

Bio 97  
Com. 98.28  
rapp. - Juvy

## **GIP ECOFOR "Biodiversité et gestion forestière"**

# **OUVERTURES FORESTIERES ET DIVERSITE FONCTIONNELLE DES HUMUS**

**L'EXEMPLE D'UNE SAPINIERE DES ALPES INTERMEDIAIRES DU SUD :  
LE BOIS DE TAVANET (BASSIN DE GAP-CHAUDUN, HAUTES-ALPES)**

Laurent Caner, Guillaume Boudin, Bernard Juvy, et Jean-Jacques Brun

- Juillet 2001 -

# Sommaire

|  |    |
|--|----|
| Sommaire.....  | 2  |
| I Problématique et objectifs.....  | 3  |
| II Méthodologie.....   | 4  |
| II – 1 Localisation des sites d'étude.....   | 4  |
| II – 2 Stratégie d'échantillonnage.....  | 6  |
| II – 3 Protocole d'étude du fonctionnement des humus.....  | 7  |
| A - Etude des humus.....   | 7  |
| B - Etude de la pédofaune.....   | 7  |
| C - Caractérisation physico-chimique des sols et des litières.....                                     | 9  |
| III Résultats.....   | 9  |
| III – 1 description des humus.....   | 9  |
| A - Description macromorphologique.....  | 9  |
| B - Description micromorphologique.....  | 10 |
| III – 1 Etude des microarthropodes.....  | 12 |
| III – 2 Etude des lombriciens.....   | 14 |
| A – Richesse spécifique.....   | 14 |
| B – Densité, biomasse et répartition des groupes écologiques.....                                      | 15 |
| III – 3 Dynamique des éléments nutritifs.....  | 17 |
| III – 4 Relations structure – activité biologique.....   | 20 |
| III – 5 Travaux sur les autres trouées.....  | 23 |
| IV Synthèse des résultats.....   | 24 |
| IV – 1 Synthèse des travaux menés sur les humus du site de Gap-Chaudun.....                            | 24 |
| IV – 2 Fonctionnement des humus du bois de Tavanet en relation avec la dynamique de la végétation..... | 25 |
| A – Fonctionnement des humus.....  | 25 |
| B - Conséquences sur la dynamique de la végétation.....  | 28 |
| Conclusion.....  | 29 |
| Bibliographie.....   | 30 |

## I Problématique et objectifs

Bien que très diversifié en termes de massifs forestiers et en modes sylviculturaux, le bassin de Gap-Chaudun présente un contexte pédologique relativement homogène. Les sols de la zone d'étude peuvent être majoritairement classés comme Brunisols calciques saturés (ou sols bruns calciques), d'épaisseur plus ou moins importante, développés sur des matériaux parentaux calcaires ou marneux. Les formes d'humus appartiennent au type mull avec des variations entre l'eumull pour les stations à dominance de feuillus et l'oligomull pour les stations à dominance de sapins.

Au regard de l'intensité peu soutenue des gestions forestières de certains massifs, et de l'"inertie" du système pédologique local, il n'est pas envisageable de suivre de façon directe (approche morphofonctionnelle) l'impact des modes de gestion sur le fonctionnement du sol, au sein de l'ensemble des espaces boisés du bassin de Gap-Chaudun. En outre, l'étude des humus en milieu forestier se heurte aux problèmes d'hétérogénéités spatiale et temporelle.

Les modes de gestion des différents massifs ont conduit à l'existence d'ouvertures de taille différente : *i*) le bois de Lescout présente des trouées de petite taille correspondant à la chute d'un arbre ou à la gestion pied à pied ; *ii*) le bois de l'Avalanche présente des trouées de taille moyenne de quelques dizaines de m<sup>2</sup> ; *iii*) le bois de Tavanet des trouées de taille importante (400-600 m<sup>2</sup>) liées à des coupes à blanc.

Aussi, il est apparu pertinent d'aborder la problématique écologique proposée initialement en se limitant à un espace forestier donné et à un mode de gestion qui soit suffisamment important pour pouvoir observer des variations au niveau des humus.

Cette étude a été orientée sur le fonctionnement biologique des humus en faisant référence au modèle proposé par Lavelle *et al.*, (1997) montrant que la biodiversité et l'activité des organismes étaient pilotées par la quantité et la qualité des apports en matière organique donc, dans notre cas, fonction des pratiques sylvicoles (coupes forestières). Le modèle de Lavelle *et al.*, (1997) a été rappelé dans le premier rapport (Boudin et Brun, 1999) présentant en détail l'approche mise en œuvre.

Nous avons choisi le bois de Tavanet qui a fait l'objet d'une gestion intensive à la fin des années 80 avec la réalisation de coupes à blanc sur des surfaces de 400 à 600 m<sup>2</sup>.

Dans le cadre de cette étude, le mode de gestion appliqué au bois de Tavanet peut être regardé comme une expérimentation écologique à partir de laquelle s'affichent plusieurs hypothèses et objectifs scientifiques. En effet, ce dispositif permet de simuler une expérience d'étude de l'impact d'une coupe à blanc sur la faune du sol.

Les principaux objectifs de ce programme de recherche sur les humus sont :

- D'évaluer les modifications engendrées par les coupes forestières sur les caractéristiques structurales, biologiques, chimiques et fonctionnelles des humus dans le but d'évaluer les capacités de résilience ou au contraire la déstabilisation du fonctionnement du compartiment humus ;
- D'estimer l'impact à plus long terme de l'installation de la formation à épilobe et de la modification des ressources en éléments nutritifs (N) sur les successions végétales et la dynamique forestière ;
- Sur un plan appliqué de rechercher les facteurs édaphiques qui peuvent être limitants pour l'implantation et le développement du Sapin, et proposer une intervention qui puisse permettre de faciliter sa régénération ou la croissance des plants.

## II Méthodologie

### II – 1 Localisation des sites d'étude

Le bois de Tavanet retenu pour les études des humus est situé au contrefort sud-est du bassin de Gap-Chaudun (Figure 1). Le bois de Tavanet, régularisé dans sa partie supérieure par le Sapin (*Abies alba*, Mill.), est le bois qui a la gestion la plus soutenue sur les vingt dernières années. Il est bien exploité depuis l'aménagement de 1891 (Lamoisson, 2000). Les futaies de sapins presque pures sont fortement attaquées par le Gui (*Viscum album*, L.) et des exploitations très fortes ont été réalisées pour renouveler les peuplements de sapins âgés et guités (Merle, 1999, Lamoisson, 2000).

