HAL
open science

Réactions fonctionnelles des écosystèmes sclérophylles méditerranéens à l'impact du débrousaillement

Christine Robles, Christine C. Ballini, Suzanne Garzino, Gilles Bonin

To cite this version:

Christine Robles, Christine C. Ballini, Suzanne Garzino, Gilles Bonin. Réactions fonctionnelles des écosystèmes sclérophylles méditerranéens à l'impact du débrousaillement. Annals of Forest Science, 2000, 57 (3), pp.267-276. 10.1051/forest:2000103 . hal-00883347

HAL Id: hal-00883347

https://hal.science/hal-00883347

Submitted on 11 May 2020

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.

Ann. For. Sci. 57 (2000) 267–276
© INRA, EDP Sciences

Article original

Réactions fonctionnelles des écosystèmes sclérophylles méditerranéens à l'impact du débroussaillement

Christine Robles, Christine Ballini, Suzanne Garzino et Gilles Bonin*

Université de Provence, UPRESA 6116 IMEP, Laboratoire de Biosystématique et Écologie Méditerranéenne,
Case 421 Bis, Université de Provence, Centre St Jérôme, F-13397 Marseille Cedex 20, France

(Reçu le 18 janvier 1999 ; accepté le 25 mars 1999)

Résumé – Le débroussaillement constitue une perturbation aux effets multiples sur la végétation. Les auteurs étudient les conséquences sur le sol et sur les nutriments chez le chêne vert et l'arbousier. Au niveau du sol, la perturbation se traduit par une diminution significative du pourcentage de carbone, de la concentration en composés humiques totaux et de la capacité totale d'échange sur calcaire. Sur silice, seuls les composés humiques totaux varient significativement. Les concentrations et la dynamique saisonnière des nutriments sont perturbées différemment chez les deux essences et sur les deux substrats. Chez le chêne vert, seul l'azote diminue significativement sur silice alors que, chez l'arbousier, il y a en plus des variations significatives, sur calcaire, pour le phosphore, le magnésium et le calcium.

***Quercus ilex* L. / *Arbutus unedo* L. / débroussaillement / nutriments**

Abstract – Functional reactions of mediterranean sclerophyllous ecosystems to clearing impact. Clearing brings about disturbances with manifold effects on vegetation. The authors analyse the consequences of these disturbances on soil, and on the *Quercus ilex* and *Arbutus unedo* nutrients. On calcareous soils, these disturbances cause significant decreases in the carbon ratio, the humic compounds concentration, and the cation exchange capacity. On siliceous soils, only the humic compounds concentration decreases significantly. The nutrients concentrations and seasonal dynamics are disturbed differently according to the species and the substrate. Only a significant decrease of nitrogen is observed in *Quercus ilex* on siliceous soils, whereas *Arbutus unedo* shows, in addition, significant variations in phosphorus, magnesium and calcium on calcareous soils.

***Quercus ilex* L. / *Arbutus unedo* L. / clearing / nutrients**

1. INTRODUCTION

Le débroussaillement, principal moyen de lutte contre les incendies en Provence (Sud de la France), induit une perturbation dont les effets sur les forêts et taillis méditerranéens ont fait l'objet de nombreuses études au cours des deux dernières décennies. Ces travaux ont porté aussi bien sur la végétation des sols calcaires que sur celle des sols siliceux et, à un degré moindre, sur la faune. L'essentiel de l'information apportée concerne les modifications importantes survenues au cortège floristique et au cortège faunistique soulignant un accroissement de la biodiversité et une dérive importante de la composition spécifique [1–3, 11, 12, 13, 17], dérive plus ou moins temporaire selon la fréquence des coupes dans les zones débroussaillées et leur intensité. En revanche, aucune étude n'a été entreprise sur les conséquences de cette perturbation au

* Correspondance et tirés à part
Tel. + 33 04 91 28 84 37 ; Fax. + 33 04 91 28 87 07 ; e-mail Gilles.bonin@Bioeco.U-3Mrs.fr

niveau fonctionnel. En particulier, on peut se demander quelles sont les répercussions du débroussaillement au niveau du sol qui subit une augmentation de l'érosion liée à l'ouverture du couvert végétal et un déficit d'apport de matière organique provoqué par la suppression de quelques-uns des phanérophytes et nanophanérophytes, déficit suceptible d'interférer sur la nutrition minérale des végétaux. Les effets sur ces compartiments pourraient conduire à une modification des cycles biogéochimiques et donc des caractéristiques de l'écosystème.

Le propos de cette étude est donc d'évaluer, sur les substrats siliceux et calcaire, l'influence du débroussaillement sur les caractéristiques physico-chimiques du sol, au niveau de l'horizon superficiel mais aussi à un niveau plus profond, ainsi que sur la nutrition minérale de différents taxons. Pour cela, dans la mesure où il existe, en Provence, des zones siliceuses et calcaires, les deux végétaux retenus pour cette étude : *Quercus ilex* L. et *Arbutus unedo* L., sont capables de se développer sur les deux substrats, la première espèce semblant plus affine du calcaire alors que la seconde est plus lié à la silice. Le choix de ces deux taxons s'explique également par le fait que ce sont des végétaux sclérophylles sempervirents considérés comme peu sensibles aux variations des conditions du milieu. Leurs réactions constituent donc un indicateur probant de la perturbation.

2. MATÉRIEL ET MÉTHODE

2.1. Sites d'étude

Sept sites, localisés sur les deux substrats, ont été retenus pour cette étude *(tableau I)*. Ils présentent un même contexte bioclimatique méditerranéen à quelques petites nuances microclimatiques près.

