



HAL
open science

Caractérisation et expertise de l'état des réseaux trophiques du sol des Vallons Obscurs de Nice et Saint-Blaise (Alpes Maritimes)

Jean-François Ponge

► **To cite this version:**

Jean-François Ponge. Caractérisation et expertise de l'état des réseaux trophiques du sol des Vallons Obscurs de Nice et Saint-Blaise (Alpes Maritimes). 2005. <hal-00533107>

HAL Id: hal-00533107

<https://hal.science/hal-00533107v1>

Preprint submitted on 5 Nov 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.



Distributed under a Creative Commons CC0 1.0 - Universal - International License

MUSÉUM NATIONAL D'HISTOIRE NATURELLE



**Département d'Ecologie et Gestion de la Biodiversité
CNRS/MNHN UMR 5176 - USM 301**

*Fonctionnement, évolution et mécanismes régulateurs des écosystèmes forestiers tropicaux
4, avenue du Petit Château, 91800 Brunoy, France*

CARACTÉRISATION ET EXPERTISE DE L'ÉTAT DES RÉSEAUX TROPHIQUES DU SOL DES VALLONS OBSCURS DE NICE ET SAINT-BLAISE (ALPES- MARITIMES)

Juillet 2005

PONGE Jean-François, Muséum National d'Histoire Naturelle, CNRS UMR 5176, 4 avenue du Petit-Château, 91800 BRUNOY, tel. 0160479213, fax 0160465009, e-mail: ponge@mnhn.fr

Forme d'humus et réseaux trophiques du sol

Il s'agit d'établir des indices permettant de définir le degré de complexité des réseaux trophiques du sol, dans des situations contrastées en ce qui concerne le microclimat et la végétation. L'analyse de la faune du sol étant une opération lourde, devant être répétée à plusieurs moments de l'année, et faisant appel à plusieurs spécialistes en raison des difficultés d'identification des espèces, on préférera l'analyse de la forme d'humus et des traces d'activités de la faune (dépôts d'excréments, transformation de la litière et du sol), qui permet de faire un diagnostic rapide, que l'on peut facilement relier à la biodiversité fonctionnelle des communautés animales et microbiennes du sol (PONGE et al., 1997).

La matière organique synthétisée par la végétation passe, une fois tombée au sol, par un certain nombre de stades de transformation avant de disparaître complètement par minéralisation. De nombreux organismes microbiens et animaux participent à ce lent processus. Ils vivent soit au sein de la litière, formée de feuilles encore reconnaissables, non incorporées au sol, soit dans la partie superficielle du sol enrichie en matière organique sous l'influence de leurs déplacements et de leur activité de défécation. La façon dont la matière organique est distribuée dans les horizons de surface, soit en s'accumulant, soit en se mélangeant à la matière minérale, détermine la forme d'humus (BRÉTHES et al., 1995). Trois formes principales sont actuellement reconnues dans les milieux terrestres: **Mull**, **Moder** et **Mor**. Leurs principales propriétés sont décrites dans le tableau ci-dessous tiré de PONGE (2003).

	MULL	MODER	MOR
Ecosystèmes	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
Biodiversité	Haute	Moyenne	Basse
Productivité	Haute	Moyenne	Basse
Horizons de la litière	OL, OF	OL, OF, OH	OL, OM
Type de sol	Sols bruns	Sols lessivés podzoliques	Podzols
Teneur en phénol de la litière	Faible	Moyenne	Elevée
Humification	Rapide	Lente	Très lente
Matière organique humifiée	Agrégats organo-minéraux avec complexes argilo-	Boulettes fécales holorganiques	Oxydation lente des débris végétaux
Sites d'échange	Minéraux	Organiques (riches)	Organiques (pauvres)
Altération minérale	Elevée	Moyenne	Faible
Tampons minéraux	Carbonates	Silicates	Métaux
Impact du feu	Faible (excepté dans les écosystèmes méditerranéens)	Moyen	Elevé
Régénération des arbres	Facile (permanente)	Difficile (cyclique)	Nulle (nécessité du passage du feu)
Types mycorhiziens dominants	Mycorhizes à vésicules et arbuscules	Ectomycorhizes	Mycorhizes éricoïdes et arbutoides
Partenaires mycorhiziens	Zygomycètes	Basidiomycètes	Ascomycètes
Forme d'azote	Protéines, ammonium, nitrates	Protéines, ammonium	Protéines
Utilisation des nutriments par la végétation	Directe (poils absorbants)	Indirecte (mycélium extramycorhizien)	Faible
Efficacité de l'utilisation des nutriments	Faible	Moyenne	Elevée
Faune	Mégafoaune, macrofaune, mésofaune, microfaune	Macrofaune (pauvre), mésofaune (riche), microfaune	Mésofaune (pauvre), microfaune (pauvre)
Groupe animal dominant en biomasse	Vers de terre	Enchytréides	Rareté de la faune
Groupe microbien dominant en biomasse	Bactéries	Champignons	Rareté de la microflore
Affinités avec les sols pollués	Faible	Moyenne	Elevée

Le **Mull** correspond sous climat tempéré à une forte activité de vers de terre fousseurs. Par un processus de rétroaction décrit par Ponge (2003), il s'associe à une forte biodiversité tant végétale qu'animale et microbienne. Les groupes animaux particulièrement exigeants sur le plan nutritionnel (azote, phosphore, calcium) sont présents: ils appartiennent essentiellement

à la macrofaune saprophage, constituée d'invertébrés de taille supérieure ou égale au centimètre qui dégradent activement la litière, en la transformant en déjections de taille supérieure au millimètre, visibles à l'œil nu sur le terrain. Certaines catégories de vers de terre, typiques des Mull, ainsi que certains Diplopodes (Myriapodes), incorporent la matière organique à la matière minérale, réalisant des structures stables, riches en éléments nutritifs, favorables à la nutrition végétale, en particulier celle de la strate herbacée. En milieu forestier, les zones à Mull sont reconnaissables à la présence d'un tapis continu de lierre et une riche flore printanière.