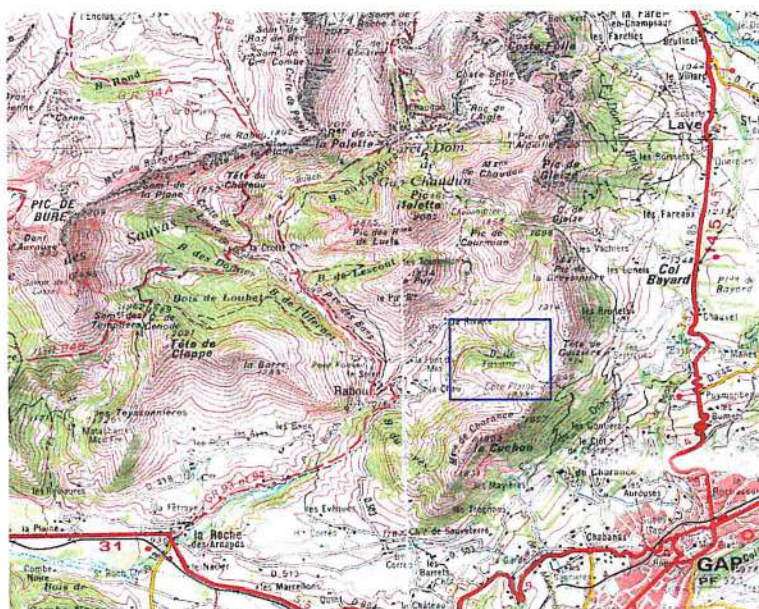


Figure 1 - Localisation du bassin de Gap-Chaudun et du bois de Tavanet (extrait IGN à 1 : 100 000)

Les parcelles 4 et 8 (respectivement 11,20 et 11,10 ha) ont fait l'objet de grandes ouvertures de forme globalement carrée (de 20 à 25 m de côté, soit 400 à 625 m<sup>2</sup>) en 1989 (parcelle 4) et en 1991 (parcelle 8) (Figure 2). Après les prélèvements, ces parcelles ont été nettoyées (manuellement pour la parcelle 4 et chimiquement (glyphosate) pour la parcelle 8), puis plantées en Mélèze (*Larix decidua*, Mill.) selon un maillage de 3 m sur 3 m, sur un sol nu peu perturbé mécaniquement et sans régénération préétablie en sapin

Le gestionnaire souhaitait ainsi remplacer le Sapin trop guité, par le Mélèze sur la totalité des parcelles au long de coupes successives (Aubert, comm. pers.).

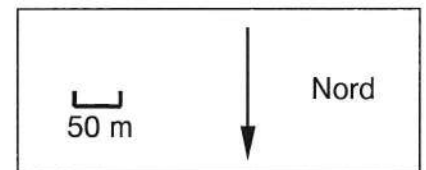
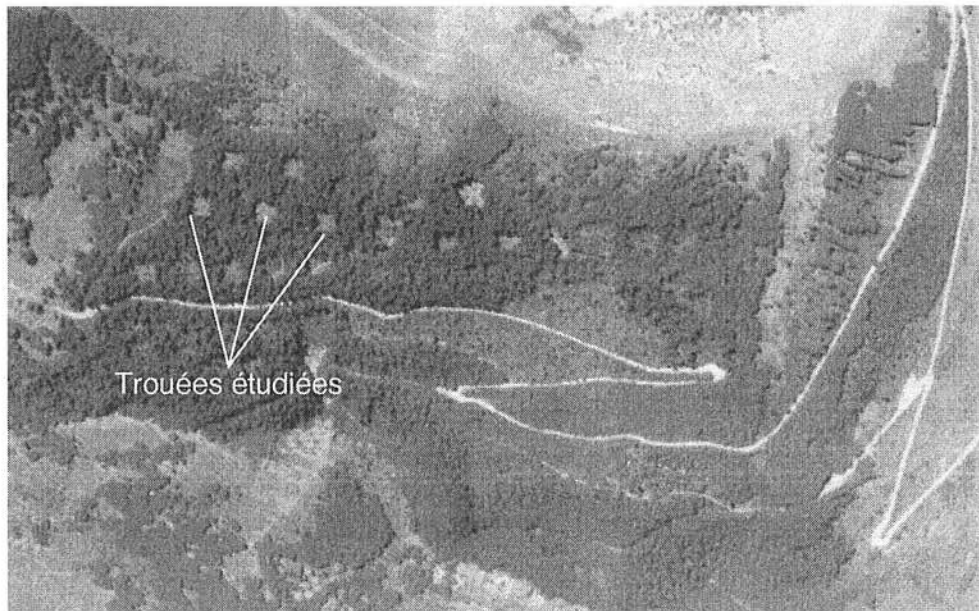


Figure 2 : Photographie aérienne du bois de Tavanet illustrant les trouées étudiées

Les plantations de mélèze ont été envahies très rapidement par l'épilobe (*Epilobium angustifolium*, L.) accompagnée par le framboisier (*Rubus idaeus*, L.) (Aubert, comm. pers.). Les trouées sont actuellement constituées, dix ans après la coupe, par un peuplement pratiquement monospécifique très dense d'épilobes (Figure 3) avec quelques groupements à framboisiers. Cette formation végétale invasive (Gensac, 1985; Gensac, 1986) a concurrencé les jeunes plants de mélèze et les a éliminés, et empêche visiblement la régénération naturelle du sapin.



Figure 3 : Photo illustrant la sapinière et la trouée envahie par l'épilobe (juin 2000)

## II – 2 Stratégie d'échantillonnage

Au bois de Tavanet, les ouvertures réalisées correspondent à une perturbation de très faible fréquence mais de très forte intensité sur des surfaces relativement importantes à l'échelle du massif forestier : réalisation d'une coupe franche, en un seul passage, sur des surfaces unitaires de 400 à 600 m<sup>2</sup>. La proportion surfacique des trouées réalisées au sein de la futaie de sapins (parcelles 4 et 8) est d'environ 20 %. 22 trouées ont été réalisées dans le bois de Tavanet. Trois trouées de la parcelle 8 ont été choisies pour l'étude du fonctionnement des humus dans des situations topographiques (pente) et stationnelles similaires. Dans chaque trouée (Figure 4), 2 points de mesure ont été pour chaque type de formation végétale (F, T et E) soit 6 répétitions et un nombre total de points de mesure de 18.

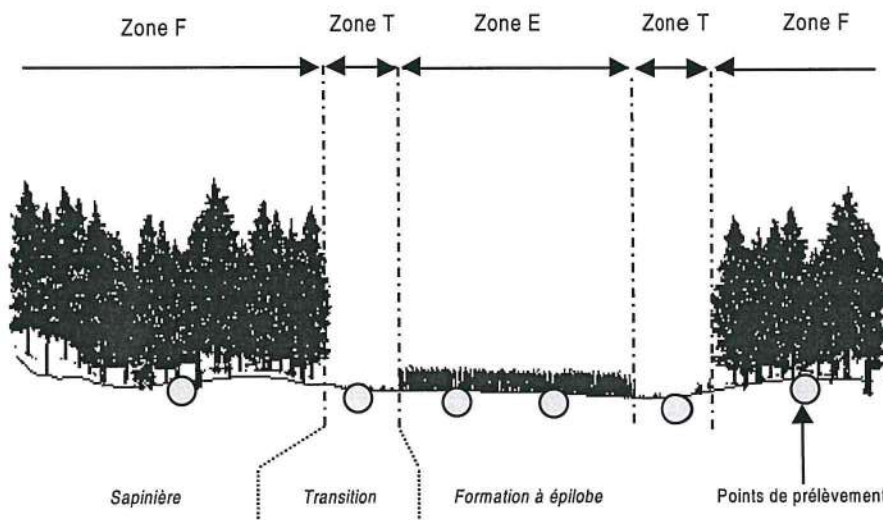


Figure 4 : Disposition des points d'étude selon le transect des 3 situations étudiées.

L'évaluation de l'impact du mode de gestion retenu au bois de Tavanet consiste à comparer les caractéristiques structurales, biologiques, chimiques et fonctionnelles des humus, en milieu perturbé et en forêt témoin non ouverte.