Ces sept sites sont répartis dans trois secteurs géographiques distincts de Provence :

– le premier concerne la zone littorale calcaire à l'Est de Marseille : sites A et B ;

– le second est localisé dans la zone interne du moyen Var sur substrat calcaire : stations C et D. Dans ces deux régions, la saison sèche estivale, fortement marquée, a commencé en juin pour s'arrêter en septembre. Elle est accompagnée d'une très courte saison sèche hivernale qui, l'année de l'échantillonnage, s'est située au mois de février ;

– enfin, le massif siliceux des Maures avec deux stations littorales (E et F) et une autre plus continentale (site G) offre le cadre du troisième secteur. Dans cette zone, la saison sèche estivale, commençant fin mai et se terminant fin septembre, et celle de février - mars, ont été plus marquées et plus prolongées que dans les deux zones calcaires de l'étude.

Dans chacune des stations, un témoin a été suivi dans le groupement végétal en place non perturbé (Témoin) et son équivalent a été observé dans la zone impactée par le ou les débroussaillements (TPF).

2.2. Prélèvements

Les prélèvements de sol et de matériel végétal ont été réalisés dans les deux zones précédemment décrites pour chaque site d'étude.

Sol

Dans chaque station, le sol a été prélevé dans la zone témoin et la zone TPF à deux profondeurs représentatives des deux horizons les plus superficiels, à 5 – 10 cm pour le premier et à 25 – 30 cm pour le second. Le choix de ces deux profondeurs s'explique par le fait qu'il convient d'évaluer, non pas les potentialités des zones d'alimentation des racines, mais les réactions du milieu édaphique.

Tableau I. Cararactéristiques générales des stations.

	Station A		Station B		Station C		Station D		Station E		Station F		Station G	
	T	TPF	T	TPF	T	TPF	T	TPF	T	TPF	T	TPF	T	TPF
Pente %	10	10	5	5	5	5	20	20	10	10	5	5	5	5
Couverture arborée %	30	10	50	40	80	10	80	60	80	70	90	50	70	60
Couverture arbustive %	70	60	60	30	20	10	50	30	40	10	30	20	70	40
Couverture herbacée %	50	30	30	20	10	80	10	10	0	10	0	10	10	30
Age de la TPF	8 ans								8 ans					
Type d'entretien	Manuel								Manuel					
Substrat	Calcaire								Silice					

Pour chaque horizon, 5 prélèvements de sol ont été effectués et mélangés afin d'obtenir un échantillon moyen sur lequel ont été réalisées les différentes analyses.

Matériel végétal

Pour chacune des espèces et des zones, les feuilles de l'ensemble de la pousse annuelle ont été prélevées sur dix individus représentatifs de la population, aux quatre points cardinaux de la canopée et sur la partie supérieure de celle-ci afin d'obtenir la réponse moyenne de la population. Dix prélèvements ont été effectués au cours d'un cycle annuel allant du début de l'été à l'été suivant.

2.3. Analyses pédologiques

Les analyses ont été réalisées sur la fraction fine du sol (éléments inférieurs à 2 mm) selon les méthodes classiquement employées. La texture a été déterminée à l'aide de la pipette de Robinson. Le pH a été mesuré à l'aide d'une électrode de verre, sur une suspension, dans l'eau déminéralisée, de terre fine dont le rapport liquide/terre est égal à 2,5. Les pourcentages d'azote et de carbone ont été déterminés à l'aide de la méthode Kjeldhal et Anne respectivement, ce qui a permis, par la suite, d'obtenir le rapport C/N.

Les concentrations en métaux alcalins et alcalino-terreux échangeables (K^+, Na^+, Ca^{2+}, Mg^{2+}) ont été mesurées après percolation de la terre fine à l'aide d'une solution molaire neutre d'acétate d'ammonium, par spectrométrie d'absorption atomique (Ca^{2+}, Mg^{2+}) ou d'émission (K^+, Na^+). La prise en compte de ces variables permet également d'obtenir la somme des cations échangeables. Les composés humiques totaux sont extraits du sol à l'aide d'une solution de pyrophosphate de sodium. Le dosage de ces composés consiste à déterminer la quantité de carbone organique qui les constitue en utilisant la méthode Anne.

2.4. Analyses foliaires

Les analyses ont été réalisées selon le protocole décrit par Hasnaoui et al. [10] et Orgeas et Bonin [19].

2.5. Traitements statistiques

Les comparaisons entre les deux zones (témoin et T.P.F) ont été effectuées à l'aide de test ANOVA (seuil 5 %) soit globalement soit en différenciant les sites calcaires des sites siliceux. Des matrices de corrélations (seuil 5 %) ainsi que des analyses en composantes principales (A.C.P.) ont été réalisées à l'aide du logiciel STATITCF.

3. RÉSULTATS

3.1. Impact sur les sols

Les valeurs moyennes des différentes variables pédologiques des sols dans la zone impactée et dans le témoin de chacune des stations sont regroupées dans le *tableau II*. Les répercussions du débroussaillement au niveau pédologique sont effectives et se traduisent par une variation de la valeur de certains des paramètres mesurés. L'analyse physico-chimique des sols met en évidence un impact plus important sur calcaire que sur silice. Cet impact est sensiblement identique dans les deux horizons.

Sur calcaire, les sols présentent tous un même degré d'évolution (rendzine). La texture est limono-argileuse. Le pH moyen est de l'ordre de 7,7. Sur ce substrat, le débroussaillement provoque des diminutions du pourcentage de carbone, de la concentration en composés humiques totaux et de la capacité totale d'échange qui sont statistiquement significatives pour les deux horizons étudiés.

