



HAL
open science

Les humus forestiers ; structures et modes de fonctionnement

François Toutain

► **To cite this version:**

François Toutain. Les humus forestiers ; structures et modes de fonctionnement. Revue forestière française, 1981, 33 (6), pp.449-477. <10.4267/2042/21533>. <hal-03397138>

HAL Id: hal-03397138

<https://hal.science/hal-03397138v1>

Submitted on 22 Oct 2021

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

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



HAL Authorization

LES HUMUS FORESTIERS

STRUCTURES ET MODES DE FONCTIONNEMENT*

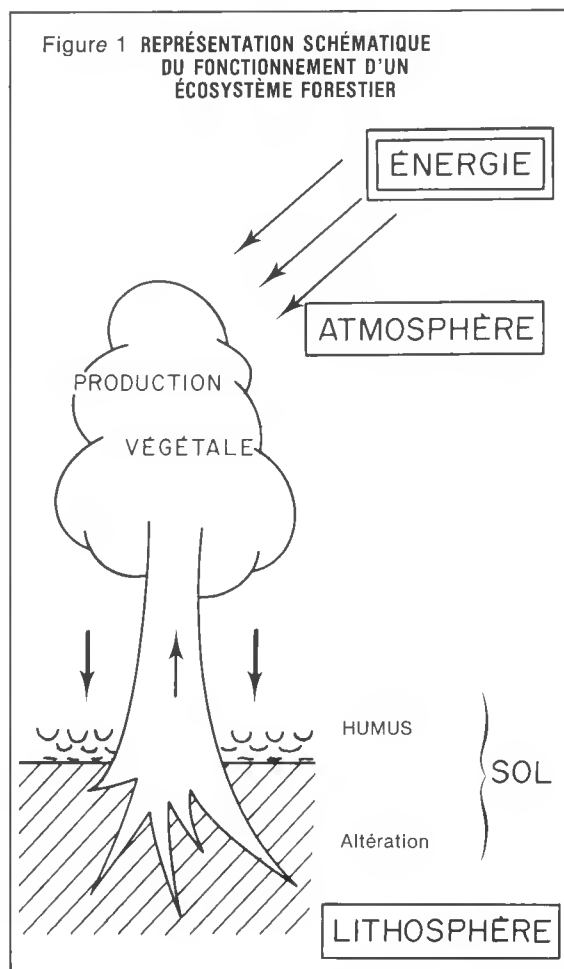
F. TOUTAIN

Une partie de l'énergie solaire qui tombe sur la surface du globe est captée par les végétaux et transformée, grâce à l'assimilation chlorophyllienne, en biomasse végétale. Cette biomasse, dans un écosystème forestier, est pour une part utilisée et donc exportée hors de l'écosystème par les forestiers ou ceux qui exploitent la forêt ; le reste demeure sur place et, apportant au milieu une certaine quantité d'énergie, est intégré au sol minéral qu'il transforme en partie (cf. fig. 1). L'humus correspond à la zone de transition où se fait cette incorporation de matière organique fraîche au sol. Il est constitué par l'ensemble des horizons de surface qui contiennent de la matière organique ; on y distingue généralement : une couche entièrement organique : la litière, et une couche hémioorganique (organo-minérale) : l'horizon A₁.

Pour comprendre la genèse et le fonctionnement d'un type d'humus, il est nécessaire de connaître :

- les caractéristiques morphologiques, chimiques et biochimiques du matériel végétal initial qui tombe sur le sol,
- l'action spécifique des organismes (bactéries, champignons, faune du sol) qui interviennent dans les transformations de ce matériel végétal,
- le rôle de la fraction minérale qui reçoit cette matière organique plus ou moins transformée.

Mais avant d'aborder ces différents problèmes, il est nécessaire d'examiner rapidement les principales techniques actuellement utilisées dans les études d'humus.



* L'article de F. Mangenot : « Les litières forestières, signification écologique et pédologique » paru dans cette même revue, n° 4, 1980, pp. 339-355, mérite d'être relu avant cet article général sur la signification écologique des humus.

MATÉRIEL ET MÉTHODES

Les méthodes utilisées sont de deux ordres :

— méthodes d'observation visuelle : sur le terrain à l'œil nu, au laboratoire, à la loupe binoculaire, au microscope (en lumière visible ou en lumière ultra-violette) ou au microscope électronique (observation au microscope à balayage MEB ou au microscope à transmission MET). Les observations au microscope optique se font surtout sur « lames d'humus » (préparées à partir de blocs d'humus prélevés sur le terrain, qui sont imprégnés de résine d'inclusion, sciés à 1 mm d'épaisseur et usés sur plateau diamanté jusqu'à 20 μ d'épaisseur) ;

— méthodes analytiques : séparation de la matière organique en fractions de nature homogène, (méthode Bruckert 1978, complétée par Brun, 1978) : le sol est tamisé à 100 μ puis à 50 μ après agitation de 12 heures dans l'eau avec des billes d'agate. La fraction supérieure à 100 μ est surtout constituée de débris végétaux (matière organique fraîche). La fraction inférieure à 50 μ est séparée par densimétrie (au mélange bromoforme-alcool, $d = 1,8$) en humine héritée et en matière organique liée d'où sont extraits les acides fulviques et les acides humiques, la fraction inextractible étant constituée d'humine d'insolubilisation.

Quant au matériel étudié, il s'agit surtout de feuilles de hêtre et d'humus aérés des milieux acides ou neutres.

ÉTUDE DU MATÉRIEL VÉGÉTAL INITIAL

Les apports au sol

Dans cette même Revue, Mangenot (1980) a indiqué que les apports au sol de matière organique étaient de deux types : les litières et les exsudats foliaires. Une analyse bibliographique des principales données concernant la répartition de ces retombées sous différents climats a été faite en 1979 (Mangenot et Toutain, 1979) en utilisant surtout les résultats de Bray et Gorham (1964). Afin d'éviter les répétitions et pour donner un ordre de grandeur des retombées biologiques des forêts françaises de climat tempéré, nous prendrons l'exemple d'une hêtraie-type de l'est du Bassin parisien. Dans une telle forêt à productivité moyenne (6 à 8 $m^3/ha/an$), il arrive au sol/ha et par an de l'ordre de 5 tonnes de débris végétaux (dont 4 tonnes de feuilles qui « rechargent » la litière début novembre, et 1 tonne de débris divers : branches, brindilles, fleurs, faines, cupules, écailles de bourgeons, etc.) et 300 à 400 kg (en poids sec) de matière organique soluble sous forme de pluviollessivats (1) qui tombent sur le sol surtout pendant la période feuillée.

Morphologie et caractéristiques biochimiques d'une feuille de hêtre

La feuille de hêtre qui tombe sur le sol et qui représente donc la plus grande part des retombées biologiques des hêtraies est brune et formée de tissus à parois cellulosiques (épiderme, parenchyme, faisceaux libériens) et de tissus lignifiés (bois et sclérenchyme) essentiellement répartis dans les nervures (cf. photos 1, 2, 6 et 7)**. La couleur brune de la feuille est due à la formation, au moment de la sénescence, de *produits brun foncé* intracellulaires (photo 3) provenant de la mise en contact des composés phénoliques vacuolaires avec les composés protéiques du

** Les photos sont groupées en fin d'article p. 465 à 477.

(1) Pluviollessivats : l'écoulement de l'eau de pluie sur une feuille vivante entraîne à la fois des micro-organismes (bactéries, champignons, levures) qui vivent sur la feuille et qui forment la « phyllosphère » ainsi que des particules minérales et des poussières qui se sont déposées sur la feuille. Les « pluviollessivats » correspondent aux eaux de pluie qui ont lavé les feuilles et ont entraîné l'ensemble de ces produits et de ces micro-organismes.

cytoplasme. En dehors de quelques rares travaux (Handley, 1954 ; Minderman, 1979) l'importance de ces produits a été nettement sous-estimée au profit de celle de la lignine qui a été considérée comme le précurseur essentiel des acides humiques. Ces produits phénoliques sont très stables et *très difficilement biodégradables*. Les travaux actuellement menés au Centre de Pédologie biologique de Nancy montrent que leur persistance caractérise les milieux moder et mor et leur disparition rapide les milieux mull. Ces produits, dont l'étude est en cours, sont des tannins. Quant à leur importance pondérale, on peut admettre qu'ils représentent de l'ordre de 30 % du poids sec de la feuille, la lignine en représentant 10 %, la cellulose et les héli-celluloses 35 à 40 % (chiffres qui sont en accord avec ceux donnés par Mangenot, 1980). La distribution de ces produits dans les cellules est mise en évidence sur les photos 4, 5 et 6. Ces hétéropolymères phénoliques se répartissent sous forme d'enduit et d'incrustation fine sur la membrane cellulosique ou sous forme de sphérules plus ou moins régulières (photo 6).

ÉTUDE DES TRANSFORMATIONS DU MATÉRIEL VÉGÉTAL INITIAL SOUS L'ACTION DES DIVERS ORGANISMES « HUMIFICATEURS »

Mangenot (1980) a fort bien défini le rôle et l'activité des divers agents de décomposition des litières, nous nous proposons d'illustrer ici, par quelques clichés originaux, certaines des actions mises en évidence.

Bactéries

Les bactéries, dans les litières, sont omniprésentes. On les rencontre souvent associées en colonies, par exemple à la surface des feuilles brunes peu de temps après leur chute (photo 8) ou bien isolées sur des substrats divers (photo 9). Leur potentiel lytique (2) est extrêmement varié (certaines peuvent dégrader la cellulose et d'autres la pectine, la lignine (photo 10), d'autres interviennent dans la transformation de l'azote organique : bactéries ammonifiantes et nitrifiantes). Les bactéries ne paraissent jouer qu'un rôle minime dans la transformation des polymères phénoliques bruns, bien que certaines images obtenues au microscope électronique nous aient montré que ce rôle n'était pas nul.

Champignons

En période feuillée, sur les feuilles vertes des arbres vivent de nombreuses bactéries, levures et champignons microscopiques de la « phyllosphère » (Tukey, 1966 ; Kilbertus, 1970 ; Diem, 1973). La pluie entraîne une grande partie de ces micro-organismes et solubilise les exsudats foliaires. Les pluviollessivats ainsi formés apportent au sol une quantité non négligeable de substances très biodégradables (sucres et même composés de nature phénolique de faible poids moléculaire, Bruckert *et al.*, 1971).