## II – 3 Protocole d'étude du fonctionnement des humus

### A - Etude des humus

Les humus ont fait l'objet d'une description morphologique sur le terrain et d'une étude micromorphologique après inclusion du sol dans de la résine et confection de lames minces. L'étude micromorphologique des lames minces a été complétée par l'analyse d'image assistée par ordinateur pour quantifier les différentes structures pédologiques et biologiques ainsi que la porosité.

### B - Etude de la pédofaune

La microfaune et la mésofaune ont été étudiées après récolte d'échantillons et extraction des animaux à l'aide d'extracteurs de type Berlèse-Tullgren (Vannier, 1970) qui consiste à créer un gradient d'humidité provoqué par un éclairage en surface (Figure 5). Les animaux qui fuient la sécheresse descendent dans le sol et sont récupérés dans de l'alcool à 70 %. Les arthropodes sont fixés dans l'alcool 70 %, identifiés au niveau de l'espèce et comptés.

Les 5 premiers cm du sol (litière + horizon organo-minéral) sont échantillonnés à 3 endroits différents par station afin d'assurer une meilleure représentativité des résultats. L'extraction est réalisée sur l'ensemble des trois prélèvements, les individus récoltés sont ensuite identifiés et comptés. L'extraction est répétée 3 fois par placette ce qui a fait 18 prélèvements.

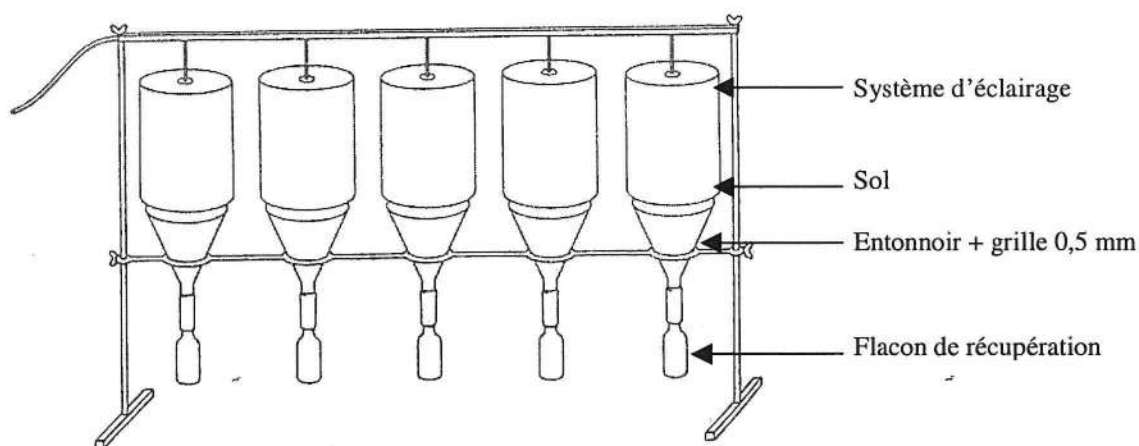


Figure 5 : Illustration de l'appareil d'extraction des microarthropodes

L'estimation qualitative et quantitative des peuplements lombriciens est réalisée par une combinaison de la méthode éthologique (eau formolée) et physique (grattage). La méthode utilisée (Grossi *et al.*, 1995) dérive en grande partie de la méthode physico-éthologique décrite par Bouché (Bouché, 1972). Sur une surface définie de 1m<sup>2</sup>, débroussaillée et légèrement nettoyée en surface, on effectue quatre arrosages espacés d'un quart d'heure avec une solution de formol de concentration croissante (Figure 6, Tableau 1).

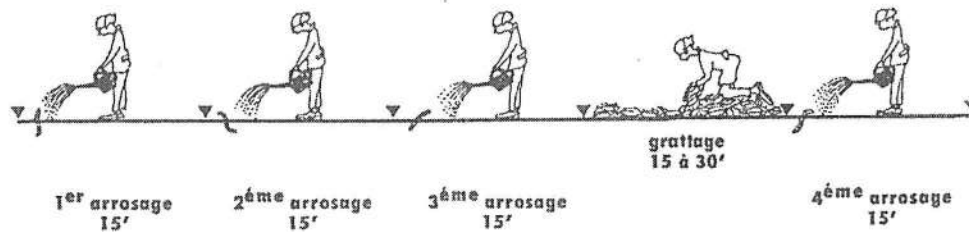


Figure 6 : Illustration de la méthode d'extraction des vers de terre

Le formol provoque une réaction cutanée sur l'épiderme des vers de terre, ce qui les oblige à remonter en surface où l'on peut les capturer (méthode éthologique). Afin de vérifier qu'il ne reste pas de vers de terre dans les horizons superficiels, le prélèvement est complété par un tri manuel sur place, d'un neuvième de mètre carré (au centre de la zone de prélèvement, carré de 33x33cm), sur une profondeur de 20 cm. (méthode physique).

Les vers de terre récoltés, identifiés sont ensuite fixés et conservés dans du formol à 4 % avant identification (environ une semaine).

Tableau 1 : Protocole de prélèvement des vers de terre (d'après Grossi *et al.*, 1995).

| Temps | Quantité d'eau                    | Quantité de formol à 36 % |
|-------|-----------------------------------|---------------------------|
| 0 mn  | 10 l.                             | 25 ml                     |
| 15 mn | 10 l.                             | 35 ml                     |
| 30 mn | 10 l.                             | 45 ml                     |
| 45 mn | Grattage de la zone arrosée       |                           |
| 50 mn | 10 l.                             | 45 ml                     |
| 65 mn | Prélèvement de la partie centrale |                           |

L'identification des vers de terre et leur répartition en classes écologiques déterminés selon le comportement dominant de chaque espèce (épigés, anéciques, endogés, *sensu* Bouché, 1977) est réalisée par B. Juvy au moyen des clés de Bouché (Bouché, 1972) et du guide



d'identification des lombriciens de Suisse de Cuendet (Cuendet, 1995) particulièrement adapté pour l'identification des lombriciens de montagne.

L'extraction des vers de terre est un protocole relativement lourd à mettre en place sur le terrain, notamment du fait de la nécessité d'un grand volume d'eau. Seulement trois répétitions par formation ont donc été réalisées ce qui a constitué 9 prélèvements.

Ces deux opérations nous permettent d'étudier la population et la structure des communautés de la faune du sol qui interviennent dans la décomposition de la matière organique dans ces sites.

### **C - Caractérisation physico-chimique des sols et des litières**

La détermination du carbone organique et de l'azote total a été réalisée au laboratoire d'Analyse des Sols de l'INRA d'Arras sur les sols tamisés à 2 mm et décarbonatés pour éliminer toute éventuelle présence de carbonate dans le sol. Les bases échangeables, la capacité d'échange cationique et les formes minérales de l'azote ( $\text{NO}_3^-$ ,  $\text{NH}_4^+$ ) ont été réalisées au Centre de Pédologie Biologique de Nancy. Les solutions du sol ont été extraites et leurs compositions en cations et anions ont été déterminées au Centre de Pédologie Biologique de Nancy.

La combinaison de l'approche sur la caractérisation des communautés de la faune du sol et la dynamique des éléments nutritifs nous permet d'estimer l'effet de la coupe à blanc sur la faune du sol et sur la dynamique des nutriments. Ceci permet de décrire les modifications fonctionnelles des humus induites par la coupe.