Turriles de vers de terre au sein de la litière (Vallon de Saint-Pancrace, Point 28)

Les humus de forme Mull renferment une faune et une microflore diversifiées, présentant l'éventail complet des groupes animaux et microbiens susceptibles d'être présents dans les sols (PONGE, 2003). L'activité des organismes fouisseurs (vers de terre, Diplopodes, mais aussi taupes et sangliers, actifs consommateurs de vers de terre) génère des micro-habitats variés, abritant une grande diversité de formes (LORANGER et al., 1998). La luxuriance végétale associée aux conditions trophiques optimales du Mull est également à l'origine d'une faune épigée très diversifiée (insectes, oiseaux), par l'existence d'une végétation dense et étagée. La présence d'un Mull est donc localement indicatrice d'une diversification importante des réseaux trophiques, non seulement au niveau du sol mais également dans le reste de l'écosystème (PONGE, 2003).

Le **Moder** correspond à un niveau intermédiaire de biodiversité fonctionnelle. Il est caractérisé par la raréfaction des organismes de grande taille (macrofaune, mégafaune). Les structures observées sont celles réalisées par les représentants de la mésofaune (invertébrés de l'ordre du millimètre), en particulier les vers enchytréides et les microarthropodes. Les déjections de la mésofaune, en particulier celles des enchytréides, sont difficilement perceptibles à l'œil nu sur le terrain, en raison de leur taille nettement inférieure au millimètre. On observe une poudre fine, exclusivement organique, qui

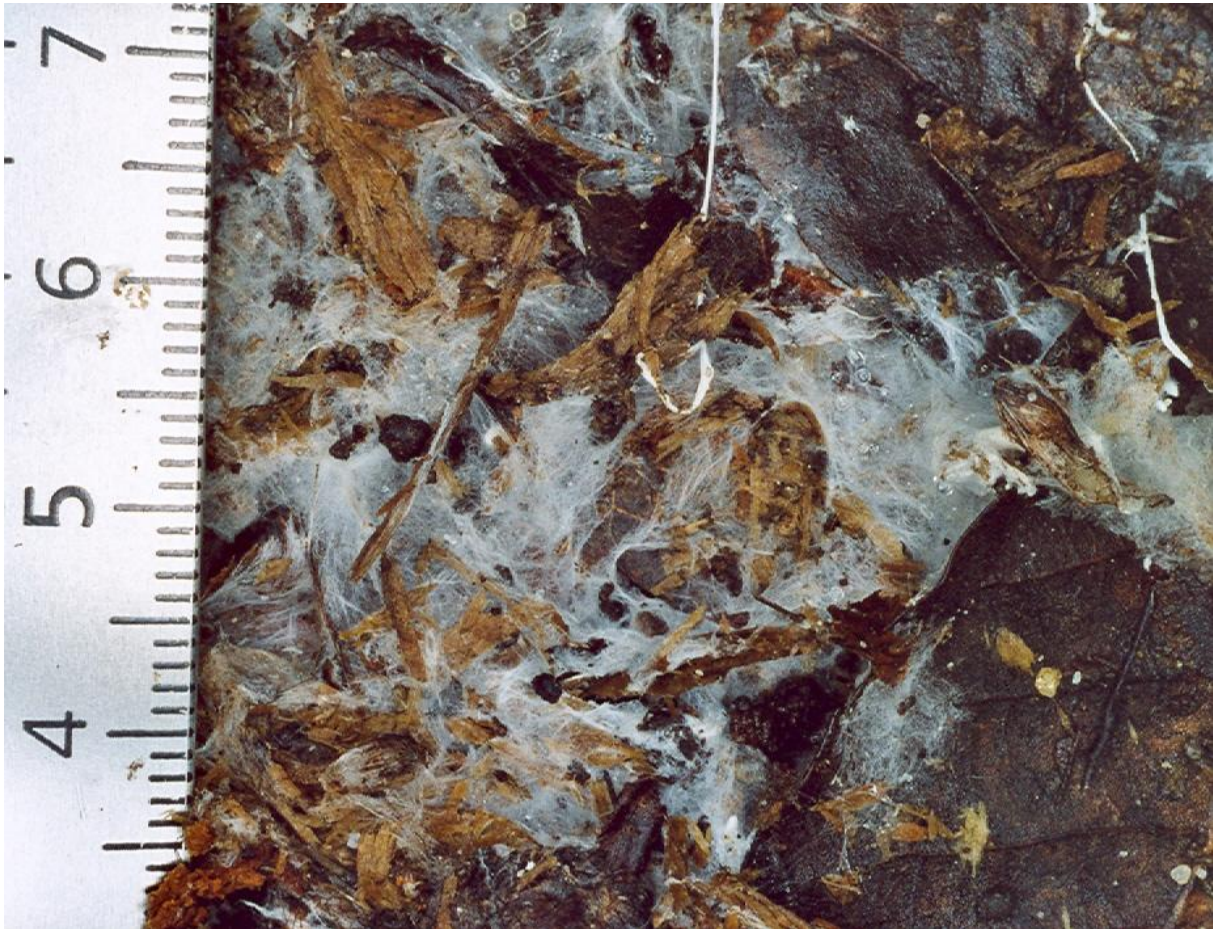
s'accumule à la base de la litière, pouvant former dans le cas des Dysmoder des horizons épais de plusieurs centimètres. Ces horizons d'accumulation de matière organique transformée par la faune (humifiée) sont également caractérisés par la présence de nombreuses racines d'arbres et de nombreux filaments de champignons.



Accumulation de matière organique fine (déjections d'enchytréides et de microarthropodes) à la base de la litière (Vallon de Magnan, Point 14)

La diversité microbienne est moindre, seule l'activité des champignons étant favorisée par le fait que la matière organique s'accumule à la surface du sol. La couverture végétale, en particulier herbacée et arbustive, est également beaucoup plus pauvre que dans le cas du Mull, seuls les grands arbres peu exigeants vis-à-vis de la fertilité du sol étant favorisés (chêne, hêtre, charme-houblon, résineux). L'activité biologique, importante mais très localisée, est essentiellement présente à la base de la litière. Le maintien de cette couche de litière est essentiel au fonctionnement des zones boisées à Moder (PONGE, 2003).