Quant à la feuille brune qui tombe sur le sol, elle est envahie par des vagues successives de champignons variés : saprophytes primaires (Ascomycètes et champignons imparfaits), puis saprophytes secondaires (Ascomycètes, champignons imparfaits), enfin vagues éventuelles de Basidiomycètes de la pourriture blanche qui laissent la place à des champignons cellulolytiques (par exemple *Trichoderma*) puis aux champignons du sol (*Mucorales*, *Penicillium*). D'après les travaux de Gourbière (1981) la succession est la même sur les aiguilles de sapin pectiné.

(2) Potentiel lytique : possibilité des organismes ou des micro-organismes de transformer par leur système enzymatique certaines substances spécifiques comme la cellulose, la pectine, la lignine etc...

On peut voir ainsi, au microscopique électronique à balayage, sur une feuille tombée depuis quelques mois, des filaments mycéliens qui courent à la surface de la feuille et qui pénètrent à l'intérieur du limbe par les ouvertures stomatiques (photo 11). Certains de ces filaments s'intercalent entre les cellules du parenchyme et dégradent les membranes pectiques, rendant les cellules indépendantes les unes des autres, comme on le voit très nettement sur la photo 12. Les filaments mycéliens des champignons de la pourriture blanche peuvent alors perforer les membranes cellulaires et pénétrer à l'intérieur même des cellules ; leur système enzymatique provoque une transformation profonde des produits bruns opaques aux électrons (photo 13) qui aboutit à leur éclaircissement en microscopie électronique et à leur blanchiment en lumière visible. Les *champignons de la pourriture blanche* sont des *Basidiomycètes*, donc des champignons supérieurs (à chapeau et le plus souvent à lamelles), ils se reconnaissent sur le terrain au fait que leur pied est entouré de feuilles blanchies (photo 15) qui restent adhérentes lorsqu'on arrache le champignon ; ils se différencient ainsi facilement des champignons mycorhiziens (presque tous les bolétacées par exemple) qui ne sont pas des saprophytes. Parmi les pourritures blanches particulièrement efficaces, vis-à-vis de la transformation du matériel foliaire, citons *Clitocybe nebularis* (clitocybe nébuleux) (photo 14), *Agaricus silvicola* (agaric des bois), *Rhodopaxillus nudus* (pied bleu) (photo 15), *Marasmius peronatus* (marasme guétré), *Collybia butyracea* (Collybie butyracée), qui utilisent pour leur métabolisme les produits bruns des feuilles et, pour certains d'entre eux, la lignine (photo 16). Dans l'état actuel de nos connaissances, les champignons de la pourriture blanche sont les *seuls organismes* qui possèdent un système enzymatique capable de transformer les *polymères bruns des feuilles* et de décolorer les feuilles (Reisinger *et al.*, 1978). Le matériel foliaire ainsi transformé est ensuite envahi par des champignons cellulolytiques et par des bactéries et disparaît rapidement. Au total, l'ensemble de ces activités s'accompagne d'une très forte production de matière organique soluble (photo 17) et d'une rapide disparition du matériel foliaire.

La faune du sol

La faune du sol est représentée par un ensemble d'organismes très variés dont nous donnons les caractères essentiels dans le tableau I (Berthelin et Toutain, 1979). Mangenot (1980), dans cette même Revue, a souligné leur rôle :








- dans la fragmentation du matériel foliaire assurant la création d'une multitude nouveaux microsites (Vannier, 1972 ; Reisinger et Kilbertus, 1980). (Nef, 1957, a montré qu'un morceau de feuille, après consommation par un nématode, pouvait voir sa surface multipliée par 10 000) ;
- dans la dissémination des micro-organismes qu'ils transportent ou qu'ils ingèrent et la réorganisation des populations microbiennes qu'ils provoquent (véritables mises en incubation au cours du transit intestinal, Reisinger et Kilbertus, 1980, ou au contraire consommation sélective de tout ou partie de la microflore, cas de certains Enchytraéides, Toutain *et al.*, 1981).

Nous insisterons davantage sur le rôle de la faune du sol en tant qu'agent de transport du matériel foliaire. Les *déplacements* en effet peuvent être :

- *de faible amplitude* (quelques mm) ; certains animaux, comme les Acariens oribates dont on voit les déjections sur la photo 18, consomment en effet les cellules et les tissus des feuilles et laissent *sur place* leurs déjections généralement dépourvues de matière minérale,
- *de moyenne amplitude* (1 à quelques cm). Les *Collemboles* (micro-arthropodes) et les *Enchytraéides* (Annélides oligochètes) (photo 19) peuvent consommer des débris foliaires (photo 20), se déplacer jusque dans l'horizon organo-minéral A₁ pour ingérer du matériel minéral (grains de quartz ou éventuellement minéraux phylliteux) et abandonner là une partie de leurs déjections sous forme d'« humine héritée »,
- *de forte amplitude* (plusieurs dizaines de cm) ; c'est le cas des déplacements assurés par les *vers de terre anéciques* (ces vers qui vivent en profondeur dans le sol et qui consomment des

Tableau I Caractères généraux des principaux représentants de la faune du sol (vertébrés exclus)

(BERTHELIN-TOUTAIN, 1979)

Caractères généraux	Allure schématique	Caractères spécifiques	Classe	Embranchement
PROTOZOAIRES (une seule cellule)		Amiboïde, flagellé ou cilié		AMIBES FLAGELLÉS CILIÉS
MÉTAZOAIRES (plusieurs cellules)				
Absence de segments et d'appendices articulés.		Allure filiforme	<i>Nématodes</i>	NÉMATHELMINTHES
Absence de segments et d'appendices articulés.		Allure massive, corps mou, sole de reptation.	<i>Gastéropodes</i>	MOLLUSQUES
Segments, pas d'appendices.		Soies fines sur segments.	<i>Oligochètes</i>	ANNELIDES
Segments, appendices articulés biramés, antennes.		Tête, thorax, abdomen.	<i>Crustacés</i>	} ARTHROPODES
Segments, appendices articulés uniramés.		Tête et tronc.	<i>Myriapodes</i>	
Segments, petit nombre d'appendices, pas d'antennes, 4 paires de pattes sur prosoma.		Prosoma = partie antérieure. Opisthosoma = partie postérieure.	<i>Arachnides</i>	
Segments, petit nombre d'appendices, antennes, 3 paires de pattes sur thorax.		Tête, thorax, abdomen	<i>Insectes</i>	

feuilles qu'ils vont chercher en surface se distinguent des vers épigés des litières et des vers endogés qui passent leur vie dans des galeries horizontales (Wilcke, 1953 ; Bouché, 1972) (3).

Lorsque l'amplitude des mouvements verticaux est grande (*vers de terre anéciques*), il y a *dilution* du matériel foliaire dans la matière minérale généralement argileuse, biodégradation active et transformation rapide du matériel foliaire, y compris des polymères bruns sans qu'on connaisse encore actuellement les modalités précises de ces transformations. Lorsque les déplacements verticaux sont de faible amplitude, le matériel foliaire n'est pas ou n'est que peu mélangé à la matière minérale et il y a *concentration* de substances résiduelles organiques (polymères phénoliques et lignine difficilement biodégradables) qui persistent et se stockent jusqu'à former un véritable horizon (couche H des moder et des mor, Zachariae, 1965).

(3) Vers anéciques, vers épigés et endogés : ces termes correspondent à une classification écologique fonctionnelle des vers de terre. Les vers épigés sont ceux qui vivent en surface dans la litière et se nourrissent de débris foliaires, ils sont généralement de couleur rouge. Les vers endogés vivent dans le sol, ils ingèrent du sol dont ils digèrent une partie des composés humiques, ils sont de couleur pâle. Les vers anéciques sont de taille variable, ils sont de couleur brune, ils vivent dans le sol et remontent en surface pour consommer la litière qui est broyée et mélangée dans le tube digestif avec la matière minérale.

ACTION DES CONDITIONS DE MILIEU (ROCHE-MÈRE ET CONDITIONS PÉDOCLIMATIQUES) SUR L'HUMIFICATION

Les conditions du milieu, en particulier les caractéristiques chimiques de la roche-mère et les conditions de climat, qui règnent dans le sol (pédoclimat) jouent un rôle fondamental dans l'élaboration du type d'humus et dans son fonctionnement.

Certains éléments présents dans le sol (cations, oxy-hydroxydes métalliques ou minéraux phylliteux) provoquent l'insolubilisation d'une grande partie de la matière organique soluble qui percole dans le sol (cf. fig. 2). En milieu acide, ce « blocage » de la matière organique soluble dans l'horizon de surface (horizon A₁) caractérise *les sols bruns*, la percolation de cette matière organique acide et complexante dans les horizons sous-jacents, *la podzolisation* (cf. fig. 3).

La présence de fer à l'état amorphe (hydroxyde par exemple, ou plus généralement gel) provoque l'insolubilisation d'une partie importante des composés phénoliques colorés des lessivats de litière sous forme d'acides fulviques et d'acides humiques (cf. photo 21 et figure 2) (Toutain, 1974 ; Hanrion, 1974 ; Duchaufour, 1977). Sous l'action des alternances de sécheresse et d'humidité, ces produits évoluent et aboutissent à la formation de molécules plus condensées (humine), qui, avec la matière minérale, forment un *complexe argilo-humique stable*, responsable d'une forte agrégation et d'une bonne aération.

L'existence de gel d'aluminium à l'état d'allophane dans les sols volcaniques entraîne aussi une très efficace insolubilisation de la matière organique soluble sur 50 à 100 cm d'épaisseur à l'état d'acides fulviques et humiques (Hétier, 1975 ; Andreux, 1978), qui contrairement à ce que nous venons de décrire dans les milieux riches en fer, n'évoluent que peu sous l'action des variations pédoclimatiques.