## **III Résultats**

### *III – 1 description des humus*

#### **A - Description macromorphologique**

Dans les sites forestiers la litière est principalement composée d'aiguilles de sapins et de quelques feuilles de hêtre. On peut distinguer les sous-couches OLn et OLv d'une épaisseur de 2 à 5 mm chacune (Figure 7). Le blanchiment des aiguilles de sapin est particulièrement important et l'on observe des zones blanchies de plusieurs  $\text{m}^2$ . Le blanchiment est dû à l'activité des champignons de la pourriture blanche. Les champignons suivants ont été

identifiés<sup>1</sup> : *Leucopaxillus gentianeus*, *Collybia distorda*, *Clavariadelphus truncatus* (Figure 7), qui sont des champignons décomposeurs (saprophytes) mais avec certaines aptitudes à la mycorhization.



Figure 7 Champignons de la pourriture blanche

L'horizon A présente de nombreuses déjections de vers de terre et une structure grumeleuse avec une surstructuration polyédrique. Ces humus peuvent être qualifiés d'Eumull à Oligomull (Jabiol *et al.*, 1995) selon l'épaisseur de la couche OLv, qui dépend de l'éloignement des sapins et de la proportion de hêtres dans les placettes.

La litière au niveau des trouées à épilobe est principalement constituée de tiges et de quelques feuilles d'épilobe qui constituent la sous-couche OLn. Les feuilles d'épilobe ont une décomposition très rapide et disparaissent au cours du printemps suivant leur arrivée au sol. L'horizon A présente de nombreuses déjections de vers de terre et une structure grumeleuse. Les humus sont qualifiés d'Eumulls

Au niveau de la zone de transition la litière est très réduite et l'horizon A est biomacrostruturé, ce qui conduit à l'identification d'un Eumull.

Les humus de la forêt et de la trouée à épilobe ont donc des caractères macromorphologiques très similaires avec seulement la différenciation de la couche OLv dans la sapinière.

### **B - Description micromorphologique**

L'observation micromorphologique des lames minces des sites forestiers montre une forte activité d'oribates et de collemboles. Les déjections de ces animaux sont observées dans les aiguilles. L'horizon A est principalement constitué de déjections de vers de terre de différentes tailles. A environ 8-10 cm de profondeur une sur-structuration anguleuse correspondant à une fissuration des agrégats se superpose à la structuration grumeleuse d'origine biologique (Figure 8). Nous attribuons cette fissuration aux alternances humectation-dessiccation liées au fort déficit hydrique estival dans cette zone.

<sup>1</sup> Les champignons de la pourriture blanche ont été identifiés par P.A. Moreau et J. André du Laboratoire de Dynamique des Ecosystèmes d'Altitude de l'Université de Savoie.



Sapinière



Transition



Epilobe

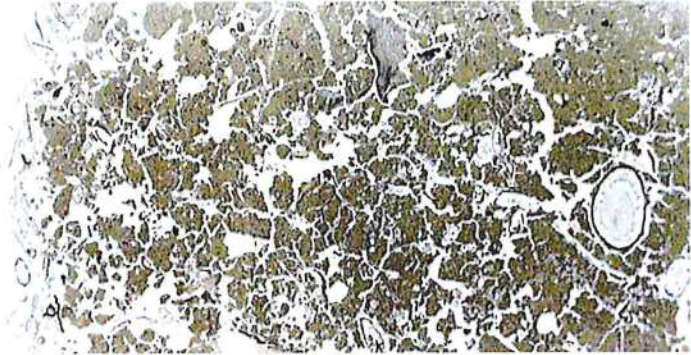
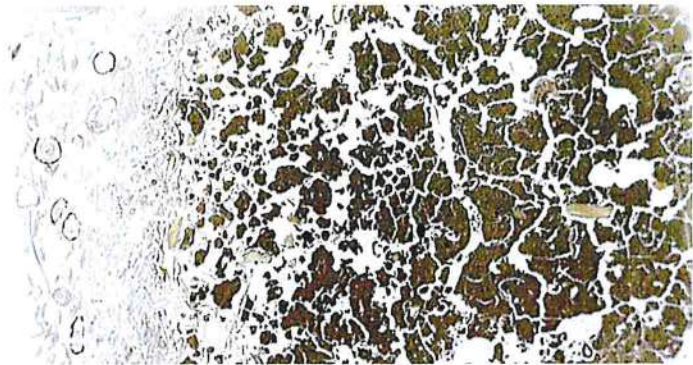


Figure 8 : Illustrations des sols et des humus des sites étudiés au bois de Tavanet

De nombreux filaments mycéliens, correspondant certainement aux champignons de la pourriture blanche, sont observés dans la porosité de l'horizon A.

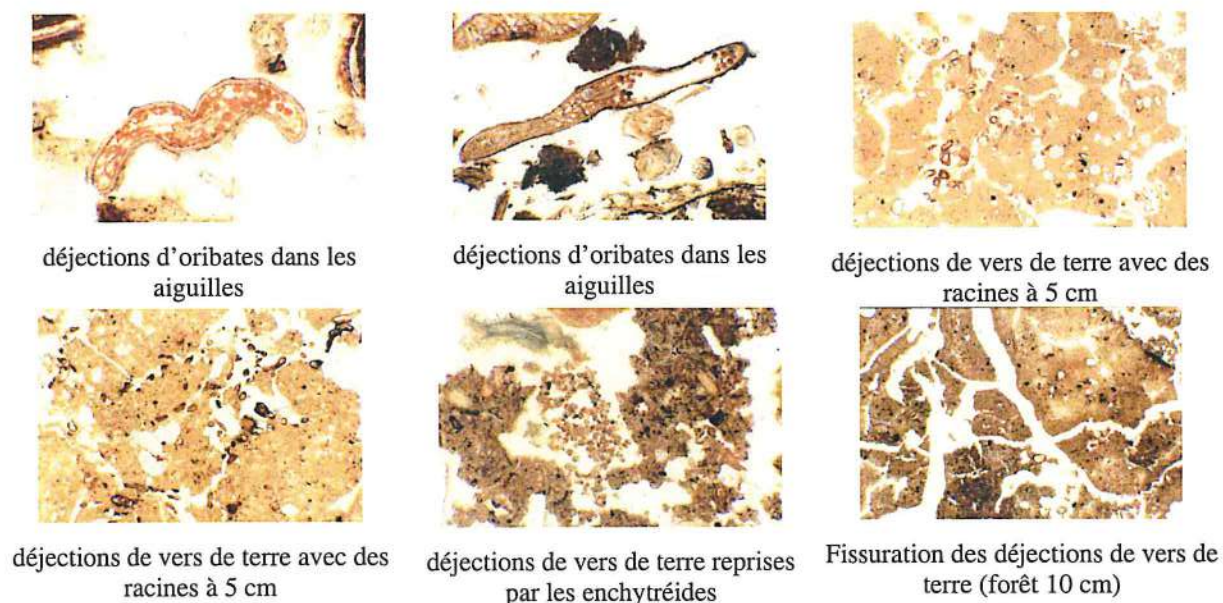


Figure 9 : Illustration de la micromorphologie des humus

L'observation micromorphologique confirme la description macromorphologique et montre une diminution de l'activité de la mésofaune au niveau de l'ouverture et à l'inverse une activité importante de vers de terre en surface.

Cependant l'observation morphologique ne permet pas de déceler des modifications fonctionnelles importantes des humus malgré l'intensité de la perturbation matérialisée par la coupe à blanc.

Ces observations ont toutefois mis en évidence des différences au niveau de l'activité de la mésofaune (oribates, collemboles) et des vers de terre qui laissent supposer des fonctionnements différents. Dans les paragraphes suivants nous allons exploiter plus en détail ces différences par l'analyse des populations de microarthropodes et des lombriciens.