Le **Mor** correspond au niveau le plus bas de biodiversité végétale, animale et microbienne. Il se caractérise par l'accumulation de débris organiques peu ou pas transformés. L'activité de la faune y est anecdotique, seuls les champignons (en particulier symbiotiques) s'y développant, du fait de l'accumulation de matière organique et de la faible intensité de la consommation de mycélium par la faune.



Développement de mycélium au sein d'une accumulation de litière non décomposée (Vallon de la Gorguette, Point 6)

L'apparition des formes Mull, Moder et Mor suit des lois encore non complètement élucidées, faisant intervenir de nombreuses interactions entre organismes végétaux, animaux et microbiens. On peut les définir comme des stratégies écosystémiques, correspondant à des réponses variées aux contraintes environnementales (PONGE, 2003). Si l'on considère le Mull comme l'optimum de biodiversité fonctionnelle (diversification des organismes, circulation rapide des nutriments), toute atteinte au fonctionnement biologique (sous l'influence du climat, de la minéralogie, de la pollution, de la gestion), va se traduire par un ralentissement de l'activité des organismes les plus exigeants (tels que les vers de terre), la disparition de certaines niches écologiques, dans une réaction en chaîne inéluctable jusqu'à ce qu'un nouvel équilibre soit atteint. Par exemple, le long d'un gradient altitudinal, on observera une succession des formes d'humus, depuis le Mull en bas de pente, jusqu'au Mor en haut de pente, en passant par le Moder, en position intermédiaire (PONGE et al., 1998). Le long d'un gradient de pollution, on observera une succession similaire, avec des sauts correspondant à des seuils de tolérance des organismes-clés (GILLET & PONGE, 2002). L'existence de changements réversibles de la forme d'humus en fonction des modes d'utilisation du sol (TOPOLIANTZ et al., 2000) permet de préconiser des méthodes de gestion conservatoires des réseaux trophiques.

Il a été proposé d'utiliser la forme d'humus, en particulier les nombreuses formes de passage entre Mull, Moder et Mor, sous la forme d'une échelle semi-quantitative manipulable statistiquement, appelée Humus Index (PONGE et al., 2002). Des corrélations particulièrement intéressantes ont pu ainsi être mises en évidence entre cet indice, facile à

mesurer sur le terrain, et un certain nombre de paramètres, mesurables seulement à l'aide de techniques de laboratoire sophistiquées.

Protocole de terrain

L'étude de terrain a été menée en mai 2005. Dans chaque vallon, ont été choisis des points d'observation, correspondant à des caractéristiques jugées représentatives de la diversité des situations observées: végétation, géomorphologie, apports externes divers, sur toute la longueur franchissable du fond des vallons. En chaque point ont été caractérisés:

- l'épaisseur des horizons de litière (OL, OF, OH, OM dans le cas des Mors)
- la forme d'humus (Eumull, Mésomull, Oligomull, Dysmull, Hémimoder, Eumoder, Dysmoder, Mor) selon BRÊTHES et al. (1995)
- le Humus Index (PONGE et al., 2002) selon une échelle allant de 1 (Eumull) à 7 (Mor)
- les traces d'activité faunique des principaux groupes fonctionnels de la macrofaune (Lombrics, Diplopodes, Isopodes) et de la mésofaune (Enchytréides, Microarthropodes)
- les animaux observés aux alentours du point d'observation
- les caractéristiques principales de l'habitat (végétation dominante, pente, substrat)

Plusieurs clichés photographiques ont été réalisés en chaque point, montrant:

- l'habitat dans son ensemble
- les principales structures repérées sur le terrain
- les principales espèces animales rencontrées

L'ensemble des 120 clichés effectués constitue une banque d'informations, qui sera mise à la disposition du CEEP sur demande auprès de l'auteur.

Résultats

Le tableau suivant résume les observations qui ont été faites en chacun des points sélectionnés.

