



**HAL**  
open science

## Effets des amendements sur le fonctionnement biologique des sols forestiers: mieux comprendre le rôle de la méso- et de la macrofaune dans l'évolution des humus

Jean-François Ponge

► **To cite this version:**

Jean-François Ponge. Effets des amendements sur le fonctionnement biologique des sols forestiers: mieux comprendre le rôle de la méso- et de la macrofaune dans l'évolution des humus. *Revue forestière française*, 2009, 61 (3), pp.217-222. 10.4267/2042/30098 . hal-00493994

**HAL Id: hal-00493994**

**<https://hal.science/hal-00493994>**

Submitted on 21 Jun 2010

**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.

## **Effets des amendements sur le fonctionnement biologique des sols forestiers: mieux comprendre le rôle de la méso- et de la macrofaune dans l'évolution des humus**

**PONGE Jean-Francois**

*Muséum National d'Histoire Naturelle, CNRS UMR 7179, 4 avenue du Petit-Château, E-mail: [jean-francois.ponge@wanadoo.fr](mailto:jean-francois.ponge@wanadoo.fr)*

Une première approche du rôle de la méso- et de la macrofaune du sol dans la dégradation des litières et la formation des humus peut se faire par l'observation des traces d'activités de la faune (galeries, déjections) et de la succession des horizons (Jabiol *et al.*, 1994 ; Brêthes *et al.*, 1995 ; Jabiol *et al.*, 2007). Les trois principales formes d'humus, Mull, Moder et Mor se caractérisent par une participation différente des organismes fousseurs (vers de terre anéciques et endogés, termites, etc...) et des organismes squelettisant la litière (vers de terre épigés, diplopodes, isopodes, enchytréides, larves d'insectes, acariens, collemboles).

Le **Mull**, reconnaissable à son horizon A bio-macrostructuré, est caractérisé en milieu tempéré par l'activité des vers de terre anéciques et endogés, ainsi que par une grande variété de représentants de la macrofaune épigée (vers de terre épigés, diplopodes, isopodes, mollusques). Ces organismes contribuent à une disparition rapide de la litière et à son enfouissement au sein de l'horizon A, siège de la nutrition minérale des plantes et de l'humification de la matière organique. Le Mull renferme également les représentants de la mésofaune (enchytréides, larves d'insectes, acariens, collemboles, protozoaires, etc...), dont l'activité se voit difficilement, étant masquée par celle des animaux de plus grande taille. La communauté animale du Mull est donc une communauté complète, correspondant au maximum de biodiversité locale possible en milieu forestier. Cet optimum de biodiversité est également observé au niveau des compartiments végétaux (strate arbustive et herbacée, plantes vernaies) et microbiens (bactéries, champignons) de l'écosystème et est associé à une productivité maximale ainsi qu'à une circulation rapide des nutriments (cycles biogéochimiques). L'énergie et la matière circulent à travers un grand nombre d'organismes en interaction, exigeants sur le plan nutritionnel mais efficaces en termes de transformation de la matière organique et de recyclage des éléments. Ce mode de fonctionnement est optimal en présence d'un climat relativement doux et humide (favorisant l'activité biologique), d'un substrat géologique riche en minéraux altérables (favorisant l'accès aux nutriments), et d'une litière dite améliorante (feuillus précieux). La dominance du chêne ou du hêtre peut être compensée par la présence d'un sous-étage à litière améliorante (charme, tilleul, noisetier, merisier, sorbiers et alisiers).

Le **Moder**, reconnaissable à la présence d'une grande quantité de boulettes fécales au sein de l'horizon O (organique), à l'absence d'une structure grumeleuse au sein de l'horizon A (organo-minéral) et au passage progressif de l'horizon O à l'horizon A, correspond à un niveau inférieur de biodiversités animale (réduction en abondance et diversité de la macrofaune), végétale (réduction en abondance et diversité des strates arbustives et herbacées) et microbienne (dominance des champignons). La litière est consommée et transformée sur place en boulettes fécales organiques, les éléments récalcitrants (riches en lignine) étant laissés en place au sein de l'horizon O. L'horizon OH est formé par l'accumulation des boulettes fécales, des tissus végétaux récalcitrants et d'un réseau dense de