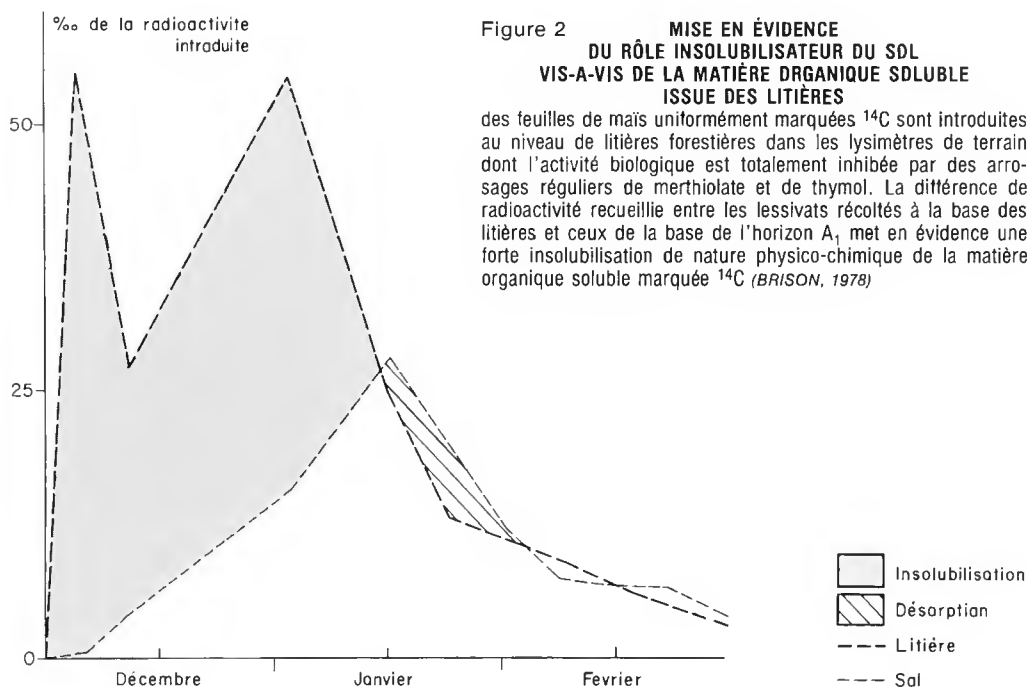
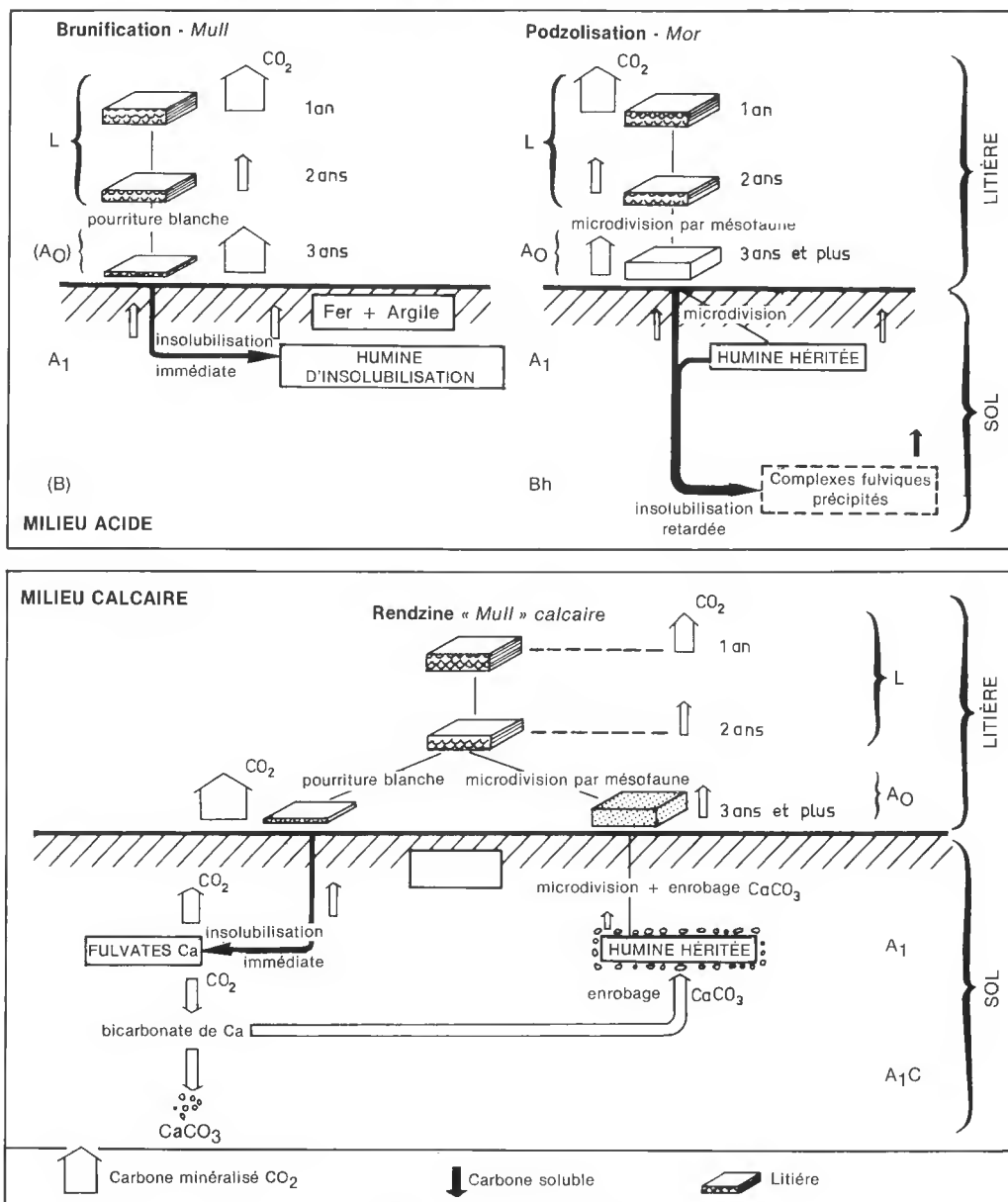


Figure 3 REPRÉSENTATION SCHEMATIQUE DU FONCTIONNEMENT DE QUELQUES TYPES DE SOLS EN MILIEU ACIDE ET EN MILIEU CALCAIRE (d'après BERTHELIN-TOUTAIN, 1979)



Enfin, dans les sols neutres ou basiques, en présence de carbonate de calcium actif, finement divisé, la matière organique soluble issue des litières s'insolubilise sous forme de fulvates (et d'humates) de calcium. La lente minéralisation de ces produits organiques en présence de carbonate de calcium aboutit à la formation de bicarbonate de calcium, à la décarbonatation de ces sols (Brison, 1978, Toutain et Choné, en préparation) et à la reprécipitation de ces sols (Brison, 1978, Toutain et Choné, en préparation) et à la reprécipitation de CaCO₃ sur les débris végétaux et boulettes fécales présents dans le sol, en formant une pellicule protectrice (Chouliaras *et al.*, 1975 ; Jacquin *et al.*, 1979) (cf. fig. 3).

En conclusion, l'insolubilisation des lessivats de litière dans un sol au contact de divers éléments minéraux et la formation d'un complexe argilo-humique créent des conditions de pédogénèse spécifiques (*brunification*) qui favorisent l'activité de certains organismes humificateurs, tels que *vers de terre* dans les milieux riches en argile, et *pourritures blanches* dans les milieux qui subissent des alternances d'humidité et de sécheresse. La percolation de ces lessivats de litière dans le sol aboutit au phénomène de *podzolisation* ; la faible quantité d'argile, et l'absence d'agrégats, expliquent la rareté des vers de terre dans ces milieux et l'activité minimale des pourritures blanches, qui ne supportent pas l'humidité constante des horizons holorganiques (4) épais de surface, où seuls pourront survivre des animaux peu exigeants, comme les Enchytraéides ou les Collemboles.

LES HUMUS : CARACTÉRISTIQUES MORPHOLOGIQUES, MODE DE FONCTIONNEMENT ET ÉVOLUTION

Le matériel végétal qui tombe sur le sol va donc subir les diverses transformations que nous venons d'énumérer. Il va en résulter un ensemble de couches et de sous-couches, dont la morphologie révèle un certain mode de fonctionnement.

Description morphologique

Nous avons défini l'*humus* comme l'ensemble des couches de surface contenant de la matière organique :

— La *litière* est constituée de feuilles, d'aiguilles ou de débris foliaires encore plus ou moins reconnaissables. Hesselman (1926) et Babel (1971) y ont défini 3 couches divisées elles-mêmes en sous-couches : L litière entière, F litière fragmentée, H litière « humifiée ».

- L couche de feuilles et de débris végétaux peu modifiés, peu ou pas fragmentés,
- F couche de restes végétaux entiers ou fragmentés mélangés à une certaine proportion (de 10 à 70 %) de matière fine (boulettes fécales de la mésofaune),
- H couche constituée par une grande quantité de matière fine (> 70 % au total) (boulettes fécales d'animaux divers surtout Enchytraéides et Collemboles, Zachariae, 1965).

Dans chacune de ces couches, la simple observation morphologique à l'œil nu nous montre l'existence d'éventuelles activités spécifiques d'organismes vivants (décoloration des feuilles de la couche L par les pourritures blanches par exemple, ou fragmentation grossière des feuilles brunes par les vers de terre).

— L'*horizon hémiorganique* A_1 (ou A_h) plus ou moins coloré par les composés humiques (boulettes fécales injectées dans l'horizon A_1 par divers animaux juxtaposées aux grains minéraux nus dans le cas des *moder*, ou bien composés humiques d'insolubilisation enrobant les grains minéraux dans les divers types de *mull*).

Caractéristiques morphologiques et biologiques de quelques types d'humus aérés, mode de fonctionnement

Il n'est pas dans nos intentions de donner ici une classification exhaustive des humus terrestres. Nous renvoyons le lecteur à des articles récents de Bernier (1978), Delecour (1980) et Klinga *et al.* (1981) (cf. tableau II). Nous insisterons seulement sur quelques caractères communs du fonctionnement des principaux types d'humus aérés rencontrés en France en milieu acide : *mull*, *moder* et *mor*.

(4) Holorganique : un horizon holorganique est un horizon constitué entièrement de matière organique (litière).

