

Convention ADEME / IFN / ENGREF n°0562C0029

Programme « Biondicateurs qualité des sols »

**VALIDATION DE BIOINDICATEURS FLORISTIQUES POUR LA SURVEILLANCE DE
L'ETAT NUTRITIONNEL DES SOLS FORESTIERS FRANÇAIS A PARTIR DES DONNEES
DE L'INVENTAIRE FORESTIER NATIONAL.**

1^{er} rapport d'avancement

Jean-Claude GEGOUT

Novembre 2006

SOMMAIRE

Introduction	5
Partie 1 : Qualité de prédiction des variables nutritionnelles du sol par le caractère bioindicateur de la flore.	7
1 Variation géographique du comportement écologique des espèces	9
2 Evaluation de la qualité des prédictions réalisées par bioindication	10
2.1 Variables bioindiquées	10
2.2 Mesure de la qualité de prédiction	12
2.3 Qualité de la bioindication	12
2.3.1 Données utilisées pour la validation des valeurs indicatrices	12
2.3.2 Qualité de la bioindication par la flore	13
3 Utilisation des valeurs indicatrices pour estimer la qualité nutritionnelle des sols	14
4 Conclusions	15
Partie 2 : articles scientifiques, publiés en 2005 et 2006, qui utilisent les valeurs indicatrices de qualité des sols d'EcoPlant pour prédire la distribution ou la croissance des espèces forestières.	17
Bibliographie	19

INTRODUCTION

La bioindication de l'humidité ou des capacités de nutrition du sol par la présence ou l'absence des plantes est utilisée depuis longtemps pour évaluer la qualité des milieux forestiers (Becker & Le Goff, 1988; Cajander, 1926; Duchaufour, 1948), pour choisir des essences de reboisement adaptées aux conditions écologiques des sites, ou pour prédire les capacités de production des peuplements (Lahti, 1995; Nieppola, 1993). Dans un contexte d'acidification et d'eutrophisation à long terme des écosystèmes, les plantes sont également utilisées pour détecter et analyser les changements des caractéristiques édaphiques sous l'influence des activités anthropiques (Falkengren-Grerup, 1989; Thimonier *et al.*, 1994). Le caractère bioindicateur des plantes a enfin été utilisé pour comprendre la variabilité de la diversité dans les forêts européennes (Dupre & Diekmann, 1998). Le système de bioindication mis au point par Ellenberg pour l'Europe centrale, basé sur le préférendum des espèces, est le plus fréquemment utilisé pour aborder ces problématiques (Ellenberg *et al.*, 1992). Au niveau international, les systèmes de bioindication utilisés à large échelle spatiale, utilisant la présence/absence des plantes, reposent tous sur une évaluation du caractère indicateur des espèces établie de façon empirique à partir de l'expérience des naturalistes.

Les méthodes de modélisation de la distribution des espèces mises au point à la fin du 20^{ème} siècle permettent maintenant de définir une méthode complètement formalisée de bioindication à partir de la présence/absence des espèces. Une première étape consiste à modéliser la distribution de chaque espèce vis-à-vis de la variable étudiée en établissant une courbe de probabilité de présence de l'espèce pour les différentes valeurs prises par la variable dans les conditions naturelles. Cette courbe est généralement réalisée à partir d'inventaires floristiques effectués sur de nombreux sites pour lesquels on relève également la valeur de la variable étudiée. Les courbes de réponse permettent d'établir le caractère indicateur des espèces et il est ensuite possible d'utiliser celui-ci pour prédire la variable uniquement à partir des inventaires floristiques établis sur les placettes. L'une des méthodes les plus simples et efficaces pour définir le caractère indicateur des plantes consiste à définir un indice numérique synthétique pour chaque espèce. L'indice retenu, établi à partir de la courbe de réponse de l'espèce et appelé classiquement « valeur indicatrice », est la valeur du facteur pour laquelle la probabilité de présence de l'espèce est maximale. Il est ensuite possible de réaliser une estimation du facteur par bioindication à partir de l'inventaire floristique des sites : la valeur estimée correspond à la moyenne des valeurs indicatrices des espèces présentes sur chaque site.

Les premières valeurs indicatrices établies en France ont été élaborées pour 157 espèces forestières dans le massif vosgien vis-à-vis des paramètres trophiques du sol (Gégout, 1995). Contrairement aux approches empiriques médioeuropéennes, le caractère bioindicateur des espèces a été déterminé à partir des courbes de réponse des espèces. Dans le cadre d'un contrat ADEME, la valeur indicatrice de plus de 500 espèces de la flore française a ensuite été déterminée à l'échelle du territoire national pour des variables édaphiques et climatiques grâce à la base de données EcoPlant (Gégout *et al.*, 2002).