### *III – 1 Etude des microarthropodes*

Le nombre total de microarthropodes extraits décroît dans l'ordre suivant : forêt > épilobe > transition (Figure 10, Tableau 2). Les animaux dont la chute est la plus importante sont les oribates et les collemboles.

La forêt présente la densité la plus importante en oribates (29599 individus m<sup>-2</sup>) et en collemboles (23492 individus m<sup>-2</sup>). La densité des collemboles chute de 70 %, et celle des oribates de 50 % dans la trouée à épilobe par rapport à la forêt témoin.

Tableau 2: Nombre de micro-arthropodes extraits des 5 premiers cm du sol

|                              | Sapinière (F) |            | Transition (T) |            | Trouée à épilobe (E) |            |
|------------------------------|---------------|------------|----------------|------------|----------------------|------------|
|                              | moyenne       | erreur std | moyenne        | erreur std | moyenne              | erreur std |
| Oribates                     | 29599         | 4027       | 15931          | 1456       | 11074                | 2678       |
| Acariens (autres)            | 1306          | 160        | 1030           | 139        | 644                  | 346        |
| Araneides                    | 55            | 25         | 110            | 75         | 0                    | 0          |
| Collemboles                  | 23492         | 11305      | 6475           | 1060       | 3274                 | 858        |
| Coleoptères (l) <sup>a</sup> | 405           | 93         | 570            | 119        | 166                  | 47         |
| Diptères (l)                 | 404           | 84         | 2649           | 831        | 1288                 | 887        |
| Symphyles (l)                | 92            | 34         | 405            | 175        | 258                  | 47         |
| Lepidoptères (l)             | 0             | 0          | 184            | 109        | 166                  | 145        |
| Thysanoptères (l)            | 0             | 0          | 55             | 25         | 0                    | 0          |
| Homoptères                   | 202           | 96         | 1324           | 523        | 479                  | 296        |
| Hyménoptères (l)             | 18            | 18         | 74             | 47         | 18                   | 18         |
| Campodées                    | 37            | 37         | 18             | 18         | 37                   | 37         |
| Diplopedes                   | 533           | 371        | 18             | 18         | 0                    | 0          |
| Chilopodes                   | 0             | 0          | 18             | 18         | 0                    | 0          |
| <b>Total</b>                 | <b>56143</b>  |            | <b>28861</b>   |            | <b>17404</b>         |            |

<sup>a</sup> : larves

A l'inverse, les placettes sous épilobe sont marquées par une forte augmentation de la densité des larves de diptères (2649 individus m<sup>-2</sup>) qui est 5 fois supérieure à leur densité dans la forêt (Figure 10, Tableau 2). Le tableau 3 présente les résultats de l'analyse de variance des microarthropodes et les différences entre les trois situations.

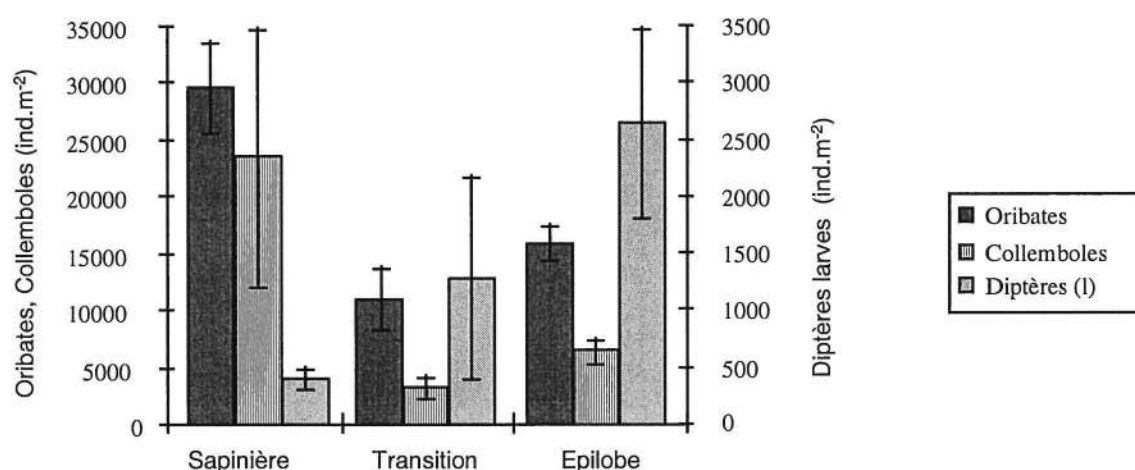


Figure 10 : Densité des microarthropodes (les barres d'erreurs correspondent aux erreurs standards)

Tableau 3: Résultats des analyses de variance

|                              | P    | Sapinière | Transition | Epilobe |
|------------------------------|------|-----------|------------|---------|
| Oribates                     | 0,05 | a         | b          | b       |
| Acariens (autres)            | 0,05 | a         | a          | a       |
| Aranéides                    | 0,05 | a         | b          | ab      |
| Collemboles                  | 0,05 | a         | b          | a       |
| Coléoptères (l) <sup>a</sup> | 0,05 | a         | b          | a       |
| Diptères (l)                 | 0,05 | a         | ab         | b       |
| Symphyles (l)                | 0,05 | a         | b          | b       |
| Campodées                    | 0,05 | a         | a          | a       |
| Diplopedes                   | 0,05 | a         | a          | a       |
| Chilopodes                   | 0,05 | a         | a          | a       |

### III – 2 Etude des lombriciens

#### A – Richesse spécifique

La richesse lombricienne des sols du bois de Tavanet est de 17 espèces correspondant à 6 genres (Tableau 4). Six espèces sont présentes dans les trois sites (sapinière, transition, épilobe) : *Nicodrilus caliginosus caliginosus* (= *Apporrectodea caliginosa*), *Nicrodrilus caliginosus meridionalis*, *Nicodrilus sp.*, *Octolasion cyaneum*, *Octolasion sp.*, et *Lumbricus sp.* (Tableau 4).

Tableau 4 : Densité et répartition des groupes écologiques des différentes espèces identifiées. (les valeurs entre parenthèses correspondent aux erreurs standards)