Sur silice, l'état des sols des trois stations est différent. Le sol de la station continentale est un sol brun ocreux. Les sols des stations littorales sont des rankers. Les sols ont une texture limoneuse à limono-sableuse. Les tendances décrites pour les sols calcaires sont également observées sur les sols siliceux mais seuls les composés humiques totaux, au niveau de l'horizon inférieur, présentent une différence significative.

Par ailleurs, bien que les variations des autres paramètres mesurés ne soient pas statistiquement significatives, il existe des changements systématiques qui méritent d'être soulignés. Ainsi, la somme des cations échangeables diminuent en zone perturbée, aussi bien sur silice que sur calcaire.

Pour l'ensemble des sites, au niveau granulométrique, le débroussaillement provoque une diminution du pourcentage des éléments les plus fins au profit de celui des fractions plus grossières. Pour les deux substrats, le pourcentage d'azote varie peu entre la zone impactée et le témoin.

Une ACP réalisée, pour les deux substrats séparément, à partir du tableau de données des variables mesurées sur les deux horizons dans les témoins et les TPF illustre un phénomène de dérive liée à l'impact du débroussaillement (*figures 1* et *2*). Les points représentant les zones débroussaillées sont plus ou moins

Tableau II. Caractéristiques physico-chimiques des sols des zones témoins (a) et des zones débroussaillées (b).

		Silice		Calcaire	
		Horizon A	Horizon B	Horizon A	Horizon B
Azote total (%)	a	0,30 ± 0,11	0,12 ± 0,05	0,36 ± 0,13	0,16 ± 0,04
	b	0,29 ± 0,16	0,10 ± 0,06	0,27 ± 0,07	0,13 ± 0,04
Carbone total (%)	a	7,61 ± 3,80	2,80 ± 1,22	**6,82 ± 2,15**	**3,87 ± 1,38**
	b	7,13 ± 4,33	2,15 ± 1,38	**5,03 ± 1,63**	**2,55 ± 1,32**
				***p* = 0,0416**	***p* = 0,0441**
CHT (mg/g)	a	9,65 ± 3,97	**4,72 ± 2,60**	**12,30 ± 5,08**	**5,46 ± 2,83**
	b	4,00 ± 1,73	**3,52 ± 1,73**	**8,41 ± 3,17**	**3,33 ± 1,83**
			***p* = 0,0435**	***p* = 0,0392**	***p* = 0,0448**
T (meq./100 g)	a	22,03 ± 9,46	10,09 ± 3,14	**35,76 ± 7,08**	**27,90 ± 14,50**
	b	18,55 ± 9,16	8,64 ± 3,94	**26,67 ± 5,47**	**16,01 ± 2,79**
				***p* = 0,0035**	***p* = 0,0052**
Potassium (meq./100 g)	a	1,77 ± 1,06	1,22 ± 1,20	1,82 ± 0,72	1,49 ± 0,73
	b	1,66 ± 1,24	1,05 ± 1,00	1,68 ± 0,96	1,17 ± 0,75
Magnésium (meq./100 g)	a	8,26 ± 5,32	7,16 ± 7,28	5,08 ± 5,54	3,89 ± 4,23
	b	6,47 ± 5,45	4,74 ± 5,69	4,26 ± 4,98	3,18 ± 3,76
Calcium (meq./100 g)	a	40,22 ± 30,33	22,46 ± 25,31	62,88 ± 20,59	50,12 ± 15,03
	b	36,05 ± 33,31	19,22 ± 21,26	56,24 ± 19,81	44,23 ± 16,08
Sodium (meq./100 g)	a	1,03 ± 0,54	1,02 ± 0,56	0,23 ± 0,21	0,18 ± 0,18
	b	0,82 ± 0,56	0,71 ± 0,51	0,26 ± 0,27	0,28 ± 0,23
S (%)	a	42,27 ± 32,66	24,35 ± 29,00	77,62 ± 17,04	61,49 ± 11,70
	b	41,73 ± 36,01	23,58 ± 25,39	67,46 ± 15,39	52,75 ± 13,62
Argiles (%)	a	15,87 ± 4,76	15,36 ± 4,53	26,90 ± 11,91	32,61 ±14,47
	b	14,69 ± 5,33	14,88 ± 5,59	22,94 ± 8,17	25,23 ± 9,03
Limons (%)	a	33,19 ± 8,31	34,00 ± 9,31	42,08 ± 15,66	38,00 ± 13,25
	b	29,22 ± 10,52	29,51 ± 10,51	41,61 ± 16,15	39,64 ± 15,02
Sables (%)	a	45,65 ± 14,41	22,24 ± 10,56	29,23 ± 16,62	29,08 ± 13,98
	b	53,01 ± 14,21	22,63 ± 7,96	33,66 ± 16,29	34,07 ± 15,25

éloignés des points correspondants des zones témoins. Cependant, le mouvement de dérive n'est pas homogène et se traduit par plusieurs trajectoires dans l'espace déterminé par l'analyse multivariée. Sur calcaire, les variables jouant un rôle majeur dans cette ACP sont en premier lieu : le complexe taux de limons, pH, carbone, potassium assimilable (37 % de l'information), en second lieu : azote, calcium assimilable, capacité totale d'échange, composés humiques totaux (28 %) et en troisième lieu, les taux de sables et d'argiles (15 %). Sur silice, il convient de noter le rôle discriminant majeur des ions assimilables sur l'axe 1 (33 % de l'information), en second lieu le rôle des variables argiles et sables (21 %) et en troisième lieu celui du carbone total et de l'azote (17,5).