La détermination du caractère bioindicateur des plantes étant réalisée, l'objectif de ce nouveau projet financé par l'ADEME est de :

- Déterminer la qualité de prédiction du pH, de la nutrition minérale et la nutrition azotée des sols forestiers français à partir du caractère bioindicateur des espèces végétales ;
- Evaluer la baisse de qualité des prédictions liée à l'utilisation de relevés floristiques incomplets en vue de l'utilisation des données de l'Inventaire Forestier National ;
- Cartographier l'état nutritionnel des sols forestiers français à l'aide des 80 000 placettes de l'Inventaire Forestier National et calculer les surfaces, à l'échelle du pays et des régions françaises, des sols acides et/ou à mauvaise nutrition minérale et azotée.

Ce projet s'inscrit dans le cadre du besoin prioritaire « surveillance de la qualité des sols » défini par l'ADEME dans son appel à proposition.

Ce premier état d'avancement aborde le premier volet du projet lié à l'estimation de la qualité de prédiction des variables du sol par la flore. Cette qualité a été estimée par l'analyse de la stabilité spatiale du caractère indicateur des espèces et par la comparaison, sur 261 sites, des valeurs estimées par la flore et des valeurs mesurées des variables. Cet aspect fait l'objet de la première partie du rapport. **La seconde partie du rapport vise à montrer l'intérêt des valeurs indicatrices établies pour modéliser la niche écologique des plantes et prédire leur distribution spatiale ou leur croissance. Cette seconde partie est composée de 4 articles scientifiques parus en 2005 ou 2006,** pendant la première année de la convention, qui montrent la qualité et l'intérêt de l'utilisation des valeurs indicatrices établies dans le cadre des contrats entre l'ENGREF, l'IFN et l'ADEME.

**PARTIE 1 : QUALITE DE PREDICTION DES VARIABLES NUTRITIONNELLES DU
SOL PAR LE CARACTERE BIOINDICATEUR DE LA FLORE.**

1 VARIATION GEOGRAPHIQUE DU COMPORTEMENT ECOLOGIQUE DES ESPECES

La variabilité spatiale de la réponse d'une espèce aux gradients écologiques peut être liée à sa variabilité génétique (présence d'écotypes), à la présence d'espèces compétitrices différentes selon les régions (Diekmann & Lawesson, 1999; Prinzing *et al.*, 2002), ou à des valeurs différentes de co-facteurs importants pour l'espèce analysée et corrélés au gradient étudié. Cependant, l'existence et l'importance d'une variabilité géographique du comportement des espèces restent peu clairs et elles n'avaient jamais été étudiées avec des jeux de données conséquents et des informations floristiques et écologiques mesurées simultanément sur les mêmes sites. Si la variabilité spatiale de la réponse des espèces s'avérait importante, elle conduirait à une variabilité régionale du caractère indicateur des espèces. Cette variabilité aurait pour conséquence une détérioration des prédictions de l'estimation de la qualité des sols quand on passe d'une prédiction régionale à une prédiction nationale.

La variabilité du caractère indicateur des plantes a été testé en comparant les valeurs indicatrices déterminées dans le nord-ouest de la France avec les valeurs indicatrices des mêmes espèces déterminées dans le nord-est de la France (Coudun & Gegout, 2005). La localisation des placettes utilisées, issues de la base de données EcoPlant, est mentionnée dans la figure 1. La comparaison des valeurs indicatrices entre les deux régions montre que le caractère indicateur acidiphile ou neutrophile des espèces ne change pratiquement pas entre le nord-est et le nord-ouest de la France (tableau 1). Sur 176 espèces réagissant au pH dans les deux régions, seules 6 changent de catégorie lorsqu'on passe d'une région à l'autre. L'examen détaillé de la valeur indicatrice de chaque espèce dans les deux régions est possible à partir de la figure 2. Le coefficient de corrélation (R^2) entre les valeurs indicatrices des 46 espèces les plus fréquentes dans les régions atteint 0.78. Plus des $\frac{3}{4}$ de ces espèces ont des différences de valeurs indicatrices inférieures à 0,5 unité de pH entre le nord-est et le nord-ouest de la France. Ces résultats indiquent une homogénéité globale des valeurs indicatrices à l'échelle du nord de la France qui justifie le calcul du caractère bioindicateur des plantes à l'échelle de vastes espaces géographiques.