|  | Sapinière      | Transition     | Epilobe        | groupe écologique |
|--|----------------|----------------|----------------|-------------------|
| <i>Lumbricus rubellus rubellus</i><br>(Hoffmeister, 1843)    | 0              | 0,33<br>(0,19) | 5,67<br>(1,71) | Epigé             |
| <i>Lumbricus rubellus castaneus</i><br>(Savigny, 1826)       | 0              | 0              | 0,33<br>(0,19) | Epigé             |
| <i>Lumbricus castaneus</i><br>(Savigny, 1826)                | 0,33<br>(0,19) | 0              | 2,67<br>(1,15) | Epigé             |
| <i>Lumbricus sp.</i>   | 3,33<br>(0,69) | 3,33<br>(1,02) | 4,33<br>(2,22) | Epigé             |
| <i>Lumbricus sp. (terrestris)</i>                            | 0,33<br>(0,19) | 0              | 1              | Anécique          |
| <i>Eisenia fetida fetida</i><br>(Savigny, 1826)              | 0              | 0              | 0,33<br>(0,19) | Epigé             |
| <i>Eisenia sp.</i>   | 1,7<br>(0,92)  | 0              | 1,33<br>(0,58) | Epigé             |
| <i>Dendrodrilus rubidus</i><br>(Savigny, 1826)               | 0              | 0              | 3<br>(1)       | Epigé             |
| <i>Dendrodrilus sp.</i>                                      | 0              | 0              | 14             | Epigé             |
| <i>Octolasion cyaneum</i><br>(Savigny, 1826)                 | 0,33<br>(0,19) | 0,33<br>(0,19) | 0              | Endogé            |
| <i>Octolasion lacteum</i><br>(Oerley, 1885)                  | 0              | 2<br>(0,33)    | 1<br>(0,58)    | Endogé            |
| <i>Octolasion sp.</i>  | 1,33<br>(0,51) | 3,33<br>(1,35) | 1,67<br>(0,51) | Endogé            |
| <i>Nicodrilus caliginosus caliginosus</i><br>(Savigny, 1826) | 6,67<br>(0,96) | 5,33<br>(1,65) | 3,33<br>(0,69) | Endogé            |
| <i>Nicodrilus caliginosus meridionalis</i><br>(Bouché, 1972) | 4,33<br>(1,65) | 0,67<br>(0,39) | 0,33<br>(0,19) | Endogé            |
| <i>Nicodrilus sp.</i>  | 12,7<br>(1,15) | 4,33<br>(0,69) | 10,3<br>(3,89) | Endogé            |
| <i>Allobophora rosea rosea</i><br>(Savigny, 1826)            | 1<br>(0,58)    | 0              | 0,33<br>(0,19) | Endogé            |
| <i>Allobophora sp.</i>                                       | 0              | 0              | 0,33<br>(0,19) | Endogé            |

D'autres espèces sont présentes, en revanche, dans un ou deux stades : *Lumbricus rubellus castaneus*, *Eiseinia fetida fetida*, *Dendrodrilus rubidus*, *Dendrodrilus sp.* et *Allolobophora sp.* qui sont principalement des épigés sont observés uniquement dans la troué à épilobe ; *Lumbricus castaneus*, *Allolobophora rosea* et *Eiseinia sp.* ont été échantillonnés dans la

sapinière et l'épilobe ; *Lumbricus rubellus rubellus* et *Octolasion cyaneum* ont été observés dans l'ouverture (transition et épilobe).

En résumé, le genre *Nicodrilus* est abondant dans les 3 situations, alors que les genres *Lumbricus* et *Dendrodrilus* sont bien représentés dans la trouée à épilobe. La transition présente la richesse spécifique la plus faible sauf pour le genre *Octolasion*.

### B – Densité, biomasse et répartition des groupes écologiques

La densité totale est la plus faible au niveau de la transition, elle augmente dans la forêt pour être maximale dans l'épilobe (Tableau 5, Figure 11). Cependant la densité n'est pas significativement différente entre la forêt et la transition ( $p > 0,05$ ) alors qu'elle l'est entre ces stades et la trouée à épilobe ( $p = 0,05$ ).

Tableau 5 : Densité et biomasse fraîche des vers de terre extraits des 9 points de prélèvement.

|  | Sapinière    |             | Transition   |             | Epilobe      |             |
|--|--------------|-------------|--------------|-------------|--------------|-------------|
|  | moyenne      | erreur std  | moyenne      | erreur std  | moyenne      | erreur std  |
| <b>Densité (nombre.m<sup>-2</sup>)</b> |              |             |              |             |              |             |
| Epigés                                 | 5            | 0           | 3,67         | 2,03        | 22,33        | 6,36        |
| Aneciques                              | 0,33         | 0,33        | 0            | 0           | 0            | 0           |
| Endogés                                | 26,33        | 7,36        | 16,0         | 4           | 18           | 0,58        |
| <b>Total</b>                           | <b>31,66</b> | <b>7,16</b> | <b>19,67</b> | <b>10,2</b> | <b>40,33</b> | <b>2,83</b> |
| <b>Biomasse (g.m<sup>-2</sup>)</b>     |              |             |              |             |              |             |
| Epigés                                 | 0,75         | 0,27        | 0,97         | 0,61        | 4,75         | 1,29        |
| Aneciques                              | 0,39         | 0,39        | 0            | 0           | 0            | 0           |
| Endogés                                | 8,49         | 3,89        | 5,94         | 0,72        | 3,48         | 0,91        |
| <b>Total</b>                           | <b>9,63</b>  | <b>3,70</b> | <b>6,91</b>  | <b>1,33</b> | <b>8,23</b>  | <b>0,64</b> |

Les anéciques, dont la densité est très faible, et les endogés ne présentent pas une distribution significativement différente dans les trois sites ( $p > 0,05$ ) (Tableau 5, Figure 12). La densité des épigés ne varie pas de façon significative entre la forêt et la transition ( $p > 0,05$ ), mais elle est significativement différente entre ces deux stades et la trouée à épilobe ( $F = 7,43$ ,  $p = 0,05$ ;  $F = 7,82$ ,  $p = 0,05$  respectivement) (Tableau 5, Figure 12).

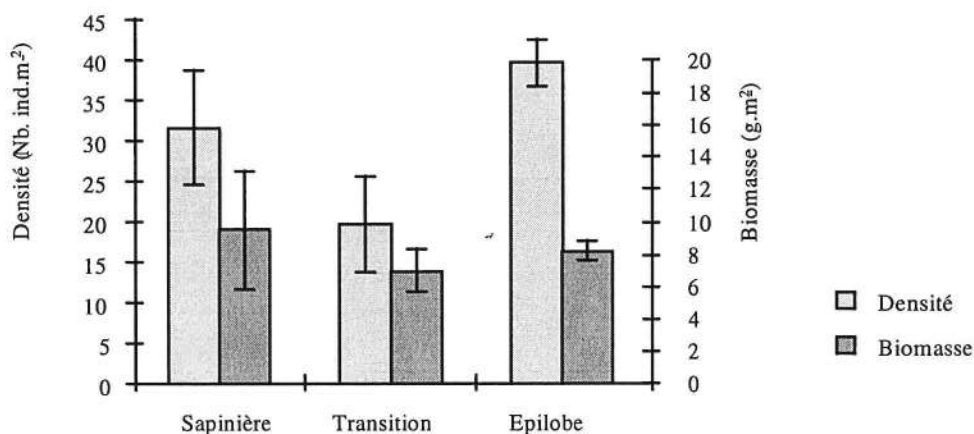


Figure 11 : Densité et biomasse des vers de terre dans les trois situations (les barres d'erreurs correspondent aux erreurs standards)