Tableau II

Classification des formes d'humus (DELECOUR, 1980)

CLASSE	ORDRE	SOUS-ORDRE	FAMILLE	FORME	
Humus submergés			Humus brut submergé		
			Tourbe submergée		
			Vases	Dy Gyttja Sapropèle	
Humus émergés	Humus semi-terrestres		Anmoor	Anmoor oligotrophe Anmoor mésotrophe	
			Tourbe	Tourbe acide Tourbe forestière Tourbe neutre	
	Humus terrestres		Humus forestier	Humus brut	
				Mor	Fbrimor Mésimor Humimor
				Moder	Dysmoder (Eu) moder Moder mulleux Moder calcique Moder carbonaté
				Mull	Mull dystrophe Mull oligotrophe Mull mésotrophe Mull eutrophe Mull calcique Mull carbonaté
			Humus des végétations herbacées	Mor	Mor granuleux Mor massif Mor feutré Mor feuilleté Mor rubané Mor mulleux
					Mull-mor
				Mull	Mull grenu Mull massif Mull fin Mull feutré Mull feuilleté Mull lentiforme

— Le **mull** est caractérisé par une discontinuité morphologique brutale entre des feuilles ou des aiguilles plus ou moins entières et l'horizon organo-minéral A_1 . Une telle morphologie suppose l'intervention d'*organismes humificateurs* « efficaces » qui, nous l'avons vu, sont de 2 types : *vers de terre* ou *pourritures blanches*.

- Un mull à forte activité de lombriciens présente une litière peu épaisse constituée de feuilles brunes entières ou fragmentées en morceaux de grande taille et de nervures diverses (photo 22). Ces feuilles ou ces aiguilles reposent directement sur un horizon A_1 généralement assez argileux, bien structuré (photo 23), les *agrégats* correspondant pour la plupart à des *déjections de vers de terre* dans lesquels on reconnaît difficilement à l'œil nu les restes végétaux finement broyés et enrobés d'argile (photo 24).

- Dans un mull à forte activité de « pourriture blanche », la litière est plus épaisse (les champignons ne s'installant généralement pas dans les feuilles de surface). A la base, les feuilles (ou les aiguilles) encore entières mais blanchies (photo 25) reposent en *discontinuité totale* (photos 26 et 27) sur l'horizon A_1 généralement sableux, assez agrégé (les agrégats étant dus à l'insolubilisation physico-chimique de la matière organique soluble issue des feuilles).

— Dans le cas des **moder**, la *fragmentation des feuilles* et des aiguilles se fait d'une *façon lente et progressive* et le passage feuilles ou aiguilles et horizon organo-minéral est continu. Les *moder types* présentent une *couche L* plus ou moins épaisse (photo 28), une *couche F* assez épaisse (photo 29) et une *couche H* assez mince (photo 30) dont la limite avec l'horizon A_1 ou A_h sous-jacent n'est pas nette (photos 31 et 32). Dans les *dysmoder*, anciens « mor actifs » fréquents sous forêt feuillue (Duchaufour, 1965), la *couche H* peut avoir plusieurs cm (photo 34). Dans les moder et les dysmoder, les horizons organo-minéraux A_1 sont assez foncés, la matière organique étant surtout constituée de boulettes fécales injectées par les animaux qui vivent à l'interface litière-sol comme les Enchytraéides et les Collembolés et dans lesquelles on trouve des grains minéraux nus juxtaposés à des restes de cellules et de parois végétales (photo 32).

— Les véritables **mor** (« mor inactifs », Duchaufour, 1965) présentent une morphologie encore différente due au *blocage de la biodégradation* qui se manifeste par une épaisseur importante des couches F et H surmontant un horizon A_1 noir non structuré. L'ensemble des couches F et H a une épaisseur qui peut varier entre 20 et 80 cm et dans laquelle se rencontrent de très nombreuses racines (de callune, de myrtille ou de résineux divers). Ces couches ont une couleur brun tabac et reposent en discontinuité assez brutale sur l'horizon A_1 (photo 33).

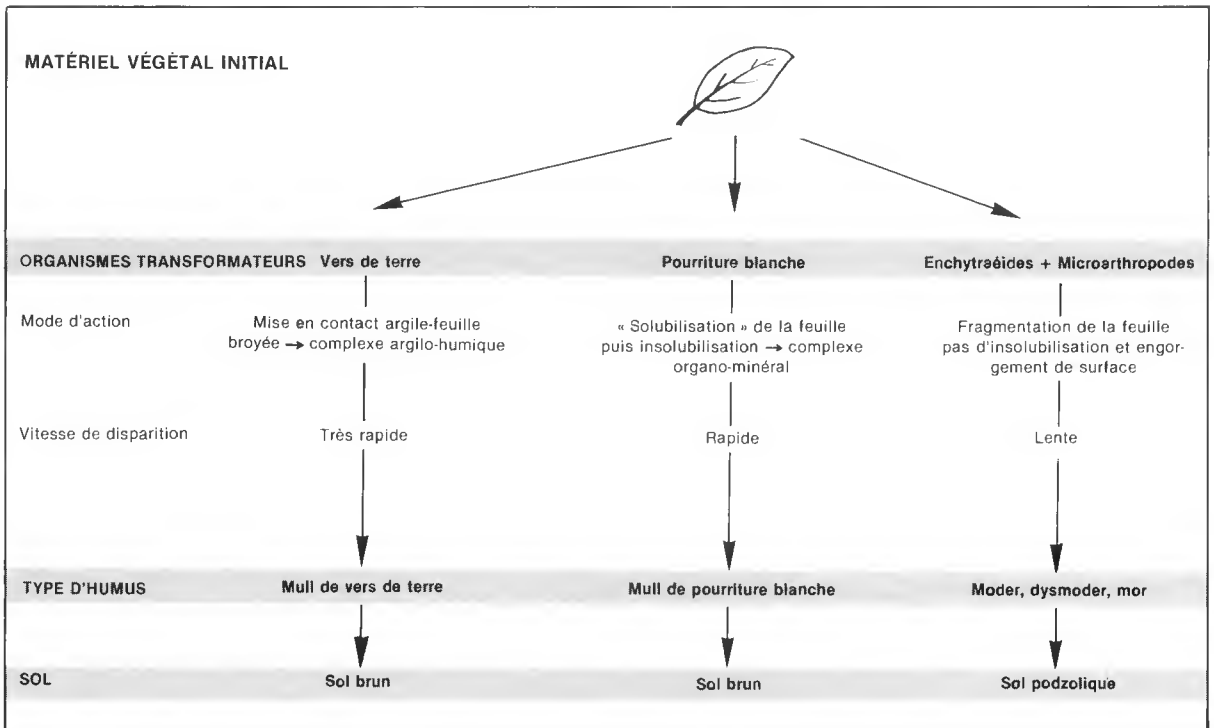
Pour schématiser, nous pouvons considérer qu'une feuille ou qu'une aiguille de résineux qui tombe sur un sol aéré peut subir trois types de transformations (fig. 4) :

- elle peut être consommée et fragmentée par des *vers de terre* anéciques et évoluer ainsi *très rapidement* en un an ou même moins d'un an ;
- ou bien, au bout d'un ou deux ans, elle peut être envahie par les *champignons* de la *pourriture blanche* et disparaître par la suite *en très peu de temps*,
- elle peut être, enfin, fragmentée par les *Enchytraéides* ou les *micro-arthropodes* du sol et *stockée* sous forme de boulettes fécales dans les horizons F et H pendant un temps qui peut être très long, de l'ordre d'une à plusieurs dizaines d'années.

La présence et l'activité de ces différents organismes humificateurs est induite directement ou indirectement par les caractéristiques physico-chimiques de la *roche-mère* (Toutain, 1974). C'est surtout dans les sols argileux et limoneux que l'on rencontre des vers de terre anéciques qui s'installent dans des milieux ni trop sableux ni trop pauvres en calcium (Bouché, 1972). Dans les milieux acides et sableux, si la roche-mère contient suffisamment de fer et d'argile pour insolubiliser la matière organique soluble, il y a formation d'un complexe organo-minéral et donc d'une agrégation qui favorise une bonne aération, ce qui crée des conditions favorables à l'installation des champignons de la pourriture blanche. Enfin, si la roche-mère ne présente aucune de ces

Figure 4

REPRÉSENTATION SCHEMATIQUE DES DIVERS MODES DE TRANSFORMATION D'UNE FEUILLE DE HÊTRE EN MILIEU AÉRÉ



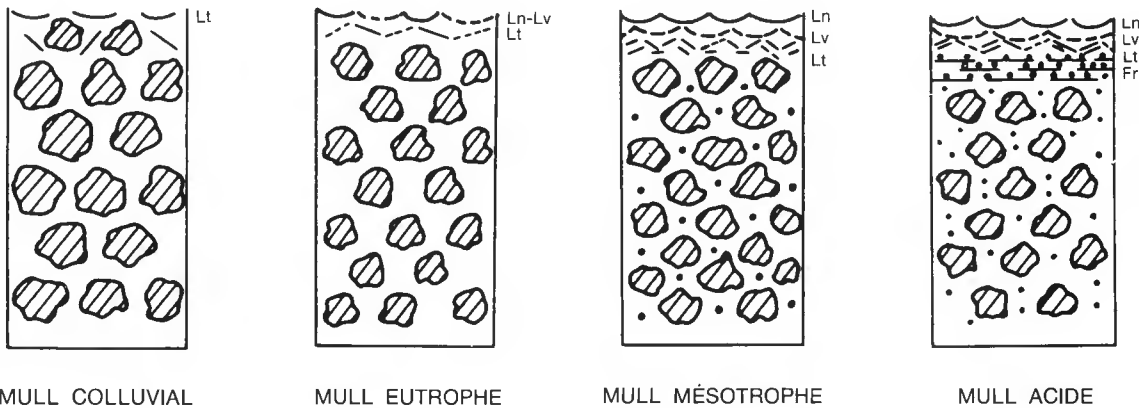
caractéristiques, les vers de terre et les pourritures blanches ne peuvent s'installer et le milieu est colonisé par des représentants « peu exigeants » de la mésofaune, comme les Enchytraéides ou les micro-arthropodes. Dans les deux premiers cas, compte tenu du pouvoir insolubilisant du fond minéral vis-à-vis de la matière organique soluble acide et agressive qui percole des litières, le sol sous-jacent sera un *sol brun acide* et dans le dernier cas, un *sol podzolique* (ou un sol à microgley de surface s'il y a une mauvaise aération).

Ces trois modèles schématiques existent en milieu naturel mais la plupart des humus forestiers relèvent d'un fonctionnement mixte faisant intervenir par exemple des activités de vers de terre mais aussi des activités de pourriture blanche et même d'Enchytraéides (cf. fig. 5), la dominance de l'un de ces types d'activités permettant de « classer » ces humus.