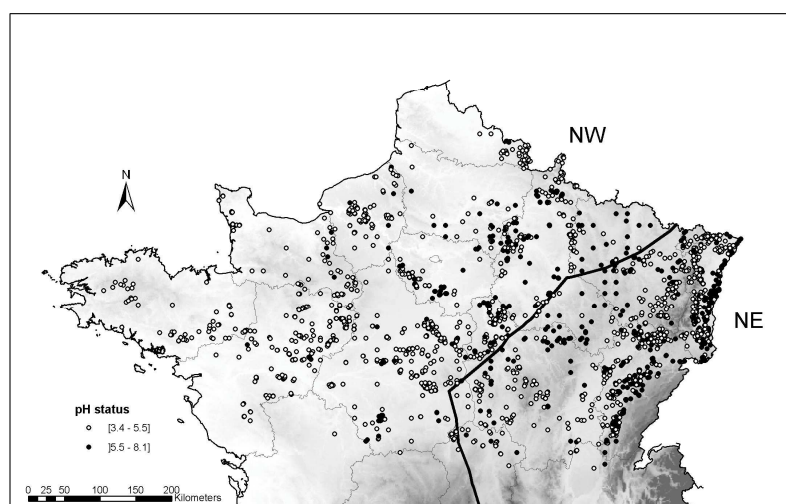


Figure 1. Localisation des 2404 relevés d'EcoPlant utilisés pour comparer le caractère indicateur des plantes entre le nord-est et le nord-ouest de la France. Les pH acides sont indiqués en noirs, les pH neutres sont représentés par un cercle blanc.

	VI NE < 5.5	VI NE > 5.5	Total NE
Valeur indicatrice NO < 5.5	47	3	50
Valeur indicatrice NO > 5.5	3	123	126
Total NO	50	126	176

Tableau 1. Comparaison des valeurs indicatrices de pH calculées dans le nord-est et le nord-ouest de la France pour 177 espèces et deux classes de pH.

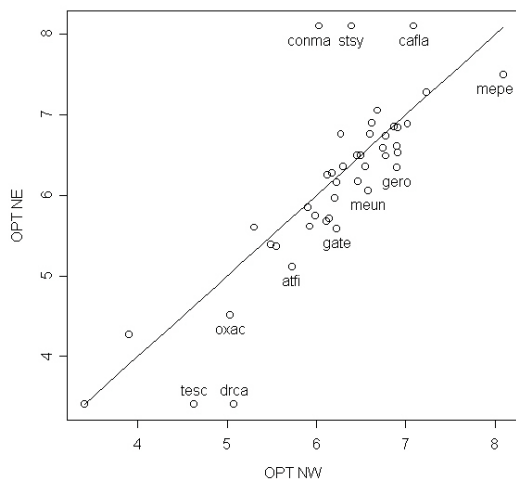


Figure 2. Valeurs indicatrices pour le pH de 46 espèces forestières dans le nord-est et le nord-ouest de la France.

2 EVALUATION DE LA QUALITE DES PREDICTIONS REALISEES PAR BIOINDICATION

2.1 VARIABLES BIOINDIQUEES

Des valeurs indicatrices ont été calculées pour le pH_{eau} , le rapport S/T et le rapport C/N de l'horizon A du sol. Le rapport S/T est calculé, après extraction au pH du sol des cations échangeables, comme le rapport $(Ca+Mg+K+Na)/CEC_{pHsol}$. La CEC est mesurée en sol calcaire ou calculée comme étant la somme des cations échangeables $(Ca+Mg+K+Na+Al+H)$ en sol acide. Le rapport C/N est le rapport carbone organique/azote total. Ces variables ont été mesurées sur des échantillons de sols prélevés au moment de la réalisation des relevés floristiques. Les données utilisées pour établir les valeurs indicatrices sont rappelées dans le tableau 2.

Tableau 2. Données utilisées pour le calcul des valeurs indicatrices à l'échelle de la France.

Variable	Nb de relevés utilisés	Gamme étudiée	Seuil d'occurrences	Nb d'espèces traitées
pH_{eau}	3 835	3 – 8.5	10	568
S/T	2 670	0 – 100	10	518
C/N	3 547	10 – 40	10	557

La réponse des espèces aux facteurs a été modélisée par l'élaboration d'une courbe de probabilité de présence de chaque espèce le long de chaque facteur à l'aide de modèles logistiques (figure 3).

