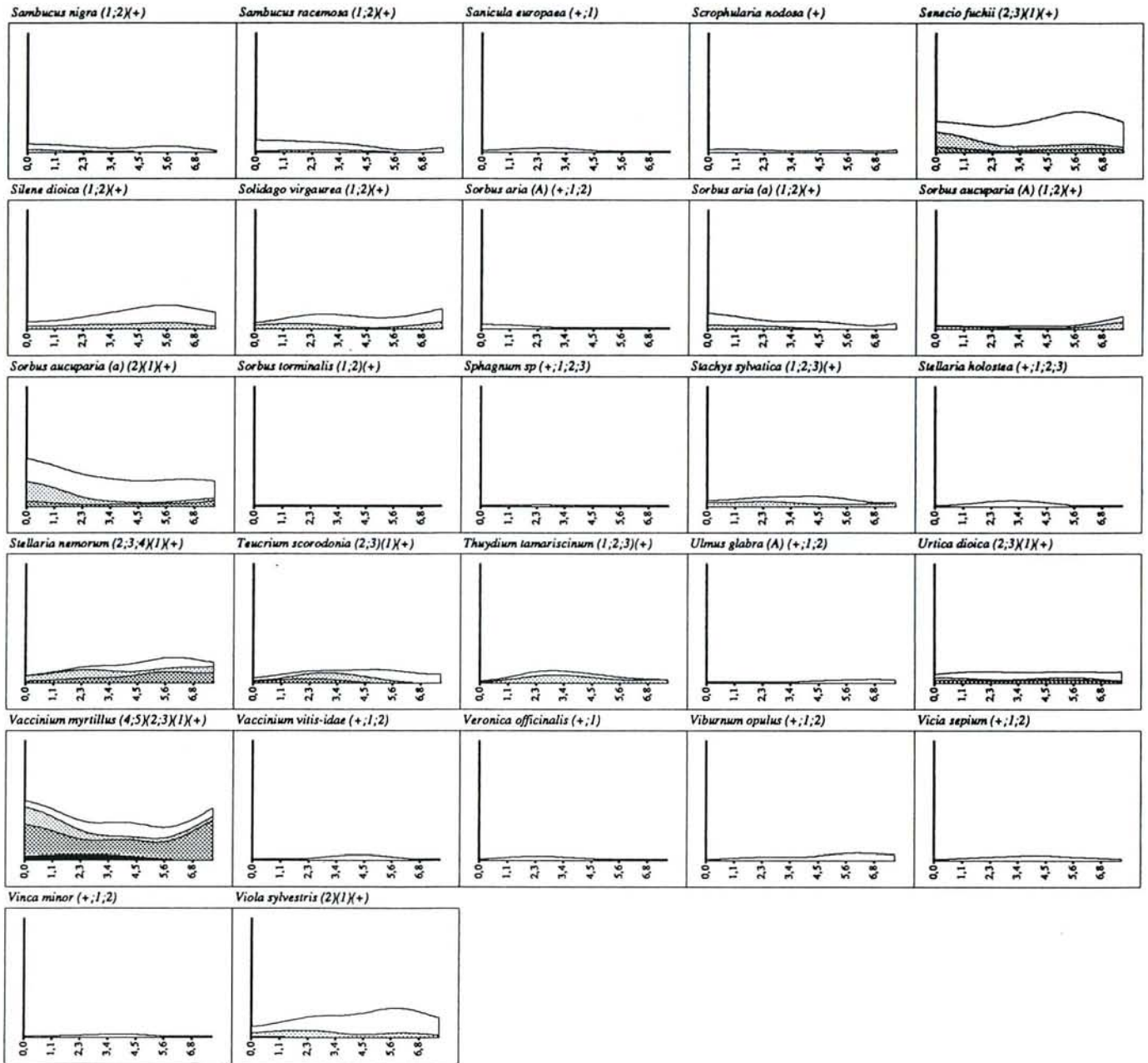
L'axe X (N du A1) varie de 0 à 7,55. L'axe Y (fréquence relative de l'espèce) varie de 0 à 1. Fenêtre : (max-min)/4.

Pour chaque graphe, le nom d'espèce est suivi des notes d'abondance dominance qui permettent la formation des différentes courbes. Les courbes sont élaborées à partir des notes cumulées. La courbe la plus haute représente donc la probabilité d'occurrence de l'espèce.





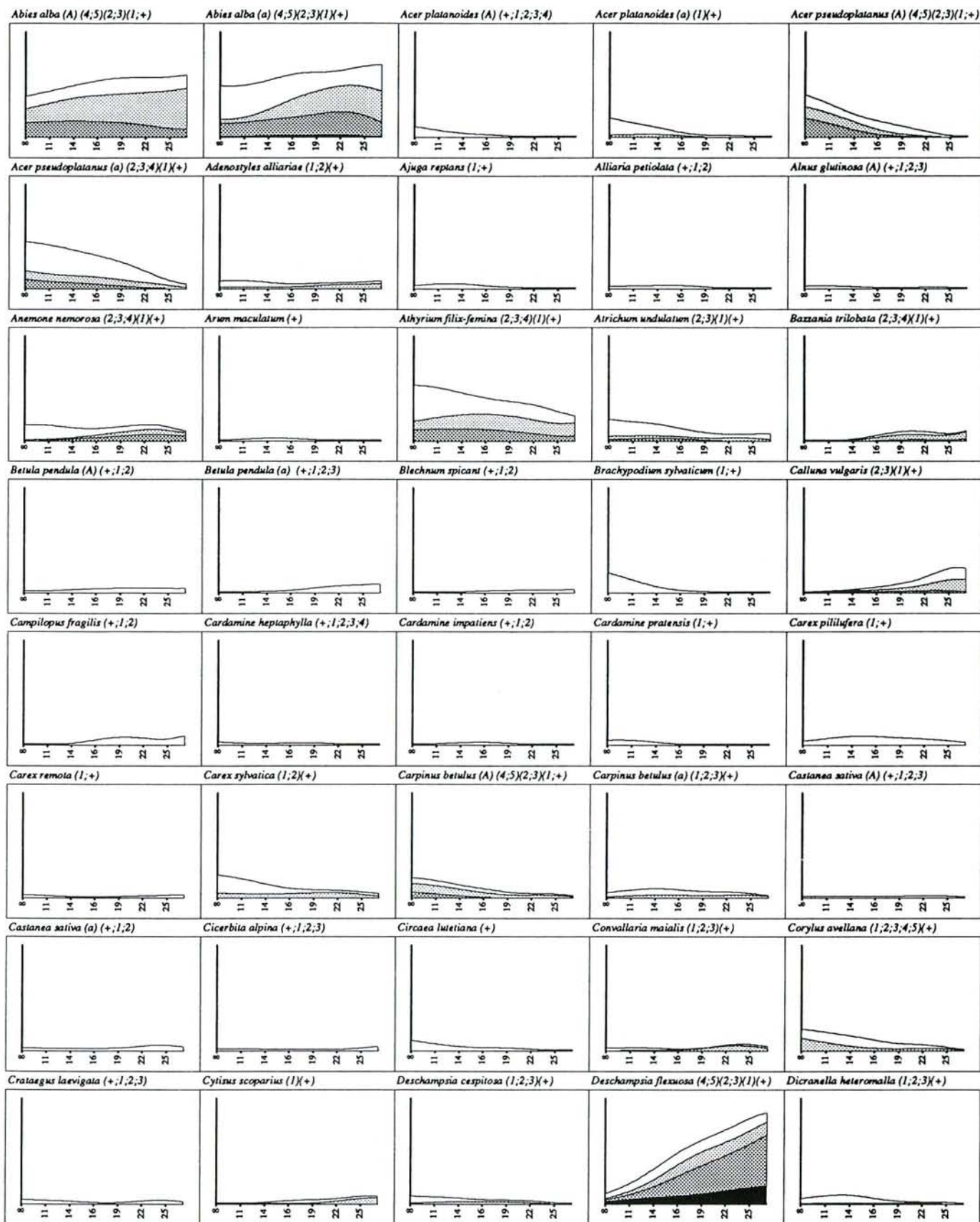


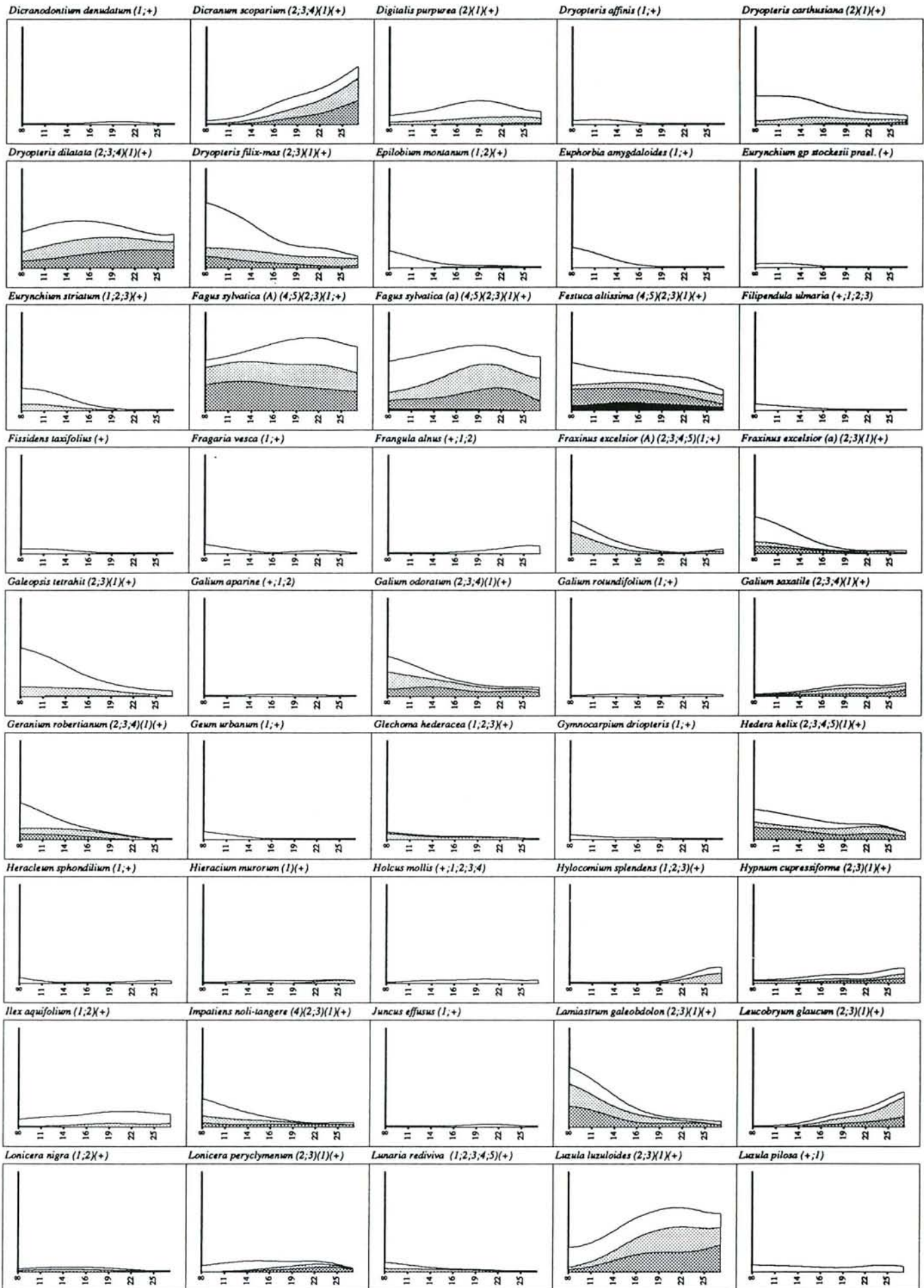


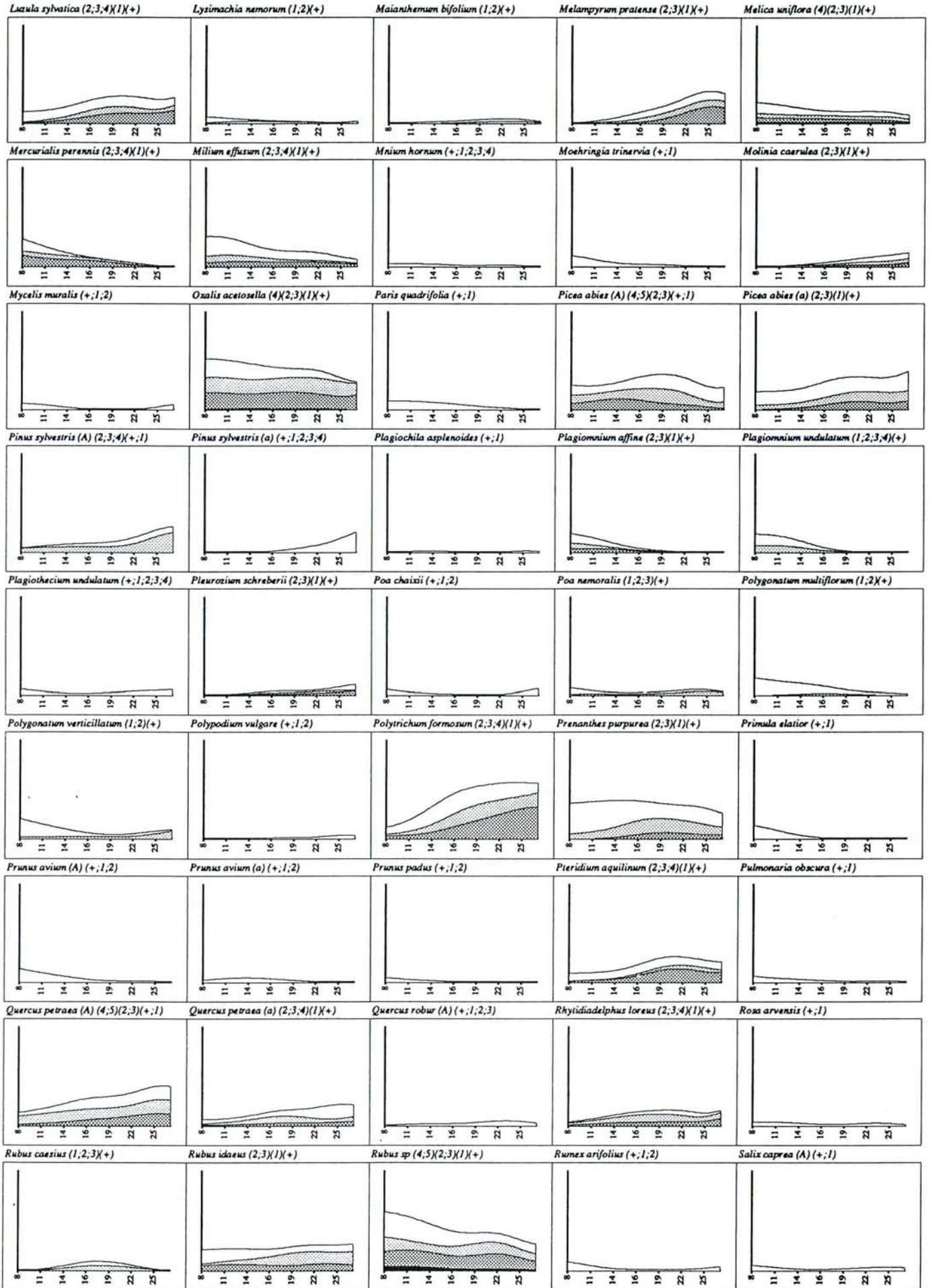
Probabilité de présence des espèces en fonction du C/N de l'horizon A1.

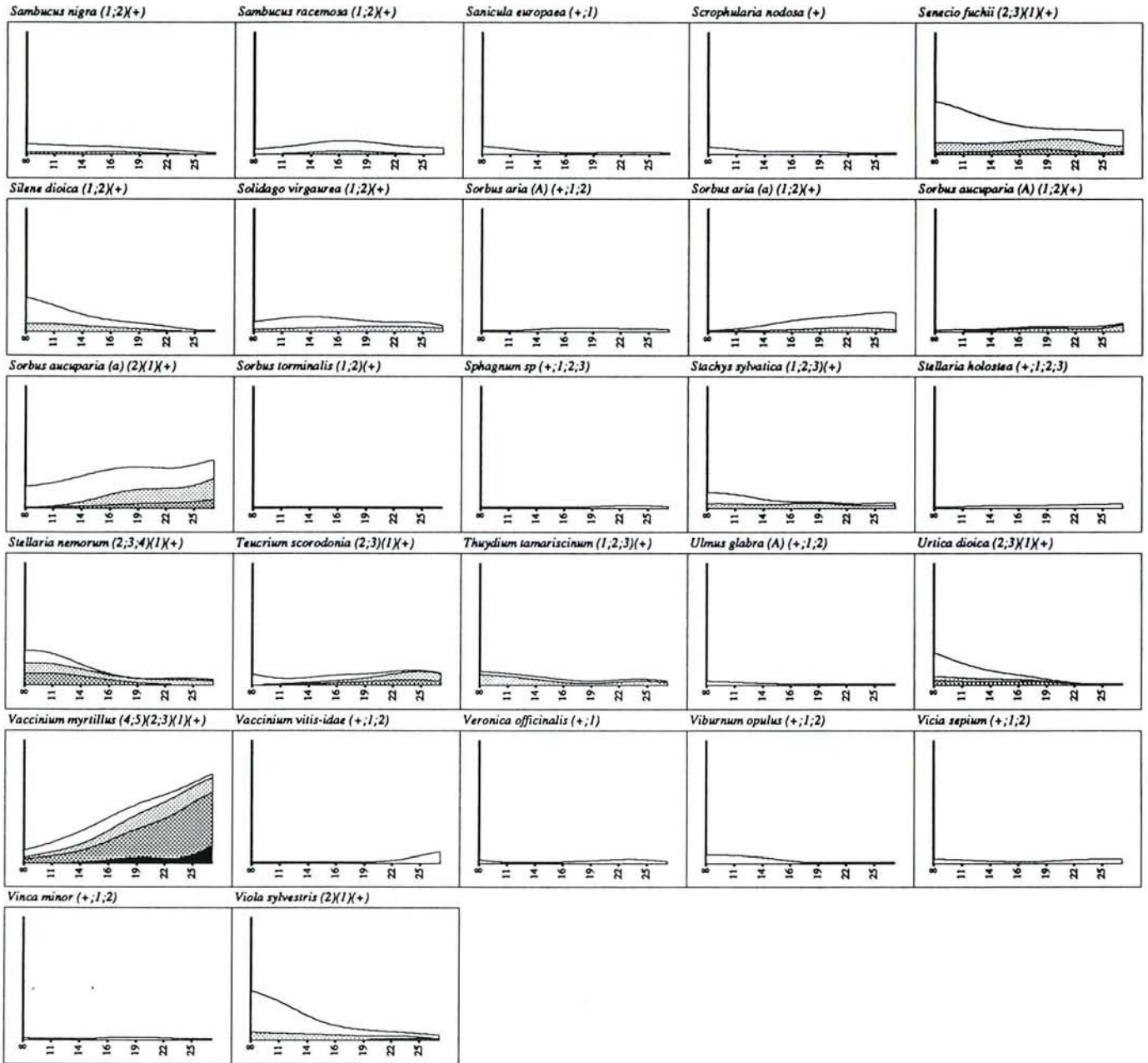
L'axe X (C/N du A1) varie de 8,4 à 26,4. L'axe Y (fréquence relative de l'espèce) varie de 0 à 1. Fenêtre : (max-min)/4.

Pour chaque graphe, le nom d'espèce est suivi des notes d'abondance dominance qui permettent la formation des différentes courbes. Les courbes sont élaborées à partir des notes cumulées. La courbe la plus haute représente donc la probabilité d'occurrence de l'espèce.





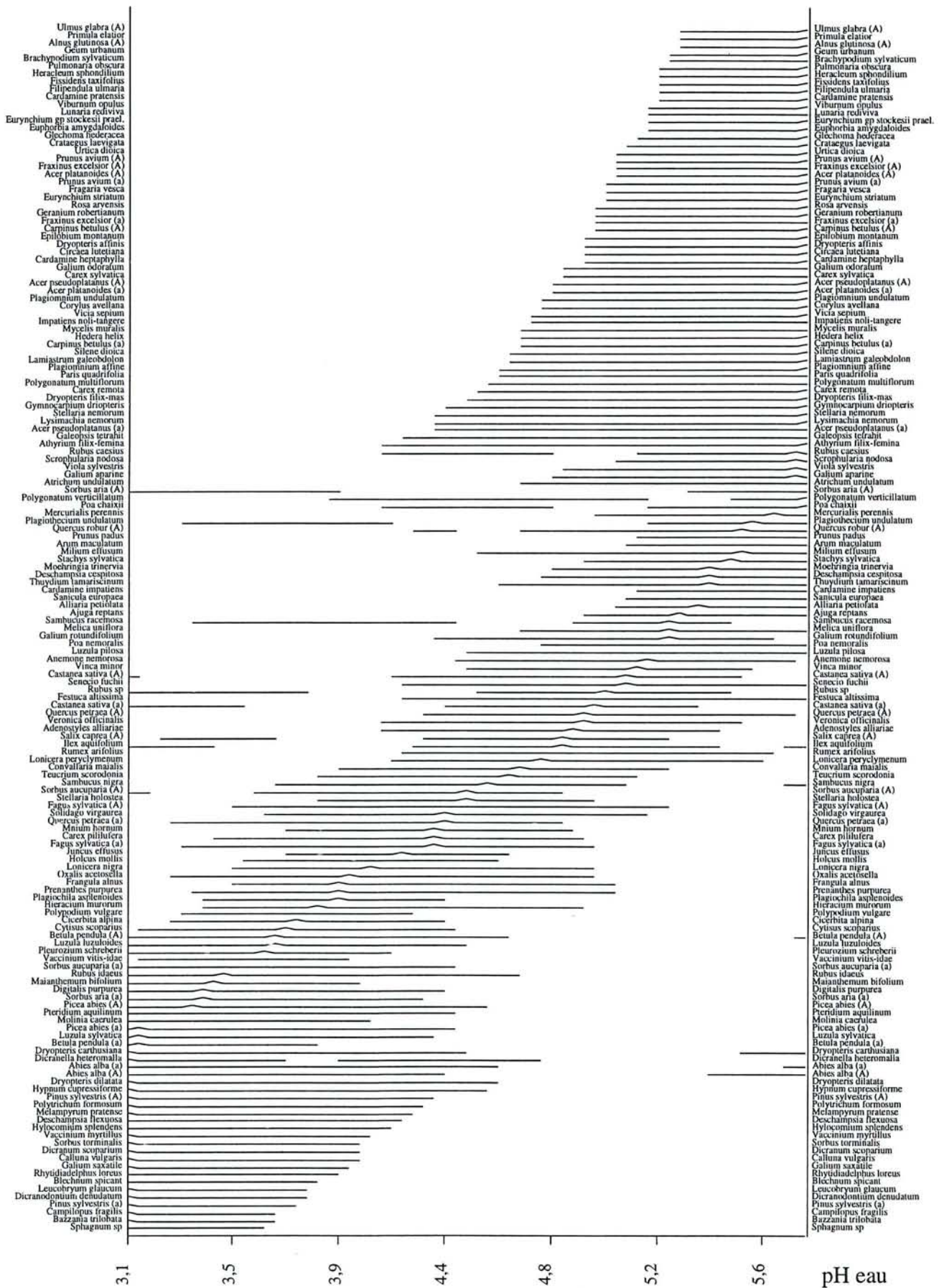




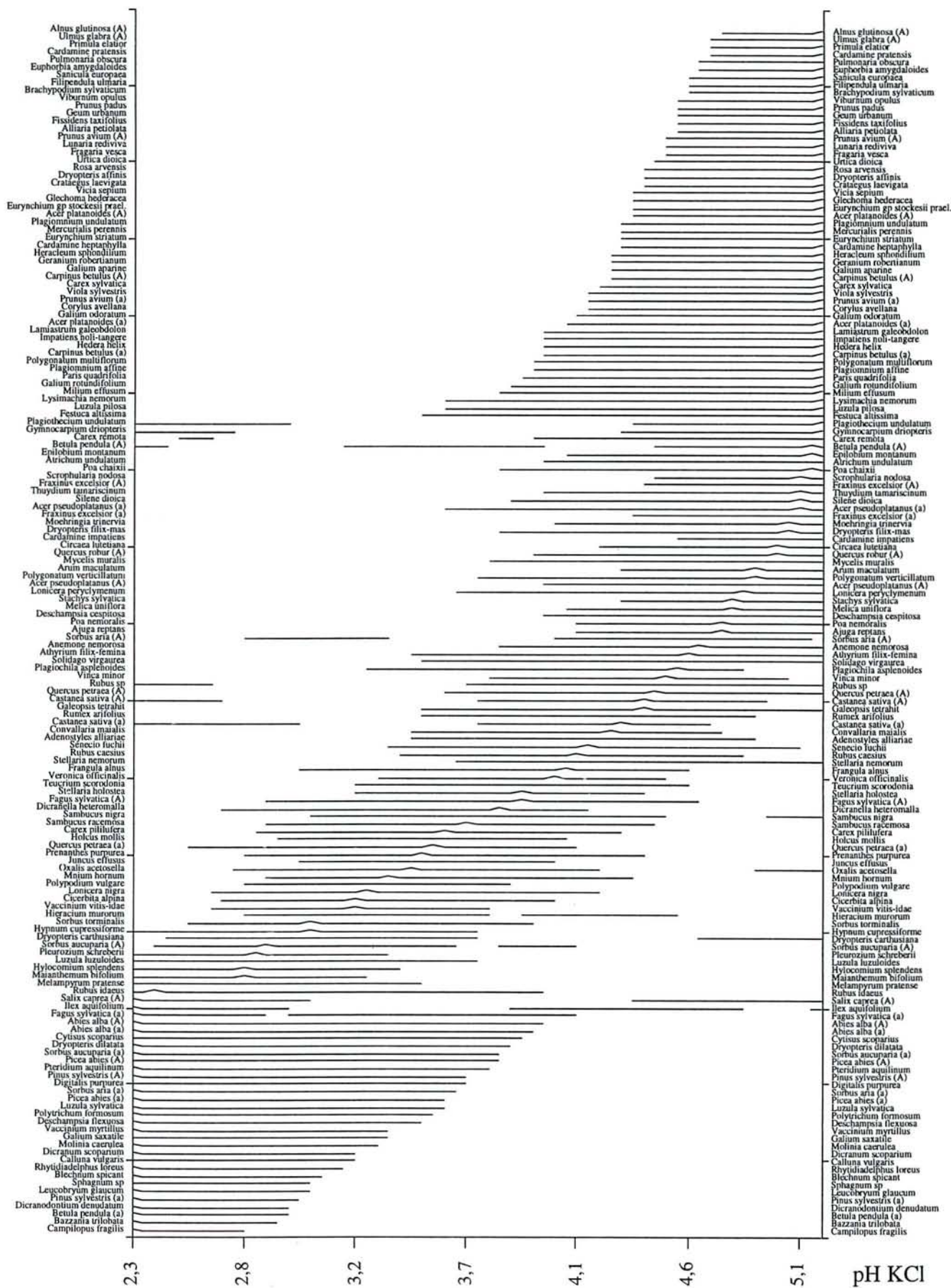
ANNEXE 2

**ORDINATION DES ESPÈCES PAR RAPPORT AUX
PRINCIPAUX FACTEURS DE LA NUTRITION MINÉRALE**

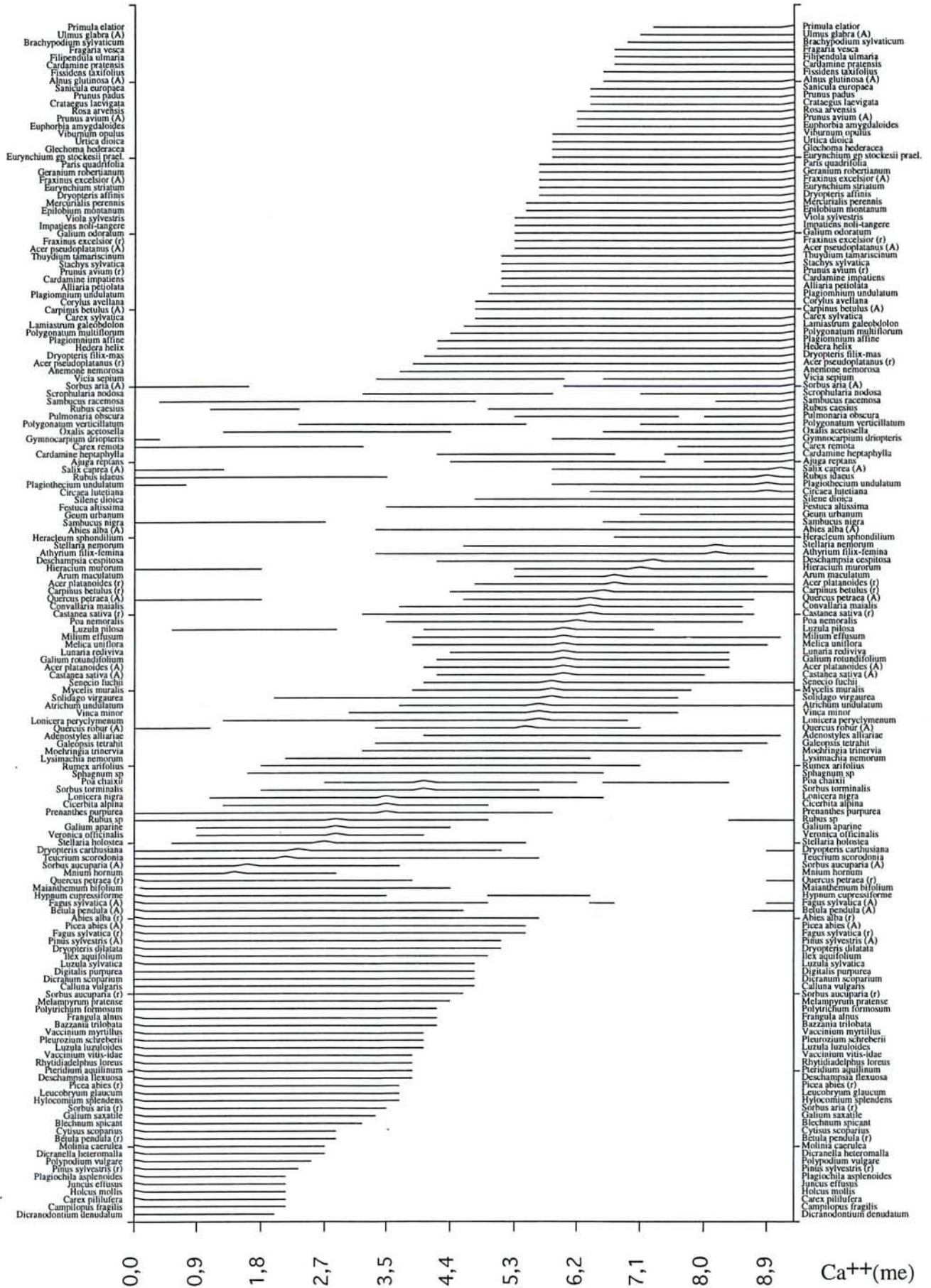
Ordination des espèces selon le pH eau de l'horizon A1