racines fines ectomycorhizées. La macrofaune, encore présente dans le **Eu-moder** à horizon OH mince, est totalement remplacée par la mésofaune (principalement enchytréides) dans le **Dysmoder** à horizon OH épais. Les nutriments, recyclés au sein de la litière par l'activité fongique et la squelettisation des feuilles et aiguilles par la faune, sont restitués aux végétaux via un réseau dense de mycéliums de champignons ectomycorhiziens. Ce mode de fonctionnement, qui dérive du précédent (Mull) par un processus soustractif (moins d'espèces, mais pas moins d'animaux et de micro-organismes!), est essentiellement associé à des sols pauvres en minéraux altérables et/ou à une litière récalcitrante (résineux, feuillus non précieux sans sous-étage) mais son niveau d'activité biologique relativement élevé nécessite des conditions climatiques pas trop rigoureuses.

Le **Mor**, reconnaissable à l'absence de traces d'activité notables de la faune au sein de l'horizon O et à une transition brutale de l'horizon O avec un horizon minéral, correspond au minimum de biodiversité dans les trois compartiments de l'écosystème. Typiquement, la végétation est à base d'éricacées (terre de bruyère) ou de conifères. Il présente de fortes analogies avec les histosols (tourbe). La forte réduction de l'activité animale est à l'origine d'une difficulté de recyclage de la matière organique, imposant à une végétation peu productive (mais peu exigeante sur le plan trophique et fortement tolérante aux stress climatiques) des liaisons étroites avec des symbiotes mycorhiziens très spécifiques (cas des éricacées) ou particulièrement résistants (*Cenococcum geophilum*, formant des ectomycorhizes noir corbeau). Ce mode de fonctionnement est associé à des climats froids (réduction de l'activité biologique), tels qu'on peut les trouver en altitude (étage subalpin) ou aux latitudes élevées (régions boréales) et/ou à des litières extrêmement récalcitrantes (callune, fougère aigle, sphaignes, peuplements de conifères renfermant ces végétaux en sous-étage). Le niveau d'allélopathie y est très élevé et l'activité microbienne (y compris fongique!) extrêmement réduite.

Le Tableau 1 montre l'ensemble des propriétés associées aux Mulls, Moders et Mors. On peut considérer que ces trois formes d'organisation des communautés de la méso- et de la macrofaune sont des stratégies de l'écosystème, par lesquelles les organismes (végétaux, animaux, microbes) se sont adaptés les uns aux autres pour former des liaisons mutualistes stables et efficaces, à des niveaux décroissants de disponibilité en nutriments et des niveaux croissants de contrainte climatique (Ponge, 2003). La Figure 1, exécutée d'après les données d'une étude portant sur 13 hêtraies de l'Ardenne belge (Ponge *et al.*, 1997) et présentée lors d'une séance de l'Académie d'Agriculture (Ponge, 2000), montre que la richesse zoologique décroît avec l'altitude, facteur distal qui résume à lui seul l'ensemble des contraintes environnementales pesant sur les organismes du sol. Dans les conditions locales de l'Ardenne, une altitude élevée signifie un climat plus froid mais également, d'un point de vue trophique, un substrat gréseux libérant peu de nutriments, avec des processus érosifs enrichissant les bas de pente au détriment des hauts de pente. À cette action directe de l'altitude, se joint, par un processus de rétroaction ou feed-back, la qualité nutritionnelle de la litière de hêtre, qui baisse à mesure que la disponibilité en nutriments décroît, que les cycles biogéochimiques se ralentissent et que le feuillage de hêtre s'enrichit en métabolites secondaires inappétents pour la faune et résistants vis-à-vis de l'activité microbienne (Toutain, 1987 ; Wardle *et al.*, 1998).