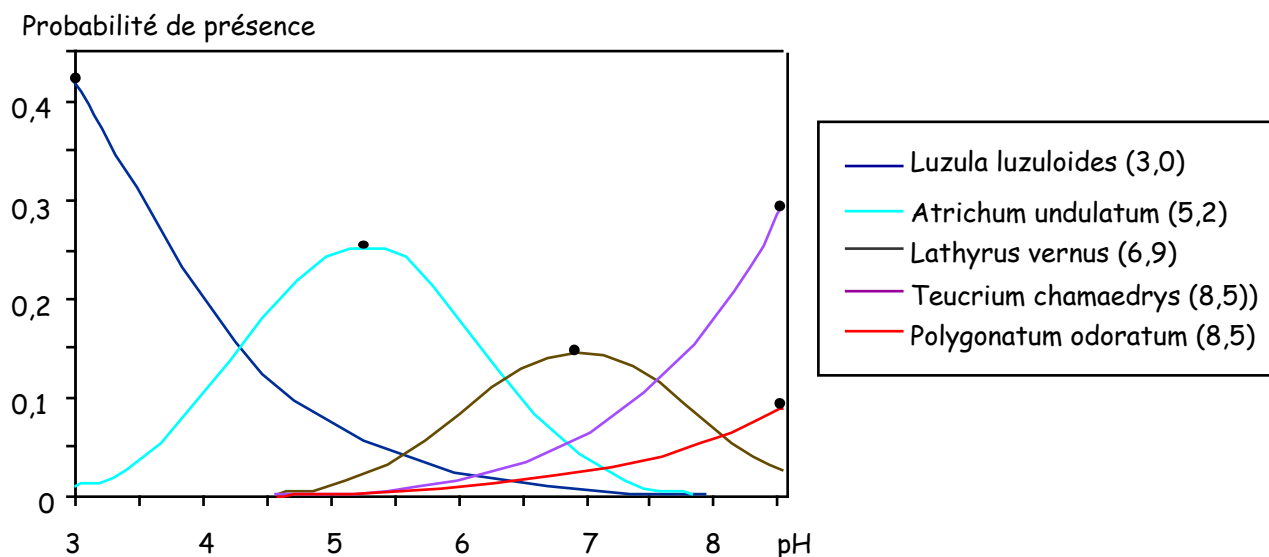
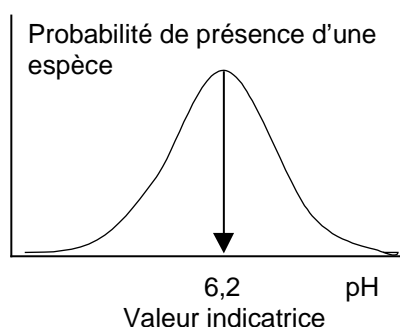


Figure 3. courbes de réponse et valeurs indicatrices de 5 espèces végétales vis-à-vis du pH dans les forêts françaises

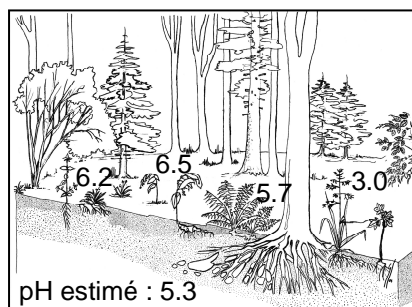
Le caractère indicateur de chaque espèce pour chaque variable de l'état nutritionnel du sol a été résumé par la valeur de la variable correspondant au maximum de la courbe de réponse de l'espèce (Ter Braak et Looman, 1986). Des valeurs indicatrices ont été calculées pour les 700 espèces étudiées pour chacune des trois variables de qualité chimique des sols (Gégout *et al.*, 2002).

La prédiction d'une variable du sol à l'aide du caractère bioindicateur de la flore a été effectué en réalisant la moyenne des valeurs indicatrices des espèces présentes sur chaque placette (figure 4).

1 - Valeur indicatrice des espèces



2 - Prédiction des variables du sol avec les valeurs indicatrices



Estimation du pH, C/N, et d'autres variables écologiques avec les valeurs indicatrices des espèces du relevé

Figure 4. démarche de prédiction d'une variable écologique à partir des valeurs indicatrices des espèces et de relevés floristiques.

2.2 MESURE DE LA QUALITE DE PREDICTION

Deux mesures ont été utilisées pour évaluer la qualité d'estimation des différentes approches de bioindication. La première est la racine de l'erreur quadratique moyenne des prédictions :

$$RMSE = \sqrt{\frac{1}{n} \cdot \sum_{j=1}^n (x_j - \hat{x}_j)^2}$$

Cette erreur prend en compte le biais des prédictions par rapport aux valeurs mesurées et l'imprécision des prédictions autour de ce biais.

La seconde mesure de qualité utilisée est le carré de la corrélation linéaire R^2 entre les valeurs mesurées et prédites de la variable. Le R^2 est indépendant de tout biais des prédictions qui peut être corrigé par une régression linéaire. Il présente également l'avantage de permettre les comparaisons entre les qualités de prédiction de différentes variables.

2.3 QUALITE DE LA BIOINDICATION

2.3.1 Données utilisées pour la validation des valeurs indicatrices

Un jeu de 261 relevés du réseau européen (Badeau 1998), répartis en quinconce sur une grille de 16 km de côté placée sur la France entière, a été utilisé pour estimer la qualité des prédictions réalisées par les valeurs indicatrices. Ce jeu de validation est différent du jeu de calibration et ne repose pas sur les mêmes sources de données. Cet avantage permet d'éviter une trop forte corrélation temporelle avec les données de calibration, qui aurait pu être à l'origine d'une surestimation de la qualité de la bioindication (Araujo *et al.*, 2006). La distance minimale moyenne entre ces 261 relevés et les placettes utilisées pour calculer les valeurs indicatrices de niveau trophique est égale à 12.6 km (figure 5). Ces distances, très importantes et supérieures à 1 km pour plus de 90 % des placettes, assurent une absence ou quasi-absence d'autocorrélation spatiale entre les données utilisées pour la calibration et la validation des modèles, ce qui assure une estimation sans biais spatial de la qualité d'estimation.