Ordination des espèces selon le pH KCl de l'horizon A1



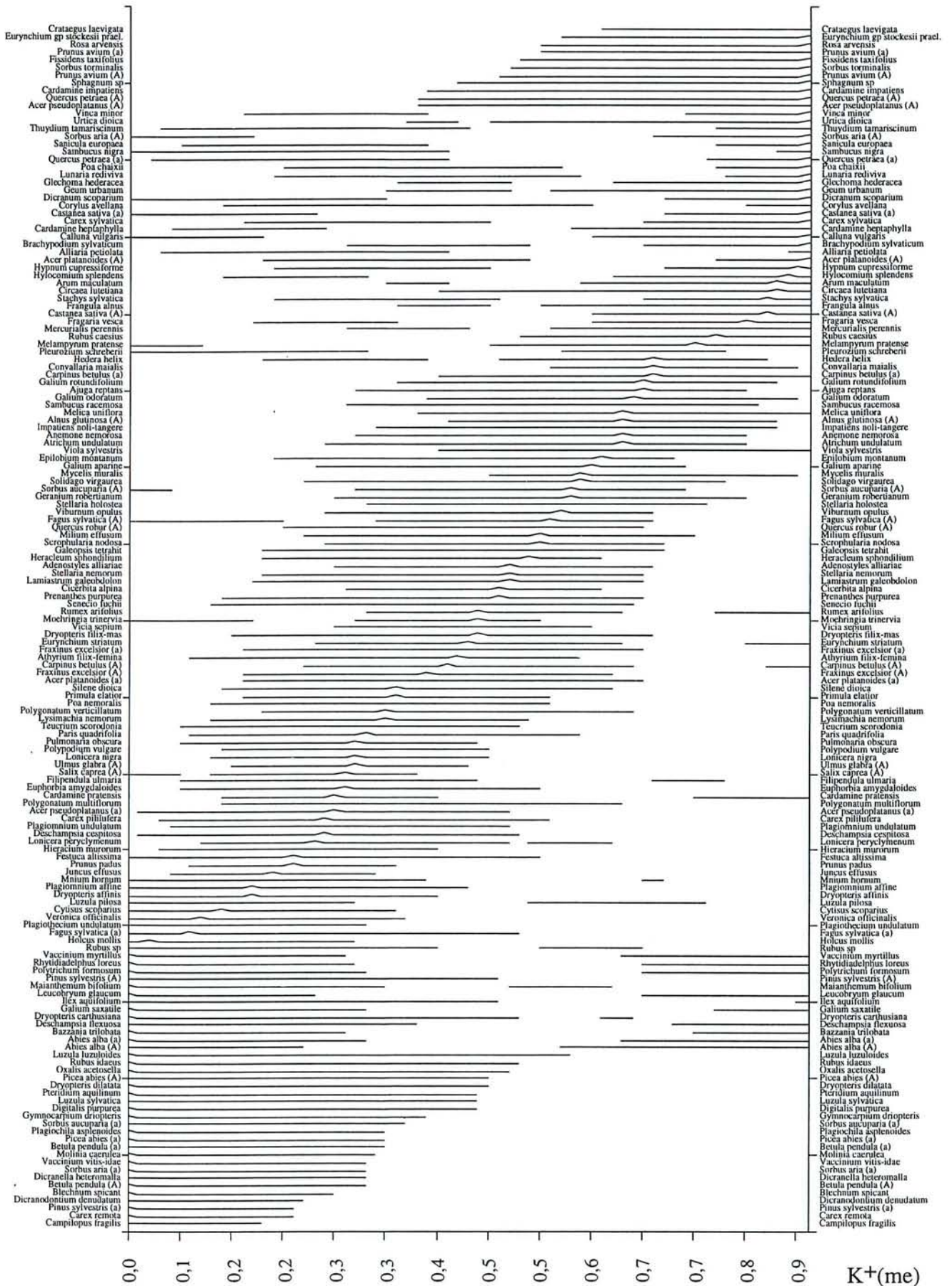
Ordination des espèces selon la quantité de Ca⁺⁺ échangeable de l'horizon A1



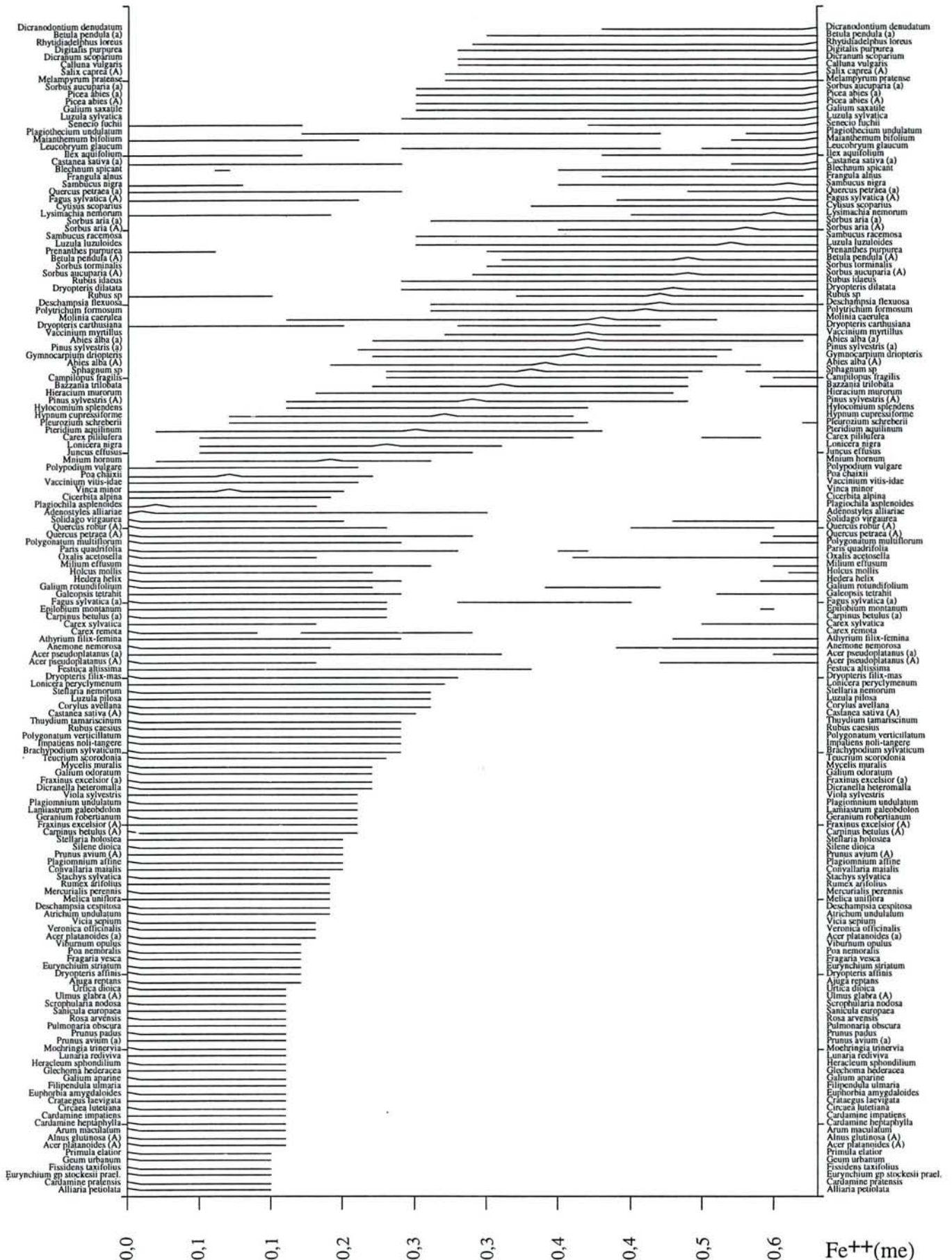
Ordination des espèces selon la quantité de Mg⁺⁺ échangeable de l'horizon A1



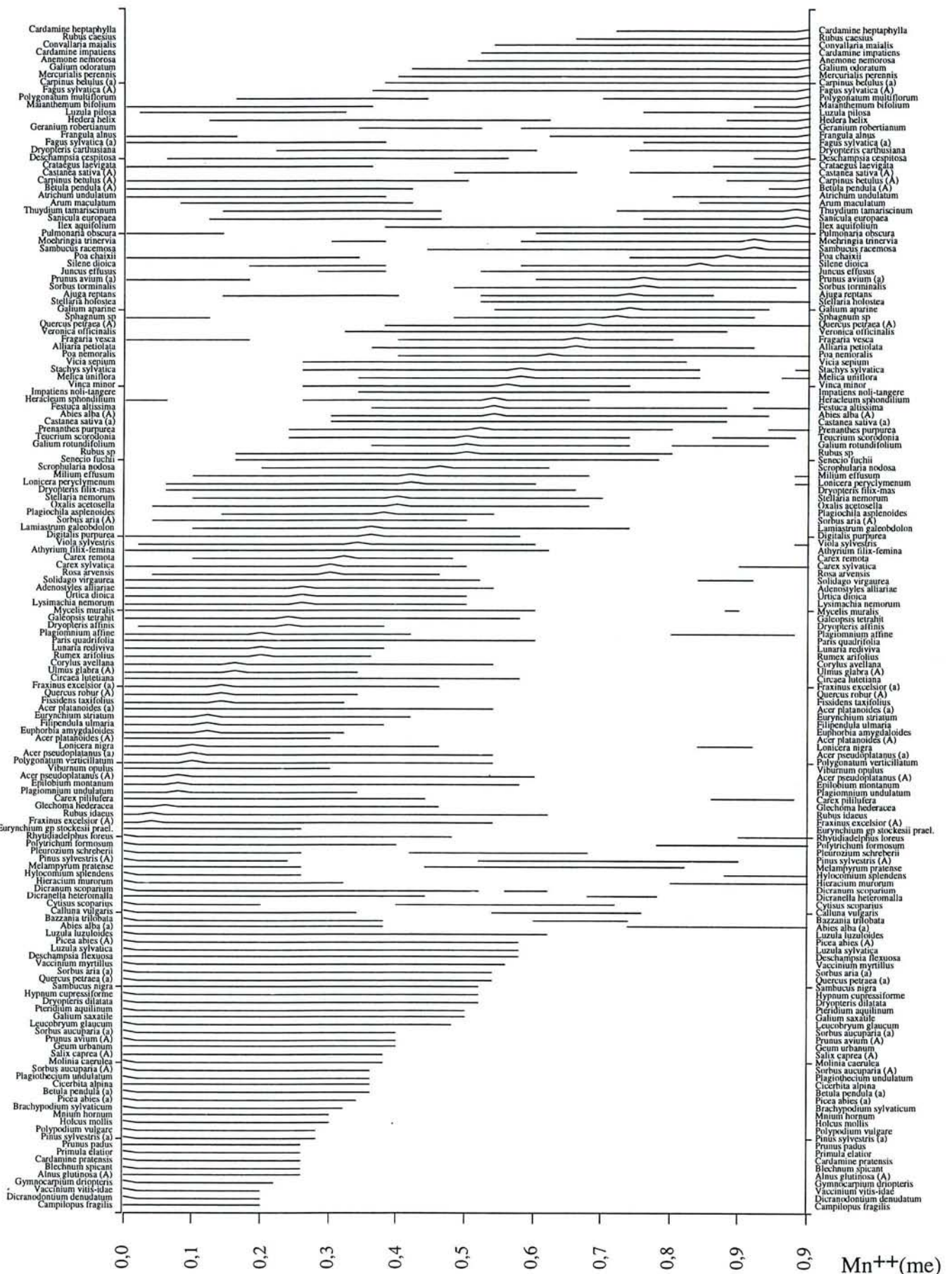
Ordination des espèces selon la quantité de K⁺ échangeable de l'horizon A1



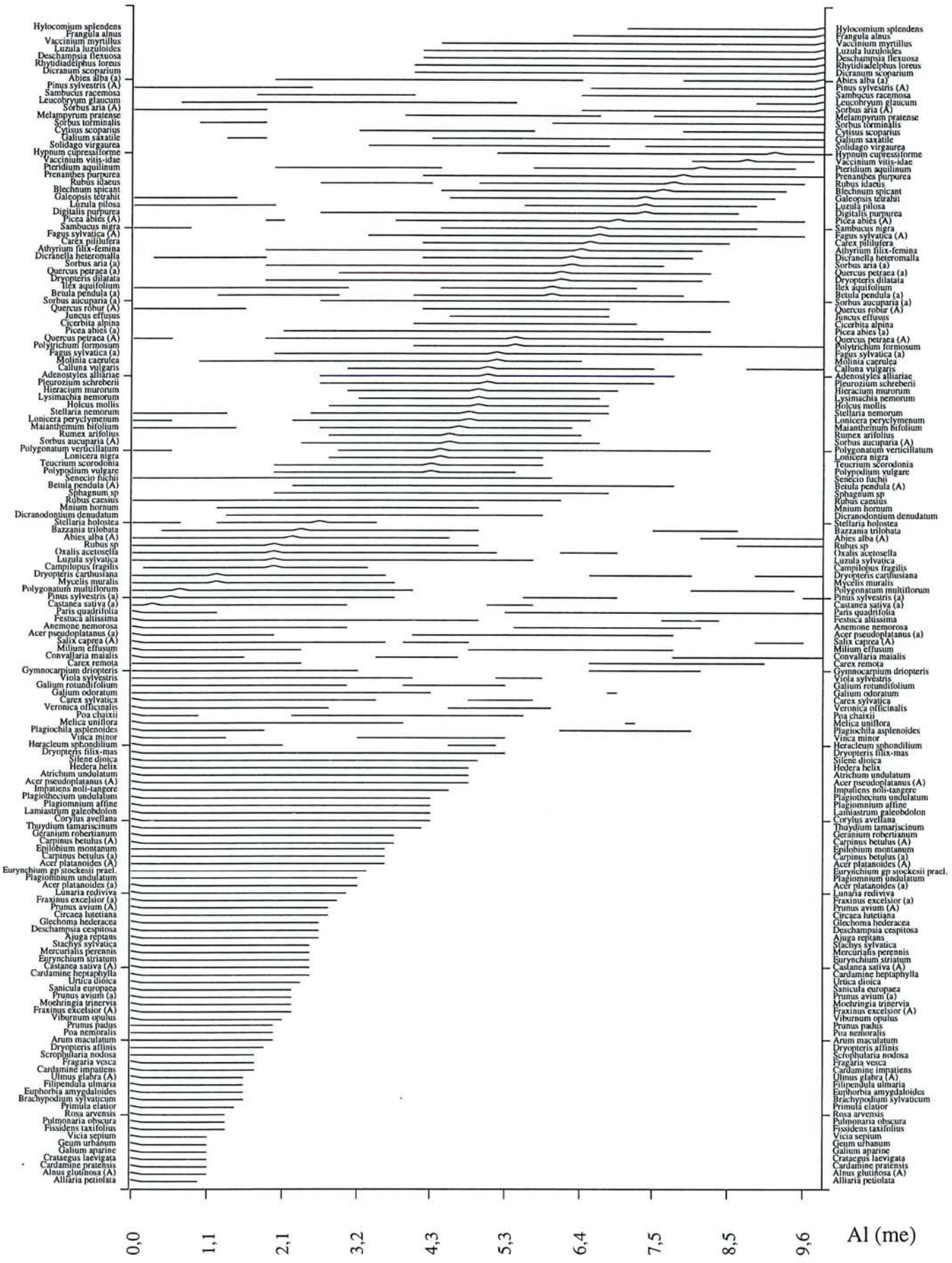
Ordination des espèces selon la quantité de Fe⁺⁺ échangeable de l'horizon A1



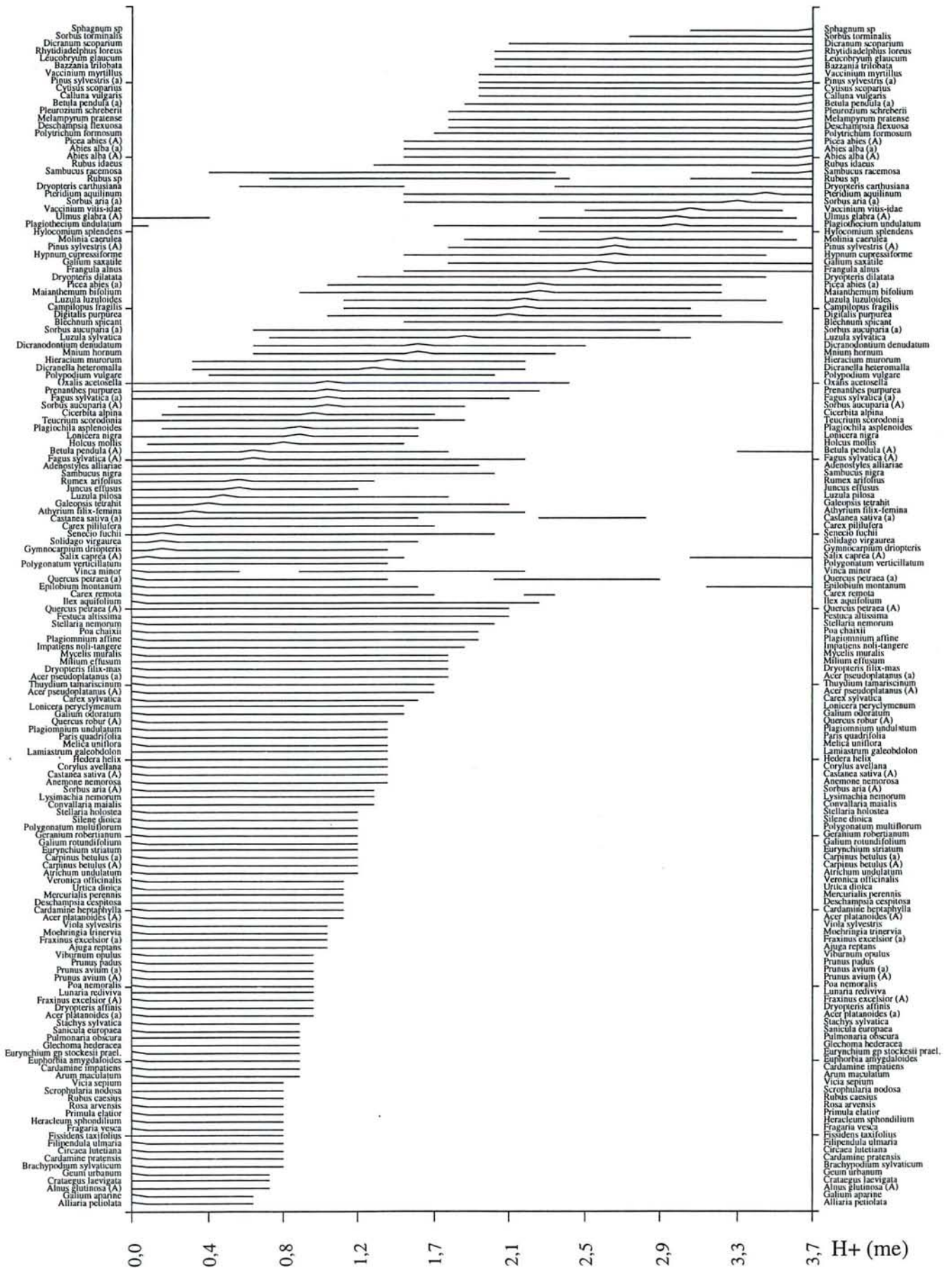
Ordination des espèces selon la quantité de Mn⁺⁺ échangeable de l'horizon A1



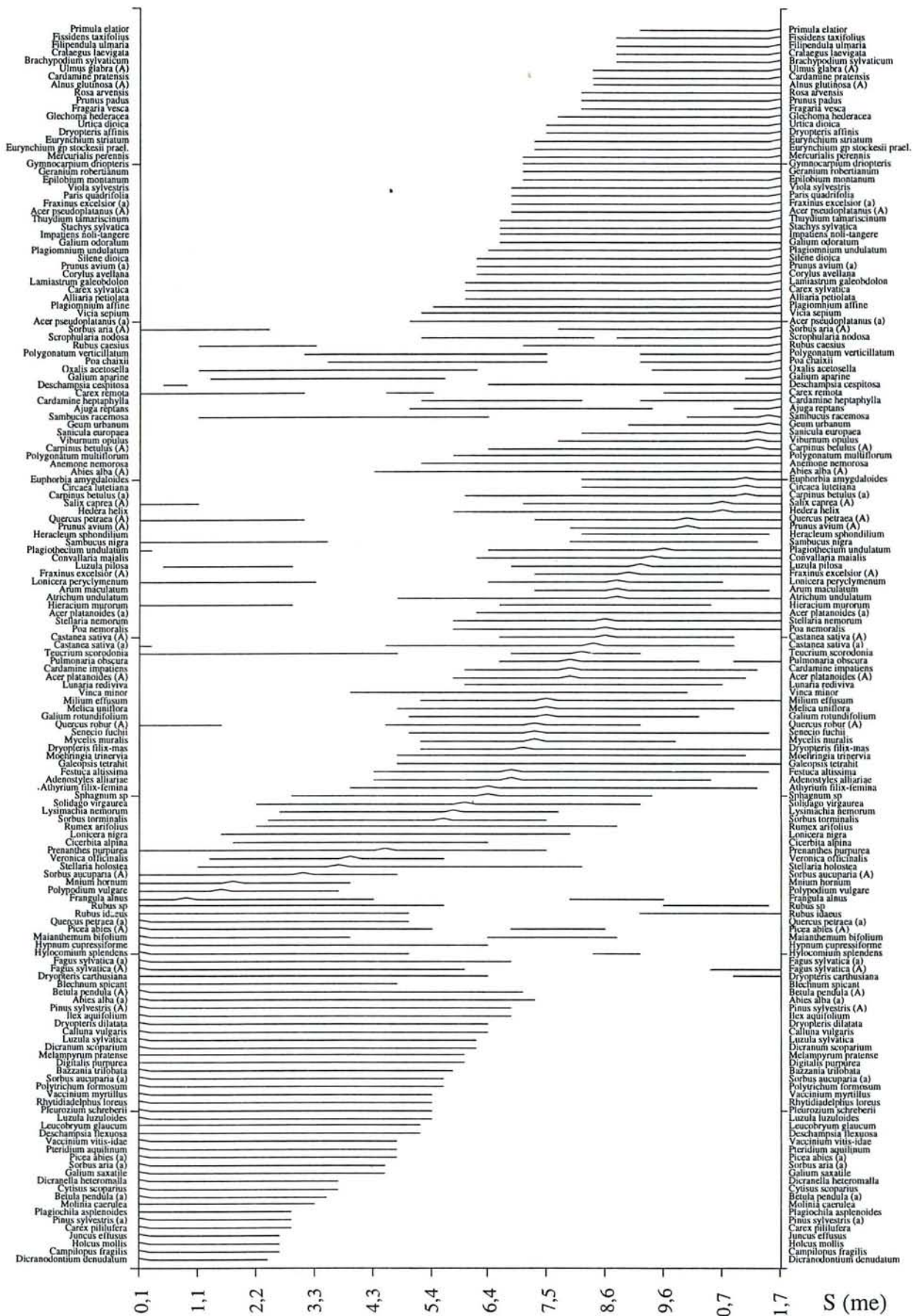
Ordination des espèces selon la quantité d'aluminium échangeable de l'horizon A1