Les deux ACP révèlent le même mécanisme de dérive hétérogène. Le phénomène est donc général. La diversité des réponses est causée par le fait que ce ne sont pas les mêmes variables qui sont modifiées dans les deux milieux édaphiques.

3.2. Incidences sur la concentration foliaire des nutriments chez *Quercus ilex* et *Arbutus unedo*

Les deux espèces étudiées ont un comportement différent dans la gestion des nutriments au cours d'un cycle annuel.

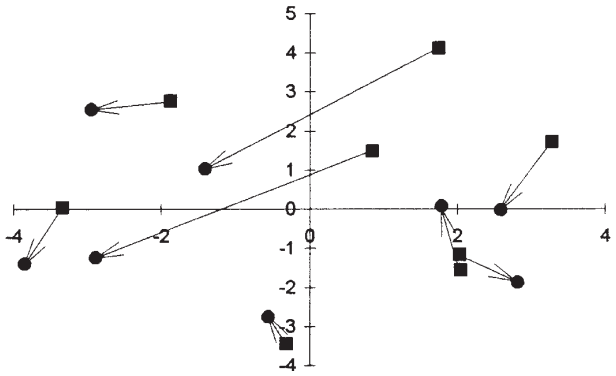

Figure 1. Représentation du plan 1-2 de l'ACP réalisée sur les données pédologiques des sites calcaires. (Chaque flèche relie la zone témoin ■ à la zone débroussaillée ● d'un même site d'étude).

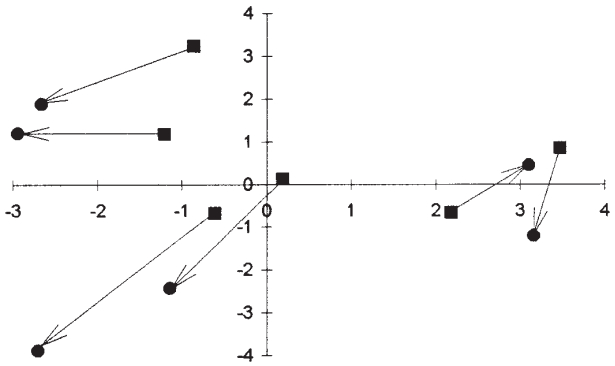

Figure 2. Représentation du plan 1-2 de l'ACP réalisée sur les données pédologiques des sites siliceux. (Chaque flèche relie la zone témoin ■ à la zone débroussaillée ● d'un même site d'étude).

3.2.1. Quercus ilex

On constate, dans l'ensemble des stations où l'espèce est présente, une différence entre la moyenne des concentrations des ions étudiés dans les échantillons des zones témoins et celle des zones perturbées par le débroussaillement *(tableau III)*. Cette différence est d'amplitude et de signe variables selon les éléments suivis et selon le substrat. Globalement, la concentration d'azote diminue de façon significative sur silice, alors que pour les autres éléments, les concentrations diminuent très faiblement sur ce substrat et augmentent légèrement sur calcaire. On n'observe pas de baisse

Tableau III. Concentrations moyennes des nutriments par espèce en fonction du substrat (mg/g de matière sèche).

		Silice		Calcaire	
		Q.ilex L.	*A.unedo* L.	*Q.ilex* L.	*A.unedo* L.
Azote	a	**11,65 ± 1,37**	**12,61 ± 1,75**	10,90 ± 2,00	10,31 ± 1,28
	b	**10,56 ± 1,60**	**11,32 ± 1,53**	11,10 ± 1,90	9,84 ± 1,31
		***p* = 0,0161**	***p* = 0,0079**		
Phosphore	a	0,93 ± 0,37	0,71 ± 0,33	0,73 ± 0,31	**0,54 ± 0,07**
	b	0,85 ± 0,37	0,83 ± 0,29	0,83 ± 0,30	**0,63 ± 0,07**
					***p* = 0,0487**
Potassium	a	8,90 ± 3,40	8,30 ± 2,50	7,10 ± 1,50	10,20 ± 3,70
	b	8,20 ± 3,10	8,30 ± 1,90	7,80 ± 2,50	9,10 ± 2,20
Magnésium	a	1,45 ± 0,48	1,72 ± 0,54	1,30 ± 0,28	**1,38 ± 0,33**
	b	1,40 ± 0,39	1,77 ± 0,54	1,37 ± 0,45	**1,19 ± 0,26**
					***p* = 0,0375**
Calcium	a	10,10 ± 4,30	12,70 ± 2,70	8,40 ± 3,10	**8,20 ± 2,80**
	b	9,30 ± 3,90	12,00 ± 2,40	8,40 ± 3,00	**6,00 ± 2,20**
					***p* = 0,0095**
		n = 20	*n* = 30	*n* = 40	*n* = 20

a: zone témoin ; b: zone débroussaillée.

d'alimentation cationique bien qu'il y ait réduction du retour de litière au sol.

Le constat est plus nuancé si, par élément, on examine successivement les différentes stations ayant servi de cadre aux prélèvements *(tableau IV)*.

L'azote

Sur silice, la différence de concentrations entre témoin et T.P.F. est significative pour toutes les stations. Sur calcaire, une des quatre stations (site D) réagit comme les stations siliceuses avec réduction de la concentration d'azote total dans le feuillage alors que les trois autres présentent une augmentation légère.