Il est possible de voir ces trois modes de fonctionnement varier, soit en conditions naturelles, par exemple au cours d'une révolution forestière (André, 1997 ; Ponge *et al.*, 1998) ou d'une succession primaire ou secondaire (Mull dans les jeunes stades ou les stades pionniers, suivi de Moder avec un éventuel retour au Mull dans les peuplements âgés plus stratifiés), soit en conséquence de pratiques sylvicoles : introduction d'essences pures ou en mélange (Nihlgård,

1971 ; Aubert *et al.*, 2004), amendements (Deleporte *et al.*, 1999 ; Ponge *et al.*, 2000), éclaircies et coupes (Terlinden et André, 1988 ; Mattson et Swank, 1989), passages d'engins d'exploitation (Nadezhdina *et al.*, 2006). Leur évolution est conditionnée, non seulement par des changements des conditions de milieu (lumière, aération du sol) et des ressources (qualité et quantité de la litière), mais également par la capacité de colonisation des organismes (notamment animaux) en cause dans leur déterminisme. Par exemple, un amendement calcique va être favorable globalement aux vers de terre, mais il va avant tout doper les communautés existant sur la station (s'il y en a!) sans pour autant permettre l'arrivée de nouvelles espèces générant une évolution de la forme d'humus, sauf si celles-ci sont déjà présentes dans les environs des parcelles amendées ou bien encore sont inoculées (Robinson *et al.*, 1992 ; Rundgren, 1994 ; Deleporte et Tillier, 1999). La taille des unités de gestion et l'existence de refuges (notamment pour la macrofaune) conditionnent le retour possible à des humus de forme Mull dans la futaie lorsqu'une phase Moder est apparue au stade perchis par abaissement du niveau trophique du sol (Miller, 1984 ; Bernier et Ponge, 1994). Le fonctionnement biologique des sols, en particulier en ce qui concerne la présence et l'activité de la faune, est donc un élément-clé d'une gestion conservatoire des forêts, dans l'optique d'un maintien sur le long terme d'un niveau élevé de production et de biodiversité.

#### BIBLIOGRAPHIE:

ANDRÉ (J.).- La protection des systèmes forestiers, de leurs espèces structurantes aux processus hétérotrophes.- *Écologie*, vol. 28, 1997, pp. 85-89.

AUBERT (M.), BUREAU (F.), ALARD (D.), BARDAT (J.).- Effect of tree mixture on the humic epipedon and vegetation diversity in managed beech forests (Normandy, France).- *Canadian Journal of Forest Research*, vol. 34, 2004, pp. 233-248.

BERNIER (N.), PONGE (J.F.).- Humus form dynamics during the sylvogenetic cycle in a mountain spruce forest.- *Soil Biology and Biochemistry*, vol. 26, 1994, pp. 183-220.

BRÊTHES (A.), BRUN (J.J.), JABIOL (B.), PONGE (J.F.), TOUTAIN (F.).- Classification of forest humus forms.- *Annales des Sciences Forestières*, vol. 52, 1995, pp. 535-546.

DELEPORTE (S.), TILLIER (P.).- Long-term effects of mineral amendments on soil fauna and humus in an acid beech forest floor.- *Forest Ecology and Management*, vol. 118, 1999, pp. 245-252.

JABIOL (B.), BRÊTHES (A.), BRUN (J.J.), PONGE (J.F.), TOUTAIN (F.).- Une classification morphologique et fonctionnelle des formes d'humus. Propositions du référentiel pédologique 1992.- *Revue Forestière Française*, vol. 46, 1994, pp. 152-166.

JABIOL (B.), BRÊTHES (A.), PONGE (J.F.), TOUTAIN (F.), BRUN (J.J.).- L'humus sous toutes ses formes, 2<sup>ème</sup> édition.- ENGREF, Nancy, 2007.- 68 pp.

MATTSON (K.G.), SWANK (W.T.).- Soil and detrital carbon dynamics following forest cutting in the Southern Appalachians.- *Biology and Fertility of Soils*, vol. 7, 1989, pp. 247-253.

MILLER (H.G.).- Dynamics of nutrient cycling in plantation ecosystems. In: BOWEN (G.D.) et NAMBIAR (E.K.S.), Nutrition of forest trees.- Academic Press, London, 1984, pp. 53-78.

NADEZHDINA (N.), ČERMAK (J.), NERUDA (J.), PRAX (A.), ULRICH (R.), NADEZHDIN (V.), GAŠPÁREK (J.), POKORNÝ (E.).- Roots under the load of heavy machinery in spruce trees.- *European Journal of Forest Research*, vol. 125, 2006, pp. 111-128.