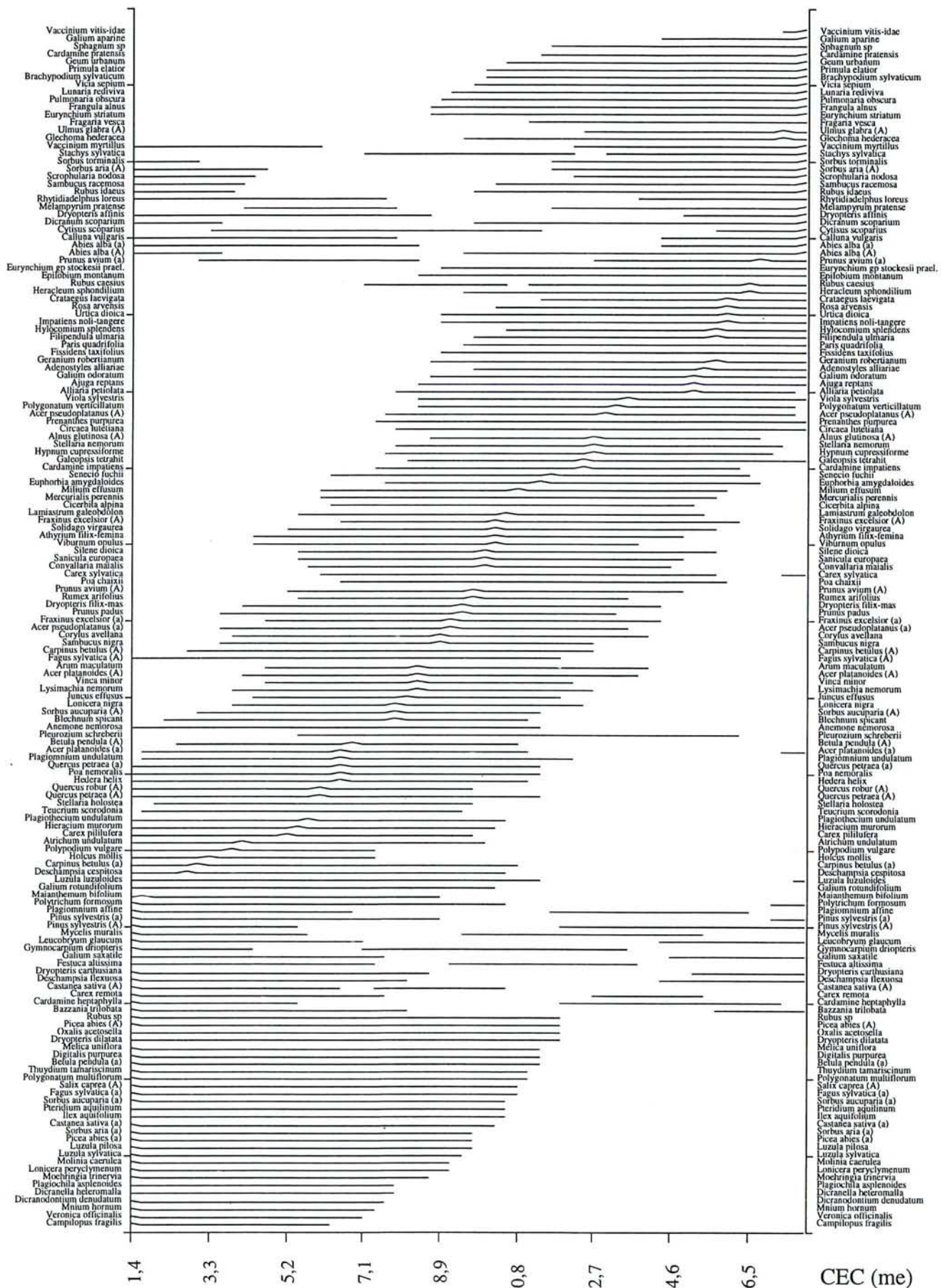
Ordination des espèces selon la quantité de protons échangeables de l'horizon A1



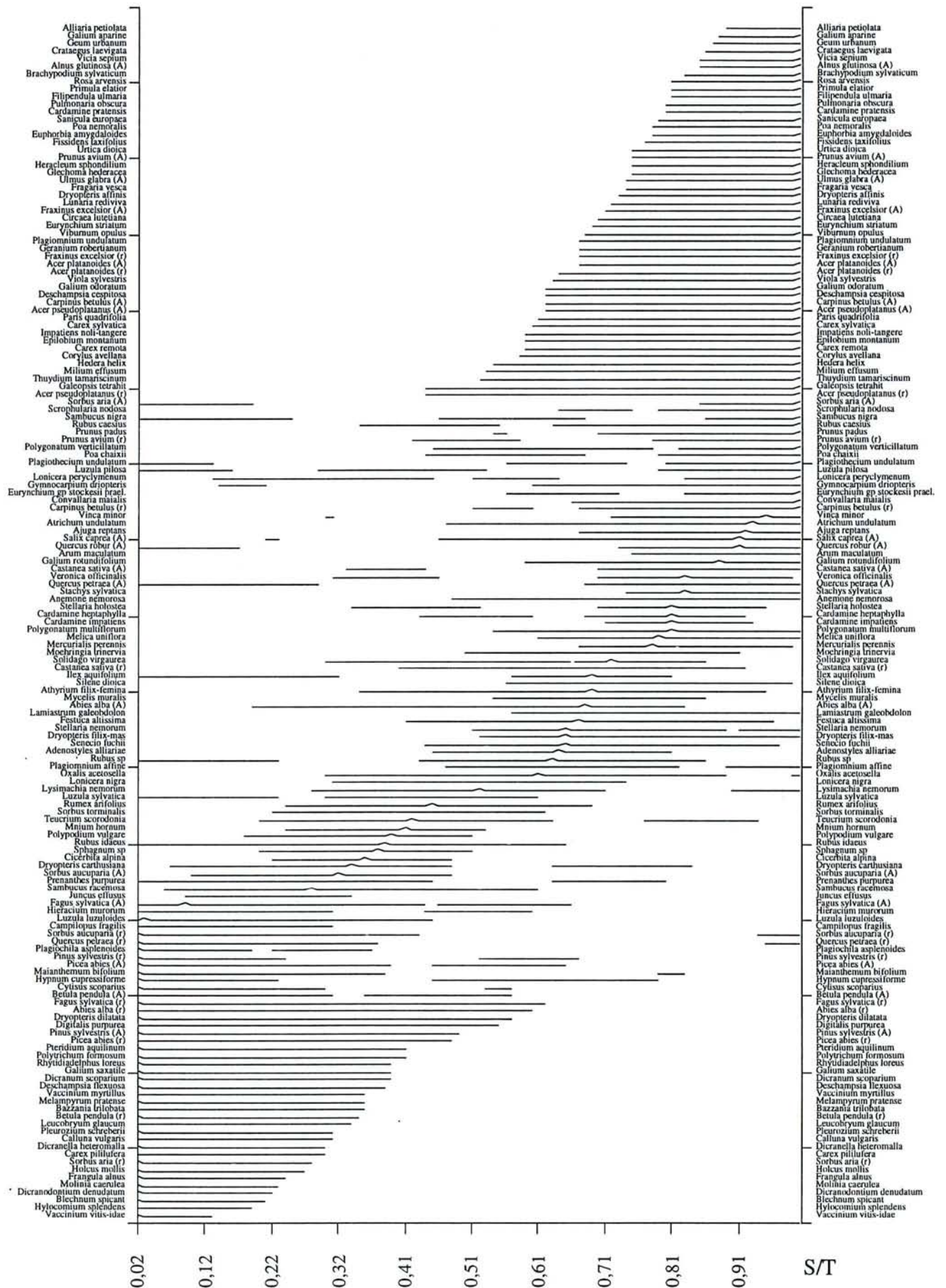
Ordination des espèces selon la quantité de bases échangeables de l'horizon A1



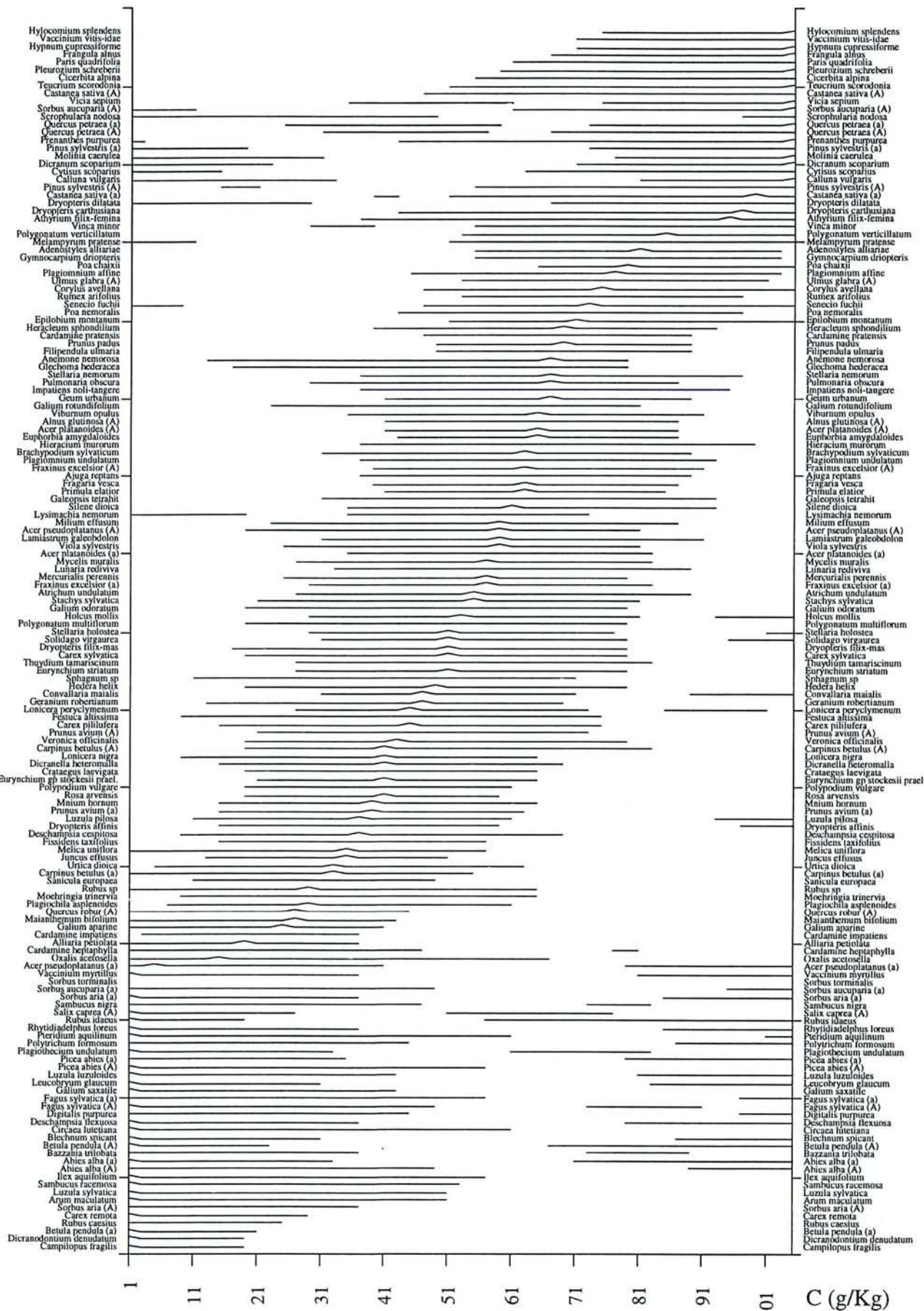
Ordination des espèces selon la capacité d'échange cationique de l'horizon A1



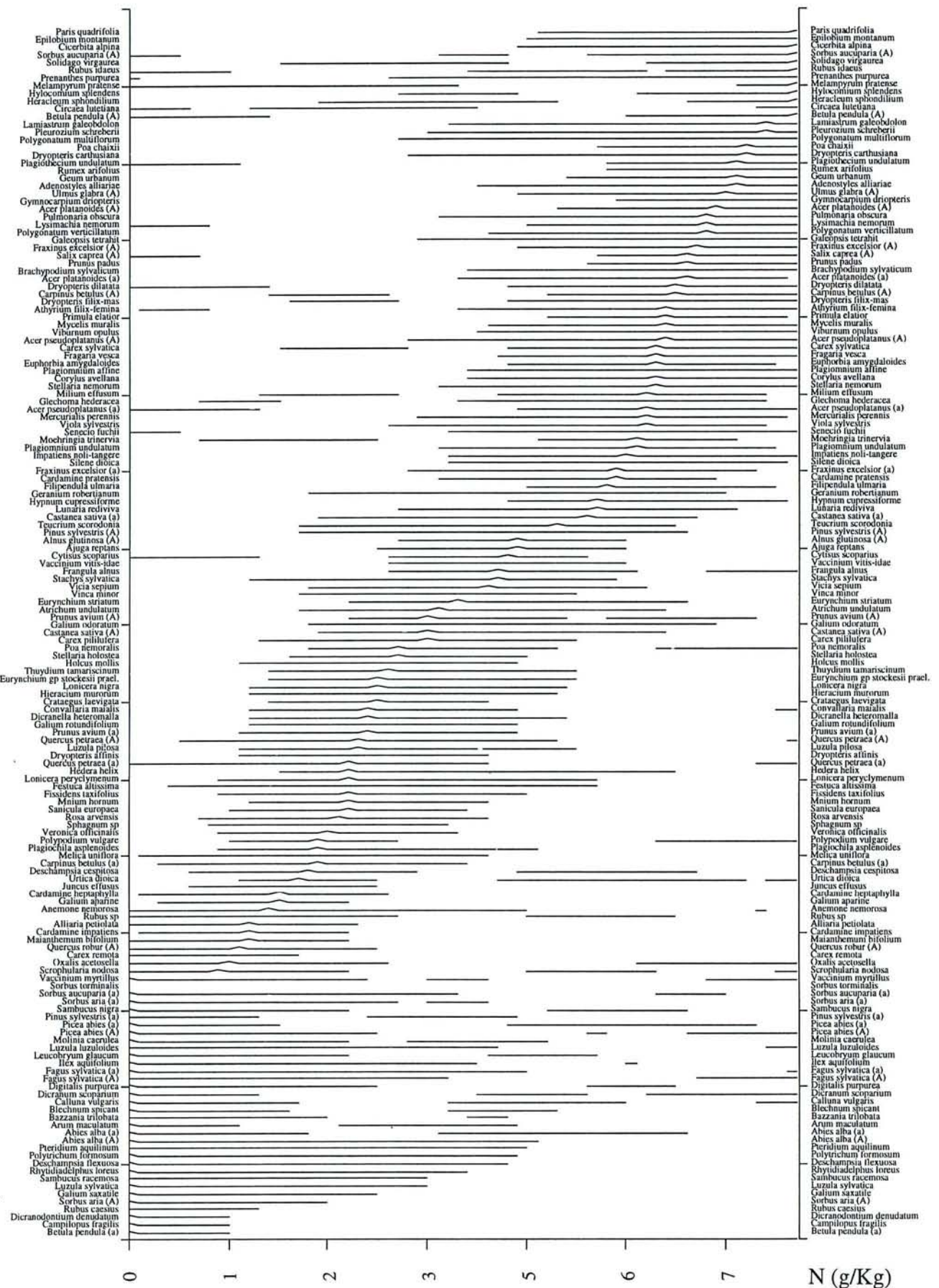
Ordination des espèces selon le rapport S/T de l'horizon A1



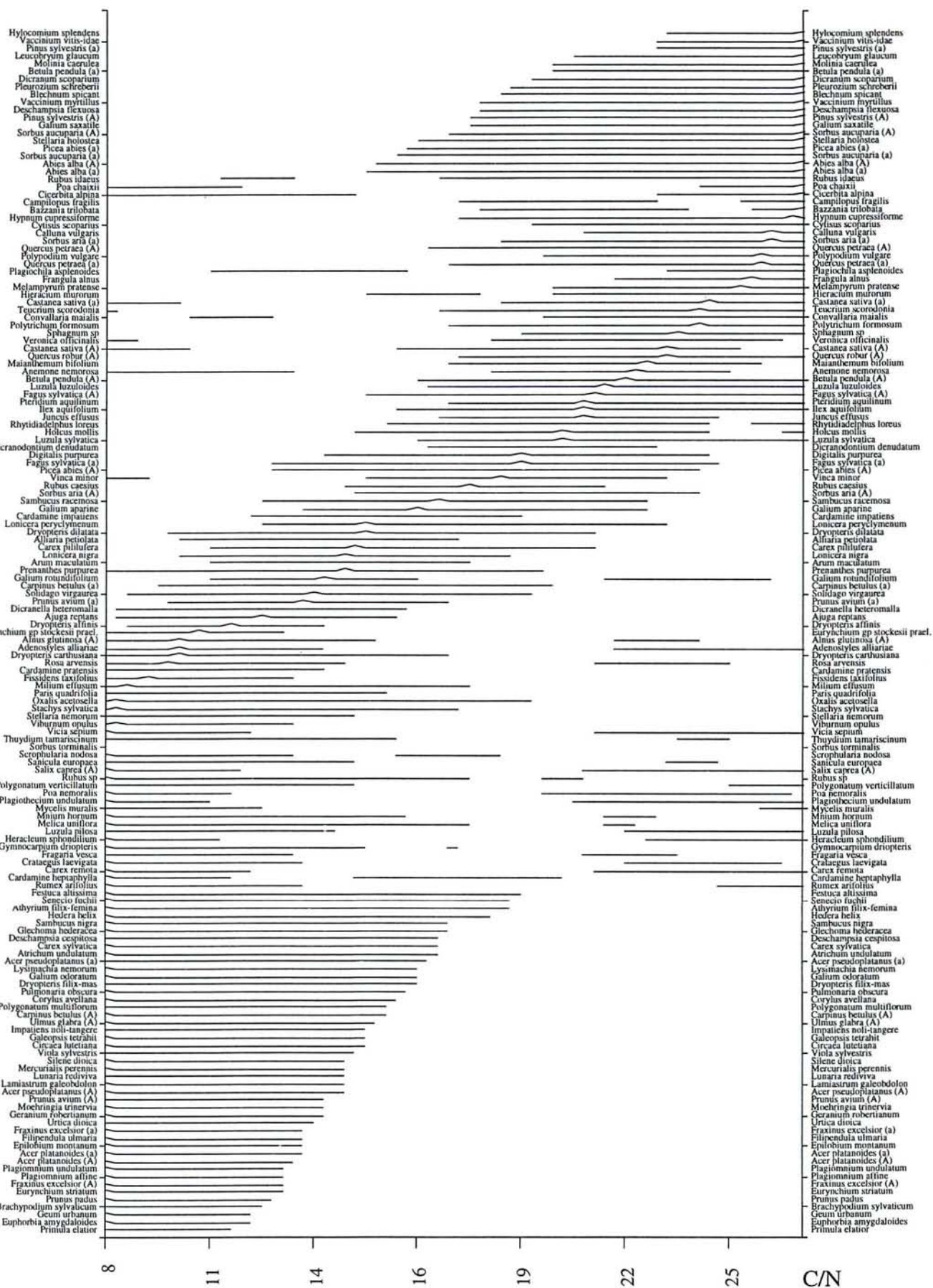
Ordination des espèces selon la quantité de carbone organique total de l'horizon A1



Ordination des espèces selon la quantité d'azote organique total de l'horizon A1



Ordination des espèces selon le C/N de l'horizon A1



ANNEXE 3

**OPTIMUM ET AMPLITUDE ÉCOLOGIQUES DES ESPÈCES
PAR RAPPORT AUX PRINCIPAUX FACTEURS DE LA
NUTRITION MINÉRALE**

Variable	pH eau			pH KCl			Ca (M.eq.)			Mg (M.eq.)		
	Min.	Opt.	Max.	Min.	Opt.	Max.	Min.	Opt.	Max.	Min.	Opt.	Max.
<i>Abies alba</i> (A)	<i>E.m.</i>	3,1		<i>E.m.</i>	2,3		3,4	8,5	9,2	<i>E.m.</i>	1,2	
<i>Abies alba</i> (r)	<i>E.m.</i>	3,1		2,3	2,3	4,0	0,0	0,0	5,7	<i>E.m.</i>	0,0	
<i>Acer platanoides</i> (A)	5,0	5,8	5,8	4,4	5,2	5,2	4,1	6,0	8,3	1,3	1,9	2,0
<i>Acer platanoides</i> (r)	4,8	5,8	5,8	4,1	5,2	5,2	4,8	6,7	9,2	1,2	2,0	2,0
<i>Acer pseudoplatanus</i> (A)	4,8	5,8	5,8	4,0	4,8	5,2	5,3	9,2	9,2	1,1	2,0	2,0
<i>Acer pseudoplatanus</i> (r)	4,3	5,8	5,8	3,6	5,1	5,2	3,9	9,2	9,2	0,9	1,9	2,0
<i>Adenostyles alliariae</i>	4,1	4,9	5,5	3,5	4,2	4,9	4,1	5,5	9,0	1,0	1,5	2,0
<i>Ajuga reptans</i>	4,9	5,3	5,8	4,1	4,7	5,2	<i>E.m.</i>	9,2		1,1	2,0	2,0
<i>Alliaria petiolata</i>	5,0	5,4	5,8	4,6	5,2	5,2	5,1	9,2	9,2	0,4	1,0	1,4
<i>Alnus glutinosa</i> (A)	5,3	5,8	5,8	4,7	5,2	5,2	6,6	9,2	9,2	1,5	2,0	2,0
<i>Anemone nemorosa</i>	4,4	5,2	5,8	3,8	4,6	5,2	3,7	9,2	9,2	0,8	1,4	2,0
<i>Arum maculatum</i>	5,1	5,5	5,8	4,3	4,9	5,2	5,3	6,7	8,9	1,4	1,8	2,0
<i>Athyrium filix-femina</i>	4,1	5,8	5,8	3,5	4,6	5,2	3,4	8,2	9,2	0,7	1,9	2,0
<i>Atrichum undulatum</i>	4,7	5,8	5,8	4,0	5,1	5,2	3,7	5,7	9,2	0,9	2,0	2,0
<i>Bazzania trilobata</i>	3,1	3,1	3,7	2,3	2,3	2,9	0,0	0,0	4,3	0,0	0,0	1,1
<i>Betula pendula</i> (A)	<i>E.m.</i>	3,7		<i>E.m.</i>	5,1		<i>E.m.</i>	0,0		0,0	0,0	1,0
<i>Betula pendula</i> (r)	3,1	3,1	3,9	2,3	2,3	2,9	0,0	0,0	2,8	0,0	0,0	0,7
<i>Blechnum spicant</i>	3,1	3,1	3,9	2,3	2,3	3,1	0,0	0,0	3,2	<i>E.m.</i>	0,0	
<i>Brachypodium sylvaticum</i>	5,2	5,8	5,8	4,6	5,2	5,2	6,9	9,2	9,2	1,5	2,0	2,0
<i>Calluna vulgaris</i>	3,1	3,1	4,0	2,3	2,3	3,2	0,0	0,0	4,8	<i>E.m.</i>	0,0	
<i>Campilopus fragilis</i>	3,1	3,1	3,7	2,3	2,3	2,8	0,0	0,0	2,1	0,0	0,0	0,6
<i>Cardamine heptaphylla</i>	4,9	5,8	5,8	4,3	5,2	5,2	<i>E.m.</i>	9,2		0,9	2,0	2,0
<i>Cardamine impatiens</i>	5,1	5,4	5,8	4,6	5,0	5,2	5,1	9,2	9,2	0,8	1,7	2,0
<i>Cardamine pratensis</i>	5,2	5,8	5,8	4,7	5,2	5,2	6,7	9,2	9,2	1,4	1,8	2,0
<i>Carex pilulifera</i>	3,4	4,3	4,9	2,8	3,6	4,3	0,0	0,0	2,1	0,0	0,0	0,7
<i>Carex remota</i>	4,5	5,8	5,8	<i>E.m.</i>	5,2		<i>E.m.</i>	9,2		<i>E.m.</i>	2,0	
<i>Carex sylvatica</i>	4,8	5,8	5,8	4,2	5,2	5,2	4,8	9,2	9,2	1,1	2,0	2,0
<i>Carpinus betulus</i> (A)	5,0	5,8	5,8	4,3	5,2	5,2	4,8	9,2	9,2	1,1	2,0	2,0
<i>Carpinus betulus</i> (r)	4,7	5,8	5,8	4,0	5,2	5,2	4,4	6,6	9,2	0,9	2,0	2,0
<i>Castanea sativa</i> (A)	<i>E.m.</i>	5,1		<i>E.m.</i>	4,4		4,3	6,0	8,0	1,3	2,0	2,0
<i>Castanea sativa</i> (r)	<i>E.m.</i>	5,0		<i>E.m.</i>	4,3		3,2	6,4	8,7	<i>E.m.</i>	1,3	
<i>Cicerbita alpina</i>	3,3	3,8	4,4	2,7	3,2	4,1	1,2	3,5	5,0	0,4	1,1	1,5
<i>Circaea lutetiana</i>	4,9	5,8	5,8	4,2	5,0	5,2	6,4	8,9	9,2	1,3	2,0	2,0
<i>Convallaria maialis</i>	3,9	4,7	5,2	3,5	4,3	4,7	3,7	6,4	8,5	0,9	2,0	2,0
<i>Corylus avellana</i>	4,7	5,8	5,8	4,2	5,2	5,2	4,8	9,2	9,2	1,1	2,0	2,0
<i>Crataegus laevigata</i>	5,1	5,8	5,8	4,4	5,2	5,2	6,4	9,2	9,2	1,4	2,0	2,0
<i>Cytisus scoparius</i>	3,1	3,7	4,4	2,3	2,3	3,9	0,0	0,0	2,8	0,0	0,0	0,8
<i>Deschampsia cespitosa</i>	4,7	5,4	5,8	4,0	4,8	5,2	4,3	7,3	9,2	<i>E.m.</i>	2,0	
<i>Deschampsia flexuosa</i>	3,1	3,1	4,2	2,3	2,3	3,5	0,0	0,0	3,9	0,0	0,0	1,0
<i>Dicranella heteromalla</i>	<i>E.m.</i>	3,1		2,7	3,8	4,2	0,0	0,0	2,7	0,0	0,0	0,7
<i>Dicranodontium denudatum</i>	3,1	3,1	3,8	2,3	2,3	2,9	0,0	0,0	2,0	0,0	0,0	0,7
<i>Dicranum scoparium</i>	3,1	3,1	4,0	2,3	2,3	3,2	0,0	0,0	4,8	0,0	0,0	1,1
<i>Digitalis purpurea</i>	3,1	3,4	4,4	2,3	2,3	3,7	0,0	0,0	4,8	0,0	0,0	1,1
<i>Dryopteris affinis</i>	4,9	5,8	5,8	4,4	5,2	5,2	5,7	9,2	9,2	1,3	2,0	2,0
<i>Dryopteris carthusiana</i>	<i>E.m.</i>	3,1		<i>E.m.</i>	3,0		<i>E.m.</i>	2,3		<i>E.m.</i>	2,0	
<i>Dryopteris dilatata</i>	3,1	3,1	4,6	2,3	2,3	3,9	0,0	0,0	5,1	0,0	0,0	1,1
<i>Dryopteris filix-mas</i>	4,4	5,8	5,8	3,8	5,0	5,2	4,1	9,2	9,2	0,8	2,0	2,0
<i>Epilobium montanum</i>	4,9	5,8	5,8	4,1	5,1	5,2	5,5	9,2	9,2	1,2	2,0	2,0
<i>Euphorbia amygdaloides</i>	5,2	5,8	5,8	4,6	5,2	5,2	6,2	9,2	9,2	1,5	2,0	2,0

• "E.m." signifie espèce multimodale

• Les espèces surlignées en gras ont une amplitude écologique inférieure au 1/3 de l'intervalle analysé pour chaque variable. Ces espèces ont donc une amplitude écologique inférieure à : 1,3 pH eau ; 1,4 pH KCl ; 5,3 m.e. de Ca ; 1,5 m.e. de Mg ; 0,4 m.e. de K ; 0,4 m.e. de Fe ; 0,6 m.e. de Mn ; 4,0 m.e. de Al ; 2,5 m.e. de H ; 6,3 m.e. de S ; 8,0 m.e. de T ; 30 % de S/T ; 59 g/kg de C ; 3,3 g/kg de N ; 8,0 % de C/N.