Transformation des humus

L'humus, intégrant l'ensemble des conditions du milieu (climat, végétation, roche-mère), est stable dans les écosystèmes non perturbés par l'homme : les mor de la forêt résineuse de l'étage subalpin, ou les mull de la chênaie atlantique, sont des *humus climaciques*. Toute perturbation de l'écosystème, notamment d'origine anthropique, provoque, dans le fonctionnement de l'humus, des modifications significatives :

- dans la dynamique de l'ensemble des organismes humificateurs,
- dans la morphologie des couches humifères,
- dans les caractéristiques biochimiques des horizons organo-minéraux.



MULL COLLUVIAL

MULL EUTROPHE

MULL MÉSOTROPHE

MULL ACIDE

Il existe de nombreuses études de transformation d'humus, dues à des interventions humaines ; nous en donnerons deux exemples.

Le premier concerne la forêt de Fougères, en Bretagne (Toutain, 1966). Cette forêt était autrefois une chênaie-hêtraie climacique, sur limon, à sol brun légèrement lessivé, à mull. La gestion forestière a favorisé le développement du hêtre et les futaies actuelles sont des hêtraies pures. Sous ce climat océanique, humide, et sous l'influence de ces retombées biologiques monospécifiques, l'humus se dégrade et évolue vers un dysmoder, caractérisé par une activité dominante des Enchytraéides (photo 34), très défavorable à la régénération naturelle. Pratiqué à titre d'essai à partir de 1968 sur les parcelles à régénérer, le passage du rotovator (engin tracté qui mélange les horizons de surface sur 10 à 20 cm d'épaisseur), s'est révélé extrêmement efficace quant à la réussite de la régénération (photos 35 et 36) et quant à la transformation de l'humus, comme le montre la photo 37, prise 5 ans après le passage des engins.

Un deuxième exemple est actuellement étudié en forêt de Darney, dans le département des Vosges (Le Tacon et Toutain, à paraître). Sous une hêtraie presque pure, d'une centaine d'années, sur grès à *Voltzia*, la Station de recherches sur les sols forestiers et la fertilisation du Centre national de recherches forestières a installé des placettes expérimentales, qui ont reçu divers apports minéraux, dont Ca, N, P, K. Huit ans après les épandages, l'humus, qui était initialement du type dysmoder, s'est fortement transformé :

- dans les placettes qui ont reçu 1 500 kg/ha de CaO (sous forme de calcaire broyé), se manifeste une forte activité des vers de terre (photo 38), absents dans les dysmoder témoins, et en particulier, de *Nicodrilus velox*, grand ver de terre anécique de 40 à 50 cm de longueur. L'humus actuel peut être classé dans les mull-modér ;

- dans les placettes qui ont reçu 675 kg/ha de CaO, 200 kg d'azote, 200 kg de P₂O₅ et 150 kg de K₂O, non seulement les vers de terre sont, là aussi, très actifs, mais des champignons de la pourriture blanche s'installent dans la litière, en particulier *Rhodopaxillus nudus* (photo 15) (Garbaye *et al.*, 1979), et l'humus est du type mull de vers de terre, avec activité forte de pourriture blanche.

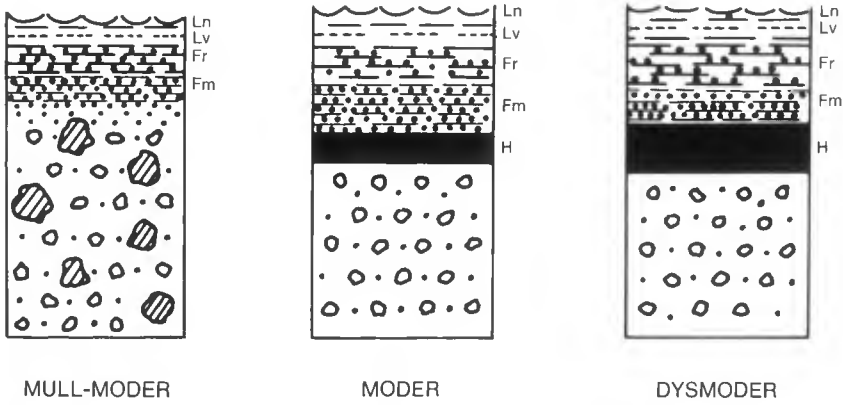
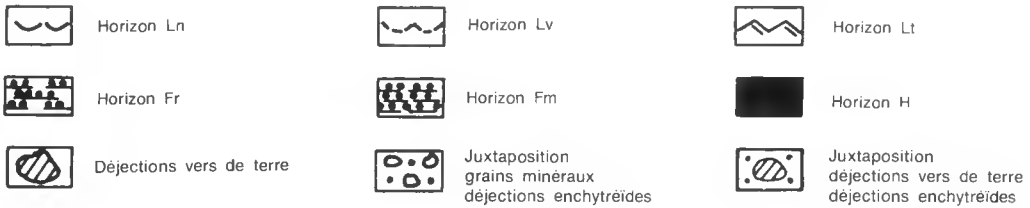


Figure 5
REPRÉSENTATION
MORPHOGÉNÉTIQUE DE
QUELQUES TYPES D'HUMUS
(BRUN, 1979)



Ln, Lv, Lt correspondent à des sous-couches de la couche L.
Fr, Fm correspondent à des sous-couches de la couche F.

(Babel, 1971)

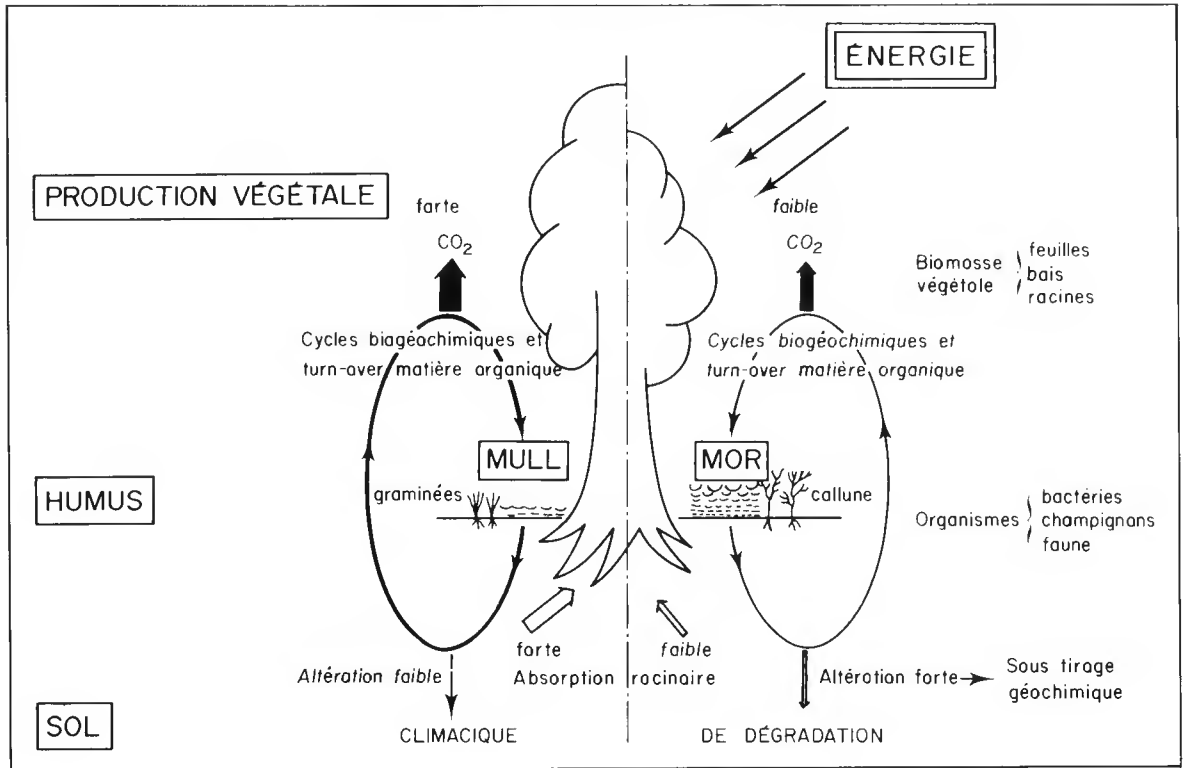
CONCLUSIONS

L'incorporation au sol de la matière organique végétale peut être rapide ou lente (cf. fig. 6) ; elle dépend de l'efficacité des organismes transformateurs, dont la présence et l'activité sont liées directement, ou indirectement, aux caractéristiques physico-chimiques de la roche-mère.

— Lorsque le *turn-over de la matière organique est rapide* (c'est-à-dire lorsque les litières disparaissent vite), les éléments minéraux présents dans les feuilles s'incorporent rapidement aux horizons de surface où ils s'accumulent sous forme assimilable, l'efficacité des cycles biogéochimiques est forte. Toute matière organique soluble qui percole des litières est insolubilisée dans l'horizon A₁ ; il y a formation d'un complexe organo-minéral. L'altération est faible, l'absorption racinaire forte, et la productivité végétale importante. L'énergie fournie au sol sous forme de retombées biologiques « sert » donc surtout à activer l'efficacité des cycles biogéochimiques et à assurer une forte productivité végétale.

Figure 6

REPRÉSENTATION SCHEMATIQUE DU FONCTIONNEMENT
DES ÉCOSYSTÈMES FORESTIERS A MULL ET A MOR



— Lorsque le *turn-over de la matière organique est lent* (présence de litières épaisses), les éléments minéraux localisés dans les débris foliaires restent stockés dans les couches F et H, du fait de blocages dans la chaîne trophique. La matière organique soluble, issue des litières, percole dans les horizons sous-jacents, altère les minéraux, et ne s'insolubilise que dans les horizons de profondeur (B_n et B_s des podzols). L'existence de ces phases de stockage ralentit l'efficacité des cycles biogéochimiques. L'*altération est forte*, l'absorption racinaire, dans ces milieux appauvris, est peu efficace, et la *productivité végétale faible*. L'énergie fournie au sol par les retombées biologiques est utilisée surtout pour altérer le milieu minéral et redistribuer les éléments minéraux en profondeur.

L'humus est donc, on le voit, un horizon pédologique, dont la signification écologique est de toute première importance, puisque sa nature et son mode de fonctionnement intègrent l'ensemble des conditions du milieu et leurs éventuelles variations. C'est dans l'humus que prend racine toute vie, et c'est à l'humus que retourne toute vie, l'homme en est imprégné à un point tel que c'est dans le mot même d'*humus*, que l'on doit rechercher l'origine étymologique des mots *humanité* et aussi, ne l'oublions pas, *humilité*.