NIHLGÅRD (B.).- Pedological influence of spruce planted on former beech forest soils in Scania, South Sweden.- *Oikos*, vol. 22, 1971, pp. 302-314.

PONGE (J.F.).- Biodiversité et biomasse de la faune du sol sous climat tempéré.- *Comptes Rendus de l'Académie d'Agriculture de France*, vol. 86, 2000, pp. 129-135.

PONGE (J.F.).- Humus forms: a framework to biodiversity.- *Soil Biology and Biochemistry*, vol. 35, 2003, pp. 935-945.

PONGE (J.F.), ANDRÉ (J.), ZACKRISSON (O.), BERNIER (N.), NILSSON (M.C.), GALLET (C.).- The forest regeneration puzzle: biological mechanisms in humus layer and forest vegetation dynamics.- *BioScience*, vol. 48, 1998, pp. 523-530.

PONGE (J.F.), ARPIN (P.), SONDAG (F.), DELECOUR (F.).- Soil fauna and site assessment in beech stands of the Belgian Ardennes.- *Canadian Journal of Forest Research*, vol. 27, 1997, pp. 2053-2064.

PONGE (J.F.), CHARNET (F.), ALLOUARD (J.M.).- Comment distinguer dysmoder et mor? L'exemple de la forêt domaniale de Perche-Trappe (Orne).- *Revue Forestière Française*, vol. 52, 2000, pp. 23-37.

ROBINSON (C.H.), PIEARCE (T.G.), INESON (P.), DICKSON (D.A.), NYS (C.).- Earthworm communities of limed coniferous soils: field observations and implications for forest management.- *Forest Ecology and Management*, vol. 55, 1992, pp. 117-134.

RUNDGREN (S.).- Earthworms and soil remediation: liming of acidic coniferous forest soils in Southern Sweden.- *Pedobiologia*, vol. 38, 1994, pp. 519-529.

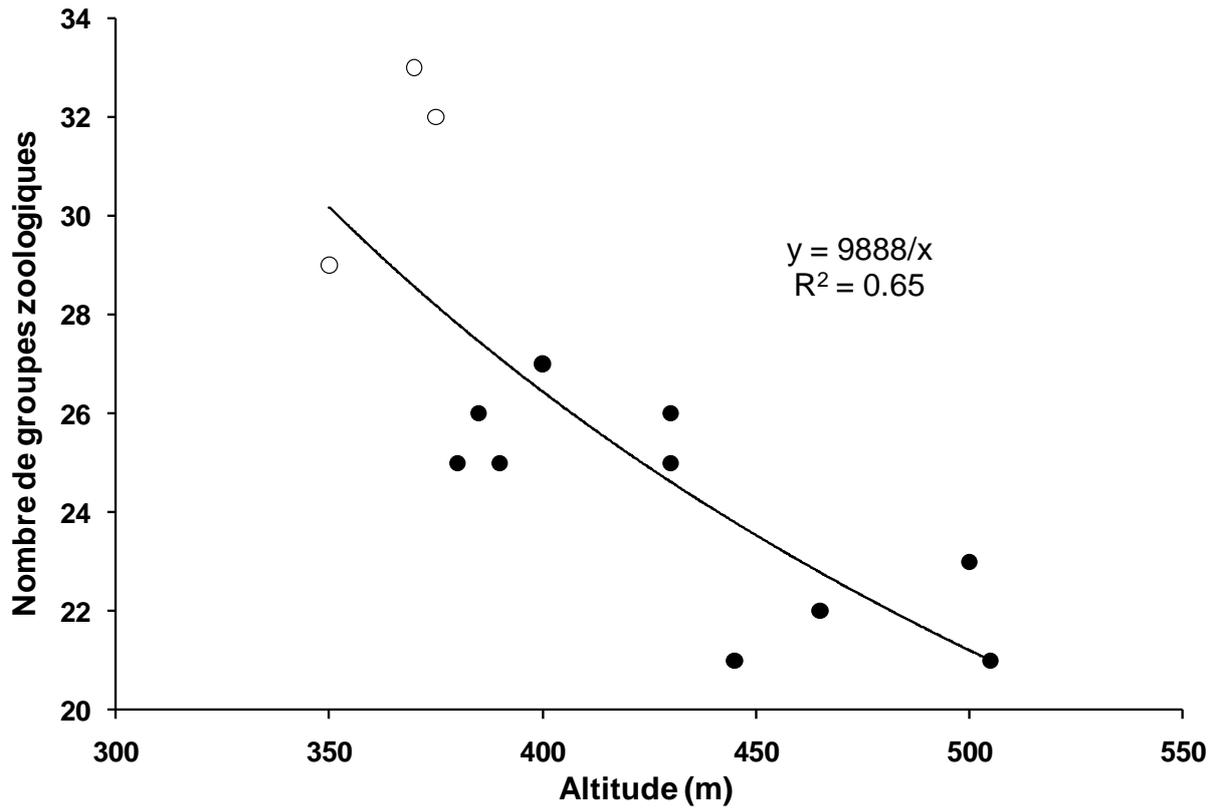
TERLINDEN (M.), ANDRÉ (P.).- Effets de l'intensité d'éclaircie sur les horizons organiques et hémiorganiques du sol en futaie équiennne de *Picea abies*.- *Pedobiologia*, vol. 32, 1988, pp. 301-309.