Variable	K (M.eq.)			Al (M.eq.)			Fe (M.eq.)			Mn (M.eq.)		
	Min.	Opt.	Max.	Min.	Opt.	Max.	Min.	Opt.	Max.	Min.	Opt.	Max.
<i>Abies alba</i> (A)	E.m.	0,0		E.m.	2,3		0,2	0,4	0,6	0,3	0,5	0,9
<i>Abies alba</i> (r)	E.m.	0,0		E.m.	9,9		0,2	0,4	0,6	E.m.	0,0	
<i>Acer platanoides</i> (A)	E.m.	0,9		0,0	0,0	3,6	0,0	0,0	0,1	0,0	0,1	0,3
<i>Acer platanoides</i> (r)	0,2	0,4	0,7	0,0	0,0	3,2	0,0	0,0	0,2	0,0	0,1	0,5
<i>Acer pseudoplatanus</i> (A)	0,4	0,9	0,9	0,0	0,0	4,8	E.m.	0,0		0,0	0,1	0,6
<i>Acer pseudoplatanus</i> (r)	0,0	0,3	0,5	E.m.	0,0		E.m.	0,0		E.m.	0,1	
<i>Adenostyles alliariae</i>	0,3	0,5	0,7	2,7	5,1	7,7	0,0	0,0	0,3	0,0	0,2	0,5
<i>Ajuga reptans</i>	0,3	0,7	0,8	0,0	0,0	2,7	0,0	0,0	0,2	E.m.	0,7	
<i>Alliaria petiolata</i>	E.m.	0,9		0,0	0,0	0,9	0,0	0,0	0,1	0,3	0,6	0,9
<i>Alnus glutinosa</i> (A)	0,4	0,6	0,8	0,0	0,0	1,1	0,0	0,0	0,1	0,0	0,0	0,2
<i>Anemone nemorosa</i>	0,3	0,6	0,8	E.m.	0,0		E.m.	0,0		0,5	0,9	0,9
<i>Arum maculatum</i>	E.m.	0,8		0,0	0,0	2,0	0,0	0,0	0,1	E.m.	0,9	
<i>Athyrium filix-femina</i>	0,1	0,4	0,6	1,9	6,4	8,1	E.m.	0,0		0,0	0,3	0,6
<i>Atrichum undulatum</i>	0,3	0,6	0,8	0,0	0,0	4,8	0,0	0,0	0,2	E.m.	0,9	
<i>Bazzania trilobata</i>	E.m.	0,0		E.m.	2,4		E.m.	0,3		E.m.	0,0	
<i>Betula pendula</i> (A)	0,0	0,0	0,3	2,3	3,7	7,7	E.m.	0,5		E.m.	0,9	
<i>Betula pendula</i> (r)	0,0	0,0	0,3	E.m.	6,0		0,3	0,6	0,6	0,0	0,0	0,3
<i>Blechnum spicant</i>	0,0	0,0	0,3	4,4	7,6	9,3	E.m.	0,6		0,0	0,0	0,2
<i>Brachypodium sylvaticum</i>	E.m.	0,9		0,0	0,0	1,6	0,0	0,0	0,2	0,0	0,0	0,3
<i>Calluna vulgaris</i>	E.m.	0,9		E.m.	5,1		0,3	0,6	0,6	E.m.	0,0	
<i>Campilopus fragilis</i>	0,0	0,0	0,2	0,1	2,0	3,3	E.m.	0,4		0,0	0,0	0,2
<i>Cardamine heptaphylla</i>	E.m.	0,9		0,0	0,0	2,5	0,0	0,0	0,1	0,7	0,9	0,9
<i>Cardamine impatiens</i>	0,4	0,9	0,9	0,0	0,0	1,7	0,0	0,0	0,1	0,5	0,9	0,9
<i>Cardamine pratensis</i>	E.m.	0,3		0,0	0,0	1,1	0,0	0,0	0,1	0,0	0,0	0,2
<i>Carex pilulifera</i>	0,1	0,3	0,5	4,1	6,5	8,5	E.m.	0,2		E.m.	0,1	
<i>Carex remota</i>	0,0	0,0	0,2	E.m.	0,0		E.m.	0,0		0,1	0,3	0,5
<i>Carex sylvatica</i>	E.m.	0,9		E.m.	0,0		E.m.	0,0		E.m.	0,3	
<i>Carpinus betulus</i> (A)	E.m.	0,4		0,0	0,0	3,7	0,0	0,0	0,2	E.m.	0,9	
<i>Carpinus betulus</i> (r)	0,4	0,7	0,9	0,0	0,0	3,6	E.m.	0,0		0,4	0,9	0,9
<i>Castanea sativa</i> (A)	0,6	0,8	0,9	0,0	0,0	2,5	0,0	0,0	0,3	E.m.	0,9	
<i>Castanea sativa</i> (r)	E.m.	0,9		E.m.	0,3		E.m.	0,6		0,3	0,5	0,8
<i>Cicerbita alpina</i>	0,3	0,5	0,6	4,0	5,6	7,2	0,0	0,0	0,2	0,0	0,0	0,3
<i>Circaea lutetiana</i>	0,4	0,8	0,9	0,0	0,0	2,8	0,0	0,0	0,1	0,0	0,1	0,6
<i>Convallaria maialis</i>	0,5	0,7	0,9	E.m.	0,0		0,0	0,0	0,2	0,5	0,9	0,9
<i>Corylus avellana</i>	E.m.	0,9		0,0	0,0	4,3	0,0	0,0	0,3	0,0	0,2	0,5
<i>Crataegus laevigata</i>	0,6	0,9	0,9	0,0	0,0	1,1	0,0	0,0	0,1	E.m.	0,9	
<i>Cytisus scoparius</i>	0,0	0,1	0,4	E.m.	9,6		0,4	0,6	0,6	E.m.	0,0	
<i>Deschampsia cespitosa</i>	0,0	0,3	0,5	0,0	0,0	2,7	0,0	0,0	0,2	E.m.	0,9	
<i>Deschampsia flexuosa</i>	E.m.	0,0		4,1	9,9	9,9	0,3	0,5	0,6	0,0	0,0	0,6
<i>Dicranella heteromalla</i>	0,0	0,0	0,3	E.m.	6,3		0,0	0,0	0,2	E.m.	0,0	
<i>Dicranodontium denudatum</i>	0,0	0,0	0,2	1,3	3,1	5,9	0,4	0,6	0,6	0,0	0,0	0,2
<i>Dicranum scoparium</i>	E.m.	0,9		4,0	9,9	9,9	0,3	0,6	0,6	E.m.	0,0	
<i>Digitalis purpurea</i>	0,0	0,0	0,5	2,7	7,3	8,7	0,3	0,6	0,6	0,0	0,3	0,6
<i>Dryopteris affinis</i>	0,0	0,2	0,4	0,0	0,0	1,9	0,0	0,0	0,2	0,0	0,2	0,4
<i>Dryopteris carthusiana</i>	E.m.	0,0		E.m.	1,2		E.m.	0,4		E.m.	0,9	
<i>Dryopteris dilatata</i>	0,0	0,0	0,5	1,9	6,1	8,1	0,2	0,5	0,6	0,0	0,0	0,5
<i>Dryopteris filix-mas</i>	0,2	0,5	0,7	0,0	0,0	5,3	0,0	0,0	0,3	E.m.	0,4	
<i>Epilobium montanum</i>	0,2	0,6	0,7	0,0	0,0	3,6	E.m.	0,0		0,0	0,1	0,6
<i>Euphorbia amygdaloides</i>	0,1	0,3	0,5	0,0	0,0	1,6	0,0	0,0	0,1	0,0	0,1	0,3

Variable Espèce	H (M.eq.)			S (M.eq.)			CEC (M.eq.)			S/T (%)		
	Min.	Opt.	Max.	Min.	Opt.	Max.	Min.	Opt.	Max.	Min.	Opt.	Max.
<i>Abies alba</i> (A)	1,5	3,7	3,7	E.m.	11,3		E.m.	17,8		0,19	0,68	0,83
<i>Abies alba</i> (r)	1,5	3,7	3,7	E.m.	0,1		E.m.	17,8		0,02	0,02	0,60
<i>Acer platanoides</i> (A)	0,0	0,0	1,2	E.m.	17,9		4,1	8,4	13,8	0,67	0,99	0,99
<i>Acer platanoides</i> (r)	0,0	0,0	1,0	E.m.	15,3		E.m.	6,5		0,64	0,99	0,99
<i>Acer pseudoplatanus</i> (A)	0,0	0,0	1,7	9,8	17,9	17,9	7,6	13,0	17,5	0,62	0,99	0,99
<i>Acer pseudoplatanus</i> (r)	0,0	0,0	1,7	6,0	13,4	16,2	3,6	9,2	13,5	0,44	0,99	0,99
<i>Adenostyles alliariae</i>	0,0	0,7	1,9	E.m.	17,9		9,7	15,4	17,8	0,45	0,64	0,81
<i>Ajuga reptans</i>	0,0	0,0	1,1	E.m.	14,7		8,4	15,1	17,8	0,67	0,92	0,99
<i>Alliaria petiolata</i>	0,0	0,0	0,7	12,4	17,9	17,9	7,9	15,1	17,5	0,89	0,99	0,99
<i>Alnus glutinosa</i> (A)	0,0	0,0	0,7	11,1	17,9	17,9	8,7	12,7	16,7	0,85	0,99	0,99
<i>Anemone nemorosa</i>	0,0	0,0	1,4	3,9	11,3	14,3	1,4	7,9	11,4	0,48	0,82	0,99
<i>Arum maculatum</i>	0,0	0,0	0,9	6,7	8,8	12,4	4,6	8,4	14,0	0,75	0,91	0,99
<i>Athyrium filix-femina</i>	0,0	0,3	2,2	E.m.	6,4		4,4	10,3	14,8	0,35	0,69	0,95
<i>Atrichum undulatum</i>	0,0	0,0	1,2	E.m.	17,9		1,4	4,1	10,0	0,47	0,93	0,99
<i>Bazzania trilobata</i>	2,0	3,7	3,7	0,1	0,1	6,0	E.m.	1,4		0,02	0,02	0,36
<i>Betula pendula</i> (A)	E.m.	0,7		E.m.	0,1		2,5	6,8	10,8	E.m.	0,02	
<i>Betula pendula</i> (r)	1,8	3,7	3,7	0,1	0,1	3,5	1,4	1,4	11,4	0,02	0,02	0,35
<i>Blechnum spicant</i>	1,5	2,0	3,6	E.m.	0,1		2,2	7,9	11,1	0,02	0,02	0,21
<i>Brachypodium sylvaticum</i>	0,0	0,0	0,8	12,4	15,8	17,9	10,0	17,8	17,8	0,83	0,99	0,99
<i>Calluna vulgaris</i>	1,9	3,7	3,7	0,1	0,1	6,9	E.m.	17,8		0,02	0,02	0,31
<i>Campilopus fragilis</i>	1,2	2,2	3,1	0,1	0,1	2,6	1,4	1,4	6,3	0,02	0,03	0,31
<i>Cardamine heptaphylla</i>	0,0	0,0	1,2	E.m.	17,9		E.m.	1,4		E.m.	0,81	
<i>Cardamine impatiens</i>	0,0	0,0	0,9	E.m.	17,9		7,3	12,4	16,2	0,71	0,81	0,93
<i>Cardamine pratensis</i>	0,0	0,0	0,8	13,6	15,8	17,7	11,4	17,8	17,8	0,80	0,99	0,99
<i>Carex pilulifera</i>	0,0	0,2	1,7	0,1	0,1	2,8	1,4	5,2	9,7	0,02	0,02	0,30
<i>Carex remota</i>	E.m.	0,0		E.m.	12,8		E.m.	1,4		0,59	0,99	0,99
<i>Carex sylvatica</i>	0,0	0,0	1,6	10,7	16,6	17,9	E.m.	9,7		0,60	0,99	0,99
<i>Carpinus betulus</i> (A)	0,0	0,0	1,2	E.m.	17,9		2,8	8,9	12,7	0,62	0,99	0,99
<i>Carpinus betulus</i> (r)	0,0	0,0	1,2	9,8	16,8	17,9	1,4	3,0	10,8	E.m.	0,99	
<i>Castanea sativa</i> (A)	0,0	0,0	1,4	6,4	8,6	11,1	E.m.	1,4		E.m.	0,87	
<i>Castanea sativa</i> (r)	E.m.	0,2		E.m.	8,3		1,4	1,4	10,3	0,40	0,70	0,92
<i>Cicerbita alpina</i>	0,2	1,0	1,7	1,8	4,7	6,4	6,3	10,6	15,1	0,22	0,36	0,48
<i>Circaea lutetiana</i>	0,0	0,0	0,8	E.m.	11,1		7,9	12,7	17,8	0,70	0,99	0,99
<i>Convallaria maialis</i>	0,0	0,0	1,3	5,8	9,4	12,8	5,7	10,0	14,6	E.m.	0,99	
<i>Corylus avellana</i>	0,0	0,0	1,4	9,6	16,0	17,9	3,8	8,9	14,0	0,58	0,99	0,99
<i>Crataegus laevigata</i>	0,0	0,0	0,7	12,6	17,9	17,9	11,4	15,9	17,8	0,86	0,99	0,99
<i>Cytisus scoparius</i>	1,9	3,7	3,7	0,1	0,1	3,7	E.m.	17,8		E.m.	0,02	
<i>Deschampsia cespitosa</i>	0,0	0,0	1,2	7,7	12,4	16,0	1,4	2,8	10,6	0,62	0,99	0,99
<i>Deschampsia flexuosa</i>	1,7	3,7	3,7	0,1	0,1	7,1	E.m.	1,4		0,02	0,02	0,39
<i>Dicranella heteromalla</i>	0,3	1,3	2,2	0,1	0,1	3,7	1,4	1,4	7,9	0,02	0,02	0,30
<i>Dicranodontium denudatum</i>	0,7	1,6	2,5	0,1	0,1	2,4	1,4	1,4	7,6	0,02	0,02	0,22
<i>Dicranum scoparium</i>	2,1	3,7	3,7	0,1	0,1	8,1	E.m.	17,8		0,02	0,02	0,40
<i>Digitalis purpurea</i>	E.m.	2,1		0,1	0,1	6,7	1,4	1,4	11,4	0,02	0,02	0,55
<i>Dryopteris affinis</i>	0,0	0,0	1,0	11,7	16,2	17,9	E.m.	17,8		0,73	0,99	0,99
<i>Dryopteris carthusiana</i>	E.m.	3,7		E.m.	16,0		E.m.	1,4		E.m.	0,34	
<i>Dryopteris dilatata</i>	1,2	2,4	3,5	0,1	0,1	9,2	1,4	1,4	11,9	0,02	0,02	0,57
<i>Dryopteris filix-mas</i>	0,0	0,0	1,7	5,4	7,1	15,8	4,1	9,5	14,3	0,52	0,65	0,99
<i>Epilobium montanum</i>	E.m.	0,0		10,9	15,8	17,9	8,4	16,7	17,8	0,59	0,99	0,99
<i>Euphorbia amygdaloides</i>	0,0	0,0	0,9	E.m.	17,9		E.m.	11,4		0,78	0,99	0,99

Variable	C (g.kg)			N(g.kg)			C/N (%)		
	Min.	Opt.	Max.	Min.	Opt.	Max.	Min.	Opt.	Max.
<i>Abies alba</i> (A)	E.m.	1		0,0	0,0	4,6	15,4	26,4	26,4
<i>Abies alba</i> (r)	E.m.	1		E.m.	0,0		15,1	26,4	26,4
<i>Acer platanoides</i> (A)	41	65	87	4,8	6,6	7,5	8,4	8,4	13,2
<i>Acer platanoides</i> (r)	35	59	83	3,7	6,3	7,4	8,4	8,4	13,5
<i>Acer pseudoplatanus</i> (A)	19	59	81	3,2	6,1	7,5	8,4	8,4	14,5
<i>Acer pseudoplatanus</i> (r)	E.m.	5		E.m.	5,9		8,4	8,4	16,7
<i>Adenostyles alliariae</i>	55	81	103	3,9	6,9	7,5	E.m.	10,2	
<i>Ajuga reptans</i>	37	63	89	2,8	4,4	5,6	8,6	12,4	15,9
<i>Alliaria petiolata</i>	1	19	37	0,0	1,4	2,6	10,2	15,1	17,5
<i>Alnus glutinosa</i> (A)	41	65	87	3,0	4,4	5,6	E.m.	10,2	
<i>Anemone nemorosa</i>	13	67	79	E.m.	1,6		E.m.	22,1	
<i>Arum maculatum</i>	1	1	51	E.m.	0,0		11,0	14,5	17,8
<i>Athyrium filix-femina</i>	37	95	105	E.m.	6,1		8,4	8,4	18,9
<i>Atrichum undulatum</i>	27	55	89	1,9	3,5	6,1	8,4	8,4	17,0
<i>Bazzania trilobata</i>	E.m.	1		E.m.	0,0		E.m.	26,4	
<i>Betula pendula</i> (A)	E.m.	1		E.m.	7,5		16,4	21,8	26,4
<i>Betula pendula</i> (r)	1	1	21	0,0	0,0	1,1	19,9	26,4	26,4
<i>Blechnum spicant</i>	E.m.	1		E.m.	0,0		18,6	26,4	26,4
<i>Brachypodium sylvaticum</i>	31	63	89	3,8	6,3	7,5	8,4	8,4	12,4
<i>Calluna vulgaris</i>	E.m.	105		E.m.	0,0		20,7	25,6	26,4
<i>Campilopus fragilis</i>	1	1	19	0,0	0,0	1,1	E.m.	26,4	
<i>Cardamine heptaphylla</i>	E.m.	15		0,1	1,7	2,9	E.m.	8,4	
<i>Cardamine impatiens</i>	3	23	37	0,1	1,4	2,5	12,1	16,2	19,1
<i>Cardamine pratensis</i>	47	69	89	3,5	5,5	6,6	8,4	9,4	14,0
<i>Carex pilulifera</i>	15	45	75	1,5	3,4	5,1	11,0	14,8	21,0
<i>Carex remota</i>	1	1	29	0,0	1,2	1,9	E.m.	8,4	
<i>Carex sylvatica</i>	19	51	79	E.m.	6,0		8,4	8,4	17,0
<i>Carpinus betulus</i> (A)	19	41	83	E.m.	6,2		8,4	8,4	15,6
<i>Carpinus betulus</i> (r)	1	33	55	0,3	2,1	3,8	9,7	13,7	19,9
<i>Castanea sativa</i> (A)	47	105	105	2,1	3,4	6,1	E.m.	22,9	
<i>Castanea sativa</i> (r)	E.m.	99		2,1	5,2	6,4	E.m.	24,0	
<i>Cicerbita alpina</i>	55	105	105	4,4	7,5	7,5	E.m.	26,4	
<i>Circaea lutetiana</i>	E.m.	1		E.m.	7,5		8,4	8,4	15,1
<i>Convallaria maialis</i>	E.m.	47		E.m.	2,7		E.m.	23,7	
<i>Corylus avellana</i>	47	75	105	3,8	6,0	7,5	8,4	8,4	15,9
<i>Crataegus laevigata</i>	19	41	65	1,6	2,8	4,1	E.m.	8,4	
<i>Cytisus scoparius</i>	E.m.	105		E.m.	4,3		19,4	25,8	26,4
<i>Deschampsia cespitosa</i>	9	37	69	E.m.	2,0		8,4	8,4	17,0
<i>Deschampsia flexuosa</i>	E.m.	1		0,0	0,0	4,3	18,0	26,4	26,4
<i>Dicranella heteromalla</i>	15	41	69	1,4	2,7	5,0	8,6	12,9	16,2
<i>Dicranodontium denudatum</i>	1	1	19	0,0	0,0	1,1	16,7	19,9	22,6
<i>Dicranum scoparium</i>	E.m.	105		E.m.	0,0		19,4	26,4	26,4
<i>Digitalis purpurea</i>	E.m.	1		E.m.	0,0		14,0	19,1	24,0
<i>Dryopteris affinis</i>	E.m.	37		1,2	2,6	4,1	8,9	11,6	14,0
<i>Dryopteris carthusiana</i>	43	97	105	3,2	7,0	7,5	8,4	10,2	17,2
<i>Dryopteris dilatata</i>	E.m.	97		E.m.	6,2		10,0	15,1	21,0
<i>Dryopteris filix-mas</i>	17	51	79	E.m.	6,1		8,4	8,4	16,4
<i>Epilobium montanum</i>	51	71	105	4,5	7,5	7,5	8,4	8,4	13,5
<i>Euphorbia amygdaloides</i>	43	65	87	4,3	6,0	7,3	8,4	8,4	12,1

Variable Espèce	pH eau			pH KCl			Ca (M.eq.)			Mg (M.eq.)		
	Min.	Opt.	Max.	Min.	Opt.	Max.	Min.	Opt.	Max.	Min.	Opt.	Max.
<i>Eurynchium gp stock. prael.</i>	5,2	5,8	5,8	4,4	5,2	5,2	5,9	9,2	9,2	1,3	2,0	2,0
<i>Eurynchium striatum</i>	5,0	5,8	5,8	4,3	5,2	5,2	5,7	9,2	9,2	1,2	2,0	2,0
<i>Fagus sylvatica (A)</i>	3,5	4,4	5,2	2,9	3,9	4,6	E.m.	0,0		0,0	0,0	1,3
<i>Fagus sylvatica (r)</i>	3,3	4,3	5,0	E.m.	2,3		0,0	0,0	5,5	0,0	0,0	1,2
<i>Festuca altissima</i>	4,2	5,0	5,8	3,5	5,2	5,2	3,5	8,9	9,2	E.m.	0,9	
<i>Filipendula ulmaria</i>	5,2	5,8	5,8	4,6	5,2	5,2	6,7	9,2	9,2	1,5	2,0	2,0
<i>Fissidens taxifolius</i>	5,2	5,8	5,8	4,6	5,2	5,2	6,6	9,2	9,2	1,3	2,0	2,0
<i>Fragaria vesca</i>	5,0	5,8	5,8	4,5	5,2	5,2	6,7	9,2	9,2	1,2	1,8	2,0
<i>Frangula alnus</i>	3,5	3,9	5,0	3,0	4,1	4,6	0,0	0,0	4,3	E.m.	0,5	
<i>Fraxinus excelsior (A)</i>	5,0	5,8	5,8	4,4	5,1	5,2	5,7	9,2	9,2	1,3	1,9	2,0
<i>Fraxinus excelsior (r)</i>	5,0	5,8	5,8	4,4	5,0	5,2	5,3	9,2	9,2	1,3	2,0	2,0
<i>Galeopsis tetrahit</i>	4,2	5,8	5,8	3,5	4,4	5,2	3,4	5,3	8,9	0,9	2,0	2,0
<i>Galium aparine</i>	4,8	5,8	5,8	4,3	5,2	5,2	0,9	2,8	4,4	0,7	1,3	1,8
<i>Galium odoratum</i>	4,8	5,8	5,8	4,1	5,2	5,2	5,3	9,2	9,2	1,1	2,0	2,0
<i>Galium rotundifolium</i>	4,3	5,2	5,7	3,9	5,2	5,2	4,3	6,0	8,3	0,1	0,7	1,1
<i>Galium saxatile</i>	3,1	3,1	4,0	2,3	2,3	3,4	0,0	0,0	3,4	0,0	0,0	1,0
<i>Geranium robertianum</i>	5,0	5,8	5,8	4,3	5,2	5,2	5,7	9,2	9,2	1,2	2,0	2,0
<i>Geum urbanum</i>	5,2	5,8	5,8	4,6	5,2	5,2	7,1	8,7	9,2	1,5	2,0	2,0
<i>Glechoma hederacea</i>	5,1	5,8	5,8	4,4	5,2	5,2	5,9	9,2	9,2	1,4	1,9	2,0
<i>Gymnocarpium driopteris</i>	4,4	5,8	5,8	E.m.	5,2		E.m.	9,2		1,0	1,6	2,0
<i>Hedera helix</i>	4,7	5,8	5,8	4,0	5,2	5,2	4,3	9,2	9,2	0,9	2,0	2,0
<i>Heracleum sphondilium</i>	5,2	5,8	5,8	4,3	5,2	5,2	6,7	8,3	9,2	1,5	2,0	2,0
<i>Hieracium murorum</i>	3,4	3,9	4,9	E.m.	3,2		E.m.	7,1		0,0	0,8	1,1
<i>Holcus mollis</i>	3,6	4,1	4,6	2,9	3,5	4,1	0,0	0,0	2,1	0,0	0,0	0,6
<i>Hylocomium splendens</i>	3,1	3,1	4,2	2,3	2,8	3,4	0,0	0,0	3,7	0,0	0,0	1,2
<i>Hypnum cupressiforme</i>	3,1	3,1	4,5	2,3	3,0	3,7	E.m.	0,0		0,4	1,2	1,6
<i>Ilex aquifolium</i>	E.m.	4,8		E.m.	2,3		0,0	0,0	5,0	0,0	0,0	1,2
<i>Impatiens noli-tangere</i>	4,7	5,8	5,8	4,0	5,2	5,2	5,3	9,2	9,2	1,1	2,0	2,0
<i>Juncus effusus</i>	3,7	4,2	4,6	3,0	3,5	4,1	0,0	0,0	2,1	0,0	0,0	0,6
<i>Lamiastrum galeobdolon</i>	4,6	5,8	5,8	4,0	5,2	5,2	4,6	9,2	9,2	1,0	2,0	2,0
<i>Leucobryum glaucum</i>	3,1	3,1	3,8	2,3	2,3	3,0	0,0	0,0	3,7	0,0	0,0	1,1
<i>Lonicera nigra</i>	3,5	4,1	5,0	2,6	3,3	4,2	1,1	3,5	6,6	0,3	1,0	1,4
<i>Lonicera periclymenum</i>	4,2	4,7	5,6	3,6	4,8	5,2	1,2	5,7	6,9	E.m.	2,0	
<i>Lunaria rediviva</i>	5,2	5,8	5,8	4,5	5,2	5,2	4,4	6,0	8,3	1,3	2,0	2,0
<i>Luzula luzuloides</i>	3,1	3,7	4,4	2,3	2,8	3,7	0,0	0,0	4,1	0,0	0,0	1,0
<i>Luzula pilosa</i>	4,4	5,2	5,8	3,6	5,2	5,2	E.m.	6,0		E.m.	2,0	
<i>Luzula sylvatica</i>	3,1	3,1	4,3	2,3	2,3	3,6	0,0	0,0	4,8	0,0	0,0	1,0
<i>Lysimachia nemorum</i>	4,3	5,8	5,8	3,6	5,2	5,2	2,1	4,8	6,4	0,3	0,9	1,4
<i>Maianthemum bifolium</i>	3,1	3,4	4,0	2,3	2,8	3,3	E.m.	0,0		E.m.	0,0	
<i>Melampyrum pratense</i>	3,1	3,1	4,2	2,3	2,5	3,5	0,0	0,0	4,4	0,0	0,0	1,1
<i>Melica uniflora</i>	4,7	5,2	5,8	4,1	4,8	5,2	3,9	6,0	8,9	0,7	1,4	1,9
<i>Mercurialis perennis</i>	5,0	5,7	5,8	4,3	5,2	5,2	5,5	9,2	9,2	1,2	2,0	2,0
<i>Milium effusum</i>	4,5	5,5	5,8	3,8	5,2	5,2	3,9	6,0	9,0	0,9	2,0	2,0
<i>Mnium hornum</i>	3,7	4,3	4,9	2,9	3,4	4,4	0,0	1,4	2,8	0,0	0,0	0,9
<i>Moehringia trinervia</i>	4,8	5,4	5,8	4,1	5,0	5,2	3,2	5,0	8,5	1,0	1,8	2,0
<i>Molinia caerulea</i>	3,1	3,4	4,1	2,3	2,3	3,3	0,0	0,0	2,7	0,0	0,0	0,7
<i>Mycelis muralis</i>	4,7	5,8	5,8	3,8	5,0	5,2	3,9	5,9	7,8	1,0	1,6	2,0
<i>Oxalis acetosella</i>	3,3	4,0	5,0	E.m.	3,5		E.m.	9,2		0,0	0,0	1,2
<i>Paris quadrifolia</i>	4,6	5,8	5,8	3,9	5,2	5,2	5,7	9,2	9,2	1,1	2,0	2,0
<i>Picea abies (A)</i>	3,1	3,4	4,5	2,3	2,3	3,8	0,0	0,0	5,5	0,0	0,0	1,2
<i>Picea abies (r)</i>	3,1	3,1	4,4	2,3	2,3	3,6	0,0	0,0	3,7	0,0	0,0	0,9
<i>Pinus sylvestris (A)</i>	3,1	3,1	4,3	2,3	2,3	3,7	0,0	0,0	5,1	E.m.	0,0	
<i>Pinus sylvestris (r)</i>	3,1	3,1	3,8	2,3	2,3	3,0	0,0	0,0	2,3	0,0	0,0	0,6
<i>Plagiochila asplenoides</i>	3,4	3,9	4,4	3,3	4,6	4,8	0,0	0,0	2,1	0,0	0,0	0,6