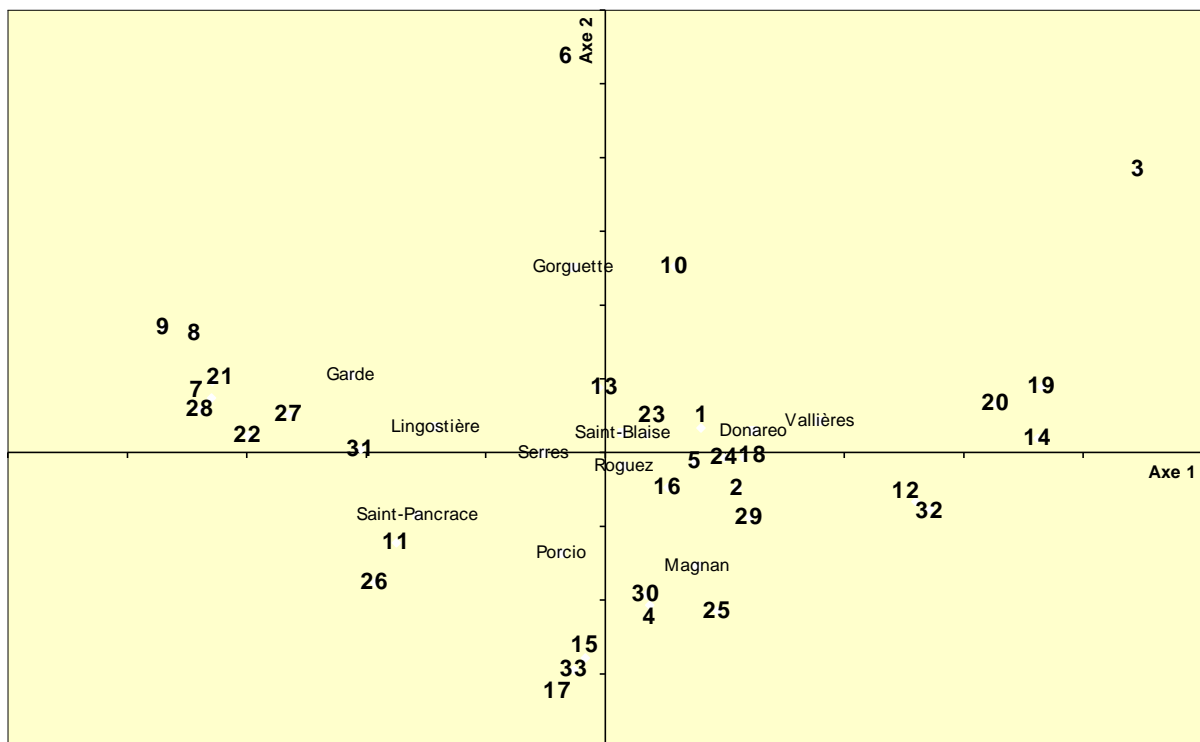
Point d'observation	Vallon	Zonage	Végétation	Bois mort	Eboulis	Pente (%)	Activité Lombrics	Activité Diplopedes	Activité Enchytréides	Mycélium	Remontées minérales	Forme d'humus	Humus Index	Epaisseur OL (cm)	Epaisseur OF (cm)	Epaisseur OM (cm)	Epaisseur OH (cm)	Faune vue
1	Donareo	48	Charme-houblon	Non	Oui	30	+	+++	0	Non	+	Eumoder	5	1	0.5	0	0.5	isopodes, diplopedes (plusieurs espèces), nombreux collemboles, araignées
2	Donareo	48	Charme-houblon	Non	Oui	30	0	+++	0	Non	0	Eumoder	5	0.5	0	0	0	non
3	Donareo	50	Charme-houblon, Orme	Oui	Oui	30	0	+++	0	Non	0	Dysmoder	6	7	1	0	2	diplopedes (Iules, glomérus), collemboles, géophiles
4	Donareo	47	Rien	Oui	Non	0	0	0	0	Non	0	Rien	non mesurable	0	0	0	0	non
5	Roguez	42	Charme-houblon, Auline	Non	Non	0	0	+++	0	Non	+	Eumoder	5	0.5	0.5	0	0.5	araignées
6	Gorguette	52	Boisement feuillu varié	Oui	Non	100	+++	+	0	Oui	++	Dysmull	4	3	5	0	0	diplopedes (Iules)
7	Porcio	58	Charme-houblon	Non	Non	200	+++	0	0	Non	+++	Eumull	1	0.5	0	0	0	non
8	Garde	63	Charme-houblon	Non	Non	100	+++	++	0	Oui	+++	Eumull	1	0.5	0	0	0	isopodes
9	Garde	63	Charme-houblon	Non	Non	100	+++	++	0	Oui	+++	Eumull	1	0.5	0	0	0	non
10	Saint-Blaise	64	Charme-houblon, Erable champêtre, Auline		Non	0	0	+++	0	Non	+++	Dysmull	4	2	3	0	0	diplopedes (Iules)
11	Saint-Blaise	64	Prairie	Non	Non	0	0	+++	0	Non	+++	Eumull	1	0	0	0	0	non
12	Saint-Blaise	65	Charme-houblon	Non	Oui	30	0	0	+++	Non	0	Dysmoder	6	0.5	0.5	0	1	non
13	Saint-Blaise	66	Charme-houblon, Tilleul	Non	Non	0	0	+++	0	Non	++	Dysmull	4	1	1	0	0	non
14	Magnan	27	Frêne, Sycamore	Non	Oui	30	0	+	+++	Non	0	Dysmoder	6	1	1	0	2	cicindèles, isopodes
15	Magnan	26	Prairie	Non	Non	0	0	0	0	Non	0	Rien	non mesurable	0.5	0	0	0	non
16	Magnan	23	Charme-houblon	Non	Non	200	0	+	0	Non	0	Mor	7	1	1	9	0	fourmis, diplopedes
17	Magnan	23	Prairie	Non	Non	0	0	0	0	Non	0	Rien	non mesurable	0	0	0	0	non
18	Magnan	24	Charme-houblon	Non	Non	0	0	+++	0	Non	0	Eumoder	5	1	1	0	1	diplopedes (Iules)
19	Vallières	non	Noisetier, Charme-houblon, Auline	Non	Non	0	0	+++	0	Non	0	Dysmoder	6	1	1	0	7	non
20	Vallières	non	Charme-houblon	Oui	Non	0	0	0	+++	Non	0	Dysmoder	6	2	1	0	2	isopodes, diplopedes, collemboles, enchytréides
21	Lingostière	14	Charme-houblon, Laurier	Non	Non	120	+++	+++	0	Non	+++	Eumull	1	0	0	0	0	non
22	Serres	1	Charme-houblon	Non	Non	100	+++	0	0	Non	+++	Eumull	1	0	0	0	0	non
23	Serres	2	Charme-houblon	Non	Non	150	0	+++	0	Non	0	Eumoder	5	0.5	1	0	0.5	collemboles, fourmis
24	Serres	2	Charme-houblon	Non	Non	10	0	+++	0	Non	0	Eumoder	5	1	1	0	0.5	diplopedes (Iules), fourmis
25	Saint-Pancrace	19	Charme-houblon	Non	Non	0	0	0	0	Non	0	Mor	7	0	0	10	0	non
26	Saint-Pancrace	19	Prairie	Non	Non	0	0	0	0	Non	+++	Eumull	1	0	0	0	0	non
27	Saint-Pancrace	19	Charme-houblon	Non	Non	100	+++	0	0	Non	+++	Mésomull	2	1	0	0	0	non
28	Saint-Pancrace	20	Charme-houblon	Non	Non	200	+++	0	0	Non	+++	Eumull	1	0	0	0	0	non
29	Porcio	54	Charme-houblon	Non	Non	0	0	0	+	Oui	0	Mor	7	1	0	8	1	isopodes, collemboles
30	Porcio	54	Charme-houblon	Non	Non	0	0	++	0	Non	0	Humus atypique	non mesurable	0	0	20	0	nombreux diplopedes
31	Porcio	56	Charme-houblon	Non	Oui	0	+++	0	0	Non	+++	Eumull	1	0	0	0	0	non
32	Porcio	56	Charme-houblon	Non	Oui	0	0	0	+++	Non	0	Dysmoder	6	0.5	0.5	0	1	non
33	Porcio	56	Prairie	Non	Non	0	0	0	0	Non	0	Rien	non mesurable	0	0	0	0	non

Des notes ont été également prises en chacun de ces points. Elles figurent dans le tableau suivant.