L'écart entre la zone impactée et le témoin varie également, pour un site donné, en fonction de la saison *(figure 3)*. Ainsi, la période où la différence est la plus marquée est le printemps (avril, mai) et l'été (juillet-septembre) où elle est significative. C'est d'ailleurs en mai que la concentration en azote au niveau foliaire est maximale et que le décalage entre zones impactées et non impactées est le plus grand. La période de métabolisme ralenti (de novembre à mars) est peu discriminante. C'est donc pendant la période d'activité maximale que la différence dans l'économie de l'azote entre les feuillages des deux zones est la plus marquée. Sur calcaire, le phénomène est moins clair. On observe toujours un maximum de l'azote foliaire en avril-mai dans les zones impactées ou non. Cependant, la période de repos hivernal ne se traduit pas de manière identique dans toutes les stations.

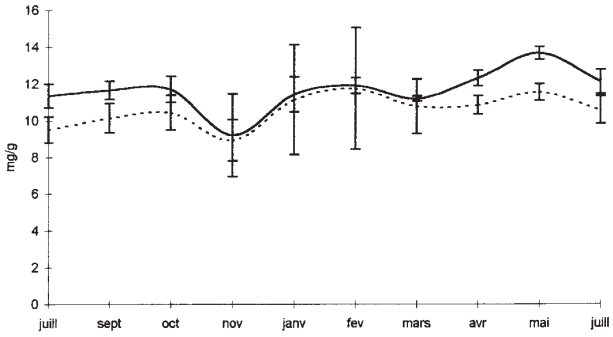

Figure 3. Dynamique saisonnière des concentrations moyennes en azote dans les feuilles de *Quercus ilex* sur silice. (Témoin : —, TPF : --------).

Le phosphore

Les décalages constatés dans les concentrations ne sont pas significatifs à l'exception de celui concernant la station D sur calcaire. De plus les réactions du feuillage

Tableau IV. Concentrations moyennes des nutriments dans les feuilles (mg/g de matière sèche).

		Q. ilex L.		*A.unedo* L.			*Q. ilex* L.				*A.unedo* L.	
		Station E	Station F	Station E	Station F	Station G	Station A	Station B	Station C	Station D	Station A	Station B
Azote	a	**11,5 ± 2,1**	**11,8 ± 0,9**	**12,9 ± 0,9**	12,4 ± 2,4	12,3 ± 2,4	10,7 ± 1,7	10,8 ± 2,0	10,2 ± 2,0	11,8 ± 2,0	09,9 ± 0,7	**10,7 ± 1,7**
	b	**09,4 ± 1,3**	**10,1 ± 0,8**	**11,3 ± 0,9**	10,6 ± 1,7	13,1 ± 1,3	10,9 ± 1,3	12,2 ± 2,4	11,1 ± 1,0	10,7 ± 2,0	10,7 ± 0,9	**09,0 ± 1,1**
		***p* = 0,0413**	***p* = 0,0219**	***p* = 0,0015**								***p* = 0,0128**
Phosphore	a	1,07 ± 0,36	0,79 ± 0,35	**0,52 ± 0,13**	0,90 ± 0,36	0,84 ± 0,19	0,81± 0,32	0,76 ± 0,33	0,71± 0,28	**0,64 ± 0,34**	**0,56 ± 0,07**	0,53 ± 0,07
	b	0,87± 0,37	1,00 ± 0,43	**0,67 ± 0,11**	1,05 ± 0,35	0,84 ± 0,24	0,80 ± 0,28	0,88 ± 0,36	0,60 ± 0,19	**1,13 ± 0,08**	**0,78 ± 0,10**	0,48 ± 0,07
				***p* = 0,0095**						***p* = 0,0003**	***p* < 0,0001**	
Potassium	a	7,3 ± 2,6	10,5 ± 3,6	8,5 ± 3,3	**8,2 ± 1,3**	9,3 ± 2,2	6,6 ± 1,4	6,7 ± 1,6	7,3 ± 1,3	**7,8 ± 1,5**	11,4 ± 3,7	8,9 ± 3,4
	b	5,9 ± 2,0	9,9 ± 3,1	7,4 ± 2,1	**9,7 ± 1,6**	8,6 ± 1,5	7,3 ± 1,9	6,5 ± 1,4	7,4 ± 1,6	**10,8 ± 2,0**	9,4 ± 2,7	8,9 ± 1,8
					***p* = 0,0254**					***p* = 0,0175**		
Calcium	a	9,8 ± 5,2	10,4 ± 3,3	13,0 ± 3,3	12,5 ± 2,1	9,4 ± 1,9	8,6 ± 3,7	7,4 ± 2,8	8,8 ± 4,0	9,0 ± 1,6	**7,4 ± 1,2**	**12,1 ± 2,0**
	b	9,1 ± 5,4	7,6 ± 2,1	12,0 ± 2,6	11,5 ± 2,5	9,4 ± 2,1	8,4 ± 3,4	6,6 ± 2,1	8,9 ± 3,5	9,5 ± 1,6	**4,8 ± 0,5**	**9,3 ± 1,4**
											***p* < 0,0001**	***p* = 0,0370**
Magnésium	a	1,66 ± 0,47	1,24 ± 0,42	2,09 ± 0,47	1,35 ± 0,29	1,55 ± 0,31	1,34 ± 0,27	1,28 ± 0,12	**1,43 ± 0,27**	1,15 ± 0,38	1,20 ± 0,24	**1,55 ± 0,31**
	b	1,55 ± 0,37	1,35 ± 0,33	2,30 ± 0,36	1,46 ± 0,39	1,34 ± 0,27	1,12 ± 0,34	1,21 ± 0,18	**1,57 ± 0,46**	1,18 ± 0,36	1,10 ± 0,26	**1,25 ± 0,24**
									***p* = 0,0430**			***p* = 0,0289**
		Silice					Calcaire					

a : zone témoin ; b : zone débroussaillée (moyennes de 10 prélèvements au cours d'un cycle phénologique).

ne sont pas les mêmes d'une station à l'autre quel que soit le substrat.