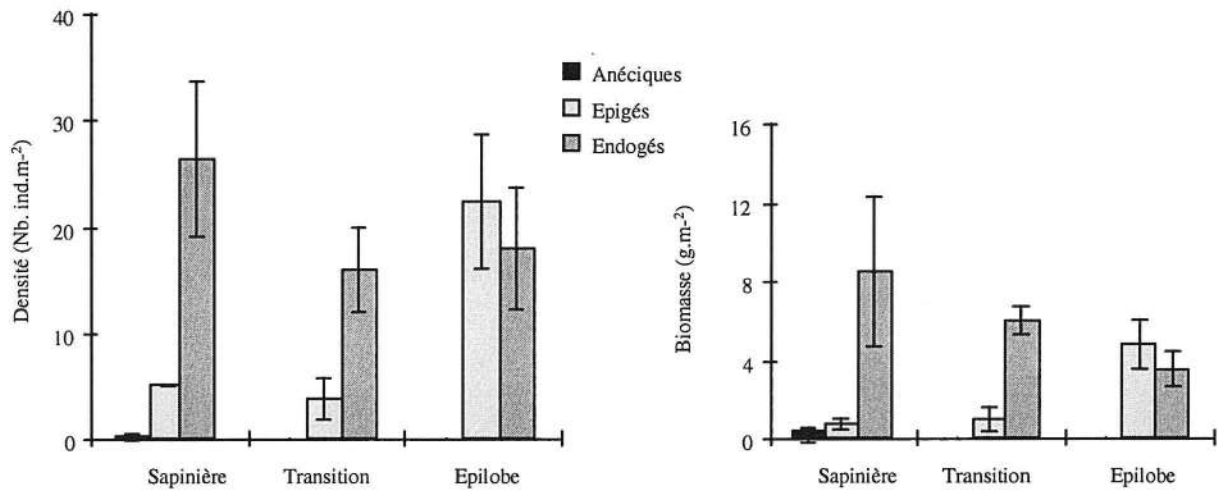


Figure 12 : Répartition des groupes écologiques de vers de terre (les barres d'erreurs correspondent aux erreurs standards)

On distingue donc deux types de fonctionnement biologique différents des lombriciens entre la sapinière et la trouée à épilobe :

- La sapinière est marquée par un fonctionnement endogé qui est caractéristique des peuplements forestiers matures (Decaëns *et al.*, 1997; Vallauri *et al.*, 1998; Michalet *et al.*, 2001) avec les espèces *Nicodrilus caliginosus caliginosus*, *Nicodrilus caliginosus meridionalis*, *Nicodrilus sp.*, et peu d'épigés. L'abondance de vers de terre à dominance endogée peut être reliée à la nature de la litière (aiguilles à C/N élevé) et aux conditions mésologiques peu favorables (sécheresse estivale marquée).
- A l'inverse, les trouées à épilobe sont marquées par un fonctionnement majoritairement épigé avec quelques endogés de profondeur. Le fonctionnement épigé peut être corrélé avec une plus forte aptitude à la décomposition des feuilles d'épilobe. Dans les trouées il semble y avoir un fonctionnement double : épigé très actif en surface conduisant à une minéralisation rapide des résidus d'épilobe et une forte disponibilité de l'azote et un fonctionnement plus lent endogé similaire à celui des sites forestiers plus en profondeur.

En conclusion, l'étude de la faune montre que les données obtenues sur la pédofaune sont tout à fait révélatrices des modifications fonctionnelles des humus. La coupe à blanc et l'installation de l'épilobe dans les zones ouvertes a entraîné des modifications importantes des communautés des microarthropodes et des lombriciens qui se traduisent également par des modifications de la dynamique des nutriments (N). Ces modifications entraînent d'autre part des changements dans la compétition entre les espèces végétales.



L'étude de la faune du sol constitue donc une approche pertinente pour suivre l'impact des modes de gestion de la forêt sur le fonctionnement des humus de type mull.

Les humus de type mull, souvent considérés comme résistants aux perturbations, montrent cependant des modifications de fonctionnement suite à une perturbation de forte intensité. L'apparente résistance des humus de type mull peut en partie être liée au fait que l'approche morpho-fonctionnelle classiquement employée est insuffisante pour mettre en évidence des modifications fonctionnelles.

### III – 3 Dynamique des éléments nutritifs

Les sols du bois de Tavanet correspondent à des Brunisols calciques légèrement acides avec des pH eau compris entre 5 et 5,4 dans les 15 premiers centimètres (horizon A) et entre 4,2 et 4,6 pour des profondeurs de 40 à 60 cm (horizons B) (Tableau 6). La teneur en carbone varie entre 85 et 99 g kg<sup>-1</sup> et la teneur en azote entre 4,9 et 5,9 g kg<sup>-1</sup> pour les 5 premiers centimètres. On ne note pas de différences significatives entre les trois sites ( $p > 0,05$ ).

La tableau 7 montre la composition des litières des trois situation étudiées. La principale différence de composition est la teneur en azote qui est plus élevée dans les résidus d'épilobe (C/N 26,8) que dans les aiguilles de sapin (C/N 43,7) notamment au niveau de la sous-couche OLn.

Tableau 7 : composition en carbone et azote des litières

| Litières     | Carbone            | azote | C/N   |
|--------------|--------------------|-------|-------|
|              | organique          | total |       |
|              | g kg <sup>-1</sup> |       |       |
| sapinière    |                    |       |       |
| OLn          | 456,37             | 10,48 | 43,7  |
| OLv          | 397,74             | 12,41 | 32,0  |
| Olv Blanchie | 387,2              | 15,51 | 25,0  |
| Transition   |                    |       |       |
| OL           | 262,14             | 8,74  | 32,2  |
| Epilobe      |                    |       |       |
| Oln          | 426,13             | 15,88 | 26,8  |
| Olv          | 443,84             | 14,5  | 30,6  |
| feuilles     | 458,84             | 11,29 | 40,6  |
| tiges        | 454,7              | 2,64  | 172,2 |

Cette forte différence de C/N implique une plus forte aptitude à la biodégradation des résidus d'épilobe et la forte disponibilité en nitrates dans la trouée à épilobe. Au niveau de la sous-couche OLv la différence est plus faible, en fait cette couche est presque essentiellement constituée de fragments de tige en voie de décomposition.

Tableau 6 : Propriétés physico-chimiques des sols du bois de Tavanet  
(les valeurs entre parenthèses correspondent aux écarts types)