Variable Espèce	K (M.eq.)			Al (M.eq.)			Fe (M.eq.)			Mn (M.eq.)		
	Min.	Opt.	Max.	Min.	Opt.	Max.	Min.	Opt.	Max.	Min.	Opt.	Max.
<i>Eurynchium gp stock. prael.</i>	0,6	0,9	0,9	0,0	0,0	3,3	0,0	0,0	0,1	0,0	0,0	0,2
<i>Eurynchium striatum</i>	E.m.	0,4		0,0	0,0	2,5	0,0	0,0	0,2	0,0	0,1	0,4
<i>Fagus sylvatica (A)</i>	E.m.	0,5		3,3	6,7	9,6	E.m.	0,6		0,3	0,9	0,9
<i>Fagus sylvatica (r)</i>	0,0	0,1	0,5	2,0	5,2	8,1	E.m.	0,0		E.m.	0,9	
<i>Festuca altissima</i>	0,0	0,2	0,5	E.m.	0,0		0,0	0,0	0,4	E.m.	0,5	
<i>Filipendula ulmaria</i>	E.m.	0,3		0,0	0,0	1,6	0,0	0,0	0,1	0,0	0,1	0,4
<i>Fissidens taxifolius</i>	0,5	0,9	0,9	0,0	0,0	1,3	0,0	0,0	0,1	0,0	0,1	0,3
<i>Fragaria vesca</i>	E.m.	0,8		0,0	0,0	1,7	0,0	0,0	0,2	E.m.	0,6	
<i>Frangula alnus</i>	E.m.	0,8		6,3	9,9	9,9	0,4	0,6	0,6	E.m.	0,9	
<i>Fraxinus excelsior (A)</i>	0,2	0,4	0,6	0,0	0,0	2,3	0,0	0,0	0,2	0,0	0,0	0,5
<i>Fraxinus excelsior (r)</i>	0,2	0,4	0,7	0,0	0,0	2,9	0,0	0,0	0,2	0,0	0,1	0,4
<i>Galeopsis tetrahit</i>	0,2	0,5	0,7	E.m.	7,3		E.m.	0,0		0,0	0,2	0,6
<i>Galium aparine</i>	E.m.	0,6		0,0	0,0	1,1	0,0	0,0	0,1	0,5	0,7	0,9
<i>Galium odoratum</i>	0,4	0,6	0,9	E.m.	0,0		0,0	0,0	0,2	0,4	0,9	0,9
<i>Galium rotundifolium</i>	0,4	0,7	0,8	E.m.	0,0		E.m.	0,0		E.m.	0,5	
<i>Galium saxatile</i>	E.m.	0,0		E.m.	9,5		0,3	0,6	0,6	0,0	0,0	0,5
<i>Geranium robertianum</i>	0,3	0,6	0,8	0,0	0,0	3,7	0,0	0,0	0,2	E.m.	0,9	
<i>Geum urbanum</i>	E.m.	0,9		0,0	0,0	1,1	0,0	0,0	0,1	0,0	0,0	0,4
<i>Glechoma hederacea</i>	E.m.	0,9		0,0	0,0	2,7	0,0	0,0	0,1	0,0	0,1	0,4
<i>Gymnocarpium driopteris</i>	0,0	0,0	0,4	E.m.	0,0		0,2	0,4	0,5	0,0	0,0	0,2
<i>Hedera helix</i>	E.m.	0,7		0,0	0,0	4,8	E.m.	0,0		E.m.	0,9	
<i>Heracleum sphondilium</i>	0,2	0,5	0,6	E.m.	0,0		0,0	0,0	0,1	E.m.	0,5	
<i>Hieracium murorum</i>	0,1	0,2	0,4	3,1	4,9	6,9	0,2	0,3	0,5	E.m.	0,0	
<i>Holcus mollis</i>	0,0	0,1	0,3	2,8	4,9	6,8	E.m.	0,0		0,0	0,0	0,3
<i>Hylocomium splendens</i>	E.m.	0,8		7,1	9,9	9,9	0,1	0,3	0,4	E.m.	0,0	
<i>Hypnum cupressiforme</i>	E.m.	0,9		5,2	9,2	9,9	0,1	0,3	0,4	0,0	0,0	0,5
<i>Ilex aquifolium</i>	E.m.	0,0		E.m.	6,0		E.m.	0,6		E.m.	0,9	
<i>Impatiens noli-tangere</i>	0,3	0,6	0,8	0,0	0,0	4,5	0,0	0,0	0,2	E.m.	0,5	
<i>Juncus effusus</i>	0,1	0,2	0,3	4,5	5,6	6,8	0,1	0,2	0,3	E.m.	0,8	
<i>Lamiastrum galeobdolon</i>	0,2	0,5	0,7	0,0	0,0	4,3	0,0	0,0	0,2	0,1	0,3	0,7
<i>Leucobryum glaucum</i>	E.m.	0,0		E.m.	9,9		E.m.	0,6		0,0	0,0	0,5
<i>Lonicera nigra</i>	0,1	0,3	0,5	2,8	4,4	5,9	0,1	0,2	0,3	E.m.	0,1	
<i>Lonicera periclymenum</i>	E.m.	0,3		E.m.	4,8		0,0	0,0	0,3	E.m.	0,4	
<i>Lunaria rediviva</i>	E.m.	0,9		0,0	0,0	3,1	0,0	0,0	0,1	0,0	0,2	0,4
<i>Luzula luzuloides</i>	0,0	0,0	0,6	4,1	9,9	9,9	0,3	0,5	0,6	0,0	0,0	0,6
<i>Luzula pilosa</i>	E.m.	0,2		E.m.	7,3		0,0	0,0	0,3	E.m.	0,9	
<i>Luzula sylvatica</i>	0,0	0,0	0,5	0,0	2,0	5,7	0,2	0,6	0,6	0,0	0,0	0,6
<i>Lysimachia nemorum</i>	0,1	0,3	0,5	3,2	4,9	6,7	E.m.	0,6		0,0	0,2	0,5
<i>Maianthemum bifolium</i>	E.m.	0,0		E.m.	4,7		E.m.	0,6		E.m.	0,9	
<i>Melampyrum pratense</i>	E.m.	0,7		E.m.	9,9		0,3	0,6	0,6	E.m.	0,0	
<i>Melica uniflora</i>	0,4	0,6	0,9	E.m.	0,0		0,0	0,0	0,2	E.m.	0,6	
<i>Mercurialis perennis</i>	E.m.	0,8		0,0	0,0	2,5	0,0	0,0	0,2	0,4	0,9	0,9
<i>Milium effusum</i>	0,2	0,5	0,7	E.m.	0,0		E.m.	0,0		E.m.	0,4	
<i>Mnium hornum</i>	E.m.	0,2		1,2	3,3	4,9	0,0	0,2	0,3	0,0	0,0	0,3
<i>Moehringia trinervia</i>	E.m.	0,5		0,0	0,0	2,3	0,0	0,0	0,1	E.m.	0,9	
<i>Molinia caerulea</i>	0,0	0,0	0,3	0,9	5,2	6,4	0,1	0,4	0,5	0,0	0,0	0,4
<i>Mycelis muralis</i>	0,5	0,6	0,9	0,0	1,2	3,7	0,0	0,0	0,2	E.m.	0,2	
<i>Oxalis acetosella</i>	0,0	0,0	0,5	E.m.	2,0		E.m.	0,0		0,0	0,4	0,6
<i>Paris quadrifolia</i>	0,1	0,3	0,6	E.m.	0,0		E.m.	0,0		0,0	0,2	0,6
<i>Picea abies (A)</i>	0,0	0,0	0,5	E.m.	6,9		0,3	0,6	0,6	0,0	0,0	0,6
<i>Picea abies (r)</i>	0,0	0,0	0,3	2,1	5,6	8,3	0,3	0,6	0,6	0,0	0,0	0,3
<i>Pinus sylvestris (A)</i>	E.m.	0,0		E.m.	9,9		0,1	0,3	0,5	E.m.	0,0	
<i>Pinus sylvestris (r)</i>	0,0	0,0	0,2	E.m.	0,5		0,2	0,4	0,5	0,0	0,0	0,3
<i>Plagiochila asplenoides</i>	0,0	0,0	0,3	E.m.	0,0		0,0	0,0	0,2	0,1	0,4	0,5

Variable Espèce	H (M.eq.)			S (M.eq.)			CEC (M.eq.)			S/T (%)		
	Min.	Opt.	Max.	Min.	Opt.	Max.	Min.	Opt.	Max.	Min.	Opt.	Max.
<i>Eurynchium gp stock. pr.</i>	0,0	0,0	0,9	13,0	16,0	17,9	8,9	16,7	17,8	<i>E.m.</i>	0,99	
<i>Eurynchium striatum</i>	0,0	0,0	1,2	11,1	16,0	17,9	8,7	17,8	17,8	0,69	0,99	0,99
<i>Fagus sylvatica (A)</i>	0,0	0,7	2,2	<i>E.m.</i>	0,1		1,4	8,9	11,9	<i>E.m.</i>	0,09	
<i>Fagus sylvatica (r)</i>	0,0	1,1	2,1	<i>E.m.</i>	0,1		1,4	1,4	10,8	0,02	0,02	0,62
<i>Festuca altissima</i>	0,0	0,0	2,1	<i>E.m.</i>	17,9		<i>E.m.</i>	1,4		0,41	0,67	0,96
<i>Filipendula ulmaria</i>	0,0	0,0	0,8	12,4	17,9	17,9	9,7	15,7	17,8	0,81	0,99	0,99
<i>Fissidens taxifolius</i>	0,0	0,0	0,8	11,7	15,8	17,7	8,9	15,7	17,8	0,77	0,99	0,99
<i>Fragaria vesca</i>	0,0	0,0	0,8	12,8	15,6	17,7	11,1	17,5	17,8	0,74	0,99	0,99
<i>Frangula alnus</i>	1,5	2,5	3,7	<i>E.m.</i>	0,9		8,7	17,8	17,8	0,02	0,02	0,24
<i>Fraxinus excelsior (A)</i>	0,0	0,0	1,0	<i>E.m.</i>	15,8		6,5	10,3	16,2	0,71	0,99	0,99
<i>Fraxinus excelsior (r)</i>	0,0	0,0	1,1	8,1	14,3	16,6	4,6	9,2	14,3	0,67	0,99	0,99
<i>Galeopsis tetrahit</i>	0,0	0,4	2,1	<i>E.m.</i>	15,6		8,1	12,4	17,8	0,44	0,99	0,99
<i>Galium aparine</i>	0,0	0,0	0,7	12,8	14,9	17,5	14,3	17,8	17,8	0,88	0,99	0,99
<i>Galium odoratum</i>	0,0	0,0	1,5	9,4	15,3	17,9	8,7	15,1	17,8	0,62	0,99	0,99
<i>Galium rotundifolium</i>	0,0	0,0	1,2	4,7	7,5	10,5	1,4	1,7	10,3	0,59	0,88	0,99
<i>Galium saxatile</i>	1,7	2,6	3,7	<i>E.m.</i>	0,1		<i>E.m.</i>	1,4		0,02	0,02	0,40
<i>Geranium robertianum</i>	0,0	0,0	1,2	9,6	13,9	17,5	8,7	15,7	17,8	0,67	0,99	0,99
<i>Geum urbanum</i>	0,0	0,0	0,7	<i>E.m.</i>	17,9		10,6	17,8	17,8	0,87	0,99	0,99
<i>Glechoma hederacea</i>	0,0	0,0	0,9	12,0	17,9	17,9	9,5	17,3	17,8	0,75	0,99	0,99
<i>Gymnocarpium driopteris</i>	0,0	0,2	1,4	8,3	12,0	14,5	<i>E.m.</i>	1,4		<i>E.m.</i>	0,99	
<i>Hedera helix</i>	0,0	0,0	1,4	<i>E.m.</i>	10,7		1,4	6,5	11,1	0,54	0,99	0,99
<i>Heracleum sphondilium</i>	0,0	0,0	0,8	<i>E.m.</i>	17,9		9,5	16,5	17,8	0,75	0,99	0,99
<i>Hieracium murorum</i>	0,3	1,4	2,2	<i>E.m.</i>	8,6		1,4	5,4	10,3	<i>E.m.</i>	0,08	
<i>Holcus mollis</i>	0,1	0,8	1,5	0,1	0,1	2,6	1,4	3,3	7,3	0,02	0,02	0,27
<i>Hylocomium splendens</i>	2,2	3,0	3,6	<i>E.m.</i>	0,1		10,6	15,7	17,8	0,02	0,02	0,19
<i>Hypnum cupressiforme</i>	1,5	2,7	3,5	0,1	0,1	6,9	7,6	12,7	17,0	<i>E.m.</i>	0,02	
<i>Ilex aquifolium</i>	0,0	0,0	2,2	<i>E.m.</i>	17,9		1,4	1,4	10,6	<i>E.m.</i>	0,69	
<i>Impatiens noli-tangere</i>	0,0	0,0	1,8	9,8	15,1	17,9	8,9	15,9	17,8	0,59	0,99	0,99
<i>Juncus effusus</i>	0,0	0,6	1,2	0,1	0,1	2,6	4,4	8,1	11,9	0,09	0,22	0,34
<i>Lamium galeobdolon</i>	0,0	0,0	1,4	8,6	17,9	17,9	5,4	10,6	15,4	0,57	0,67	0,99
<i>Leucobryum glaucum</i>	2,0	3,7	3,7	0,1	0,1	5,4	<i>E.m.</i>	1,4		0,02	0,02	0,34
<i>Lonicera nigra</i>	0,0	0,9	1,6	1,6	5,0	7,9	3,8	7,9	12,4	0,31	0,58	0,74
<i>Lonicera periclymenum</i>	0,0	0,0	1,5	<i>E.m.</i>	8,8		1,4	1,4	9,2	<i>E.m.</i>	0,99	
<i>Lunaria rediviva</i>	0,0	0,0	1,0	<i>E.m.</i>	17,9		9,2	17,8	17,8	0,72	0,99	0,99
<i>Luzula luzuloides</i>	1,2	2,2	3,5	0,1	0,1	6,4	<i>E.m.</i>	1,7		0,02	0,03	0,45
<i>Luzula pilosa</i>	0,0	0,5	1,7	<i>E.m.</i>	16,8		1,4	1,4	9,7	<i>E.m.</i>	0,99	
<i>Luzula sylvatica</i>	0,7	1,8	3,1	0,1	0,1	6,7	1,4	1,4	9,5	<i>E.m.</i>	0,50	
<i>Lysimachia nemorum</i>	0,0	0,0	1,3	<i>E.m.</i>	17,9		3,8	8,4	12,7	<i>E.m.</i>	0,52	
<i>Maianthemum bifolium</i>	0,9	2,2	3,2	<i>E.m.</i>	0,1		1,4	1,7	8,9	<i>E.m.</i>	0,02	
<i>Melampyrum pratense</i>	1,7	3,7	3,7	0,1	0,1	6,7	<i>E.m.</i>	17,8		0,02	0,02	0,36
<i>Melica uniflora</i>	0,0	0,0	1,4	<i>E.m.</i>	17,9		1,4	1,4	11,4	0,61	0,79	0,99
<i>Mercurialis perennis</i>	0,0	0,0	1,2	<i>E.m.</i>	17,9		6,0	10,8	15,7	0,67	0,78	0,98
<i>Milium effusum</i>	0,0	0,0	1,7	<i>E.m.</i>	17,9		6,0	10,8	15,9	0,53	0,99	0,99
<i>Mnium hornum</i>	0,7	1,6	2,3	0,1	1,8	3,9	1,4	1,4	7,3	0,24	0,41	0,53
<i>Moehringia trinervia</i>	0,0	0,0	1,1	4,1	7,1	11,5	1,4	1,4	8,7	0,50	0,75	0,91
<i>Molinia caerulea</i>	1,8	2,7	3,7	0,1	0,1	3,3	1,4	1,4	9,2	0,02	0,02	0,23
<i>Mycelis muralis</i>	0,0	0,0	1,7	5,0	7,3	10,0	<i>E.m.</i>	1,4		0,54	0,68	0,86
<i>Oxalis acetosella</i>	0,0	1,1	2,4	<i>E.m.</i>	12,2		1,4	1,4	11,9	<i>E.m.</i>	0,61	
<i>Paris quadrifolia</i>	0,0	0,0	1,4	10,9	17,9	17,9	9,5	15,7	17,8	0,61	0,99	0,99
<i>Picea abies (A)</i>	1,5	3,7	3,7	0,1	0,1	9,0	1,4	1,4	11,9	<i>E.m.</i>	0,02	
<i>Picea abies (r)</i>	1,1	2,2	3,2	<i>E.m.</i>	0,1		1,4	1,4	9,7	0,02	0,02	0,48
<i>Pinus sylvestris (A)</i>	1,7	2,7	3,7	<i>E.m.</i>	16,0		<i>E.m.</i>	1,4		0,02	0,02	0,49
<i>Pinus sylvestris (r)</i>	1,9	3,7	3,7	0,1	0,1	2,8	<i>E.m.</i>	1,4		<i>E.m.</i>	0,02	
<i>Plagiochila asplenoides</i>	0,2	0,9	1,6	0,1	0,1	2,8	1,4	1,4	7,9	<i>E.m.</i>	0,02	

Variable	C (g.kg)			N(g.kg)			C/N (%)		
	Min.	Opt.	Max.	Min.	Opt.	Max.	Min.	Opt.	Max.
<i>Eurynchium gp stock. prael.</i>	21	41	65	1,6	2,8	5,1	8,4	10,8	12,9
<i>Eurynchium striatum</i>	27	51	79	2,5	3,7	6,3	8,4	8,4	12,9
<i>Fagus sylvatica (A)</i>	E.m.	1		E.m.	0,0		15,1	21,0	26,4
<i>Fagus sylvatica (r)</i>	E.m.	1		E.m.	0,0		12,7	19,1	24,2
<i>Festuca altissima</i>	9	45	75	0,5	2,5	5,3	8,4	8,4	19,1
<i>Filipendula ulmaria</i>	49	69	89	4,5	5,4	7,3	8,4	8,4	13,5
<i>Fissidens taxifolius</i>	15	37	57	1,0	2,5	4,5	8,4	9,4	13,2
<i>Fragaria vesca</i>	39	63	87	4,2	6,0	7,5	E.m.	8,4	
<i>Frangula alnus</i>	67	105	105	E.m.	4,2		21,5	25,0	26,4
<i>Fraxinus excelsior (A)</i>	39	63	91	4,4	6,4	7,5	8,4	8,4	12,9
<i>Fraxinus excelsior (r)</i>	29	57	83	3,2	5,5	7,1	8,4	8,4	13,5
<i>Galeopsis tetrahit</i>	31	61	93	3,3	6,5	7,5	8,4	8,4	15,1
<i>Galium aparine</i>	1	25	41	0,3	1,7	2,5	13,5	16,4	22,4
<i>Galium odoratum</i>	19	55	79	2,0	3,4	6,6	8,4	8,4	16,4
<i>Galium rotundifolium</i>	23	65	81	1,4	2,7	4,4	E.m.	14,0	
<i>Galium saxatile</i>	E.m.	1		0,0	0,0	2,8	17,8	26,4	26,4
<i>Geranium robertianum</i>	13	47	69	2,0	5,4	6,8	8,4	8,4	14,0
<i>Geum urbanum</i>	41	67	89	5,0	6,9	7,5	8,4	8,4	12,1
<i>Glechoma hederacea</i>	17	67	79	E.m.	5,9		8,4	8,4	17,2
<i>Gymnocarpium driopteris</i>	55	79	103	5,5	6,6	7,5	E.m.	8,4	
<i>Hedera helix</i>	19	49	79	1,7	2,5	6,2	8,4	8,4	18,3
<i>Heracleum sphondilium</i>	39	69	93	E.m.	7,5		E.m.	8,4	
<i>Hieracium murorum</i>	37	63	99	1,4	2,8	4,8	E.m.	24,0	
<i>Holcus mollis</i>	E.m.	53		1,2	3,0	4,4	E.m.	20,2	
<i>Hylocomium splendens</i>	75	105	105	E.m.	7,5		22,9	26,4	26,4
<i>Hypnum cupressiforme</i>	71	105	105	4,3	5,3	7,4	17,5	26,1	26,4
<i>Ilex aquifolium</i>	1	1	57	E.m.	0,0		15,9	20,7	26,4
<i>Impatiens noli-tangere</i>	37	67	95	3,6	5,6	7,5	8,4	8,4	15,1
<i>Juncus effusus</i>	13	35	51	0,7	1,9	2,8	17,0	20,7	24,2
<i>Lamiastrum galeobdolon</i>	31	59	91	3,6	7,2	7,5	8,4	8,4	14,5
<i>Leucobryum glaucum</i>	E.m.	1		E.m.	0,0		20,5	26,4	26,4
<i>Lonicera nigra</i>	9	41	65	1,4	2,8	5,0	10,2	14,5	18,9
<i>Lonicera periclymenum</i>	E.m.	45		1,0	2,5	5,3	12,4	15,1	22,9
<i>Lunaria rediviva</i>	33	57	89	3,0	5,3	6,9	8,4	8,4	14,5
<i>Luzula luzuloides</i>	E.m.	1		E.m.	0,0		16,7	21,3	26,4
<i>Luzula pilosa</i>	E.m.	37		1,2	2,6	5,1	E.m.	8,4	
<i>Luzula sylvatica</i>	1	1	51	0,0	0,0	3,4	16,4	20,2	26,4
<i>Lysimachia nemorum</i>	E.m.	59		E.m.	6,5		8,4	8,4	16,4
<i>Maianthemum bifolium</i>	1	27	43	0,0	1,4	2,5	17,2	22,4	25,3
<i>Melampyrum pratense</i>	E.m.	81		E.m.	7,5		19,9	24,8	26,4
<i>Melica uniflora</i>	1	35	57	0,1	2,1	4,1	E.m.	8,4	
<i>Mercurialis perennis</i>	25	57	79	3,3	5,9	7,4	8,4	8,4	14,5
<i>Milium effusum</i>	23	59	87	E.m.	5,9		8,4	8,9	17,8
<i>Mnium hornum</i>	15	39	65	1,4	2,5	4,1	E.m.	8,4	
<i>Moehringia trinervia</i>	9	29	65	E.m.	5,7		8,4	8,4	14,0
<i>Molinia caerulea</i>	E.m.	105		E.m.	0,0		19,9	26,4	26,4
<i>Mycelis muralis</i>	27	57	83	4,1	6,1	7,5	E.m.	8,4	
<i>Oxalis acetosella</i>	1	15	67	E.m.	1,1		8,4	8,6	19,4
<i>Paris quadrifolia</i>	61	105	105	4,6	7,5	7,5	8,4	8,9	15,6
<i>Picea abies (A)</i>	E.m.	1		E.m.	0,0		12,7	19,1	23,7
<i>Picea abies (r)</i>	E.m.	1		E.m.	0,0		16,2	26,4	26,4
<i>Pinus sylvestris (A)</i>	E.m.	103		E.m.	4,4		17,8	26,4	26,4
<i>Pinus sylvestris (r)</i>	E.m.	105		E.m.	0,0		22,6	26,4	26,4
<i>Plagiochila asplenoides</i>	7	29	61	1,0	2,1	4,6	E.m.	25,0	