Le potassium

Pour cet élément, les tendances générales sont semblables à celles observées pour le phosphore. Les concentrations de cet élément diminuent visiblement dans le feuillage des arbres de la station E sur silice. Par ailleurs on observe des réactions hétérogènes dans les stations calcaires. Seule la station D révèle une différence significative.

Le calcium

Il apparaît, dans toutes les stations, une diminution de la concentration en calcium dans les zones impactées des stations littorales sur silice et calcaire (sites A, B, E et F) et une augmentation dans les stations calcaires plus continentales (station C et D) mais ces différences ne sont pas statistiquement significatives.

Le magnésium

Seule la station C (calcaire) révèle une différence de concentrations significative.

3.2.2. Arbutus unedo

Pour cette espèce, la différence de concentrations en azote entre les zones témoins et les zones impactées est significative sur silice uniquement *(tableau III)* comme c'était déjà le cas pour le chêne vert. Pour les autres éléments considérés, il n'y a pas de réaction significative sur silice alors que les variations concernant le phosphore, le magnésium et le calcium sont significatives sur calcaire.

Les réactions de l'arbousier étant plus significatives sur calcaire que sur silice, on suivra l'évolution moyenne du phosphore et du magnésium au cours des saisons sur ce substrat. Les canopées des zones impactées accumulent plus de phosphore que dans les zones témoins *(figure 4)*. Le phénomène commence en mai-juin, s'étend durant l'été et l'automne pour s'atténuer en hiver. Si le profil annuel de variations est le même dans les deux secteurs, il est largement amplifié dans la zone perturbée. Pour le magnésium, le profil annuel moyen de variation des concentrations a une silhouette très semblable en secteur non perturbé et en secteur impacté avec des valeurs plus faibles dans les zones de TPF. C'est en fin de printemps (mai-juin) que l'écart entre les deux courbes est significatif *(figure 5)*.

En considérant isolément toutes les stations où l'espèce est présente *(tableau IV)*, on constate que, pour la station G, il n'y a pas de différence significative, ni même

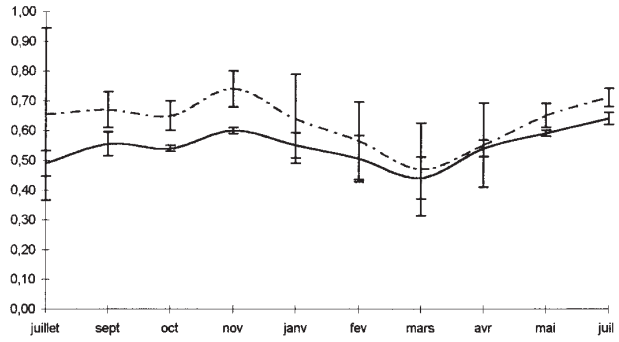

Figure 4. Dynamique saisonnière des concentrations moyennes en phosphore dans les feuilles de *Arbutus unedo* sur calcaire. (Témoin : —, TPF : --------).

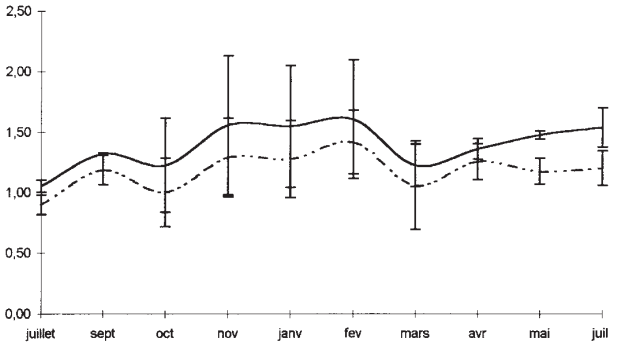

Figure 5. Dynamique saisonnière des concentrations moyennes en magnésium dans les feuilles de *Arbutus unedo* sur calcaire. (Témoin : —, TPF : --------).

de tendance. Dans les autres sites, l'écart est significatif pour le phosphore sur silice et sur calcaire (E et A), pour le potassium uniquement sur silice (F), pour le calcium uniquement sur calcaire (A et B) et pour le magnésium, sur calcaire (B).

Globalement, on peut considérer que l'arbousier est plus réactif que le chêne vert en particulier sur calcaire.

4. DISCUSSION / CONCLUSION

Des études antérieures avaient mis l'accent sur l'effet du débroussaillement sur l'augmentation de la biodiversité floristique en zone perturbée [1, 9, 11]. Les résultats présentés plus haut montrent clairement l'impact de

celui-ci sur le fonctionnement des écosystèmes forestiers et la diversité des réponses du sol et des essences forestières étudiées.