François TOUTAIN
Maître de recherches
CENTRE NATIONAL DE LA RECHERCHE SCIENTIFIQUE
Centre de Pédologie biologique
B.P. 5
54500 VANDŒUVRE

BIBLIOGRAPHIE

- ANDREUX (F.). — Étude des étapes initiales de la stabilisation physico-chimique et biologique d'acides humiques modèles. Thèse de doctorat d'État, Université de Nancy I, 1978, 174 p.
- BABEL (U.). — Gliederung und Beschreibung des Humus profils in mitteleuropäischen Wäldern. *Geoderma*, 5, 1971, pp. 297-324.
- BERNIER (B.). — Vue d'ensemble de la classification des humus forestiers. In : Manuel de description des sols sur le terrain. Revision 1978. Système d'informatique des sols canadiens, 3 (1-3), 1975, 17 p.
- BERTHELIN (J.), TOUTAIN (F.). — Biologie des sols. In : *Pédologie. T.2. Constituants et propriétés du sol*. Souchier et Bonneau Eds., Paris, éd. Masson, 1979, pp. 123-160.
- BOUCHE (M.B.). — *Lombriens de France. Écologie et systématique*. Institut national de la Recherche agronomique, Publ. 72-2, 1972, 671 p.
- BRAY (R.), GORHAM (E.). — Litter production in forests of the world. *Adv. Ecological Research*, 2, 1964, pp. 101-157.
- BRISON (M.). — Étude de l'humification par introduction *in situ* de Maïs marqué (14 C) comme traceur dans trois types d'humus sous hêtre. Thèse de doctorat de spécialité, Université de Nancy I, 1978, 66 p.
- BRUCKERT (S.), ANDREUX (F.), CORREA (A.), AMBOUTA (I.) et SOUCHIER (B.). — Fractionnement des agrégats appliqué à l'analyse des complexes organo-minéraux des sols. Note technique n° 22. Centre de pédologie biologique, Nancy, 1978.
- BRUCKERT (S.), TOUTAIN (F.), TCHICAYA (T.) et JACQUIN (F.). — Influence des pluviocessivats de hêtre et de pin sylvestre sur les processus d'humification. *Oecologia plantarum*, vol. 6, 1971, pp. 329-339.
- BRUN (J.J.). — Étude de quelques humus forestiers aérés acides de l'Est de la France. Critères analytiques. Classification morphologique. Thèse de doctorat de spécialité, Université de Nancy I, 1978, 118 p.
- CHOULIARAS (N.), VEDY (J.C.) et JACQUIN (F.). — Fractionnement et caractérisation de la matière organique dans les rendzines. *Bull. E.N.S.A.I.A.*, vol. 17, n° 1, 1975, pp. 65-74.
- DELECOUR (F.). — Essai de classification pratique des humus. *Pédologie*, vol. 30, n° 2, 1980, pp. 225-241.
- DIEM (H.G.). — Recherches sur la phyllosphère de l'orge. Thèse de doctorat d'État, Université de Nancy I, 1973, 124 p.
- DUCHAUFOR (Ph.). — *Précis de pédologie*. — Paris, éd. Masson, 1965, 481 p.
- DUCHAUFOR (Ph.). — *Pédologie. I. Pédogenèse et classification*. — Paris, éd. Masson, 1977, 477 p.
- GOURBIERE (F.). — Vie et décomposition des aiguilles de sapin (*Abies alba* Mill.). Étude des microflores fongiques associées. Thèse de doctorat d'État, Université Claude Bernard, Lyon I, 1981, 157 p.
- HANDLEY (W.R.C.). — Mull and mor formation in relation to forest soils. *Forestry Commission. Bulletin*, vol. 23, 1954, 116 p.
- HANRION (M.). — Contribution à l'étude de l'évolution des hydrosolubles organiques de hêtre en milieu acide. Thèse de doctorat de spécialité. Université de Nancy I, 1974, 76 p.
- HESELMANN (H.). — Studier över barrskogens humustäcke. *Meddel. Stat. Skogsförsöksanst.*, 22, 1926, pp. 169-552.
- HETIER (J.M.). — Formation et évolution des andosols en climat tempéré. Thèse de doctorat d'État, Université de Nancy I, 1975, 194 p.
- JACQUIN (F.), MALLOUHI (N.), SCHIAVON (M.). — Quantification d'une recarbonatation biologique. *Comptes rendus des séances de l'Académie des Sciences*, t. 288, série D, 1979, pp. 1279-1282.
- KILBERTUS (G.). — Étude écologique de la strate muscinale dans une pinède sur calcaire lusitanien en Lorraine. Thèse de doctorat d'État, Université de Nancy I, 1970, 152 p.
- KLINGA (K.), GREEN (R.N.), TROWBRIDGE (R.L.), LOWE (L.E.). — Taxonomic classification of humus forms in ecosystems of British Columbia. First approximation. Province of British Columbia. University of forests, 1981.
- LE TACON (F.), TOUTAIN (F.). — (à paraître).
- MANGENOT (F.). — Les litières forestières : signification écologique et pédologique. *Revue forestière française*, vol. XXXII, n° 4, 1980, pp. 339-355.
- MANGENOT (F.), TOUTAIN (F.). — Les litières. In : *Actualités d'écologie forestière*. Pesson éd., Gauthier-Villars, 1980, pp. 3-59.

F.TOUTAIN

- MINDERMAN (G.). — A tentative approach to the molecular structure of humic acids : the spectral evidence for a derivation of humic acids from plant-borne esters. I.— The electron paramagnetic resonance (EPR) spectra. *Neth. J. Agric. Sci.*, 27, 1979, pp. 79-91.
- NEF (L.). — État actuel des connaissances sur le rôle des animaux dans la décomposition des litières de forêts. *Agricultura*, vol. 5, n° 3, 1957, pp. 245-316.
- REISINGER (O.), KILBERTUS (G.). — Mécanismes et facteurs de biodégradation des litières en milieu forestier. *In : Actualités d'écologie forestière*. Pesson éd., Gauthier-Villars, 1980, pp. 61-86.
- REISINGER (O.), TOUTAIN (F.), MANGENOT (F.), ARNOULD (M.F.). — Étude ultrastructurale des processus de biodégradation. I. — Pourriture blanche des feuilles de hêtre (*Fagus sylvatica* L.). *Canadian Journal of microbiology*, vol. 24, n° 6, 1978, pp. 725-733.
- TOUTAIN (F.). — Étude du sol et des eaux de la forêt de Fougères. Thèse de doctorat de 3^e cycle. Université de Paris, 1966, 192 p.
- TOUTAIN (F.). — Étude écologique de l'humification dans les hêtrales acidiphiles. Thèse de doctorat d'État, Université de Nancy I, 1974, 114 p.
- TOUTAIN (F.), VILLEMIN (G.), ALBRECHT (A.), REISINGER (O.). — Étude ultrastructurale des processus de biodégradation. II. — Modèle Enchytraéides — litière de feuillus. *Pédobiologia*, 1981, (à l'impression).
- TOUTAIN (F.), CHONE (Th.) (à paraître).
- TUKEY (H.B. Jr.). — Leaching of metabolites from above ground plant parts by leaching. *Atompraxis*, n° 6, 1966, pp. 213-218.
- VANNIER (G.). — Originalité des conditions de vie dans le sol due à la présence de l'eau : importance thermodynamique et biologique de la porosphère. *Annales de la Société royale zoologique de Belgique*, n° 103, 1973, pp. 157-167.
- WILCKE (D.E.). — Ueber die vertikale verteilung der Lumbriciden im Boden. *Zeitschr. Morphol. Ökol. Tiere*, 41, 1953, pp. 372-385.
- ZACHARIAE (G.). — *Spuren tierischer Tätigkeit im boden des Buchenwaldes*. — Hambourg, éd. Paul Parey, 1965.

**PLANCHES
PHOTOGRAPHIQUES...**

LE MATÉRIEL VÉGÉTAL INITIAL

(feuille de hêtre
fraîchement tombée
sur le sol)

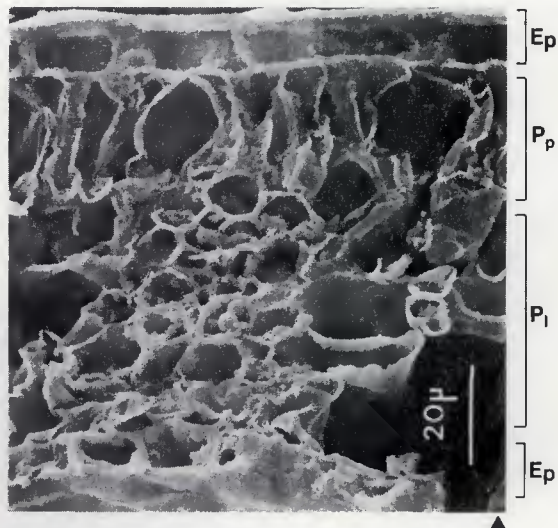
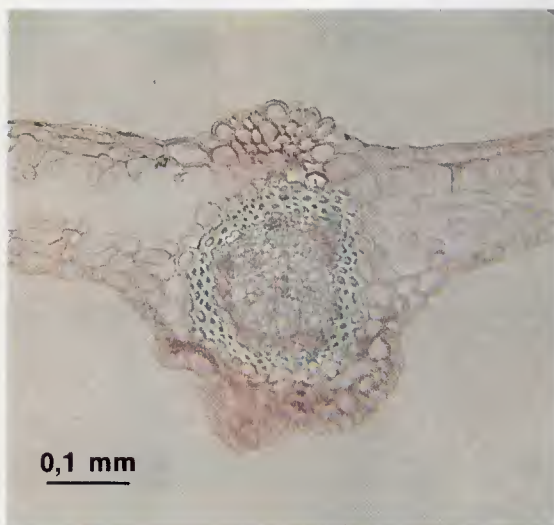
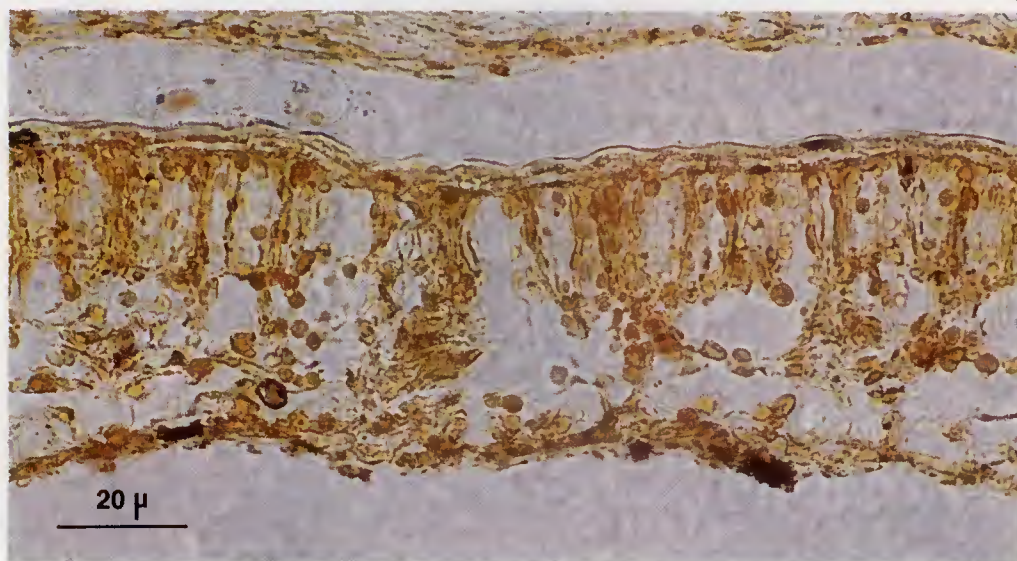