Point d'observation	Vallon	Remarques
1	Donareo	ambiance forestière, quelques turricules de très petites espèces de vers endogés, pas de traces d'activité faunique dans les zones de cailloux non couvertes de végétation, malgré la présence de feuilles mortes de charme-houblon, idem sous ronce
2	Donareo	très peu de litière, boulettes fécales hologaniques de très petits diplopodes entre les cailloux, sous la litière et une première couche de cailloux
3	Donareo	beaucoup d'arbres tombés et de bois mort, avec faune xylophage, accumulation importante de matière organique, fragmentation faible
4	Donareo	charme-houblon coupé systématiquement le long du torrent jusqu'au vallon de Clodolio, absence totale de réseaux trophiques dans le sol jusqu'à cet endroit, absence de faune xylophage, le bois mort reste intact, nécessité de maintenir le boisement tout le long du vallon, voir également s'il existe une relation entre le déboisement lié à l'ouverture de routes ou à l'urbanisation (sur la crête du Lingador) et la formation de cônes d'éboulis
5	Roguez	litière très peu épaisse, mais squelettisation importante par petits diplopodes, présence de remontées minérales, vallon impénétrable au-delà du point 5 (boisement par saules), revoir les autorisations données aux gardiens de la Nécropole pour s'installer dans le vallon: cultures maraichères, dépôt de matériel divers, nombreux véhicules de la SEMAT garés, dont plusieurs épaves, nuit fortement à l'esthétique du vallon
6	Gorguette	restes de résineux, aujourd'hui disparus (coupés, sécheresse?), beaucoup de bois mort, fortes accumulations de matière organique (humus de bois) en bas de pente avec intense activité fongique, cascade infranchissable en amont, arrêt de la progression
7	Porcio	ambiance forestière, proximité de la source, pentes très fortes, bosquets de charme-houblon sur les replats, forte activité de vers de terre (passée, sans doute hivernale), structure grumelleuse, litière presque inexistante
8	Garde	très hauts arbres (20 m), tapis de lierre au sol, forte activité de vers de terre, accumulations de litière fortement humifiée (champignons, diplopodes) sur les "marches d'escaliers" délimitées par les racines des arbres
9	Garde	arbres moins hauts qu'au point 8 (15 m), situés environ 10 m au-dessus du torrent, encaissé en canyon, pente en "marches d'escaliers" délimitées par les racines des arbres, importance du maintien de la couverture boisée au-dessus du torrent pour empêcher l'éboulement des pentes
10	Saint-Blaise	tapis continu de mercuriales, sous falaise, litière épaisse mais rapidement humifiée, avec de nombreuses remontées organo-minérales et structuration de l'horizon A réalisées par des diplopodes (iules) de taille diverse, pas de traces d'activité de vers de terre
11	Saint-Blaise	prairie temporairement inondée de composition floristique très diversifiée, absence totale de litière mais structure micro-grumelleuse de l'horizon A, pas d'activité notable de vers de terre
12	Saint-Blaise	bosquet très ouvert de charme-houblon, avec végétation sous-rigneuse exubérante (clématite, ronce, troène)
13	Saint-Blaise	déjections organo-minérales de très petites diplopodes, sous la litière, pas de traces d'activité de vers de terre
14	Magnan	point de départ d'un éboulement, sur le chemin du Collet de la Croix, richesse du sous-bois en espèces herbacées et ligneuses, squelettisation des feuilles par la macrofaune, présence de vieilles déjections de diplopodes, mais surtout accumulation de déjections d'enchytréides, malgré un pH élevé (6,5)
15	Magnan	tapis de balsamines, en bordure du ruisseau, sur une terrasse de sable et de cailloux, pas de traces d'activité de la faune sous les quelques feuilles présentes, présence de débris divers (parpaings, arbres, brouettes, etc...) obstruant le ravin, provoquant un bouchon infranchissable 200 m en aval, empêchant la progression
16	Magnan	partie très encaissée, boisement en voûte retenant une carcasse de voiture, présence d'un replat avec accumulation de litière, mêlée de vieilles déjections de vers de terre reprises par les diplopodes, tombées du haut de la falaise et mélangées à la litière très mal décomposée (horizon OM), présence d'un horizon OF mince à la base de l'horizon OM
17	Magnan	tapis de balsamines en bordure du ruisseau, cailloux et sable, pas de traces d'activité de la faune, mises à part quelques feuilles squelettisées
18	Magnan	boisement en voûte, terrasse recouverte de lierre, forte activité de diplopodes, déjections de diplopodes de tailles diverses, présence d'une carcasse de voiture dans la partie resserrée en cayon, 200 m en amont du point 18
19	Vallières	épaisseur très grande de la litière, mais rapidement humifiée, présence de déjections de diplopodes à divers stades de transformation au sein de l'horizon OH (pH 6), présence d'une cystude d'Europe dans le ruisseau, sur un gros caillou, à proximité du point 19
20	Vallières	tapis de lierre et de carex sous voûte de charme-houblon, beaucoup de branches tombées, litière épaisse, fine squelettisation (enchytréides), à évolution lente (OF presque un horizon OM), transition brutale avec la marné sous-jacente
21	Lingostière	peuplement en voûte de charme-houblon et de laurier (noble?), forte pente, pas de litière accumulée, un peu de lierre au sol, forte activité de vers de terre, nombreux turricules anciens, présence aussi de nombreuses déjections de diplopodes, organo-minérales et organiques
22	Serres	peuplement en voûte de charme-houblon, tapis continu de lierre, forte pente, forte activité de vers de terre (turricules, galeries), pas de litière accumulée, pH 6
23	Serres	jeune boisement de charme-houblon, pente forte, avec replats en "marches d'escaliers", déjections de petits diplopodes au sein de l'horizon OH
24	Serres	boisement en voûte de charme-houblon, terrasse à 1 m de hauteur, pente faible, nombreuses iules de tailles diverses
25	Saint-Pancrease	partie très encaissée (5 m), sous voûte de charme-houblon, litière accumulée au pied de la falaise, garnie de nombreuses plantes épiphytes (épilithes), amas de litière non décomposée mêlée de nombreux turricules de vers de terre, tombés d'en haut de la falaise, pas de faune visible
26	Saint-Pancrease	zone élargie, recouverte de carex, forte activité de sangliers, mais pas de turricules visibles
27	Saint-Pancrease	partie élargie, boisement de charme-houblon, pente forte, végétation herbacée exubérante, très diversifiée, forte activité de vers de terre, présence de gros turricules
28	Saint-Pancrease	boisement de charme-houblon, cf. point 27, présence d'un tapis de lierre, très grands (10 cm) turricules de vers de terre, dressés
29	Porcio	partie en canyon, litière accumulée au pied de la falaise, sous le charme-houblon situé très haut sur le bord de la falaise et ne formant pas une voûte, les arbres étant trop jeunes, litière très peu transformée, très peu d'activité faunique (mor imparfait), mais présence de mycéliums sur les feuilles et les brindilles, et d'un faible horizon OH (déjections d'enchytréides) à la base de l'horizon OM
30	Porcio	accumulation de litière sous voûte de charme-houblon, sandwich de feuilles et de terre détachée de la paroi (vallon très froid), présence de vieilles déjections de diplopodes, reprenant des turricules tombés du haut de la falaise (seule source de matière minérale autre que des galets), présence d'un cadavre de mouton en cours de décomposition (très nombreuses larves de diptères)
31	Porcio	peuplement de charme-houblon, au fond du vallon, dans une zone élargie sur un replat au pied d'un vaste éboulis en bordure de la route (relation probable), forte activité de vers de terre, traces d'activité de sangliers
32	Porcio	gros blocs accumulés sous une voûte de charme-houblon, très caillouteux (sable entre galets), litière peu épaisse, pas de traces d'activité de la macrofaune, que de la mésofaune (enchytréides)
33	Porcio	tapis de balsamines sur terrasse caillouteuse, pas de traces d'activité faunique