L'ouverture d'une tranchée pare feu a pour effet premier une exportation de la phytomasse aérienne entraînant un apport de lumière aux niveaux inférieurs de la couverture végétale, des variations de température plus contrastées, ce qui engendre une évapotranspiration plus importante, un apport moindre de pluviolessivats et de litière et une augmentation de l'érosion au niveau du sol. C'est donc cet ensemble de paramètres qui entraîne les réponses observées. La diversité de ces réponses montre que tous ces paramètres n'agissent pas de manière équivalente, que ce soit au niveau du sol ou à celui des deux essences étudiées, dans les différents sites d'études. Ainsi, il convient de remarquer que le débroussaillement affecte plus de paramètres édaphiques sur calcaire que sur silice. Dans les deux substrats, la diminution des éléments fins au profit des fractions plus grossières peut résulter d'une augmentation de l'érosion mécanique par les précipitations. La nécrose des racines des espèces éliminées et ne rejetant pas de souche, pourrait également diminuer la rétention des fractions fines.

De même, on observe une grande hétérogénéité de réponse au niveau des deux espèces étudiées. De plus, pour une espèce donnée la réponse varie en fonction du type de sol et parfois même dans les différents sites d'un même substrat.

La diversité de gestion des nutriments par les deux végétaux en réponse à la perturbation est en partie liée à la physiologie propre de ces espèces, et à l'effet du pH, facteur déterminant pour la disponibilité des nutriments dans le sol [4]. Les nutriments dont les concentrations sont significativement plus faibles chez les individus des TPF diffèrent suivant l'espèce.

On peut noter ainsi que les profils mensuels de bilan des nutriments des deux essences ne sont pas comparables du fait de la différence de phénologie entre les deux espèces [20]. Ainsi chez l'arbousier, la forte accumulation de calcium et de potassium durant les premiers mois de la vie de la feuille est suivie d'une régression des concentrations au moment de la fructification comme chez le pommier ou le noyer par exemple [5, 22], alors que chez le chêne vert le calcium continue à s'accumuler dans les feuilles. Il faut souligner que l'impact du débroussaillement sur l'économie des bioéléments est maximal lors des périodes de forte activité métabolique (croissance, floraison, fructification). On peut envisager que ces contraintes engendrent, à long terme, une baisse de la productivité et des potentialités de régénération des populations de chêne et d'arbousier.

Arbutus unedo, bien qu'étant une espèce arborescente, participe à des stades plus dégradés des successions dynamiques. Il est donc en principe plus adapté à la perturbation or, des deux espèces étudiées c'est lui qui semble le plus affecté du point de vue des concentrations globales en nutriments.

La diversité des réponses des végétaux est en partie liée au type de sol. Pour *Arbutus unedo* la perturbation provoque une diminution des concentrations en calcium et en magnésium sur calcaire et non sur silice, alors même que c'est ce dernier substrat qui est, pour ces éléments, plus dépendant, à priori, des retombées de litière. En revanche la diminution des concentrations en azote chez les deux espèces sur silice semble montrer, pour ce substrat, l'importance des apports via la litière. Les réponses varient également en fonction de la station. Ce peut être dû à l'âge du végétal, et l'on sait que les groupements méditerranéens sont constitués d'individus d'âges variés, du fait de la récurrence des perturbations d'origine anthropique.

D'une station à l'autre, l'intensité de l'ouverture du couvert forestier n'est pas la même. Ceci est susceptible d'agir au niveau du bilan photosynthétique au sens large [8] ainsi qu'à celui du bilan hydrique. Ces modifications interfèrent sur le bilan azoté de la feuille et secondairement sur les autres nutriments dans les nappes foliaires [6, 7, 15]. Ceci aura, avec la chute des feuilles, des conséquences sur le retour au sol des ions et sur les cycles biogéochimiques de manière plus large.

Toutes ces sources de variabilité contribuent à diminuer la significativité des réponses au plan statistique sans pour autant gommer les tendances principales du phénomène.

L'exportation de phytomasse aérienne et de nécromasse, qui peut varier de 25 à 38 % selon Vieuville [23], a des conséquences à moyen terme sur le bilan humique du sol et sur l'économie des nutriments dans la nappe foliaire. En effet, si les tranchées pare-feu nouvellement créées ou remises en état, provoquent une modification de la situation par rapport au bilan du témoin, la situation des TPF anciennes non entretenues montre un retour progressif à la normale pour la faune ou la flore comme pour le bilan des nutriments ainsi que le montre une étude réalisée sur Porquerolles [16, 21]. Cependant la réversibilité du phénomène en zone perturbée pose quelques interrogations. En effet, dans certains sites on constate que l'architecture de la strate arborescente paraît fortement modifiée et que certaines différences dans la nature du cortège floristique au niveau arbustif et herbacé sont pérennisées en zone de TPF non entretenues depuis une dizaine d'années ou plus. On peut envisager alors sur le long terme une forme de reconversion du groupement forestier suggérant que le retour à la

normale n'est pas systématique et dépend sans doute de facteurs microstationnels.

En conclusion on peut donc considérer l'éclaircie temporaire due à la tranchée pare-feu comme une perturbation aux effets multiples : création d'une hétérogénéité spatiale, colonisations par de nouvelles espèces et effets de compétition ou non compétition [14], dysfonctionnements multiples au niveau des flux de nutriments dans l'écosystème.

La diversité des réponses aux différents niveaux d'étude amène à parler de biodiversité fonctionnelle au sens de Loreau [18]. Les populations et les peuplements sont soumis ici au dysfonctionnement temporaire de l'écosystème forestier sclérophylle, lequel interagit sur le comportement écophysiologique des arbres comme sur la composition floristique des groupements en zone débroussaillée.

À l'échelle du groupement végétal composé de plusieurs essences arborescentes mais aussi d'espèces arbustives nombreuses, on peut s'interroger sur les conséquences au niveau du cycle des bioéléments et donc, sur les répercussions au niveau de la dynamique successionnelle de la végétation.