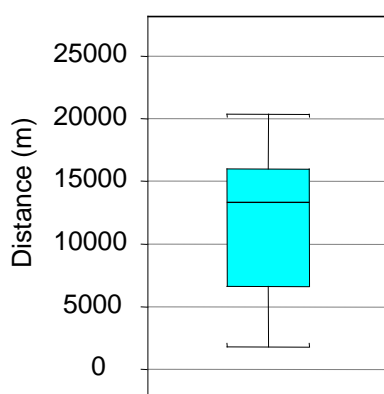


Figure 5. Distribution des distances minimales entre les 261 placettes du jeu de validation et les placettes utilisées pour modéliser les valeurs indicatrices de sol. Les quantiles 10, 25, 50, 75 et 90 de la distribution des 261 distances minimales sont représentées. Les distances élevées assurent l'indépendance entre données de calibration des valeurs indicatrices et données de validation.

La répartition systématique des placettes de validation sur l'ensemble des forêts du territoire français constitue un autre avantage de ces données (figure 6). L'erreur de prédiction des variables du milieu par la végétation de ces 261 placettes est une estimation non biaisée de l'erreur de prédiction attendue pour toute placette sélectionnée de façon aléatoire dans les

forêts françaises. Elle correspond donc à l'erreur moyenne attendue en n'importe quel point forestier du territoire français.

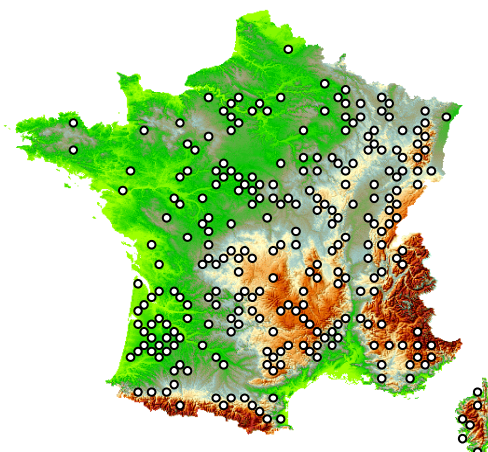


Figure 6. Distribution sur le territoire français des 261 placettes de validation des valeurs indicatrices des plantes utilisées pour estimer la qualité nutritionnelle des sols forestiers.

2.3.2 Qualité de la bioindication par la flore

Les écarts entre valeurs mesurées et estimées, mesurés par la REQM, sont de l'ordre de 0.8 unité de pH, 20 % de S/T ou 5 unités de C/N (tableau 3). Ces écarts correspondent à l'amplitude moyenne des classes de niveau trophique définies pour ces variables (Baize & Girard, 1992; Duchaufour, 1988). La REQM représente la différence entre une mesure réalisée sur quelques grammes de terre issus d'un échantillon prélevé à un moment donné sur l'horizon A d'une fosse, et une estimation réalisée à partir d'un relevé floristique réalisé sur 400 m². Il existe entre les deux sources de données une différence d'ordre spatial : la flore intègre tout l'espace de la placette alors que l'échantillon ne représente que la zone de la fosse. La variabilité spatiale du pH de l'horizon A au sein des placettes a été testée à partir d'un sous-jeu de 27 placettes d'EcoPlant situées dans le massif vosgien (de Boutray, 2003). La REQM des mesures, estimée à partir du pH mesuré sur 5 échantillons répartis systématiquement sur la placette, est égale à 0.30 unité ce qui explique une partie des différences observées entre pH mesuré et bioindiqué. La mesure est également réalisée à un moment donné alors que le relevé floristique, qui contient une forte proportion d'espèces pérennes, est représentatif d'une période plus longue. C'est en général à des informations représentatives d'un domaine spatial et d'un laps de temps assez vaste, que l'utilisateur cherche à avoir accès.

Tableau 3. Qualité d'estimation par la bioindication des variables liées aux capacités de nutrition du sol. Les données employées sont les 261 placettes du jeu de validation.

Variable	Régression logistique	
	REQM	R2
pH	0.81	0.61
S/T (%)	20.9	0.62
C/N	4.58	0.49
Moyenne		0.57

La qualité de prédiction des variables, lorsqu'elle est réalisée à l'échelle de la France, est tout à fait comparable à celle réalisée dans les Vosges à partir de valeurs indicatrices établies pour ce massif (Gégout *et al.*, 2003). Il semble donc inutile d'ajuster des valeurs indicatrices localement pour essayer d'améliorer les prédictions. A l'échelle internationale, des estimations réalisées

par des valeurs indicatrices établies par des courbes de réponses n'ont été comparées à des valeurs mesurées que pour le pH (Wamelink *et al.*, 2005). Selon les approches et les territoires étudiés, l'erreur quadratique moyenne de prédiction, qui varie de 0.6 à 2.0 unités, est cohérente avec les valeurs trouvées pour la France.