Synthèse des résultats

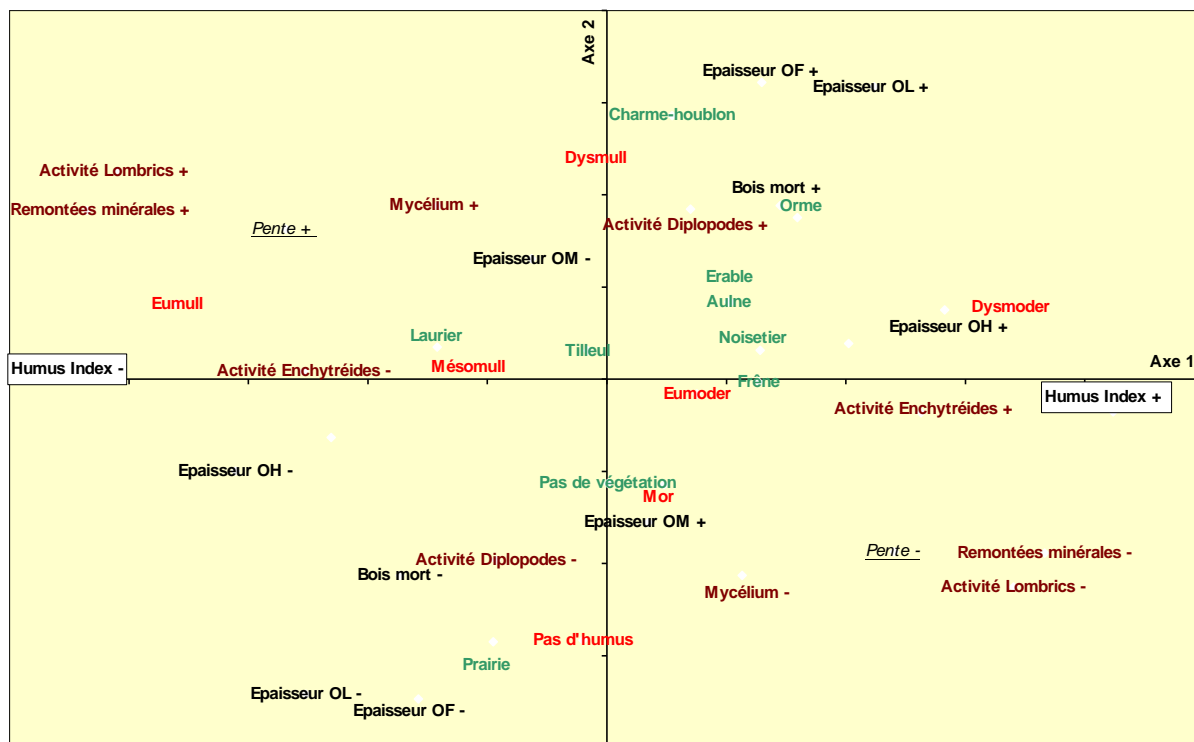
Une analyse factorielle des correspondances (AFC) a été réalisée sur un tableau croisant les 33 points d'observation et l'ensemble des paramètres quantitatifs, semi-quantitatifs ou qualitatifs mesurés sur le terrain en chacun de ces points. Cette méthode d'analyse multivariée permet de visualiser l'ensemble des corrélations existant entre les variables et d'ordonner les relevés (points d'observation) par rapport à des axes représentant des facteurs (ou complexes de facteurs) indépendants entre eux. Dans le cas présent, les vallons ont été placés en variables supplémentaires, ils n'entrent donc pas en jeu dans la détermination des axes factoriels. Seules les variables actives, correspondant aux observations effectuées (végétation, forme d'humus, activités biologiques) influencent la formation des axes. Le graphique suivant nous montre l'agencement des points d'observation et la position (moyenne) des vallons dans le plan factoriel formé par les deux premiers axes issus de l'AFC, qui extraient respectivement 21% et 13% de la variance totale.