TOUTAIN (F.).- Activité biologique des sols, modalités et lithodépendance.- *Biology and Fertility of Soils*, vol. 3, 1987, pp. 31-38.

WARDLE (D.A.), NILSSON (M.C.), GALLET (C.), ZACKRISSON (O.).- An ecosystem perspective of allelopathy.- *Biological Reviews of the Cambridge Philosophical Society*, vol. 73, 1998, pp. 305-319.

**Tableau 1.** Trois modèles de fonctionnement biologique du sol. D'après Ponge (2000)

	<b>MULL</b>	<b>MODER</b>	<b>MOR</b>
<b>Ecosystèmes</b>	Prairies et pelouses, forêts de feuillus avec une riche strate herbacée, maquis méditerranéens	Forêts de feuillus et de conifères avec une strate herbacée pauvre	Landes, forêts de conifères, tourbières à sphaignes, pelouses alpines
<b>Biodiversité</b>	Haute	Moyenne	Basse
<b>Productivité</b>	Haute	Moyenne	Basse
<b>Litière</b>	OL, OF	OL, OF, OH	OL, OM
<b>Processus pédogénétique</b>	Brunification	Aluminisation, podzolisation	Podzolisation
<b>Teneur en phénols de la litière</b>	Faible	Moyenne	Elevée
<b>Humification</b>	Rapide (insolubilisation)	Lente (héritage dominant)	Très lente (héritage)
<b>Matière organique humifiée</b>	Agrégats organo-minéraux avec complexes argilo-humiques	Boulettes fécales holorganiques	Oxydation lente des débris végétaux
<b>Sites d'échange</b>	Organo-minéraux	Organiques (riches)	Organiques (pauvres)
<b>Altération minérale</b>	Elevée	Moyenne	Faible
<b>Types mycorhiziens dominants</b>	Mycorhizes à vésicules et arbuscules	Ectomycorhizes	Mycorhizes éricoides
<b>Partenaires mycorhiziens</b>	Zygomycètes	Basidiomycètes	Ascomycètes
<b>Formes d'azote</b>	Protéines, ammonium, nitrates	Protéines, ammonium	Protéines
<b>Utilisation des nutriments par la végétation</b>	Directe (poils absorbants)	Indirecte (mycélium extramycorhizien)	Faible
<b>Faune</b>	Mégafaune, macrofaune, mésofaune, microfaune	Macrofaune (pauvre), mésofaune (riche), microfaune	Mésofaune (pauvre), microfaune (pauvre)
<b>Groupe animal dominant en biomasse</b>	Vers de terre	Enchytréides	Rareté de la faune
<b>Groupe microbien dominant en biomasse</b>	Bactéries	Champignons	Rareté de la microflore



**Figure 1.** Influence de l'altitude sur la richesse zoologique des hêtraies de l'Ardenne belge. Cercles pleins = Moder ; Cercles vides = Mull. D'après Ponge (2000)