3 UTILISATION DES VALEURS INDICATRICES POUR ESTIMER LA QUALITE NUTRITIONNELLE DES SOLS

Les valeurs indicatrices ont été utilisées pour prédire les variables de milieu sur de nombreuses placettes comportant un relevé floristique. Un exemple de prédiction du pH et du C/N à partir des valeurs indicatrices est fourni dans la figure 7 pour plus de 12 000 placettes réparties dans toute la France et issues des bases de données Sophy et EcoPlant. Ce nombre de placettes est quatre fois plus important que le nombre de placettes forestières comportant les mesures de ces deux variables. La figure 7 montre la relation bien connue entre les deux variables : le pH est corrélé négativement au C/N. Ce gradient, opposant les sols acides à mauvaise nutrition azotée aux sols peu acides à bonne nutrition azotée, correspond au gradient de richesse minérale connu en écologie forestière. C'est le gradient de niveau trophique mentionné dans la Flore Forestière Française (Rameau *et al.*, 1989; Rameau *et al.*, 1993) où il est explicité par les humus et l'acidité du sol.

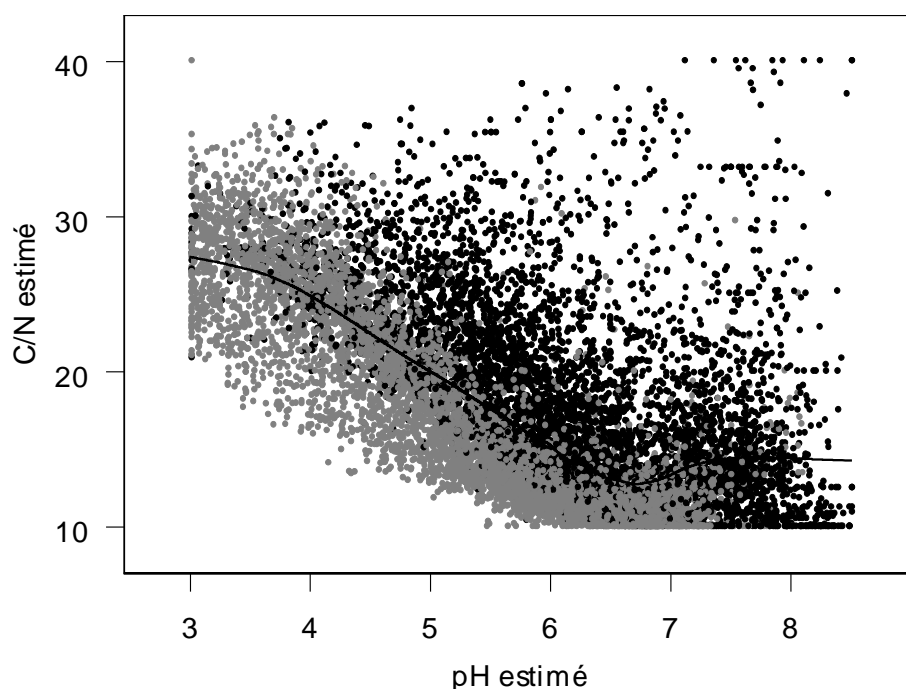


Figure 7. Représentation des pH et C/N estimés sur 12 453 placettes issues des bases de données Sophy et EcoPlant. Les placettes indiquées en grisé sont situées au nord de la France, celles en noir sont situées au sud de la France. Une courbe de tendance est superposée au nuage.

Le grand nombre de placettes met également en évidence un optimum de nutrition azotée (représentée par une valeur minimale de C/N prédit) pour les pH compris entre 6 et 7. Ce lien, logique, n'avait jamais été représenté. La remontée moyenne du C/N pour les sols carbonatés et surtout la possibilité d'avoir, pour des pH élevés, des C/N très élevés, est également très

bien mis en évidence par la bioindication floristique. Les sols concernés sont très mal connus des pédologues ce qui est bien montré par la nomenclature des humus qui est mal établie pour ces conditions. Selon les auteurs on parle de mor ou moder calcique ou carbonaté, d'amphimull, de tangel voire de mulls à litière épaisse. Il est remarquable que la flore puisse indiquer ces conditions particulières de sol. Cet élément, ajouté à la relative faiblesse de la relation existant entre pH et C/N bioindiqués, montre l'utilité de distinguer le gradient de nutrition azotée du gradient d'acidité dans la définition d'un « niveau trophique » des placettes. Cette distinction est essentielle dans le cadre de l'évolution temporelle des écosystèmes sous l'effet des activités anthropiques qui peuvent conduire à un découplage entre niveaux d'azote et d'acidité des sols (Diekmann & Dupre, 1997). Ce découplage existe déjà au niveau spatial si on distingue les sols du nord et du sud de la France (figure 7). Ici encore, la flore permet d'illustrer un phénomène méconnu et non montré : non seulement les sols du nord de la France ont des pH plus acides et des C/N plus faibles en moyenne que les sols du sud de la France, mais à pH égal, la flore indique un C/N plus élevé de 1 à 5 unités (la différence varie selon les valeurs de pH) dans la moitié sud de la France par rapport à la moitié nord.