Variable Espèce	pH eau			pH KCl			Ca (M.eq.)			Mg (M.eq.)		
	Min.	Opt.	Max.	Min.	Opt.	Max.	Min.	Opt.	Max.	Min.	Opt.	Max.
<i>Plagiomnium affine</i>	4,6	5,8	5,8	4,0	5,2	5,2	4,3	9,2	9,2	0,8	1,4	2,0
<i>Plagiomnium undulatum</i>	4,7	5,8	5,8	4,3	5,2	5,2	5,0	9,2	9,2	1,2	2,0	2,0
<i>Plagiothecium undulatum</i>	E.m.	5,6		E.m.	5,2		E.m.	8,9		E.m.	2,0	
<i>Pleurozium schreberii</i>	3,1	3,6	4,2	2,3	2,8	3,4	0,0	0,0	4,1	E.m.	0,0	
<i>Poa chaixii</i>	E.m.	5,8		3,8	5,1	5,2	E.m.	4,1		1,0	2,0	2,0
<i>Poa nemoralis</i>	4,7	5,2	5,8	4,1	4,7	5,2	3,5	6,2	8,5	1,2	2,0	2,0
<i>Polygonatum multiflorum</i>	4,5	5,8	5,8	4,0	5,2	5,2	4,4	9,2	9,2	0,9	1,8	2,0
<i>Polygonatum verticillatum</i>	E.m.	5,8		3,7	4,9	5,2	E.m.	9,2		E.m.	0,9	
<i>Polypodium vulgare</i>	3,3	3,8	4,2	2,8	3,3	3,9	0,0	0,0	2,5	0,0	0,2	1,1
<i>Polytrichum formosum</i>	3,1	3,1	4,3	2,3	2,3	3,5	0,0	0,0	4,3	0,0	0,0	1,0
<i>Prenanthes purpurea</i>	3,4	3,9	5,0	2,8	3,5	4,4	0,0	3,5	5,9	0,1	0,8	1,3
<i>Primula elatior</i>	5,3	5,8	5,8	4,7	5,2	5,2	7,3	9,2	9,2	1,4	1,8	2,0
<i>Prunus avium (A)</i>	5,0	5,8	5,8	4,5	5,2	5,2	6,2	9,2	9,2	1,3	1,9	2,0
<i>Prunus avium (r)</i>	5,0	5,8	5,8	4,2	5,2	5,2	5,1	9,2	9,2	E.m.	2,0	
<i>Prunus padus</i>	5,1	5,5	5,8	4,6	5,2	5,2	6,4	9,2	9,2	1,2	1,7	2,0
<i>Pteridium aquilinum</i>	3,1	3,4	4,4	2,3	2,3	3,8	0,0	0,0	3,9	0,0	0,0	0,9
<i>Pulmonaria obscura</i>	5,2	5,8	5,8	4,6	5,2	5,2	E.m.	9,2		1,4	2,0	2,0
<i>Quercus petraea (A)</i>	4,3	4,9	5,8	3,6	4,5	5,2	E.m.	6,4		0,0	0,5	1,2
<i>Quercus petraea (r)</i>	3,3	4,4	4,8	2,5	3,5	4,1	E.m.	0,0		0,0	0,0	1,0
<i>Quercus robur (A)</i>	E.m.	5,5		4,0	5,0	5,2	E.m.	5,5		0,9	1,7	2,0
<i>Rhytidadelphus loreus</i>	3,1	3,1	3,9	2,3	2,3	3,2	0,0	0,0	3,9	0,0	0,0	1,0
<i>Rosa arvensis</i>	5,0	5,8	5,8	4,4	5,2	5,2	6,2	9,2	9,2	1,2	2,0	2,0
<i>Rubus caesius</i>	E.m.	5,8		3,4	4,1	4,8	E.m.	9,2		E.m.	1,9	
<i>Rubus idaeus</i>	3,1	3,5	4,7	2,3	2,4	4,0	E.m.	8,9		E.m.	2,0	
<i>Rubus sp</i>	E.m.	5,0		E.m.	4,5		E.m.	2,8		0,0	0,0	1,2
<i>Rumex arifolius</i>	4,2	4,7	5,7	3,5	4,4	4,9	1,8	4,3	7,1	E.m.	2,0	
<i>Salix caprea (A)</i>	E.m.	4,8		E.m.	2,3		E.m.	9,0		E.m.	1,5	
<i>Sambucus nigra</i>	E.m.	4,5		E.m.	3,8		E.m.	8,5		E.m.	0,2	
<i>Sambucus racemosa</i>	E.m.	5,2		2,9	3,7	4,5	E.m.	9,2		0,3	1,2	1,5
<i>Sanicula europaea</i>	5,1	5,4	5,8	4,6	5,2	5,2	6,4	9,2	9,2	1,3	2,0	2,0
<i>Scrophularia nodosa</i>	5,0	5,8	5,8	4,5	5,1	5,2	E.m.	9,2		1,0	2,0	2,0
<i>Senecio fuchii</i>	4,2	5,1	5,8	3,4	4,2	5,1	4,1	5,9	9,2	0,8	1,6	2,0
<i>Silene dioica</i>	4,6	5,8	5,8	3,9	5,1	5,2	4,8	8,9	9,2	1,0	2,0	2,0
<i>Solidago virgaurea</i>	3,6	4,4	5,2	3,5	4,6	5,2	2,0	5,9	7,6	0,5	1,3	1,7
<i>Sorbus aria (A)</i>	E.m.	5,8		E.m.	4,6		E.m.	9,2		E.m.	2,0	
<i>Sorbus aria (r)</i>	3,1	3,4	4,3	2,3	2,3	3,6	0,0	0,0	3,5	0,0	0,0	0,9
<i>Sorbus aucuparia (A)</i>	E.m.	4,4		E.m.	2,9		0,0	1,6	3,7	0,0	0,5	0,9
<i>Sorbus aucuparia (r)</i>	3,1	3,5	4,4	2,3	2,3	3,8	0,0	0,0	4,6	0,0	0,0	1,0
<i>Sorbus torminalis</i>	3,1	3,1	4,0	2,5	3,0	4,0	1,8	4,1	5,7	0,1	0,7	1,1
<i>Sphagnum sp</i>	3,1	3,1	3,6	2,3	2,3	3,0	1,6	4,3	6,6	0,8	2,0	2,0
<i>Stachys sylvatica</i>	4,9	5,5	5,8	4,3	4,8	5,2	5,1	9,2	9,2	1,2	2,0	2,0
<i>Stellaria holostea</i>	3,9	4,4	5,0	3,2	3,9	4,4	0,5	2,7	5,5	0,4	1,1	1,6
<i>Stellaria nemorum</i>	4,3	5,8	5,8	3,6	4,1	5,2	4,6	8,2	9,2	0,9	2,0	2,0
<i>Teucrium scorodonia</i>	3,9	4,6	5,1	3,2	4,0	4,6	0,0	2,1	5,7	0,1	0,9	1,2
<i>Thuidium tamariscinum</i>	4,6	5,4	5,8	4,0	5,1	5,2	5,1	9,2	9,2	E.m.	2,0	
<i>Ulmus glabra (A)</i>	5,3	5,8	5,8	4,7	5,2	5,2	7,1	9,2	9,2	1,4	2,0	2,0
<i>Urtica dioica</i>	5,0	5,8	5,8	4,5	5,2	5,2	5,9	9,2	9,2	1,2	2,0	2,0
<i>Vaccinium myrtillus</i>	3,1	3,1	4,1	2,3	2,3	3,4	0,0	0,0	4,1	0,0	0,0	1,1
<i>Vaccinium vitis-idae</i>	3,1	3,6	4,0	2,6	3,2	3,8	0,0	0,0	3,9	0,0	0,0	0,8
<i>Veronica officinalis</i>	4,1	4,9	5,5	3,3	4,1	4,5	0,9	2,8	4,1	0,2	0,8	1,2
<i>Viburnum opulus</i>	5,2	5,8	5,8	4,6	5,2	5,2	5,9	9,2	9,2	1,3	1,7	2,0
<i>Vicia sepium</i>	4,7	5,8	5,8	4,4	5,2	5,2	E.m.	9,2		1,0	1,7	2,0
<i>Vinca minor</i>	4,4	5,1	5,6	3,8	4,5	5,0	3,0	5,7	7,6	0,9	1,6	2,0
<i>Viola sylvestris</i>	4,8	5,8	5,8	4,2	5,2	5,2	5,3	9,2	9,2	1,2	2,0	2,0

Variable	K (M.eq.)			Al (M.eq.)			Fe (M.eq.)			Mn (M.eq.)		
	Min.	Opt.	Max.	Min.	Opt.	Max.	Min.	Opt.	Max.	Min.	Opt.	Max.
<i>Espèce</i>												
<i>Plagiomnium affine</i>	0,0	0,2	0,4	0,0	0,0	4,3	0,0	0,0	0,2	E.m.	0,2	
<i>Plagiomnium undulatum</i>	0,1	0,3	0,5	0,0	0,0	3,2	0,0	0,0	0,2	0,0	0,1	0,3
<i>Plagiothecium undulatum</i>	0,0	0,1	0,3	0,0	0,0	4,3	E.m.	0,6		0,0	0,0	0,3
<i>Pleurozium schreberii</i>	E.m.	0,7		2,7	5,1	7,5	E.m.	0,3		E.m.	0,0	
<i>Poa chaixii</i>	E.m.	0,9		E.m.	0,0		0,0	0,1	0,2	E.m.	0,8	
<i>Poa nemoralis</i>	0,1	0,4	0,5	0,0	0,0	2,0	0,0	0,0	0,2	0,4	0,6	0,9
<i>Polygonatum multiflorum</i>	0,1	0,3	0,6	E.m.	0,7		E.m.	0,0		E.m.	0,9	
<i>Polygonatum verticillatum</i>	0,2	0,3	0,6	E.m.	4,4		0,0	0,0	0,2	0,0	0,1	0,5
<i>Polypodium vulgare</i>	0,1	0,3	0,5	2,0	4,3	5,5	0,0	0,1	0,2	0,0	0,0	0,3
<i>Polytrichum formosum</i>	E.m.	0,0		4,0	5,5	9,9	0,3	0,5	0,6	E.m.	0,0	
<i>Prenanthes purpurea</i>	0,1	0,5	0,7	4,1	7,9	9,9	E.m.	0,5		E.m.	0,5	
<i>Primula elatior</i>	0,2	0,4	0,5	0,0	0,0	1,5	0,0	0,0	0,1	0,0	0,0	0,2
<i>Prunus avium (A)</i>	0,5	0,9	0,9	0,0	0,0	2,8	0,0	0,0	0,2	0,0	0,0	0,4
<i>Prunus avium (r)</i>	0,5	0,9	0,9	0,0	0,0	2,3	0,0	0,0	0,1	E.m.	0,7	
<i>Prunus padus</i>	0,1	0,2	0,4	0,0	0,0	2,0	0,0	0,0	0,1	0,0	0,0	0,2
<i>Pteridium aquilinum</i>	0,0	0,0	0,5	E.m.	8,1		0,0	0,3	0,4	0,0	0,0	0,5
<i>Pulmonaria obscura</i>	E.m.	0,3		0,0	0,0	1,3	0,0	0,0	0,1	E.m.	0,9	
<i>Quercus petraea (A)</i>	0,4	0,9	0,9	E.m.	5,5		E.m.	0,0		0,4	0,6	0,9
<i>Quercus petraea (r)</i>	E.m.	0,9		2,9	6,1	8,3	E.m.	0,6		0,0	0,0	0,5
<i>Quercus robur (A)</i>	0,2	0,5	0,7	E.m.	5,6		E.m.	0,0		0,0	0,1	0,3
<i>Rhytidadelphus loreus</i>	E.m.	0,0		4,0	9,9	9,9	0,3	0,6	0,6	E.m.	0,0	
<i>Rosa arvensis</i>	0,5	0,9	0,9	0,0	0,0	1,3	0,0	0,0	0,1	0,0	0,3	0,4
<i>Rubus caesius</i>	0,5	0,7	0,9	0,0	3,6	6,1	0,0	0,0	0,2	0,6	0,9	0,9
<i>Rubus idaeus</i>	0,0	0,0	0,5	E.m.	7,7		0,2	0,5	0,6	0,0	0,0	0,6
<i>Rubus sp</i>	E.m.	0,0		E.m.	2,0		E.m.	0,5		0,2	0,5	0,8
<i>Rumex arifolius</i>	E.m.	0,5		2,8	4,5	6,4	0,0	0,0	0,2	0,0	0,2	0,3
<i>Salix caprea (A)</i>	E.m.	0,3		E.m.	0,0		0,3	0,6	0,6	0,0	0,0	0,4
<i>Sambucus nigra</i>	E.m.	0,9		E.m.	6,7		E.m.	0,6		0,0	0,0	0,5
<i>Sambucus racemosa</i>	0,3	0,6	0,8	E.m.	9,9		0,3	0,5	0,6	0,4	0,9	0,9
<i>Sanicula europaea</i>	E.m.	0,9		0,0	0,0	2,3	0,0	0,0	0,1	E.m.	0,9	
<i>Scrophularia nodosa</i>	0,3	0,5	0,7	0,0	0,0	1,7	0,0	0,0	0,1	0,2	0,4	0,6
<i>Senecio fuchii</i>	0,1	0,5	0,6	0,0	3,9	6,0	E.m.	0,6		0,2	0,4	0,7
<i>Silene dioica</i>	0,1	0,4	0,6	0,0	0,0	4,9	0,0	0,0	0,2	E.m.	0,8	
<i>Solidago virgaurea</i>	0,2	0,6	0,8	E.m.	9,2		E.m.	0,0		E.m.	0,2	
<i>Sorbus aria (A)</i>	E.m.	0,9		E.m.	9,9		0,4	0,5	0,6	0,0	0,4	0,5
<i>Sorbus aria (r)</i>	0,0	0,0	0,3	1,9	6,3	7,6	0,3	0,6	0,6	0,0	0,0	0,5
<i>Sorbus aucuparia (A)</i>	E.m.	0,6		2,4	4,5	6,7	0,3	0,5	0,6	0,0	0,0	0,3
<i>Sorbus aucuparia (r)</i>	0,0	0,0	0,4	2,7	5,9	8,5	0,3	0,6	0,6	0,0	0,0	0,4
<i>Sorbus torminalis</i>	0,5	0,9	0,9	E.m.	9,9		0,3	0,5	0,6	0,5	0,7	0,9
<i>Sphagnum sp</i>	0,4	0,9	0,9	2,0	3,6	6,8	E.m.	0,4		E.m.	0,7	
<i>Stachys sylvatica</i>	E.m.	0,8		0,0	0,0	2,5	0,0	0,0	0,2	E.m.	0,6	
<i>Stellaria holostea</i>	0,3	0,6	0,7	E.m.	2,7		0,0	0,0	0,2	0,5	0,7	0,9
<i>Stellaria nemorum</i>	0,2	0,5	0,7	E.m.	4,8		0,0	0,0	0,3	0,1	0,4	0,7
<i>Teucrium scorodonia</i>	0,1	0,3	0,5	2,0	4,3	5,9	0,0	0,0	0,2	E.m.	0,5	
<i>Thuidium tamariscinum</i>	E.m.	0,9		0,0	0,0	4,1	0,0	0,0	0,2	E.m.	0,9	
<i>Ulmus glabra (A)</i>	0,2	0,3	0,4	0,0	0,0	1,6	0,0	0,0	0,1	0,0	0,2	0,3
<i>Urtica dioica</i>	E.m.	0,9		0,0	0,0	2,4	0,0	0,0	0,1	0,0	0,2	0,5
<i>Vaccinium myrtillus</i>	E.m.	0,0		4,4	9,9	9,9	0,3	0,4	0,6	0,0	0,0	0,5
<i>Vaccinium vitis-idaea</i>	0,0	0,0	0,3	8,0	8,8	9,7	0,0	0,1	0,2	0,0	0,0	0,2
<i>Veronica officinalis</i>	0,0	0,1	0,4	E.m.	0,0		0,0	0,0	0,2	0,3	0,6	0,8
<i>Viburnum opulus</i>	0,3	0,6	0,7	0,0	0,0	2,1	0,0	0,0	0,2	0,0	0,1	0,3
<i>Vicia sepium</i>	0,3	0,5	0,6	0,0	0,0	1,1	0,0	0,0	0,2	0,2	0,6	0,8
<i>Vinca minor</i>	E.m.	0,9		E.m.	0,0		0,0	0,1	0,2	0,2	0,5	0,7
<i>Viola sylvestris</i>	0,4	0,6	0,9	E.m.	0,0		0,0	0,0	0,2	E.m.	0,3	

Variable	H (M.eq.)			S (M.eq.)			CEC (M.eq.)			S/T (%)		
	Min.	Opt.	Max.	Min.	Opt.	Max.	Min.	Opt.	Max.	Min.	Opt.	Max.
<i>Plagiomnium affine</i>	0,0	0,0	1,9	8,1	14,1	17,7	E.m.	1,4		E.m.	0,63	
<i>Plagiomnium undulatum</i>	0,0	0,0	1,4	11,1	17,9	17,9	1,7	6,5	12,2	0,67	0,99	0,99
<i>Plagiothecium undulatum</i>	E.m.	3,0		E.m.	17,9		1,4	5,7	10,6	E.m.	0,99	
<i>Pleurozium schreberii</i>	1,7	3,7	3,7	0,1	0,1	5,8	5,4	7,6	16,2	0,02	0,02	0,31
<i>Poa chaixii</i>	0,0	0,0	1,9	E.m.	16,0		6,5	9,7	15,9	E.m.	0,99	
<i>Poa nemoralis</i>	0,0	0,0	1,0	E.m.	16,0		1,4	6,5	11,4	0,78	0,99	0,99
<i>Polygonatum multiflorum</i>	0,0	0,0	1,2	E.m.	11,3		1,4	1,4	11,1	0,54	0,81	0,99
<i>Polygonatum verticillatum</i>	0,0	0,1	1,4	E.m.	14,7		8,4	13,2	17,5	E.m.	0,99	
<i>Polypodium vulgare</i>	0,4	1,2	2,0	0,1	1,6	3,7	1,4	3,8	7,3	0,18	0,40	0,51
<i>Polytrichum formosum</i>	1,7	3,7	3,7	0,1	0,1	7,3	E.m.	1,4		0,02	0,02	0,41
<i>Prenanthes purpurea</i>	0,0	1,1	2,2	0,1	4,5	9,6	7,3	13,0	17,8	E.m.	0,30	
<i>Primula elatior</i>	0,0	0,0	0,8	10,3	13,0	16,4	10,0	17,8	17,8	0,81	0,99	0,99
<i>Prunus avium</i> (A)	0,0	0,0	1,0	E.m.	17,9		5,2	9,7	14,8	0,75	0,99	0,99
<i>Prunus avium</i> (r)	0,0	0,0	1,0	13,2	17,9	17,9	E.m.	16,7		E.m.	0,99	
<i>Prunus padus</i>	0,0	0,0	1,0	8,6	12,0	14,1	3,6	9,5	13,2	E.m.	0,99	
<i>Pteridium aquilinum</i>	1,5	3,5	3,7	E.m.	0,1		1,4	1,4	10,6	0,02	0,02	0,41
<i>Pulmonaria obscura</i>	0,0	0,0	0,9	13,6	17,9	17,9	8,9	17,8	17,8	0,80	0,99	0,99
<i>Quercus petraea</i> (A)	0,0	0,0	2,1	E.m.	10,0		1,4	6,0	11,4	E.m.	0,83	
<i>Quercus petraea</i> (r)	E.m.	0,0		E.m.	0,1		1,4	6,5	11,4	E.m.	0,02	
<i>Quercus robur</i> (A)	0,0	0,0	1,4	E.m.	7,3		E.m.	6,0		E.m.	0,91	
<i>Rhytidadelphus loreus</i>	2,0	3,7	3,7	0,1	0,1	5,8	E.m.	17,8		0,02	0,02	0,40
<i>Rosa arvensis</i>	0,0	0,0	0,8	11,5	15,8	17,7	10,3	15,9	17,8	0,81	0,99	0,99
<i>Rubus caesius</i>	0,0	0,0	0,8	11,5	14,5	17,7	E.m.	16,5		E.m.	0,99	
<i>Rubus idaeus</i>	1,3	3,7	3,7	E.m.	15,3		E.m.	17,8		0,02	0,39	0,65
<i>Rubus sp</i>	E.m.	3,7		E.m.	0,1		1,4	1,4	11,9	E.m.	0,63	
<i>Rumex arifolius</i>	0,0	0,6	1,3	2,2	5,4	9,6	5,4	9,7	13,5	0,24	0,45	0,69
<i>Salix caprea</i> (A)	E.m.	0,1		E.m.	10,7		1,4	1,4	10,8	E.m.	0,91	
<i>Sambucus nigra</i>	0,0	0,6	2,0	E.m.	17,9		3,6	8,9	12,7	E.m.	0,99	
<i>Sambucus racemosa</i>	E.m.	3,7		E.m.	11,5		E.m.	17,8		0,06	0,28	0,61
<i>Sanicula europaea</i>	0,0	0,0	0,9	E.m.	16,6		5,4	10,0	14,8	0,79	0,99	0,99
<i>Scrophularia nodosa</i>	0,0	0,0	0,8	13,2	16,0	17,9	E.m.	17,8		E.m.	0,99	
<i>Senecio fuchii</i>	0,0	0,2	2,0	E.m.	7,3		6,3	11,6	16,5	0,44	0,65	0,97
<i>Silene dioica</i>	0,0	0,0	1,2	9,0	17,9	17,9	5,4	10,0	15,7	0,56	0,69	0,98
<i>Solidago virgaurea</i>	0,0	0,2	1,6	2,0	6,0	9,4	5,2	10,3	15,7	0,30	0,72	0,86
<i>Sorbus aria</i> (A)	0,0	0,0	1,3	11,1	14,5	17,9	E.m.	17,8		E.m.	0,99	
<i>Sorbus aria</i> (r)	1,5	3,3	3,7	0,1	0,1	4,5	1,4	1,4	9,7	0,02	0,02	0,28
<i>Sorbus aucuparia</i> (A)	0,2	1,1	1,8	0,1	3,1	4,7	3,0	7,9	11,4	0,10	0,32	0,48
<i>Sorbus aucuparia</i> (r)	0,7	1,9	2,9	E.m.	0,1		1,4	1,4	10,6	E.m.	0,02	
<i>Sorbus torminalis</i>	2,7	3,7	3,7	2,4	5,6	7,5	E.m.	17,8		0,22	0,43	0,62
<i>Sphagnum sp</i>	3,1	3,7	3,7	2,4	6,4	9,4	11,6	17,8	17,8	0,20	0,38	0,51
<i>Stachys sylvatica</i>	0,0	0,0	0,9	10,5	17,9	17,9	E.m.	17,8		0,74	0,83	0,99
<i>Stellaria holostea</i>	0,0	0,0	1,2	E.m.	16,2		2,0	6,0	9,7	E.m.	0,81	
<i>Stellaria nemorum</i>	0,0	0,0	2,0	5,2	8,6	14,7	7,9	12,7	17,3	E.m.	0,65	
<i>Teucrium scorodonia</i>	0,0	0,9	1,8	E.m.	8,1		1,7	6,0	9,5	E.m.	0,42	
<i>Thuydium tamariscinum</i>	0,0	0,0	1,7	7,7	13,0	15,6	1,4	1,4	11,1	0,52	0,99	0,99
<i>Ulmus glabra</i> (A)	E.m.	3,0		13,2	17,9	17,9	12,4	17,3	17,8	0,74	0,99	0,99
<i>Urtica dioica</i>	0,0	0,0	1,2	10,9	17,9	17,9	8,9	15,9	17,8	0,75	0,99	0,99
<i>Vaccinium myrtillus</i>	1,9	3,7	3,7	0,1	0,1	6,2	E.m.	17,8		0,02	0,02	0,36
<i>Vaccinium vitis-idae</i>	2,5	3,1	3,6	0,1	0,1	4,7	17,3	17,8	17,8	0,02	0,02	0,13
<i>Veronica officinalis</i>	0,0	0,0	1,2	1,4	3,9	5,6	1,4	1,4	7,1	E.m.	0,83	
<i>Viburnum opulus</i>	0,0	0,0	1,0	7,7	11,3	13,4	4,4	10,3	13,8	0,68	0,99	0,99
<i>Vicia sepium</i>	0,0	0,0	0,8	E.m.	16,0		9,7	17,8	17,8	0,85	0,99	0,99
<i>Vinca minor</i>	E.m.	0,0		3,7	7,7	10,3	4,6	8,4	12,2	E.m.	0,95	
<i>Viola sylvestris</i>	0,0	0,0	1,1	9,8	12,8	17,9	8,4	13,5	17,8	0,63	0,99	0,99

Variable	C (g.kg)			N(g.kg)			C/N (%)		
	Min.	Opt.	Max.	Min.	Opt.	Max.	Min.	Opt.	Max.
<i>Plagiomnium affine</i>	45	77	103	3,8	6,0	7,5	8,4	8,4	12,9
<i>Plagiomnium undulatum</i>	37	63	93	3,5	5,7	7,3	8,4	8,4	12,9
<i>Plagiothecium undulatum</i>	E.m.	1		E.m.	6,9		E.m.	8,4	
<i>Pleurozium schreberii</i>	59	105	105	3,4	7,2	7,5	18,9	26,4	26,4
<i>Poa chaixii</i>	65	79	105	5,3	7,0	7,5	E.m.	26,4	
<i>Poa nemoralis</i>	43	73	97	E.m.	3,0		E.m.	8,4	
<i>Polygonatum multiflorum</i>	19	53	79	E.m.	7,0		8,4	8,4	15,6
<i>Polygonatum verticillatum</i>	53	85	105	4,1	6,5	7,5	E.m.	8,4	
<i>Polypodium vulgare</i>	19	41	61	E.m.	2,1		E.m.	25,3	
<i>Polytrichum formosum</i>	E.m.	1		0,0	0,0	4,4	17,2	23,7	26,4
<i>Prenanthes purpurea</i>	E.m.	105		E.m.	7,5		8,4	14,5	19,7
<i>Primula elatior</i>	41	63	85	4,7	6,1	7,4	8,4	8,4	11,6
<i>Prunus avium</i> (A)	21	45	73	E.m.	3,4		8,4	8,4	14,0
<i>Prunus avium</i> (r)	15	39	63	1,2	2,7	4,4	10,0	13,5	17,2
<i>Prunus padus</i>	49	69	89	5,2	6,3	7,5	8,4	8,4	12,7
<i>Pteridium aquilinum</i>	E.m.	1		0,0	0,0	4,5	17,2	20,7	26,4
<i>Pulmonaria obscura</i>	29	67	87	E.m.	6,5		8,4	8,4	16,2
<i>Quercus petraea</i> (A)	E.m.	105		E.m.	2,6		16,7	25,6	26,4
<i>Quercus petraea</i> (r)	E.m.	105		E.m.	2,5		17,2	25,3	26,4
<i>Quercus robur</i> (A)	1	27	45	0,0	1,2	2,8	17,5	22,9	26,4
<i>Rhytiadelphus loreus</i>	E.m.	1		0,0	0,0	3,8	E.m.	20,2	
<i>Rosa arvensis</i>	19	41	59	0,8	2,4	4,1	E.m.	10,0	
<i>Rubus caesius</i>	1	1	25	0,0	0,0	1,5	14,5	17,8	21,3
<i>Rubus idaeus</i>	E.m.	1		E.m.	7,5		E.m.	26,4	
<i>Rubus sp</i>	1	29	65	E.m.	1,4		E.m.	8,4	
<i>Rumex arifolius</i>	53	75	97	5,4	6,9	7,5	E.m.	8,4	
<i>Salix caprea</i> (A)	E.m.	1		E.m.	6,3		E.m.	8,4	
<i>Sambucus nigra</i>	E.m.	1		E.m.	0,0		8,4	8,4	17,2
<i>Sambucus racemosa</i>	1	1	53	0,0	0,0	3,4	12,4	17,0	22,4
<i>Sanicula europaea</i>	11	33	49	1,1	2,5	3,8	E.m.	8,4	
<i>Scrophularia nodosa</i>	E.m.	105		E.m.	1,0		E.m.	8,4	
<i>Senecio fuchii</i>	E.m.	73		E.m.	5,7		8,4	8,4	18,9
<i>Silene dioica</i>	35	61	93	3,6	5,5	7,4	8,4	8,4	14,5
<i>Solidago virgaurea</i>	E.m.	51		E.m.	7,5		8,9	13,7	19,4
<i>Sorbus aria</i> (A)	1	1	37	0,0	0,0	2,3	14,8	17,5	23,7
<i>Sorbus aria</i> (r)	E.m.	1		E.m.	0,0		18,6	25,6	26,4
<i>Sorbus aucuparia</i> (A)	E.m.	105		E.m.	7,5		17,2	26,4	26,4
<i>Sorbus aucuparia</i> (r)	E.m.	1		E.m.	0,0		15,9	26,4	26,4
<i>Sorbus torminalis</i>	E.m.	1		E.m.	0,0		E.m.	8,4	
<i>Sphagnum sp</i>	11	49	71	0,9	2,4	3,6	19,1	23,2	26,4
<i>Stachys sylvatica</i>	21	55	81	1,4	4,2	5,5	8,4	8,6	17,5
<i>Stellaria holostea</i>	E.m.	51		1,8	3,0	4,5	16,4	26,4	26,4
<i>Stellaria nemorum</i>	37	67	97	3,5	6,0	7,5	8,4	8,6	14,8
<i>Teucrium scorodonia</i>	51	105	105	1,9	4,8	6,2	E.m.	23,7	
<i>Thuidium tamariscinum</i>	27	51	83	1,6	2,9	5,1	E.m.	8,4	
<i>Ulmus glabra</i> (A)	53	77	101	4,4	6,8	7,5	8,4	8,4	15,4
<i>Urtica dioica</i>	5	33	63	E.m.	1,9		8,4	8,4	13,7
<i>Vaccinium myrtillus</i>	E.m.	1		E.m.	0,0		18,0	26,4	26,4
<i>Vaccinium vitis-idaea</i>	71	105	105	2,9	4,3	5,6	22,6	26,4	26,4
<i>Veronica officinalis</i>	19	43	79	1,0	2,3	3,7	E.m.	22,9	
<i>Viburnum opulus</i>	35	65	91	3,9	6,1	7,5	8,4	8,6	13,2
<i>Vicia sepium</i>	E.m.	105		2,0	4,1	5,9	E.m.	8,4	
<i>Vinca minor</i>	E.m.	87		1,9	3,8	5,1	E.m.	18,6	
<i>Viola sylvestris</i>	25	59	81	2,9	5,9	7,2	8,4	8,4	14,8

ANNEXE 4

DISTRIBUTION DES ESPÈCES VIS-À-VIS DE L'ION Al^{3+}
ÉCHANGEABLE DE L'HORIZON A1

Fréquences relatives des espèces en fonction du Al échangeable de l'horizon A1.