RÉFÉRENCES

[1] Bonin G., Barbero M., Loisel R., Quezel P., Successions and regenerations after clear-cutting in French Mediterranean forests, in Ravera O. (Ed.), Terrestrial and aquatic ecosystems: perturbation and recovery, Ellis Horwood series, 1991, pp. 237-245.

[2] Bigot L., Kabakiki M., Loisel R., Effets différés du débroussaillement sur le peuplement frondicole des arthropodes du chêne liège des Maures (Var), Ecologia Mediterranea 14, 1-2 (1988) 33-39.

[3] Bigot L., Kabakiki M., Loisel R., Effet spécifique immédiat du débroussaillement sur le peuplement des arthropodes frondicoles d'une chênaie liège des Maures (Var), Ecologia Mediterranea 13, 1-2 (1987) 23-28.

[4] De Rijck G., Schrevens E., pH influenced by the elemental composition of nutrient solutions, J. Plant. Nutr. 20, 7-8 (1997) 911-923.

[5] Drossopoulos B., Kouchatjii G.G., Bouranis D.L., Seasonal dynamics of mineral nutrients and carbohydrates by walnut tree leaves, J. Plant. Nutr. 19, 3-4 (1996) 493-516.

[6] Evans R.J., The allocation of protein nitrogen in the photosynthetic apparatus: costs, consequences, and control, in. Briggs W.R. (Ed.), Photosynthesis, Alan LISS inc., New-York, 1989.

[7] Evans R.J., Photosynthesis and nitrogen relationships in leaves of C3 plants, Oecologia 78 (1989) 9-19.

[8] Fleck I., Grau D., Sanjose M., Vidal D., Influence of fire and tree-fell on physiological parameters in *Quercus ilex* resprouts, Ann. Sci. For. 53 (1996) 337-346.

[9] Gomila H., Incidences du débroussaillement sur la flore, la végétation et le sol dans le Sud-Est de la France, Thèse de doct. Université Aix-Marseille III, France (1993).

[10] Hasnaoui B., Bonin G., Garzino S., *Quercus canariensis* Willd: Variations saisonnières et stationnelles des teneurs en éléments minéraux des feuilles en Kroumirie (Tunisie), Ann. Sci. For. 53 (1996) 899-913.

[11] Hébrard J.P., Loisel R., Roux C., Gomila H., Bonin G., Incidence of clearing on phanerogamic and cryptogamic vegetation in South-Eastern France: disturbance indices, in Bellan D., Bonin G., Emig C. (Eds.), Functioning and dynamics of natural and perturbed ecosystems, Lavoisier, Paris 1995, pp. 747-758.

[12] Hébrard J.P., Loisel R., Gomila H., Contribution à l'étude de l'effet du débroussaillement sur le peuplement muscinal au niveau de quelques formations arborées et arbustives répandues en terrain siliceux dans le massif des Maures, Cryptog. Bryol. Lichenol. 13, 1 (1992) 15-46.

[13] Hébrard J.P., Loisel R., Contribution à l'étude de l'effet du débroussaillement sur le peuplement muscinal au niveau de quelques formations arborescentes et arbustives dans les Bouches du Rhône, Cryptog. Bryol. Lichenol. 12, 1 (1991) 1-29.

[14] Houston M.A., De Angelis D.L., Competition and coexistence: the effects of ressource transport and supply rates, Amer. Naturalist. 144 (1994) 954-977.

[15] Kao W.Y., Forseth I.N., Diurnal leaf movement, chlorophyll fluorescence and carbon assimilation in Soybean grown under different nitrogen and water availabilities, Plant. Cell. Environ. 15 (1992) 703-710.

[16] Livrelli J.N., Utilisation de la méthode du diagnostic foliaire chez les végétaux sclérophylles méditerranéens pour l'étude comparée de groupements préforestiers et forestiers, Thèse de doct. Université Aix-Marseille I, France (1993).

[17] Loisel R., Aubert G., Barbero M., Bonin G., Quezel P., Incidence du débroussaillement : relations sol-végétation au niveau des tranchées pare-feu en France méridionale, in Gehu (Ed.), Phytosociologie et Foresterie, Colloques phytosociol., 1988, pp. 483-506.

[18] Loreau M., Biodiversité et fonctionnement des écosystèmes : vers une nouvelle synthèse écologique, Med. Sci. n° spécial (1996) 169-172.

[19] Orgeas J., Bonin G., Variabilité des nutriments foliaires de *Quercus suber* L. dans différentes situations écologiques dans le massif des Maures et relation avec la production de liège, Ann. Sci. For. 53 (1996) 615-624.

[20] Orshan G., Plant pheno-morphological studies in mediterranean type ecosystems, Geobotany 12, Kluwer Academic publishers, London, 1989.

[21] Poinsot-Balaguer N., Livrelli J.N., Effects of undergrowth clearing on the decomposition of leaf litter and on the nutrient evolution in the leaves of evergreen oak in a mediterranean forest ecosystems, in Bellan D., Bonin G., Emig C. (Eds.), Functioning and dynamics of natural and perturbed ecosystems, Lavoisier, Paris, 1995, pp. 117-136.

[22] Trzcinki T., Le diagnostic chimique des tissus en tant que méthode d'estimation de la nutrition minérale des plantes en général et du pommier en particulier, Rev. Agric. Belge 2 (1978) 31.

[23] Vieuville J.L., Impact des opérations de débroussaillement. Modifications floristiques, dynamiques et pondérales des principales formations végétales du Centre-Var, Thèse 3e cycle Université Aix-Marseille I, France (1985).