4 CONCLUSIONS

Le travail réalisé avant le lancement de ce projet sur les différentes méthodes de prédiction de variables à partir de la présence/absence des espèces montre que la qualité de prédiction varie relativement peu avec la méthode utilisée (Gégout *et al.*, 2003). La méthode par maximum de vraisemblance, qui utilise la totalité de la courbe de réponse des espèces, fournit certes de meilleurs résultats que l'approche par les valeurs indicatrices, mais cette amélioration reste limitée. La longue utilisation passée et la simplicité de la méthode des valeurs indicatrices militent pour son utilisation au moins en situation de routine. La comparaison du système établi à partir d'EcoPlant avec celui d'Ellenberg a été réalisée lors de l'étude de la distribution des essences dans les Vosges et de la production du Hêtre et de l'Epicéa en France (Pinto & Gégout, 2005; Seynave *et al.*, 2005, voir la partie 2 du rapport). Utilisées individuellement ou ensemble, les valeurs indicatrices d'EcoPlant semblent plus efficaces que celles d'Ellenberg pour prédire la distribution ou la production des essences. Outre le gain de précision apporté, le principal avantage des valeurs indicatrices d'EcoPlant réside dans le fait qu'elles ont été établies par une démarche formalisée qui repose sur des données et qui peut donc être améliorée.

Au cours des années 2005 et 2006, les valeurs indicatrices issues de la base de données EcoPlant ont été très utilisées pour modéliser la distribution ou la croissance des essences forestières. L'utilisation des valeurs indicatrices pour l'étude de la production des essences (Seynave *et al.*, 2006; Seynave *et al.*, 2005) a mis en évidence de très faibles potentialités de production dans les milieux à pH et C/N élevés. Cette baisse de productivité, difficilement prévisible si on tient compte d'un seul gradient trophique, montre la nécessité de distinguer le gradient de nutrition azotée du gradient d'acidité dans les études sur les potentialités forestières. Cette distinction permet d'identifier des situations particulières à pH élevé et mauvaise disponibilité en azote et de nuancer la qualité de nutrition des milieux pour un même niveau d'acidité selon leur richesse en azote. Cette séparation est d'autant plus importante que les apports anthropiques à long terme influent différemment sur chacun des gradients. L'intérêt des valeurs indicatrices de nutrition des sols pour prédire la croissance ou la présence des essences fait l'objet de la seconde partie du rapport qui présente les résultats obtenus dans 4 articles scientifiques parus pendant la durée du contrat en 2005 ou 2006.

La seconde année du projet ADEME-ENGREF-IFN sera consacrée à étudier l'effet de la prise en compte de relevés floristiques partiels sur la qualité de prédiction des variables édaphiques. Cette étape permettra de déterminer précisément dans quelle mesure il est possible d'utiliser les 80 000 placettes de l'Inventaire Forestier National pour spatialiser la qualité nutritionnelle des sols forestiers.

**PARTIE 2 : ARTICLES SCIENTIFIQUES, PUBLIES EN 2005 ET 2006, QUI UTILISENT
LES VALEURS INDICATRICES DE QUALITE DES SOLS D'EcoPLANT POUR PREDI
RE LA DISTRIBUTION OU LA CROISSANCE DES ESPECES FORESTIERES.**

Utilisation des valeurs indicatrices d'EcoPlant pour prédire la distribution des espèces

Pinto P.E., Gégout J.C. (2005). Assessing the nutritional and climatic response of temperate forest tree species in the Vosges Mountains. *Annals of Forest Science*, 62 : 761-770.

Coudun C., Gégout J.C., Piedallu C., Rameau J.C. (2006). Soil nutritional factors improve plant species distribution models: an illustration with *Acer campestre* L. in France. *Journal of Biogeography*, 33 : 1750-1763.

Utilisation des valeurs indicatrices d'EcoPlant pour prédire la croissance des essences

Seynave I., Gégout J.C., Hervé J.C., Dhôte J.F., Drapier J., Bruno E., Dumé G. (2005). Picea abies site index prediction by environmental factors and understorey vegetation: a two-scale approach based on survey databases. *Canadian Journal of Forest Research*, 35(7) :1669-1678

Seynave, I., J.C. Gégout, J.C. Hervé, J. F. Dhôte, (2006). Facteurs écologiques et production du Hêtre en France. *Forêt – Entreprise*, 167 : 41-45.