Les fréquences sont fournies pour une quantité de bases échangeables constante.

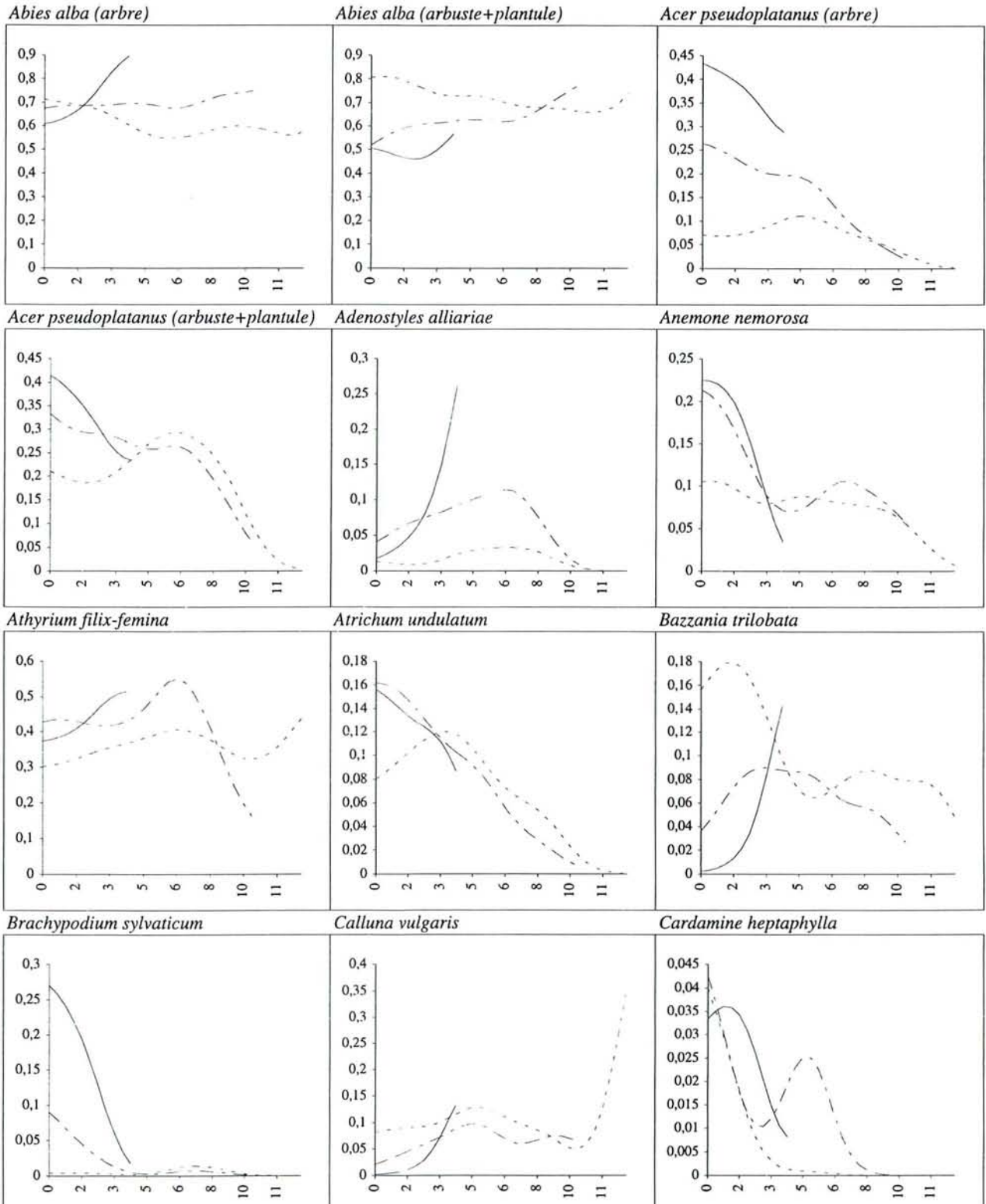
Trois courbes de fréquences sont présentées :

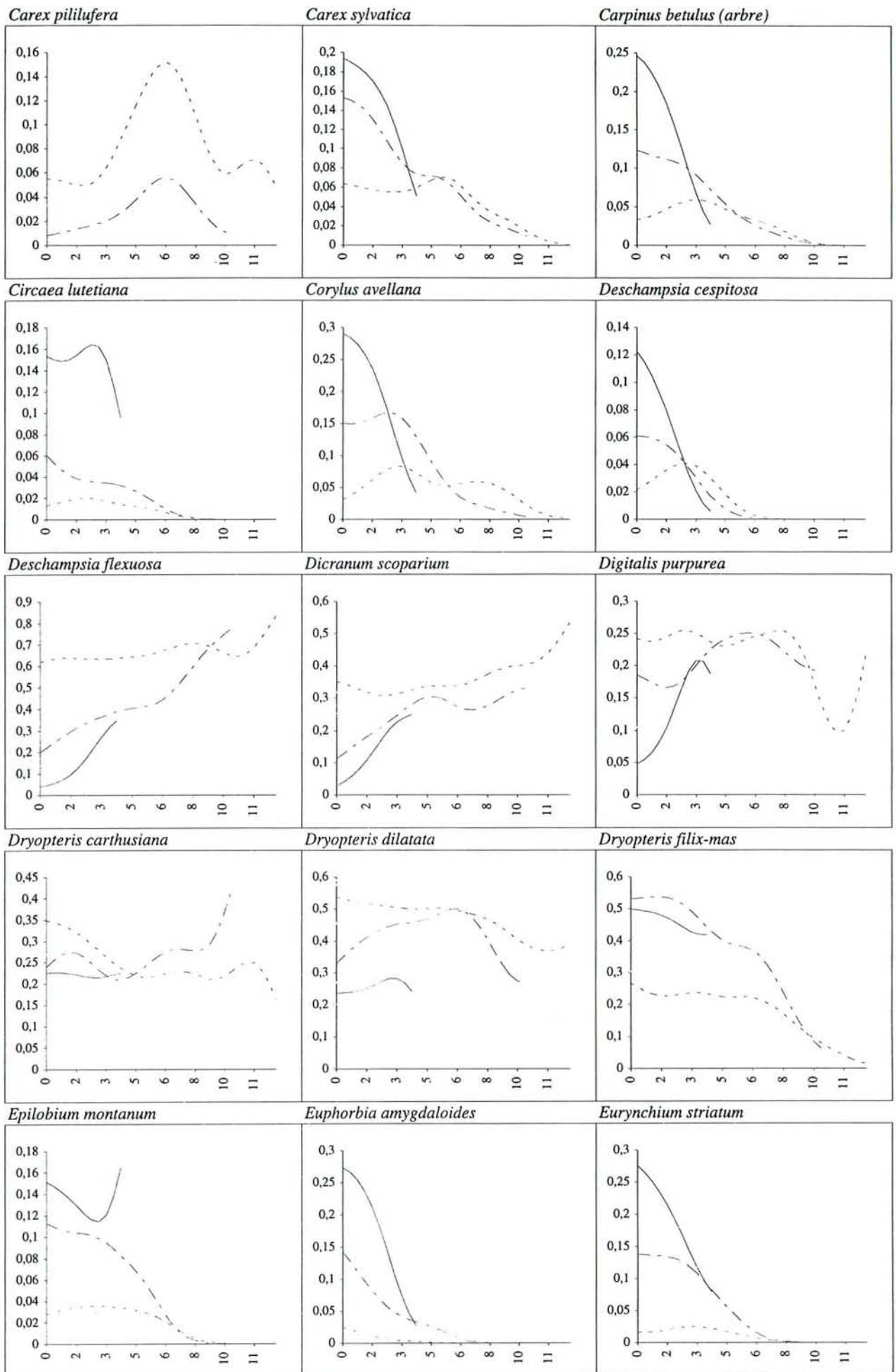
S = 0,7 m.e. pour 100 g (trait pointillé régulier)

S = 5,2 m.e. pour 100 g (trait pointillé irrégulier)

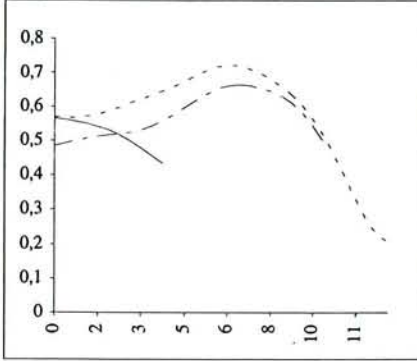
S = 10,3 m.e. pour 100 g (trait continu)

La quantité d'aluminium échangeable est en abscisse, la probabilité d'apparition de l'espèce est en ordonnée.

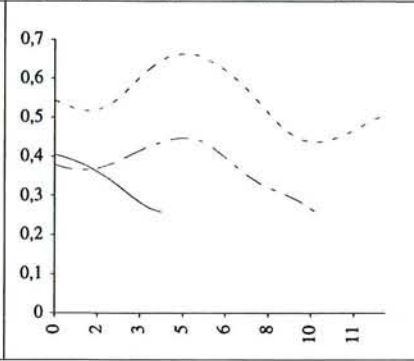




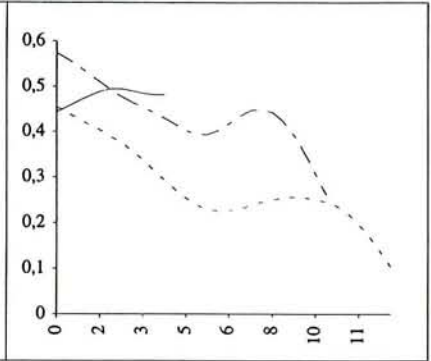
Fagus sylvatica (arbre)



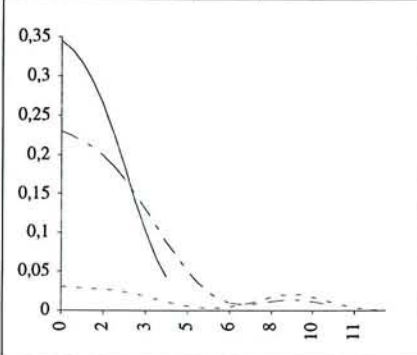
Fagus sylvatica (arbuste+plantule)



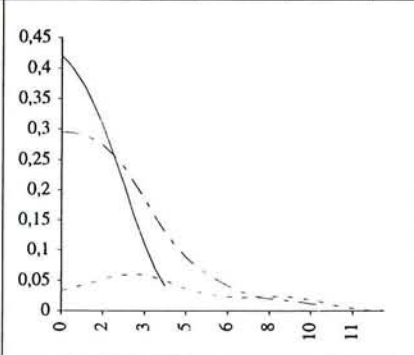
Festuca altissima



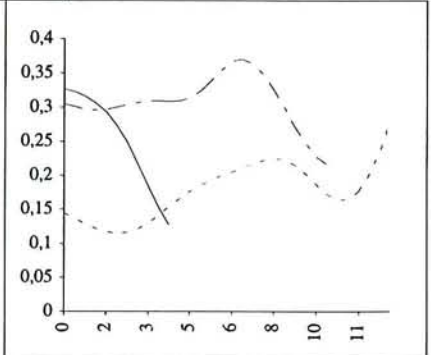
Fraxinus excelsior (arbre)



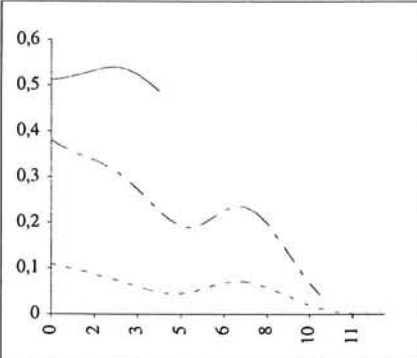
Fraxinus excelsior (arbuste+plantule)



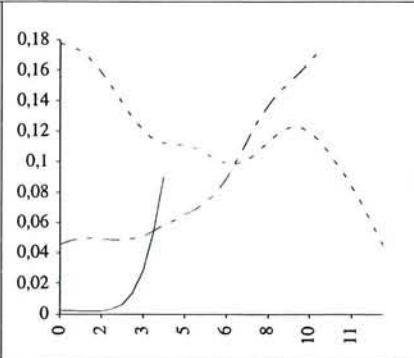
Galeopsis tetrahit



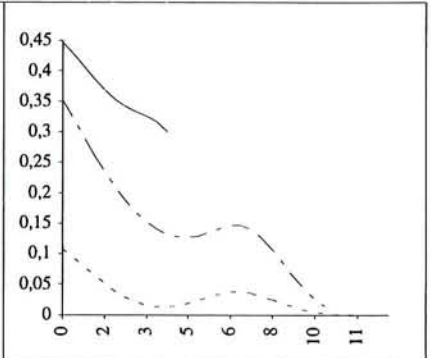
Galium odoratum



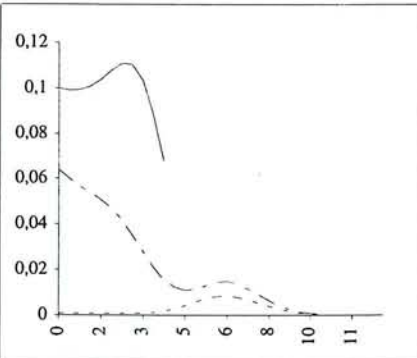
Galium saxatile



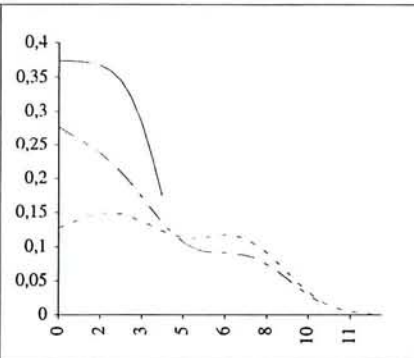
Geranium robertianum



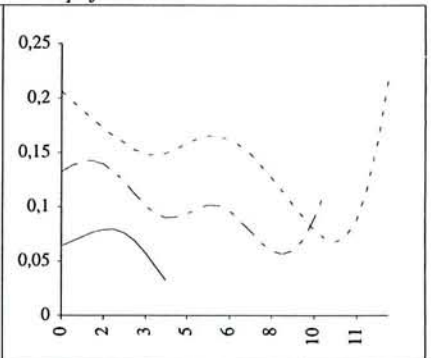
Glechoma hederacea



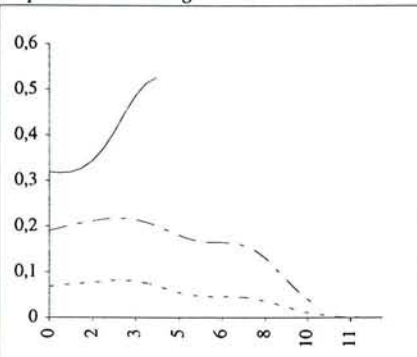
Hedera helix



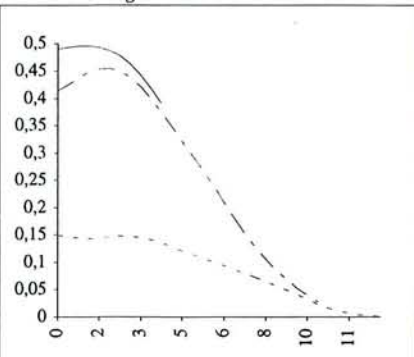
Ilex aquifolium



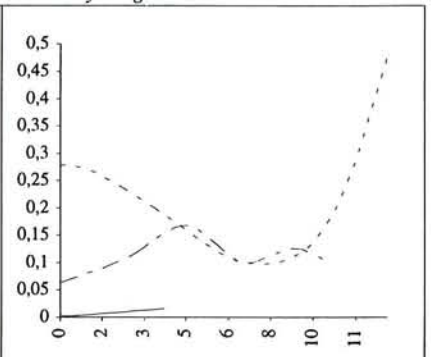
Impatiens noli-tangere



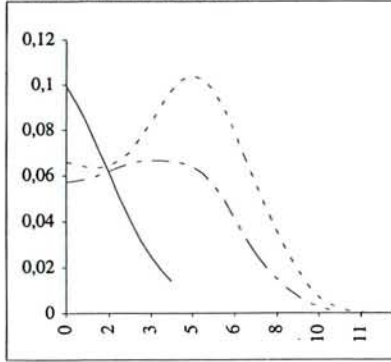
Lamiastrum galeobdolon



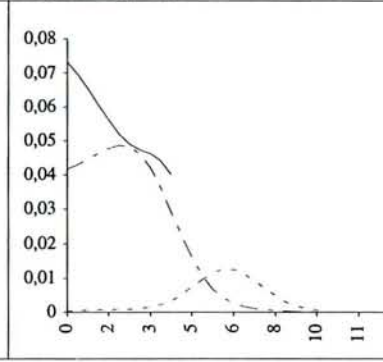
Leucobryum glaucum



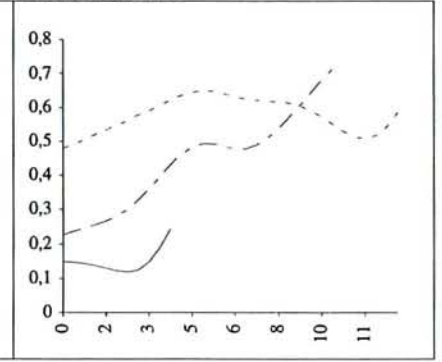
Lonicera perelyclmenum



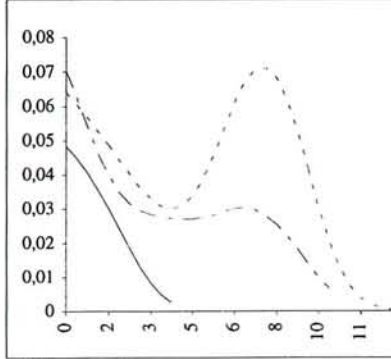
Lunaria rediviva



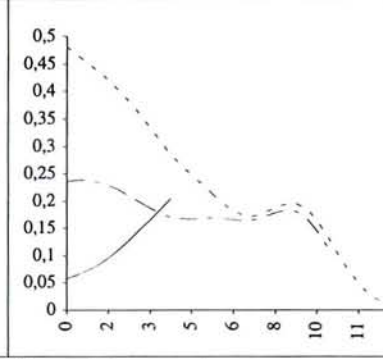
Luzula luzuloides



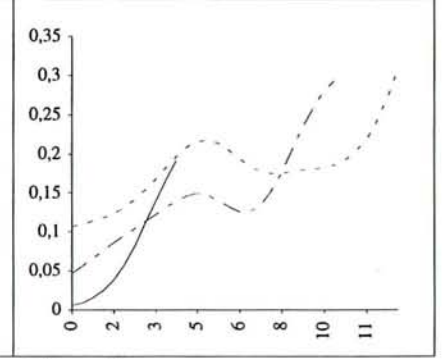
Luzula pilosa



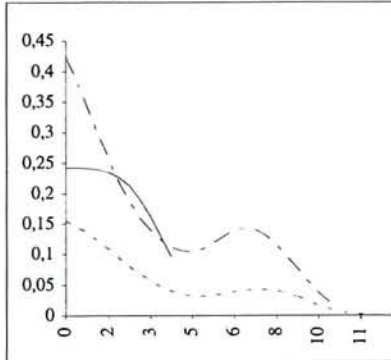
Luzula sylvatica



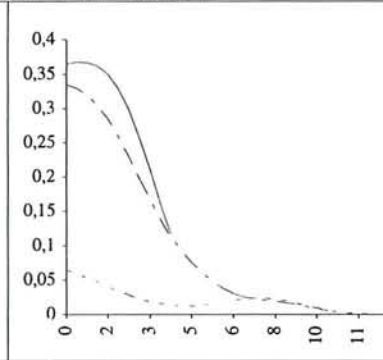
Melampyrum pratense



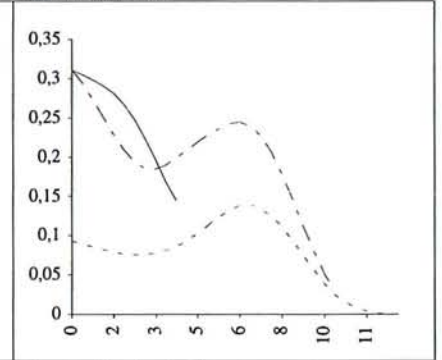
Melica uniflora



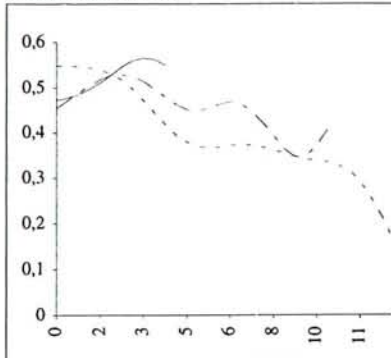
Mercurialis perennis



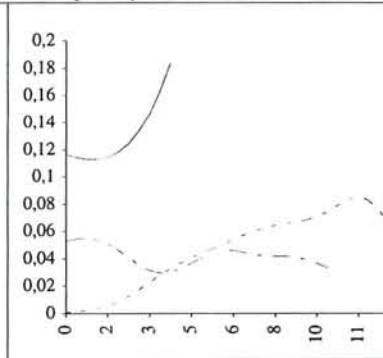
Milium effusum



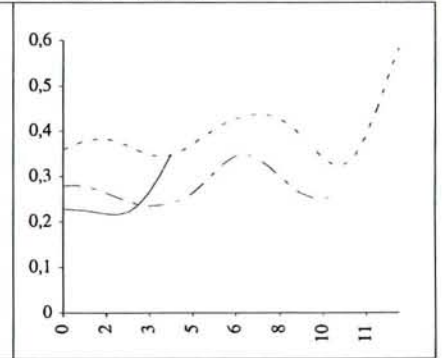
Oxalis acetosella



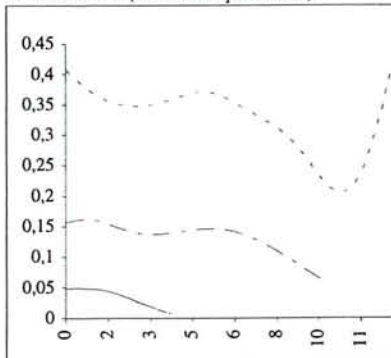
Paris quadrifolia



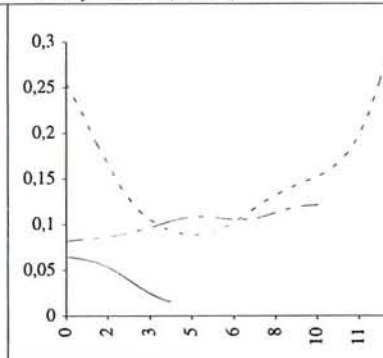
Picea abies (arbre)



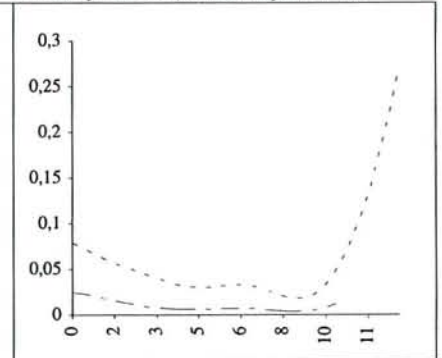
Picea abies (arbuste+plantule)



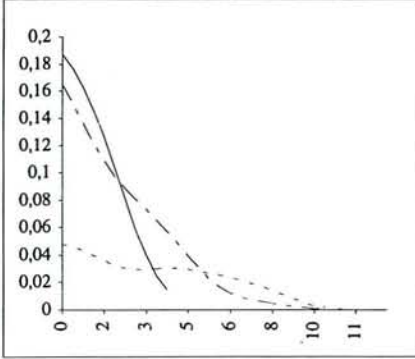
Pinus sylvestris (arbre)



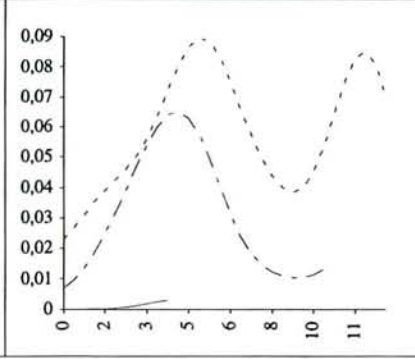
Pinus sylvestris (arbuste+plantule)



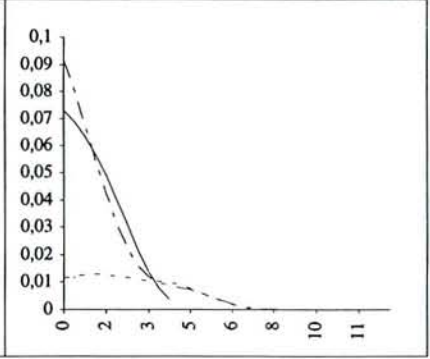
Plagiomnium undulatum



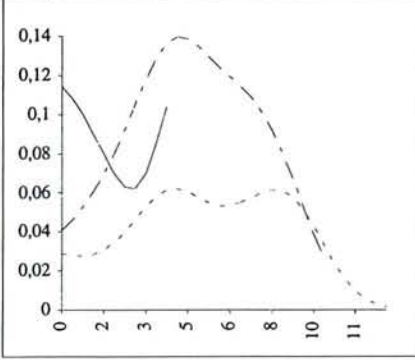
Pleurozium schreberii



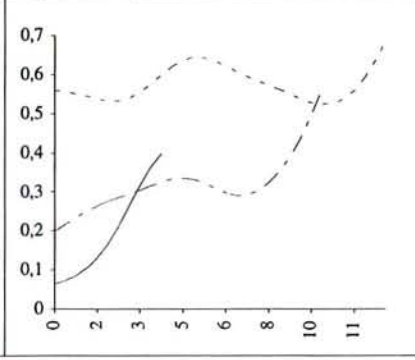
Poa nemoralis



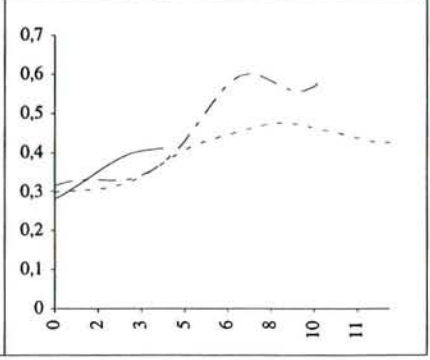
Polygonatum verticillatum



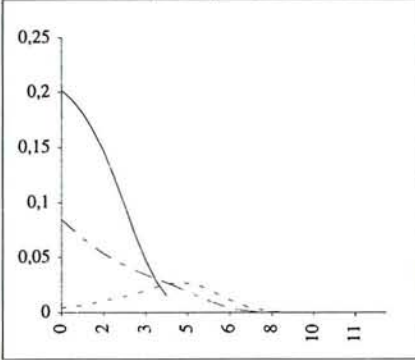
Polytrichum formosum



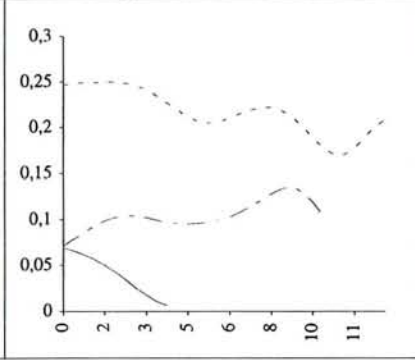
Prenanthes purpurea



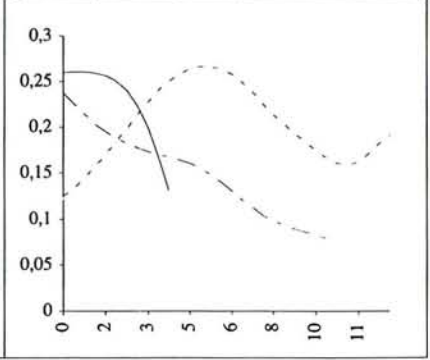
Prunus avium (arbre)