Projection des points d'observation et des vallons dans le plan des axes 1 et 2 de l'AFC

On observe un étagement des points d'observation principalement le long de l'axe 1. Les vallons sont bien étalés le long de cet axe, indiquant un certain degré de spécificité entre les vallons. Cependant, la proximité géographique n'explique pas cette distribution, les vallons du nord n'étant pas séparés des vallons du sud le long de cet axe.

Le graphique suivant, rassemblant l'ensemble des variables actives, permet de discerner les grandes tendances présentes dans notre jeu de données. L'axe 1 correspond à la variation de la forme d'humus, bien synthétisée par l'Humus Index, dont les valeurs positives (humus à faible activité biologique) sont situées du côté des valeurs positives de l'axe 1. Seul le Mor (présent seulement en 3 points d'observation) semble mal classé. L'axe 1 correspond également à la pente, les humus à activité dominante d'enchytréides (Dysmoder, horizons OH épais) étant associés aux pentes faibles à nulles, s'opposant aux humus à forte activité de vers de terre (Eumull, Mésomull, horizons OH absents, fortes remontées minérales), associés aux zones en pente.



Projection des paramètres d'observation dans le plan des axes 1 et 2 de l'AFC

Les résultats relatifs à l'axe 1 de l'AFC montrent l'importance de la pente dans le déterminisme de la forme d'humus et par conséquent de la complexification des réseaux trophiques du sol. Les zones en pente correspondent en fait à des cônes d'éboulis, où l'arrivée de lumière et de particules fines (entraînées par l'érosion) génère des conditions microclimatiques (chaleur) et nutritionnelles (disponibilité en argiles et en bases) propices au développement des humus de forme Mull, porteurs **et** indicateurs de **biodiversité fonctionnelle**. À l'opposé, les pentes faibles à nulles correspondent aux terrasses caillouteuses, peu propices au développement de réseaux trophiques complexes. Elles sont présentes dans les zones de falaise (canyons), où la température (non mesurée, mais aisément perceptible) est nettement plus froide et la disponibilité en particules fines très faible. L'acidité du sol (mesurée en quelques points, voir tableau ci-dessus) ne semble pas varier entre ces deux types d'habitat. En raison du caractère calcaire des vallons, le pH des solutions du sol reste toujours entre 6 et 7. La simplification des réseaux trophiques observée lorsque l'on passe des humus de forme Eumull aux humus de forme Dysmoder (le Mor étant très mal représenté dans les sites étudiés), c'est-à-dire lorsqu'on se déplace le long de l'axe 1 de l'AFC, correspond à un complexe de facteurs environnementaux associant étroitement caractéristiques microclimatiques et géomorphologiques: tout effondrement de la falaise se traduit à la fois par un réchauffement du milieu et des phénomènes érosifs accrus, apportant des particules fines (argiles, limons) au fond des vallons.

L'axe 2 de l'AFC oppose le charme-houblon (élément dominant de la couverture arborée) à la prairie. Cette opposition ne se traduit pas par des changements notables de la forme d'humus (l'analyse nous montre qu'il s'agit de phénomènes indépendants). Elle concerne, au niveau de la faune du sol, essentiellement l'activité des Diplopodes (voir photo ci-dessous) et des champignons, favorisée par les boisements de charme-houblon. Ces deux groupes dépendent étroitement des apports de litière, en particulier foliaire, que seuls les arbres sont capables de réaliser. Il est remarquable que le Dysmull, caractérisé par une épaisse couche de litière jointe à une activité de vers de terre, se trouve placé en nette association avec le

charme-houblon. La position des variables traduisant l'importance des apports de litière (OL+, OF+, Bois mort+) s'explique également par ce phénomène.



Formes et déjections de diverses espèces de Diplopodes, dans les boisements de charme-houblon

Conclusions et recommandations pour la gestion des vallons

Les aspects micro-climatiques et géomorphologiques semblent jouer un rôle déterminant dans le degré de complexité des réseaux trophiques, et le niveau général de biodiversité fonctionnelle qu'il exprime. On retrouve tout au long de cette étude une analogie certaine avec les observations effectuées le long de gradients altitudinaux dans les Alpes du Nord (BERNIER & PONGE, 1994; LORANGER et al., 1998; FRAK & PONGE, 2002). En milieu de montagne, une augmentation de l'altitude va de pair avec une réduction de la disponibilité en nutriments (phénomène lié à l'entraînement des particules fines vers le bas des pentes) et une réduction de l'activité biologique (lié à l'abaissement altitudinal de la température). On retrouve cette gamme de variation, à altitude constante, dans les vallons obscurs. Les phénomènes érosifs ouvrent le milieu et apportent des nutriments dans les zones appauvries du fond des vallons. Le déclenchement de ces phénomènes érosifs est probablement favorisé par le développement de l'urbanisation et notamment par la création de routes et de chemins en bordure de vallon, en particulier par le déboisement qui lui est associé. La présence de nombreuses carcasses de voiture au fond de certains vallons, ainsi que de rebuts divers, témoigne de la pression de l'urbanisation. Si le phénomène d'ouverture des vallons (supposé lié à l'urbanisation) est incontestablement un facteur favorable à la biodiversité fonctionnelle, et notamment aux réseaux trophiques du sol, il est également incontestable qu'il fait perdre aux vallons leur spécificité et leur caractère unique en Europe occidentale, en banalisant leur faune et leur flore. L'ombre et le froid, dans une région par ailleurs chaude et fortement ensoleillée, sont des éléments indispensables au maintien des caractéristiques typiques de ces vallons en milieu méditerranéen.