BIBLIOGRAPHIE

- Araujo, A.P., Pearson, R.G., Thuiller, W., & Erhard, M. (2006) Validation of species-climate impact models under climate change. *Journal of Biogeography*.
- Baize, D. & Girard, M., C." (1992) *Référentiel Pédologique, principaux sols d'Europe* AFES, INRA, Paris.
- Becker, M. & Le Goff, N. (1988) Diagnostic stationnel et potentiel de production. *Rev. For. Fr.*, 40, 29-43.
- Cajander, A.K. (1926) The theory of forest types. *Acta For. Fenn.*, 29, 1:108.
- Coudun, C. & Gegout, J.C. (2005) Ecological behaviour of herbaceous forest species along a pH gradient: a comparison between oceanic and semicontinental regions in northern France. *Global Ecology and Biogeography*, 14, 263-270.
- de Boutray, A. (2003) Etude de la variabilité du pH et du C/N dans les sapinières vosgiennes, Ecole nationale du Génie Rural, des Eaux et des Forêts. Mémoire stage court de 3ème année de la Formation des Ingénieurs Forestiers.
- Diekmann, M. & Dupre, C. (1997) Acidification and eutrophication of deciduous forests in northwestern Germany demonstrated by indicator species analysis. *Journal of Vegetation Science*, 8, 855-864.
- Diekmann, M. & Lawesson, J.E. (1999) Shifts in ecological behaviour of herbaceous forest species along a transect from northern Central to North Europe. *Folia Geobotanica*, 34, 127-141.
- Duchaufour, P. (1948) Recherches écologiques sur la chênaie atlantique française. *Annales de l'école nationale des eaux et forêts*, 11, 1-332.
- Duchaufour, P. (1988) *Abrégé de Pédologie*.
- Dupre, C. & Diekmann, M. (1998) Prediction of occurrence of vascular plants in deciduous forests of south Sweden by means of Ellenberg indicator values. *Applied Vegetation Science*, 1, 139-150.
- Ellenberg, H., Weber, H.E., Düll, R., Wirth, V., Werner, W., & Paulißen, D. (1992) Zeigerwerte von Pflanzen in Mitteleuropa. In *Scripta geobotanica*, Vol. 18, pp. 1-248.
- Falkengren-Grerup, U. (1989) Soil acidification and its impact on ground vegetation. *Ambio*, 18, 179-183.
- Gégout, J.C., Coudun, C., Brisse, H., & Berges, L. (2002). Comportement écologique des espèces forestières vis-à-vis du climat et du sol en France. Application à l'évaluation des charges critiques d'acidité et d'azote. ENGREF, Laboratoire d'Etude des Ressources Forêt-Bois. Rapport final de la convention de recherche ADEME/ENGREF n°99 62 003, Nancy.
- Gégout, J.C., Hervé, J.C., Houllier, F., & Pierrat, J.C. (2003) Prediction of forest soil nutrient status using vegetation. *Journal of Vegetation Science*, 14, 55-62.
- Lahti, T. (1995) Understorey vegetation as an indicator of forest site potential in southern Finland. *Acta Forestalia Fennica*, 246, 68.
- Nieppola, J. (1993) Understorey plants as indicators of site productivity in *Pinus sylvestris* L. stands. *Scandinavian Journal of Forest Research*, 8, 49-65.
- Pinto, P.E. & Gegout, J.C. (2005) Assessing the nutritional and climatic response of temperate tree species in the Vosges Mountains. *Annals of Forest Science*, 62, 761-770.

- Prinzing, A., Durka, W., Klotz, S., & Brandl, R. (2002) Geographic variability of ecological niches of plant species: are competition and stress relevant? In *Ecography*, Vol. 25, pp. 721-729.
- Rameau, J.C., Mansion, D., & Dumé, G. (1989) Flore forestière française - guide écologique illustré - tome 1 : plaines et collines.
- Rameau, J.C., Mansion, D., & Dumé, G. (1993) Flore forestière française - guide écologique illustré - tome 2 : montagnes Institut pour le Développement, Paris.
- Seynave, I., Gégout, C., Hervé, J.C., & Dhote, J.F. (2006) Facteurs écologiques et productions du Hêtre en France. *Forêt entreprise*, 167, 41-45.
- Seynave, I., Gégout, J.C., Hervé, J.C., Dhote, J.F., Drapier, J., Bruno, E., & Dumé, G. (2005) *Picea abies* site index prediction by environmental factors and understorey vegetation: a two-scale approach based on survey databases. *Canadian Journal of Forest Research- Revue Canadienne De Recherche Forestiere*, 35, 1669-1678.
- Thimonier, A., Dupouey, J.L., Bost, F., & Becker, M. (1994) Simultaneous eutrophication and acidification of a forest ecosystem in North-East France. *New Phytologist*, 126, 533-539.
- Wamelink, G.W.W., Goedhart, P.W., Van Dobben, H.F., & Berendse, F. (2005) Plant species as predictors of soil pH: replacing expert judgement by hard data. In *Journal of Vegetation Science*.