Photo 1 - Coupe transversale vue au microscope électronique à balayage (MEB). Ep. : épiderme ; Pp : parenchyme palissadique ; Pi : parenchyme lacuneux. Au centre, vaisseaux d'une nervure secondaire.

Photo 2 - Coupe transversale, coloration au carmino-vert (membranes celluloses colorées en rose, épaissements lignifiés colorés en vert). Microscopie optique.

Photo 3 - Coupe longitudinale (sans coloration, microscopie optique) montrant la présence de produits bruns.



LE MATÉRIEL VÉGÉTAL INITIAL

(feuille de hêtre
fraîchement tombée
sur le sol)

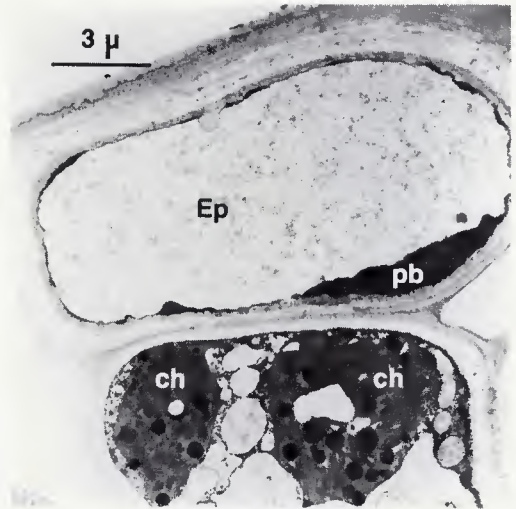


Photo 4 - Coupe transversale vue au microscope électronique à transmission (MET) d'une feuille brunissante. Ep. : cellule épidermique ; pb : produits opaques aux électrons ; Pp : cellule du parenchyme palissadique avec structures chloroplastiques (ch) encore reconnaissables.

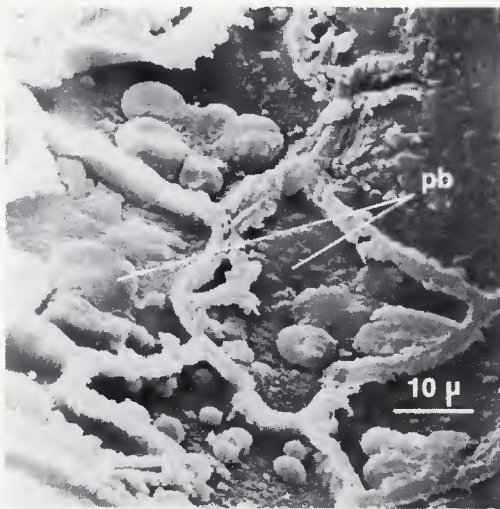


Photo 5 - Coupe longitudinale observée au MEB au niveau des cellules épidermiques. pb : produits bruns.

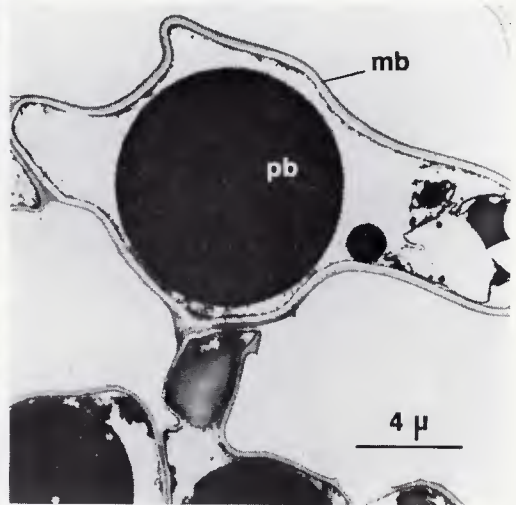
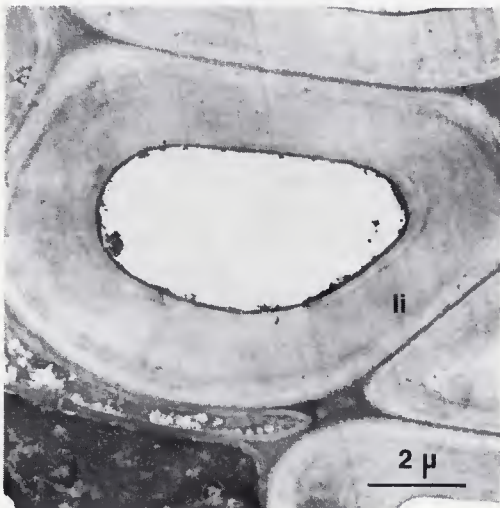


Photo 6 - Observation au MET d'une cellule du parenchyme lacuneux. mb : membrane pecto-cellulosique. pb : produits bruns (opaques aux électrons).

Photo 7 - Fibre de sclérenchyme observée au MET. li : épaissement lignifié.



◀ **Photo 8** - Observation au MEB de la surface d'une feuille de hêtre tombée sur le sol depuis 8 mois. B = bactéries, en colonie.

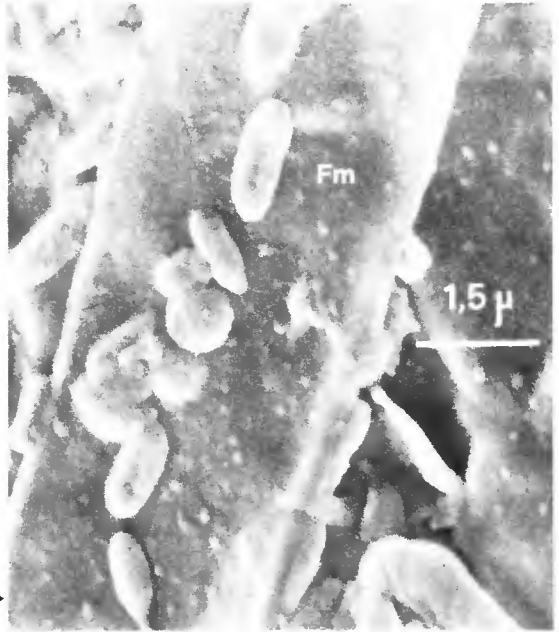
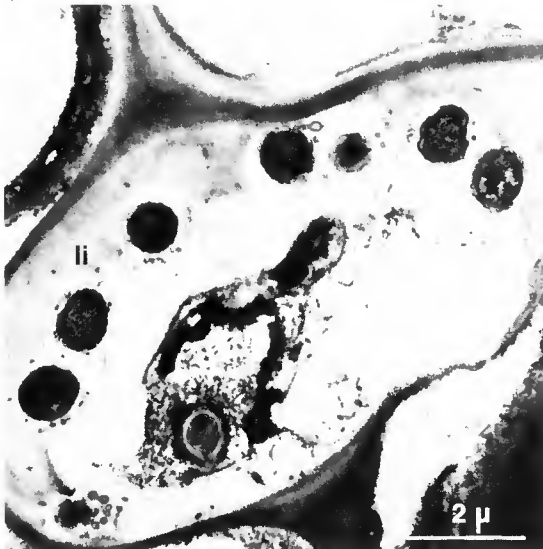


Photo 9 - Bactéries isolées sur filament mycélien sénescé (Fm) à la surface d'une feuille brune âgée d'un an (MEB).

Photo 10 - Bactéries ligninolytiques dans l'épaissement lignifié li d'une fibre du sclérenchyme (feuille de 2 ans décolorée par les pourritures blanches) (MET).



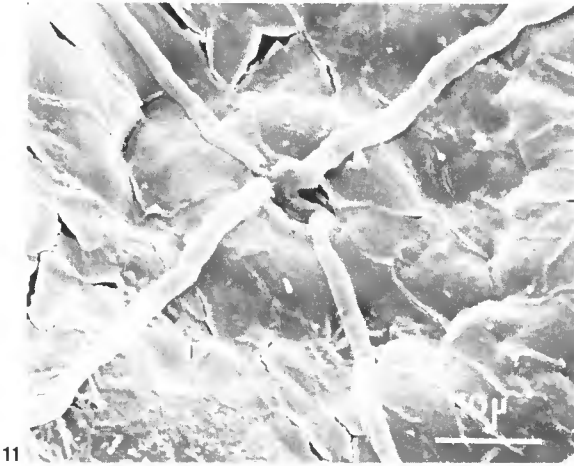
LES ORGANISMES TRANSFORMATEURS

Bactéries

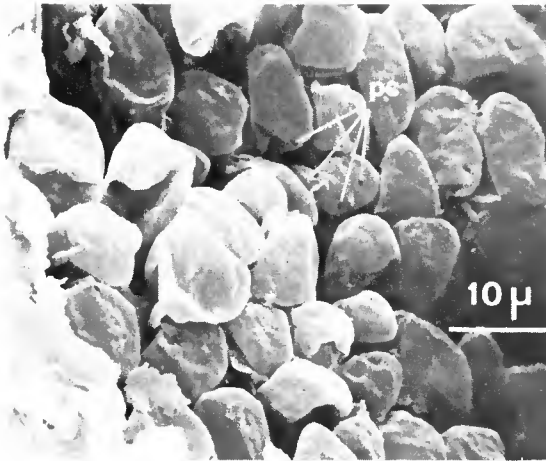
...