Le développement du charme-houblon constitue un compromis intéressant entre l'ouverture du milieu (liée aux phénomènes d'éboulement) et à l'absence de réseaux trophiques dans les zones les plus resserrées et dépourvues de végétation. L'ombrage très important réalisé par le charme-houblon compense dans une certaine mesure le réchauffement provoqué par les éboulements. Dans les zones les plus étroites, il couvre souvent le haut des canyons et réalise ainsi des apports de litière indispensables au maintien de l'activité biologique du sol. Le groupe des Diplopodes semble nettement favorisé par les boisements de charme-houblon, et une grande diversité d'espèces de ce groupe a pu être rencontrée. La partie basse du vallon de Donaréo a été largement déboisée, sans doute dans le souci de «nettoyer» le vallon. Il s'agit d'une erreur manifeste. Aucun humus ne subsiste dans de telles zones déboisées, et le bois mort ne s'y décompose pas, du fait de l'absence quasi totale de réseaux trophiques susceptibles de le recycler. La photo ci-dessous illustre ce phénomène.



Bois coupé (charme-houblon), non décomposé en l'absence de réseaux trophiques (Vallon de Donaréo, Point 4)

Il est donc recommandé de maintenir en l'état les boisements de charme-houblon, partout où cet arbre s'est spontanément installé. Sa litière, facile à décomposer, constitue un apport alimentaire et un habitat essentiel pour un grand nombre d'organismes, en particulier pour les Diplopodes, qui semblent constituer une des richesses des vallons au niveau de la faune invertébrée.

Des épaves et autres déchets divers sont fréquemment rencontrés au fond des vallons, où ils peuvent constituer des bouchons lors des périodes de crue. Si le nettoyage du fond des vallons s'impose pour des raisons essentiellement esthétiques, il ne semble pas cependant faire peser de risques au niveau de la biodiversité. Aucun phénomène de pollution n'a pu être mis en évidence, bien que la forme d'humus soit tout à fait à même de rendre compte de tels effets (GILLET & PONGE, 2002). Le passage d'engins au fond des vallons pourrait

causer des dégâts beaucoup plus importants que les déchets actuellement présents. Seul le portage en hélicoptère des épaves est recommandé. Par contre, il conviendrait de s'attaquer au fond du problème, c'est-à-dire aux effets négatifs de l'urbanisation. Mis à part le manque de sens civique des riverains (les ravins servent souvent de décharge privée), la construction de chemins d'accès en bordure des vallons constitue une menace sérieuse pour ces écosystèmes, en raison des risques de départ d'éboulements.

Etudes complémentaires conseillées

Au niveau de la faune du sol, la richesse en Diplopodes semble exceptionnelle, en particulier dans les peuplements de charme-houblon. Un contact avec un spécialiste pourrait permettre de réaliser un inventaire exhaustif de ce groupe, qui révélera peut-être un certain nombre de taxons rares voire nouveaux:

Jean-Jacques GEOFFROY, Muséum National d'Histoire Naturelle, Département Écologie et Gestion de la Biodiversité, USM 306, 4 avenue du Petit-Château, 91800 BRUNOY, tel. 01 60 47 92 22, fax 01 60 46 57 19, e-mail: geoffroy@mnhn.fr

Jean-François DAVID, Centre National de la Recherche Scientifique, Centre d'Écologie Fonctionnelle et Évolutive, Département Écologie des Arthropodes dans les Agroécosystèmes Méditerranéens, UMR 5175, 1919 route de Mende, 34293 MONTPELLIER CÉDEX 5, tel. 04 67 61 32 61, fax 04 67 41 21 38, e-mail: jean-francois.david@cefe.cnrs.fr

Une étude conjointe des caractéristiques microclimatiques et de la faune du sol pourrait déboucher sur des connaissances nouvelles sur les réseaux trophiques du sol, en particulier permettrait de tester l'hypothèse de l'existence de stratégies écosystémiques énoncée par PONGE (2003): le long d'un gradient continu de conditions mésologiques (facteurs du milieu), le jeu des interactions entre de nombreux organismes animaux, végétaux et microbiens, vivant en cohabitation étroite, génère un nombre limité de positions d'équilibre, autour desquelles s'organisent les écosystèmes terrestres. Il semble qu'un tel gradient continu, notamment sur les plans thermiques et géomorphologiques, devrait pouvoir être rencontré dans ces vallons, tous autres facteurs restant égaux par ailleurs. Un tel projet pourrait être mené en collaboration avec divers laboratoires s'intéressant aux relations climat-sol-végétation.

Références

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

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

FRAK (E.) & PONGE (J.F.), 2002. The influence of altitude on the distribution of subterranean organs and humus components in *Vaccinium myrtillus* carpets. *Journal of Vegetation Science* 13: 17-26.

GILLET (S.) & PONGE (J.F.), 2002. Humus forms and metal pollution in soil. *European Journal of Soil Science* 53: 529-539.

- LORANGER (G.), PONGE (J.F.), BLANCHART (E.) & LAVELLE (P.), 1998. Impact of earthworms on the diversity of microarthropods in a vertisol (Martinique). *Biology & Fertility of Soils* 27: 21-26.
- PONGE (J.F.), 2003. Humus forms in terrestrial ecosystems: a framework to biodiversity. *Soil Biology & Biochemistry* 35: 935-945.
- PONGE (J.F.), ANDRÉ (J.), ZACKRISSON (O.), BERNIER (N.), NILSSON (M.C.) & GALLET (C.), 1998. The forest regeneration puzzle: biological mechanisms in humus layer and forest vegetation dynamics. *BioScience* 48: 523-530.
- PONGE (J.F.), ARPIN (P.), SONDAG (F.) & DELECOUR (F.), 1997. Soil fauna and site assessment in beech stands of the Belgian Ardennes. *Canadian Journal of Forest Research* 27: 2053-2064.
- PONGE (J.F.), CHEVALIER (R.) & LOUSSOT (P.), 2002. Humus Index: an integrated tool for the assessment of forest floor and topsoil properties. *Soil Science Society of America Journal* 66: 1996-2001.
- TOPOLIANTZ (S.), PONGE (J.F.) & VIAUX (P.), 2000. Earthworm and enchytraeid activity under different arable farming systems, as exemplified by biogenic structures. *Plant & Soil* 225: 39-51.