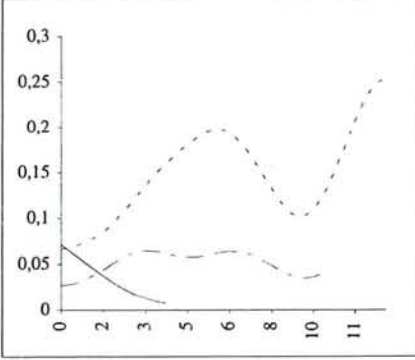
Pteridium aquilinum



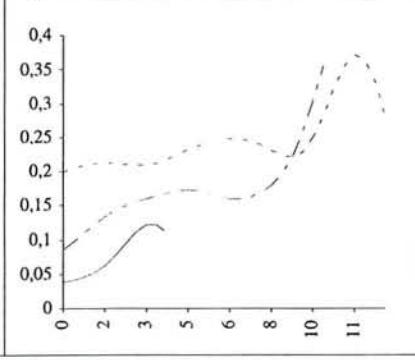
Quercus petraea (arbre)



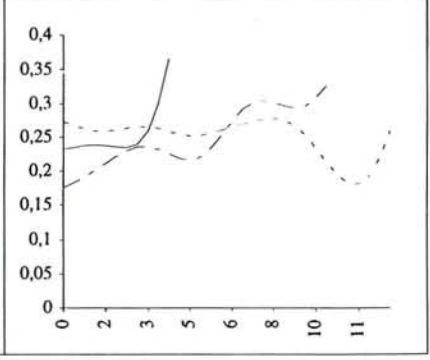
Quercus petraea (arbuste+plantule)



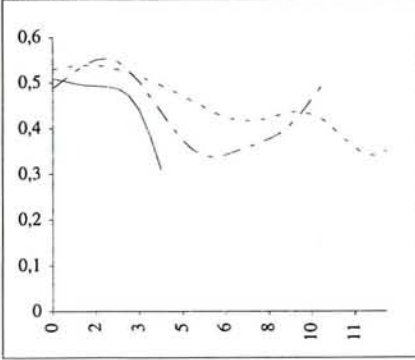
Rhytidiadelphus loreus



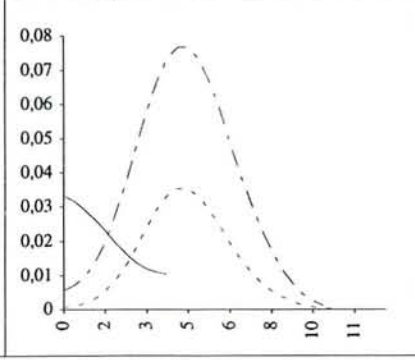
Rubus idaeus



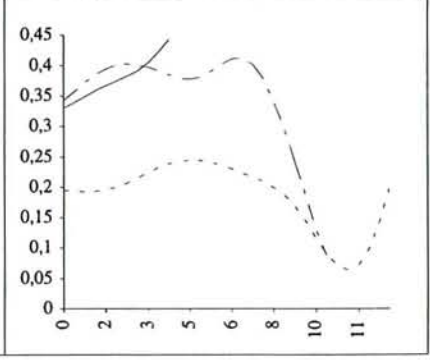
Rubus sp



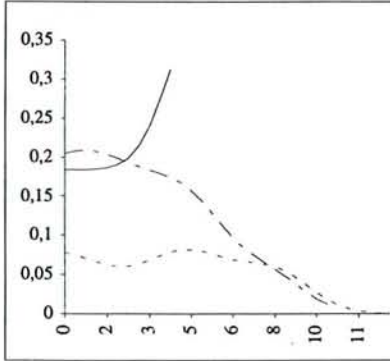
Rumex arifolius



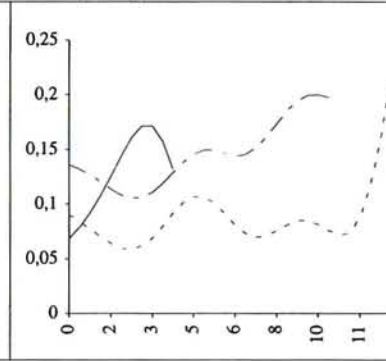
Senecio fuchsii



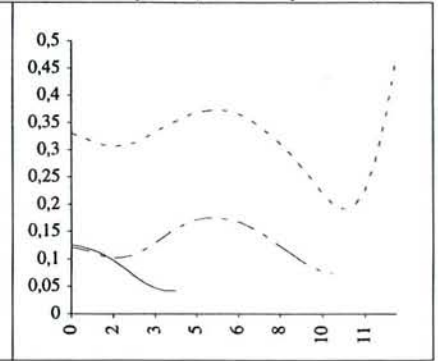
Silene dioica



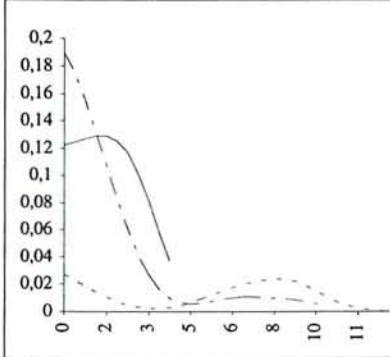
Solidago virgaurea



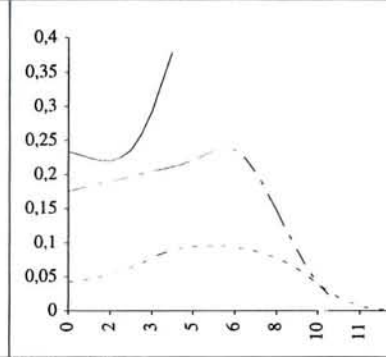
Sorbus aucuparia (arbuste+plantule)



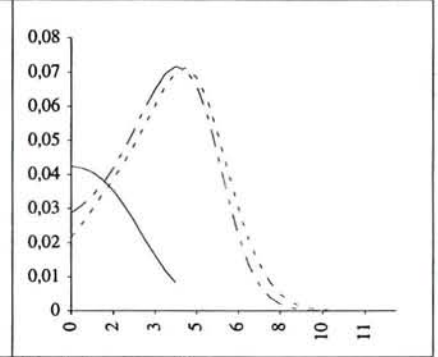
Stachys sylvatica



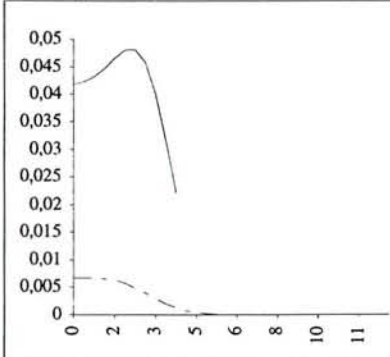
Stellaria nemorum



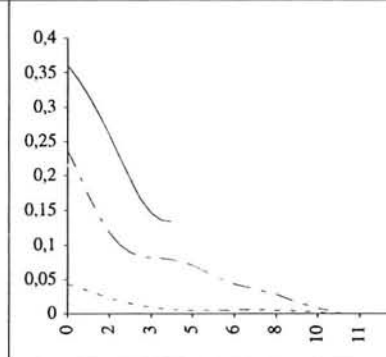
Teucrium scorodonia



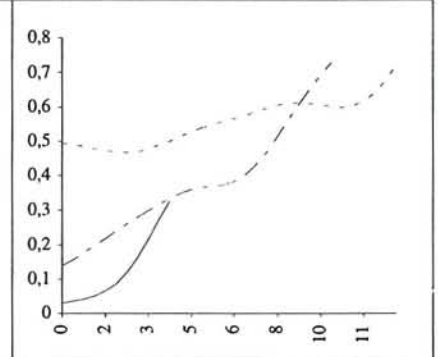
Ulmus glabra (arbre)



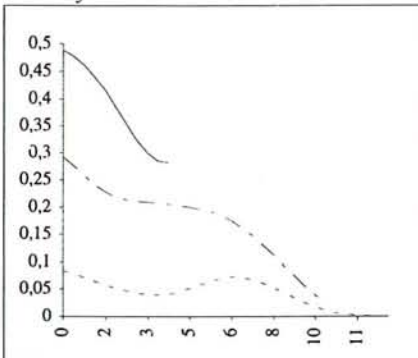
Urtica dioica



Vaccinium myrtillus



Viola sylvestris



ANNEXE 5

**OPTIMUM ET AMPLITUDE ÉCOLOGIQUES DES ESPÈCES
VIS-À-VIS D'UN FACTEUR SYNTHÉTIQUE DE LA
NUTRITION MINÉRALE DU SOL**

Espèce	Optimum écologique	Amplitude écologique
<i>Abies alba (arbre)</i>	-0,21	0,92
<i>Abies alba (arbuste+plantule)</i>	-0,32	0,91
<i>Acer platanoides (arbre)</i>	1,19	0,43
<i>Acer platanoides (arbuste+plantule)</i>	0,97	0,59
<i>Acer pseudoplatanus (arbre)</i>	0,74	0,82
<i>Acer pseudoplatanus (arbuste+plantule)</i>	0,25	0,86
<i>Adenostyles alliariae</i>	0,34	0,60
<i>Ajuga reptans</i>	1,21	0,24
<i>Alliaria petiolata</i>	1,73	0,07
<i>Alnus glutinosa (arbre)</i>	1,56	0,12
<i>Anemone nemorosa</i>	0,32	0,82
<i>Arum maculatum</i>	0,91	0,57
<i>Athyrium filix-femina</i>	0,06	0,84
<i>Atrichum undulatum</i>	0,57	0,73
<i>Bazzania trilobata</i>	-1,11	0,37
<i>Betula pendula (arbre)</i>	-0,34	0,79
<i>Betula pendula (arbuste+plantule)</i>	-0,93	0,46
<i>Blechnum spicant</i>	-0,95	0,53
<i>Brachypodium sylvaticum</i>	1,43	0,59
<i>Calluna vulgaris</i>	-1,16	0,41
<i>Campilopus fragilis</i>	-1,03	0,34
<i>Cardamine heptaphylla</i>	0,72	0,08
<i>Cardamine impatiens</i>	1,60	-
<i>Cardamine pratensis</i>	1,60	0,20
<i>Carex pilulifera</i>	-0,47	0,44
<i>Carex remota</i>	0,22	1,02
<i>Carex sylvatica</i>	0,78	0,90
<i>Carpinus betulus (arbre)</i>	0,86	0,77
<i>Carpinus betulus (arbuste+plantule)</i>	0,62	0,79
<i>Castanea sativa (arbre)</i>	0,25	0,88
<i>Castanea sativa (arbuste+plantule)</i>	-0,25	0,97
<i>Cicerbita alpina</i>	-0,11	0,47
<i>Circaea lutetiana</i>	0,96	0,76
<i>Convallaria maialis</i>	0,60	0,88
<i>Corylus avellana</i>	0,70	0,90
<i>Crataegus laevigata</i>	1,64	0,10
<i>Cytisus scoparius</i>	-0,75	0,58
<i>Deschampsia cespitosa</i>	0,86	0,71
<i>Deschampsia flexuosa</i>	-0,80	0,48
<i>Dicranella heteromalla</i>	-0,23	0,55
<i>Dicranodontium denudatum</i>	-0,96	0,40
<i>Dicranum scoparium</i>	-0,93	0,47
<i>Digitalis purpurea</i>	-0,44	0,60
<i>Dryopteris affinis</i>	1,09	0,44
<i>Dryopteris carthusiana</i>	0,08	0,87
<i>Dryopteris dilatata</i>	-0,32	0,81
<i>Dryopteris filix-mas</i>	0,48	0,85
<i>Epilobium montanum</i>	1,07	0,70
<i>Euphorbia amygdaloides</i>	1,43	0,32
<i>Eurynchium gp stockesii prael.</i>	1,27	0,42
<i>Eurynchium striatum</i>	1,30	0,47
<i>Fagus sylvatica (arbre)</i>	-0,23	0,82
<i>Fagus sylvatica (arbuste+plantule)</i>	-0,26	0,82
<i>Festuca altissima</i>	0,22	0,83
<i>Filipendula ulmaria</i>	1,44	0,51
<i>Fixidens taxifolius</i>	1,51	0,25
<i>Fragaria vesca</i>	1,55	0,27
<i>Frangula alnus</i>	-1,02	0,35
<i>Fraxinus excelsior (arbre)</i>	1,29	0,53
<i>Fraxinus excelsior (arbuste+plantule)</i>	1,11	0,58
<i>Galeopsis tetrahit</i>	0,44	0,87
<i>Galium aparine</i>	0,72	-
<i>Galium odoratum</i>	0,93	0,60
<i>Galium rotundifolium</i>	0,15	0,51
<i>Galium saxatile</i>	-0,76	0,58
<i>Geranium robertianum</i>	1,19	0,59
<i>Geum urbanum</i>	1,71	0,12
<i>Glechoma hederacea</i>	1,23	0,48
<i>Gymnocarpium driopteris</i>	0,41	0,98
<i>Hedera helix</i>	0,59	0,87
<i>Heracleum sphondylium</i>	1,31	0,68
<i>Hieracium murorum</i>	-0,57	0,30
<i>Holcus mollis</i>	-0,63	0,28
<i>Hylocomium splendens</i>	-1,47	0,17
<i>Hypnum cupressiforme</i>	-0,62	0,74
<i>Ilex aquifolium</i>	-0,37	0,81
<i>Impatiens noli-tangere</i>	1,00	0,59
<i>Juncus effusus</i>	-0,61	-
<i>Lamiastrum galeobdolon</i>	0,80	0,71

Espèce	Optimum écologique	Amplitude écologique
<i>Leucobryum glaucum</i>	-1,15	0,40
<i>Lonicera nigra</i>	-0,10	0,66
<i>Lonicera periclymenum</i>	0,02	0,79
<i>Lunaria rediviva</i>	1,15	0,91
<i>Luzula luzuloides</i>	-0,47	0,68
<i>Luzula pilosa</i>	0,12	0,86
<i>Luzula sylvatica</i>	-0,49	0,69
<i>Lysimachia nemorum</i>	0,46	0,86
<i>Maianthemum bifolium</i>	-0,63	0,75
<i>Melampyrum pratense</i>	-0,88	0,45
<i>Melica uniflora</i>	0,91	0,68
<i>Mercurialis perennis</i>	1,10	0,55
<i>Milium effusum</i>	0,55	0,88
<i>Mnium hornum</i>	-0,03	0,20
<i>Moehringia trinervia</i>	0,88	0,65
<i>Molinia caerulea</i>	-1,08	0,40
<i>Mycelis muralis</i>	0,92	0,81
<i>Oxalis acetosella</i>	0,03	0,86
<i>Paris quadrifolia</i>	0,63	0,81
<i>Picea abies (arbre)</i>	-0,43	0,85
<i>Picea abies (arbuste+plantule)</i>	-0,58	0,77
<i>Pinus sylvestris (arbre)</i>	-0,84	0,80
<i>Pinus sylvestris (arbuste+plantule)</i>	-1,24	0,34
<i>Plagiochila asplenoides</i>	-0,45	0,70
<i>Plagiomnium affine</i>	0,90	0,74
<i>Plagiomnium undulatum</i>	1,04	0,73
<i>Plagiothecium undulatum</i>	0,14	1,15
<i>Pleurozium schreberii</i>	-0,97	0,38
<i>Poa chaixii</i>	0,73	0,84
<i>Poa nemoralis</i>	1,22	0,68
<i>Polygonatum multiflorum</i>	0,47	0,79
<i>Polygonatum verticillatum</i>	0,53	0,83
<i>Polypodium vulgare</i>	-0,80	.
<i>Polytrichum formosum</i>	-0,70	0,54
<i>Prenanthes purpurea</i>	-0,13	0,76
<i>Primula elatior</i>	1,63	0,25
<i>Prunus avium (arbre)</i>	1,15	0,74
<i>Prunus avium (arbuste+plantule)</i>	0,95	0,66
<i>Prunus padus</i>	1,25	0,44
<i>Pteridium aquilinum</i>	-0,57	0,77
<i>Pulmonaria obscura</i>	1,57	0,27
<i>Quercus petraea (arbre)</i>	-0,26	0,92
<i>Quercus petraea (arbuste+plantule)</i>	-0,51	0,82
<i>Quercus robur (arbre)</i>	-0,02	1,05
<i>Rhytidadelphus loreus</i>	-0,80	0,59
<i>Rosa arvensis</i>	1,53	0,26
<i>Rubus caesius</i>	-0,03	0,59
<i>Rubus idaeus</i>	-0,12	0,95
<i>Rubus sp</i>	0,02	0,94
<i>Rumex arifolius</i>	0,38	0,71
<i>Salix caprea (arbre)</i>	0,00	1,03
<i>Sambucus nigra</i>	0,15	0,86
<i>Sambucus racemosa</i>	-0,30	0,58
<i>Sanicula europaea</i>	1,30	0,59
<i>Scrophularia nodosa</i>	1,03	0,56
<i>Senecio fuchsii</i>	0,21	0,88
<i>Silene dioica</i>	0,69	0,75
<i>Solidago virgaurea</i>	0,01	0,81
<i>Sorbus aria (arbre)</i>	-0,24	0,86
<i>Sorbus aria (arbuste+plantule)</i>	-0,86	0,57
<i>Sorbus aucuparia (arbre)</i>	-0,50	0,48
<i>Sorbus aucuparia (arbuste+plantule)</i>	-0,50	0,77
<i>Sphagnum sp</i>	-0,69	.
<i>Stachys sylvatica</i>	1,06	0,65
<i>Stellaria holostea</i>	0,34	0,58
<i>Stellaria nemorum</i>	0,53	0,77
<i>Teucrium scorodonia</i>	-0,11	0,80
<i>Thuidium tamariscinum</i>	0,71	0,82
<i>Ulmus glabra (arbre)</i>	1,54	0,20
<i>Urtica dioica</i>	1,30	0,56
<i>Vaccinium myrtillus</i>	-0,87	0,47
<i>Vaccinium vitis-idae</i>	-1,15	.
<i>Veronica officinalis</i>	0,40	0,61
<i>Viburnum opulus</i>	1,30	0,38
<i>Vicia sepium</i>	1,69	0,06
<i>Vinca minor</i>	0,39	.
<i>Viola sylvestris</i>	1,02	0,65

ANNEXE 6

**COEFFICIENTS SIGNIFICATIFS (AU SEUIL DE 5 %) DES
ÉQUATIONS DE LA RÉGRESSION LOGISTIQUE LINÉAIRE**

Espèce	Constante	a (pour a*pH)	b (pour b*pH2)
<i>Abies alba</i> (arbre)	-18,164	7,731	-0,810
<i>Abies alba</i> (arbuste+plantule)	-13,044	4,812	-0,428
<i>Acer platanoides</i> (arbre)	8,847	-1,140	
<i>Acer platanoides</i> (arbuste+plantule)	7,295	-1,054	
<i>Acer pseudoplatanus</i> (arbre)	7,809	-1,405	
<i>Acer pseudoplatanus</i> (arbuste+plantule)	4,672	-0,859	
<i>Adenostyles alliariae</i>	60,256	-25,196	2,720
<i>Ajuga reptans</i>	8,796	-1,055	
<i>Alliaria petiolata</i>	15,782	-2,362	
<i>Anemone nemorosa</i>	27,212	-10,603	1,077
<i>Athyrium filix-femina</i>	16,322	-7,010	0,756
<i>Atrichum undulatum</i>	32,715	-12,740	1,284
<i>Bazzania trilobata</i>	-11,592	3,677	
<i>Betula pendula</i> (arbre)			
<i>Betula pendula</i> (arbuste+plantule)	-5,807	2,277	
<i>Blechnum spicant</i>	-6,675	2,700	
<i>Brachypodium sylvaticum</i>	11,799	-1,868	
<i>Calluna vulgaris</i>	-5,199	1,913	
<i>Campilopus fragilis</i>	-10,795	3,632	
<i>Cardamine heptaphylla</i>	9,927	-1,329	
<i>Cardamine impatiens</i>	12,778	-1,852	
<i>Cardamine pratensis</i>	10,622	-1,430	
<i>Carex pilulifera</i>			
<i>Carex remota</i>			
<i>Carex sylvatica</i>	26,523	-9,496	0,896
<i>Carpinus betulus</i> (arbre)	8,000	-1,230	
<i>Carpinus betulus</i> (arbuste+plantule)			
<i>Castanea sativa</i> (arbre)			
<i>Castanea sativa</i> (arbuste+plantule)			
<i>Cicerbita alpina</i>			
<i>Circaea lutetiana</i>	9,590	-1,418	
<i>Convallaria maialis</i>			
<i>Corylus avellana</i>	7,922	-1,321	
<i>Crataegus laevigata</i>	11,344	-1,525	
<i>Cytisus scoparius</i>			
<i>Deschampsia cespitosa</i>			
<i>Deschampsia flexuosa</i>	-10,561	2,572	
<i>Dicranella heteromalla</i>			
<i>Dicranodontium denudatum</i>			
<i>Dicranum scoparium</i>	-7,633	2,178	
<i>Digitalis purpurea</i>	-2,807	1,074	
<i>Dryopteris affinis</i>	10,501	-1,405	
<i>Dryopteris carthusiana</i>			
<i>Dryopteris dilatata</i>	-4,120	1,025	
<i>Dryopteris filix-mas</i>	14,691	-5,199	0,441
<i>Epilobium montanum</i>	6,837	-0,928	
<i>Euphorbia amygdaloides</i>	64,762	-22,654	1,997
<i>Eurynchium gp stockesii prael.</i>			
<i>Eurynchium striatum</i>	8,597	-1,334	
<i>Fagus sylvatica</i> (arbre)			
<i>Fagus sylvatica</i> (arbuste+plantule)			
<i>Festuca altissima</i>	3,350	-0,672	
<i>Filipendula ulmaria</i>	11,002	-1,505	
<i>Fissidens taxifolius</i>			
<i>Fragaria vesca</i>	9,887	-1,321	
<i>Fragula alnus</i>			
<i>Fraxinus excelsior</i> (arbre)	28,905	-9,011	0,693
<i>Fraxinus excelsior</i> (arbuste+plantule)	9,742	-1,733	
<i>Galeopsis tetrahit</i>	3,964	-0,633	
<i>Galium odoratum</i>	22,430	-7,420	0,589
<i>Galium rotundifolium</i>			
<i>Galium saxatile</i>	-17,144	7,899	-0,740
<i>Galium sylvaticum</i>	9,363	-1,125	
<i>Geranium robertianum</i>	9,610	-1,738	
<i>Geum urbanum</i>	15,304	-2,275	
<i>Glechoma hederacea</i>	11,237	-1,658	
<i>Gymnocarpium driopteris</i>			
<i>Hedera helix</i>	6,894	-1,236	
<i>Hieracium murorum</i>			
<i>Holcus mollis</i>			
<i>Hylocomium splendens</i>			
<i>Hypnum cupressiforme</i>			
<i>Hex aquifolium</i>			
<i>Impatiens noli-tangere</i>	7,610	-1,292	
<i>Juncus effusus</i>			
<i>Lamium galeobdolon</i>	19,981	-6,918	0,579
<i>Leucobryum glaucum</i>	-10,528	3,197	
<i>Lonicera nigra</i>			
<i>Lonicera periclymenum</i>			

Espèce	Constante	a (pour a*pH)	b (pour b*pH2)
<i>Lunaria rediviva</i>	9,704	-1,421	
<i>Luzula luzuloides</i>	12,416	-6,955	0,934
<i>Luzula pilosa</i>			
<i>Luzula sylvatica</i>	-3,579	1,182	
<i>Lysimachia nemorum</i>			
<i>Maianthemum bifolium</i>	-3,280	1,743	
<i>Melampyrum pratense</i>	-3,329	1,264	
<i>Melica uniflora</i>	6,968	-1,149	
<i>Mercurialis perennis</i>	33,075	-11,486	1,006
<i>Milium effusum</i>	4,511	-0,675	
<i>Mnium hornum</i>			
<i>Moehringia trinervia</i>			
<i>Molinia caerulea</i>	-5,546	2,206	
<i>Mycelis muralis</i>	7,232	-0,851	
<i>Oxalis acetosella</i>			
<i>Paris quadrifolia</i>	7,256	-1,019	
<i>Picea abies (arbre)</i>	-2,462	0,772	
<i>Picea abies (arbuste+plantule)</i>	-4,350	1,289	
<i>Pinus sylvestris (arbre)</i>	-2,877	1,196	
<i>Pinus sylvestris (arbuste+plantule)</i>	-7,631	2,843	
<i>Plagiomnium affine</i>	6,787	-0,942	
<i>Plagiomnium undulatum</i>	7,953	-1,170	
<i>Plagiothecium undulatum</i>			
<i>Pleurozium schreberii</i>			
<i>Poa chaixii</i>			
<i>Poa nemoralis</i>	59,214	-22,008	2,107
<i>Polygonatum multiflorum</i>	28,899	-10,673	1,033
<i>Polygonatum verticillatum</i>			
<i>Polypodium vulgare</i>			
<i>Polytrichum formosum</i>	-7,029	1,773	
<i>Prenanthes purpurea</i>			
<i>Primula elatior</i>	12,111	-1,800	
<i>Prunus avium (arbre)</i>	9,949	-1,512	
<i>Prunus avium (arbuste+plantule)</i>	9,281	-1,287	
<i>Prunus padus</i>	11,226	-1,502	
<i>Pseudotsuga menziesii (arbuste+plantule)</i>			
<i>Pteridium aquilinum</i>	-1,410	0,699	
<i>Pulmonaria obscura</i>	11,110	-1,478	
<i>Quercus petraea (arbre)</i>	14,311	-5,668	0,593
<i>Quercus petraea (arbuste+plantule)</i>			
<i>Quercus robur (arbre)</i>			
<i>Rhytidadelphus loreus</i>	-6,217	2,019	
<i>Rosa arvensis</i>			
<i>Rubus caesius</i>			
<i>Rubus idaeus</i>	-0,932	0,496	
<i>Rubus sp</i>			
<i>Rumex arifolius</i>			
<i>Salix caprea (arbre)</i>			
<i>Sambucus nigra</i>	7,044	-0,929	
<i>Sambucus racemosa</i>			
<i>Sanicula europaea</i>	13,712	-2,030	
<i>Scrophularia nodosa</i>	9,401	-1,221	
<i>Senecio fuchii</i>			
<i>Silene dioica</i>	5,196	-0,697	
<i>Silene vulgaris</i>			
<i>Solidago virgaurea</i>	23,667	-9,961	1,129
<i>Sorbus aria (arbre)</i>			
<i>Sorbus aria (arbuste+plantule)</i>	-1,469	0,927	
<i>Sorbus aucuparia (arbre)</i>			
<i>Sorbus aucuparia (arbuste+plantule)</i>	-2,601	0,837	
<i>Sorbus torminalis</i>			
<i>Sphagnum sp</i>	-7,106	2,903	
<i>Stachys sylvatica</i>	10,268	-1,613	
<i>Stellaria holostea</i>			
<i>Stellaria nemorum</i>	5,265	-0,773	
<i>Teucrium scorodonia</i>			
<i>Thuidium tamariscinum</i>			
<i>Ulmus glabra (arbuste+plantule)</i>	10,936	-1,444	
<i>Urtica dioica</i>	13,768	-2,405	
<i>Vaccinium myrtillus</i>	-22,131	8,386	-0,687
<i>Vaccinium vitis-idaea</i>			
<i>Viburnum opulus</i>	11,419	-1,663	
<i>Vicia sepium</i>	9,724	-1,248	
<i>Viola sylvestris</i>	8,376	-1,511	