LES ORGANISMES TRANSFORMATEURS

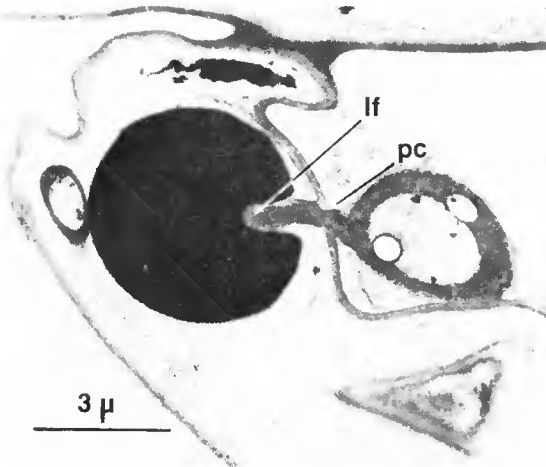
Champignons



11



12



13

Photo 11 - Filaments mycéliens pénétrant à l'intérieur de la feuille par une ouverture stomatique (feuille brune d'un an) (MEB).

Photo 12 - Cellules du parenchyme palissadique d'une feuille blanchie de 2 ans. pc : ponctuation provoquée par des champignons de la pourriture blanche (MEB).

Photo 13 - Cellule du parenchyme lacuneux envahie par un filament de champignon de la pourriture blanche. pc : ponctuation mycélienne dans la paroi cellulosique. lf : lyse fongique des produits bruns opaques aux électrons (MET).

Photo 14 - *Clitocybe nebularis* dans la litière d'une hêtraie, décoloration des feuilles envahies par le champignon.

Photo 15 - *Rhodopaxillus nudus* en coupe dans la litière d'une hêtraie, décoloration des feuilles envahies par les filaments mycéliens.

Photo 16 - Filaments mycéliens (Fm) ligninolytiques dans l'épaississement lignifié d'une fibre du sclérenchyme d'une feuille de hêtre (feuille blanchie, de 2 ans) (MET).

Photo 17 - Feuilles de hêtre blanchies par les champignons de la pourriture blanche, présentant de nombreuses gouttelettes d'exsudation d'origine fongique.

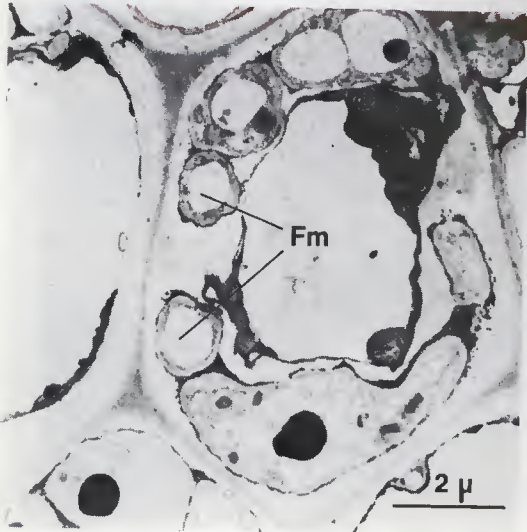
14



15



16



17





18



19

LES ORGANISMES TRANSFORMATEURS

Faune du sol

Photo 18 - Lame d'humus : coupe d'une aiguille de sapin et boulettes fécales d'acariens Oribates (bo).

Photo 19 - Enchytraéide sur feuille de hêtre, (be) contenu intestinal.

Photo 20 - Feuille de hêtre ajourée par des Enchytraéides.



20

LES PHÉNOMÈNES D'INSOLUBILISATION DANS LES SOLS



◀ Photo 21 - Lessivats de litière et lessivats de l'horizon A₁ récoltés dans deux stations acidiphiles : mise en évidence d'une décoloration au contact de l'horizon organo-minéral du sol brun, absence de décoloration dans le cas du podzol.



22

LES HUMUS

**Mull
à forte
activité
de vers
de terre**

(hêtraie de Padoux,
Vosges)

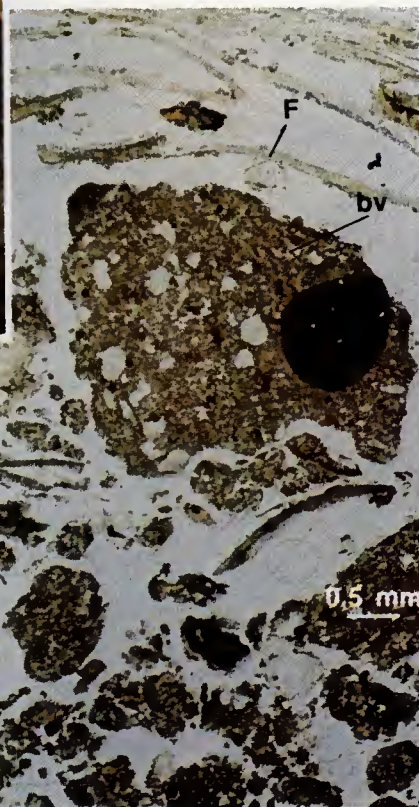


23

Photo 22 - Vue en plan : présence d'un lit discontinu de feuilles grossièrement fragmentées ou réduites à leurs nervures principales, nombreux turricules, (tu).

Photo 23 - Vue en coupe : feuilles ou lambeaux de feuilles reposant en discontinuité brutale sur l'horizon A₁ très structuré (déjections de vers de terre), nombreuses galeries de vers de terre (g).

Photo 24 - Lame d'humus : agrégats (= déjections de vers de terre) dans l'horizon A₁. F, feuille entière ou lambeau de feuille.



24

LES HUMUS

Mull
à forte
activité
de champignons
de la
pourriture
blanche

(hêtraie
sur sable rhétien
du bois
de Sainte-Marie,
Bezange, Moselle)



25



26

Photo 25 - Vue en plan : allure des litières à différents stades (à gauche, feuilles venant de tomber, au centre feuilles d'un an envahies par les pourritures blanches, à droite horizon A_1).

Photo 26 - Vue en coupe : la litière assez épaisse est blanchie à la base et repose en discontinuité brutale sur l'horizon A_1 finement structuré.

Photo 27 - Lamelle d'humus : discontinuité brutale entre des feuilles entières plus ou moins décolorées et l'horizon A_1 sableux imprégné de matière organique, non figurée, d'insolubilisation.



27

...

LES HUMUS

Moder
et
dysmoder...



28

Photo 28 - Moder, vue en plan (hêtraie sur sable rhétien de la forêt de Bezange, Moselle) : épais tapis de feuilles mortes (couche L).

Photo 29 - Idem, couche F (débris de feuilles mélangées à des déjections de la mésofaune).

Photo 30 - Idem, couche H (accumulation de boulettes fécales de la mésofaune, surtout d'Enchytraéides et de Collemboles).



29



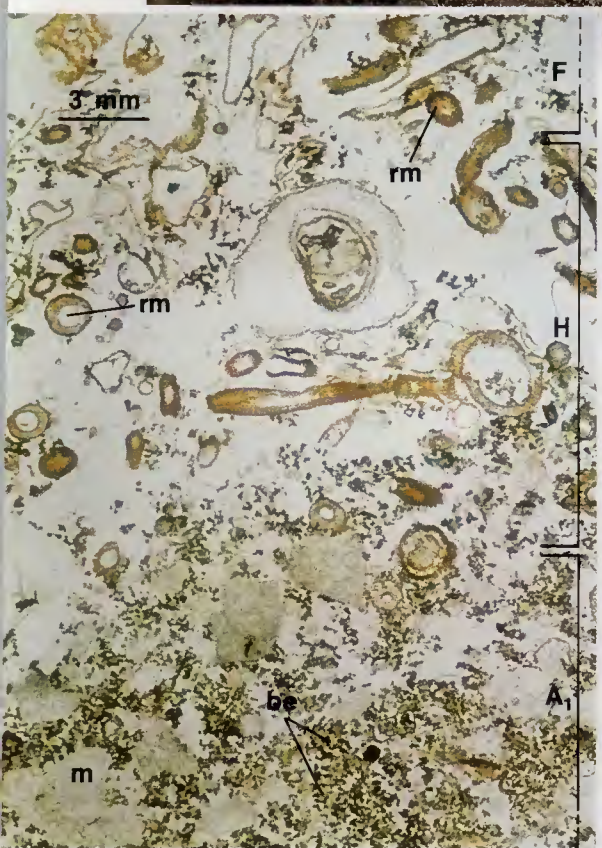
30

Photo 31 - Idem, vue en coupe : passages progressifs, couches L, F, H et horizon A₁.

Photo 32 - Lame d'humus faite au niveau des couches F et H (rm. nombreuses racines mycorhizées) et A₁ (grains minéraux m et boulettes fécales d'Enchytraéides be).



L
F
H
A₁
31



32



... Mor

Photo 33 - Vue en coupe (sapinière, route des 17 km, Gérardmer, Vosges) : sous sphaignes et myrtilles, présence de couches F et H épaisses en discontinuité assez brutale sur un horizon A₁ noir peu épais.

TRANSFORM

Hêtraie de la forêt de Fougères (Ille-et-Vilaine)



Photo 34 - Dysmoder initial, vue en coupe.



Photo 35 - Régénération « naturelle » du hêtre sur la surface préparée par passage du rotovator un an après le traitement.

Photo 36 - Détail de la limite entre surface traitée et non traitée.

Photo 37 - Vue en coupe de l'humus cinq ans après le passage du rotovator : remarquer la densité et la vigueur des jeunes plants ainsi que les modifications morphologiques et biologiques subies par l'humus qui est du type mull-moder.



ATION DES HUMUS



37

L'ensemble des photos présentées dans cet article fait partie de la collection du Centre de Pédologie Biologique du C.N.R.S. et sont dues à J.J. BRUN, Geneviève VILLEMEN et F. TOUTAIN

La photo n° 18 a été prise par le Dr U. Babel de l'Université Hohenheim de Stuttgart que nous remercions du prêt de ce cliché.



38

Hêtraie de la forêt de Darney (Vosges)

Photo 38 - Vue en plan de l'humus de la parcelle traitée par apport de 1 200 kg/ha de CaO sous forme de CO_3Ca montrant l'installation et la grande activité des vers de terre (*Nicodrilus velox*) à partir d'un dysmoder épais (tu = turricules).