| Sol               | Carbone organique | Azote total    | C/N             | pH eau         | Densité apparente | Bases échangeables        |                  |                 |                | Elts. acides ech. |                  |                              | S/T                 | Azote minéral                |                 |
|-------------------|-------------------|----------------|-----------------|----------------|-------------------|---------------------------|------------------|-----------------|----------------|-------------------|------------------|------------------------------|---------------------|------------------------------|-----------------|
|                   |                   |                |                 |                |                   | Ca <sup>2+</sup>          | Mg <sup>2+</sup> | Na <sup>+</sup> | K <sup>+</sup> | Al <sup>3+</sup>  | Mn <sup>2+</sup> | NO <sub>3</sub> <sup>-</sup> |                     | NH <sub>4</sub> <sup>+</sup> |                 |
|                   |                   |                |                 |                |                   | cmol (+) kg <sup>-1</sup> |                  |                 |                |                   |                  |                              | mg kg <sup>-1</sup> |                              |                 |
| <b>Sapinière</b>  |                   |                |                 |                |                   |                           |                  |                 |                |                   |                  |                              |                     |                              |                 |
| 0-5 cm            | 85,06<br>(11,65)  | 4,91<br>(0,35) | 17,30<br>(1,48) | 5,42<br>(0,20) | 0,68<br>(0,08)    | 31,55<br>(2,07)           | 3,02<br>(0,14)   | 0,07<br>(0)     | 0,69<br>(0,15) | 0,09<br>(0,02)    | 0,23<br>(0,15)   | 35,33<br>(2,25)              | 99,04<br>(0,51)     | 1,49<br>(0,47)               | 5,49<br>(0,79)  |
| 10-15 cm          | 55,86<br>(29,80)  | 3,75<br>(0,97) | 14,37<br>(4,24) | 5,23<br>(0,82) | 1,02<br>(0,02)    | 27,80<br>(8,20)           | 2,52<br>(0,40)   | 0,06<br>(0,01)  | 0,52<br>(0,25) | 0,42<br>(0,47)    | 0,30<br>(0,29)   | 30,89<br>(8,87)              | 97,25<br>(3,20)     | 0,63<br>(0,05)               | 14,56<br>(5,24) |
| 40-60 cm          | 21,11<br>(8,86)   | 1,65<br>(0,61) | 12,76<br>(2,18) | 4,18<br>(0,16) | nd                | 15,17<br>(4,63)           | 1,14<br>(0,54)   | 0,15<br>(0,20)  | 0,20<br>(0,12) | 6,11<br>(4,52)    | 0,38<br>(0,16)   | 16,67<br>(5,20)              | 71,61<br>(17,64)    | 0,94<br>(0)                  | 4,26<br>(0)     |
| <b>Transition</b> |                   |                |                 |                |                   |                           |                  |                 |                |                   |                  |                              |                     |                              |                 |
| 0-5 cm            | 90,63<br>(14,02)  | 5,20<br>(0,55) | 17,38<br>(0,97) | 5,33<br>(0,12) | 0,74<br>(0,09)    | 32,95<br>(0,99)           | 3,13<br>(0,23)   | 0,06<br>(0)     | 0,57<br>(0,06) | 0,10<br>(0,01)    | 0,21<br>(0,04)   | 36,70<br>(1,08)              | 99,16<br>(0,13)     | 2,74<br>(3,29)               | 15,37<br>(1,42) |
| 10-15 cm          | 42,53<br>(0)      | 3,18<br>(0)    | 13,37<br>(0)    | 4,9<br>(0)     | 1,04<br>(0,15)    | 27,30<br>(0)              | 2,23<br>(0)      | 0,06<br>(0)     | 0,28<br>(0)    | 0,09<br>(0)       | 0,24<br>(0)      | 29,87<br>(0)                 | 98,90<br>(0)        | 5,67<br>(0)                  | 16,04<br>(0)    |
| 40-60 cm          | 23,71<br>(2,02)   | 1,76<br>(0,45) | 13,81<br>(2,36) | 4,38<br>(0,15) | nd                | 16,85<br>(2,19)           | 1,66<br>(0,11)   | 0,04<br>(0)     | 0,20<br>(0,01) | 5,13<br>(2,46)    | 0,19<br>(0,05)   | 18,77<br>(2,29)              | 77,59<br>(9,92)     | nd                           | nd              |
| <b>Epilobe</b>    |                   |                |                 |                |                   |                           |                  |                 |                |                   |                  |                              |                     |                              |                 |
| 0-5 cm            | 99,43<br>(18,99)  | 5,89<br>(0,86) | 16,79<br>(0,90) | 5,27<br>(0,16) | 0,60<br>(0,13)    | 34,25<br>(2,87)           | 3,61<br>(1,19)   | 0,06<br>(0,01)  | 0,80<br>(0,37) | 0,30<br>(0,34)    | 0,20<br>(0,11)   | 38,71<br>(4,23)              | 98,60<br>(1,26)     | 23,08<br>(5,20)              | 15,58<br>(1,71) |
| 10-15 cm          | 66,91<br>(8,76)   | 4,32<br>(0,58) | 15,48<br>(0,09) | 5,07<br>(0,26) | 0,89<br>(0,03)    | 33,43<br>(1,69)           | 2,59<br>(0,18)   | 0,06<br>(0,01)  | 0,49<br>(0,08) | 0,12<br>(0,04)    | 0,16<br>(0,10)   | 36,57<br>(1,81)              | 99,24<br>(0,29)     | 14,27<br>(3,86)              | 13,61<br>(0,83) |
| 40-60 cm          | 31,53<br>(1,04)   | 2,45<br>(0,14) | 12,87<br>(0,69) | 4,60<br>(0,23) | nd                | 26,53<br>(6,68)           | 1,69<br>(0,21)   | 0,06<br>(0,02)  | 0,28<br>(0,03) | 2,09<br>(2,25)    | 0,25<br>(0,05)   | 28,57<br>(6,86)              | 91,21<br>(9,32)     | nd                           | nd              |

Ce tableau montre également l'effet de l'invasion des aiguilles par les champignons de la pourriture blanche sur la teneur en azote qui augmente, toutefois les hyphes mycéliens ont été pris en compte dans l'analyse.

Les teneurs en bases sont relativement importantes et le complexe adsorbant est pratiquement saturé par  $\text{Ca}^{2+}$ . La teneur en  $\text{Al}^{3+}$  échangeable augmente au niveau des horizons B ce qui est à relier à la diminution du pH (Tableau 6).

L'analyse des solutions du sol montre des teneurs plus importantes en nutriments ( $\text{K}^+$ ,  $\text{Ca}^{2+}$ ,  $\text{Mg}^{2+}$ ,  $\text{NO}_3^-$ ,  $\text{SO}_4^{2-}$ ) au niveau des épilobes par rapport aux sites forestiers, alors que ces derniers présentent des teneurs plus élevées en carbone organique dissous et en  $\text{Mn}^{2+}$  (Figure 13).

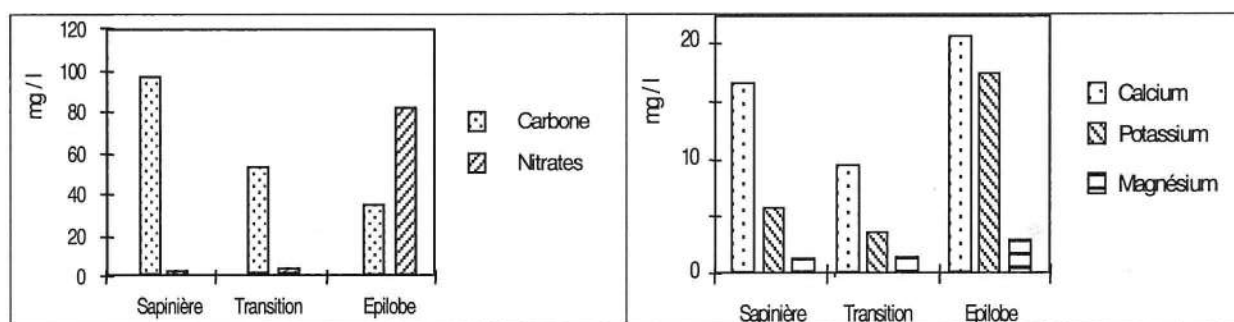


Figure 13 : Composition des solutions du sol (valeurs en  $\text{mg.l}^{-1}$ )

Les déterminations de formes de l'azote montrent des importantes différences entre les sites (Figure 14).

Les sites forestiers et de la zone de transition sont marqués par des teneurs plus importantes en ammonium qu'en nitrates. Les teneurs en ammonium sont très proches dans les trois situations et les teneurs en nitrates faibles en forêt et en zone de transition (Tableau 6, Figure 14). A l'inverse, les sites sous épilobe sont marqués par de fortes teneurs en nitrates (Tableau 6, Figure 14).

Ces résultats indiquent donc une minéralisation de la matière organique plus importante dans la trouée à épilobe qu'au niveau de la sapinière. Ce sont des résultats classiques pour une zone ouverte par rapport à une forêt mature fermée. Toutefois des valeurs importantes plus de 10 ans après l'ouverture ne peuvent pas être reliées complètement à la minéralisation du stock de matière organique hérité de la forêt mais en grande partie à la minéralisation des résidus d'épilobe, qui comme nous l'avons vu sont riches en azote et se décomposent très rapidement.

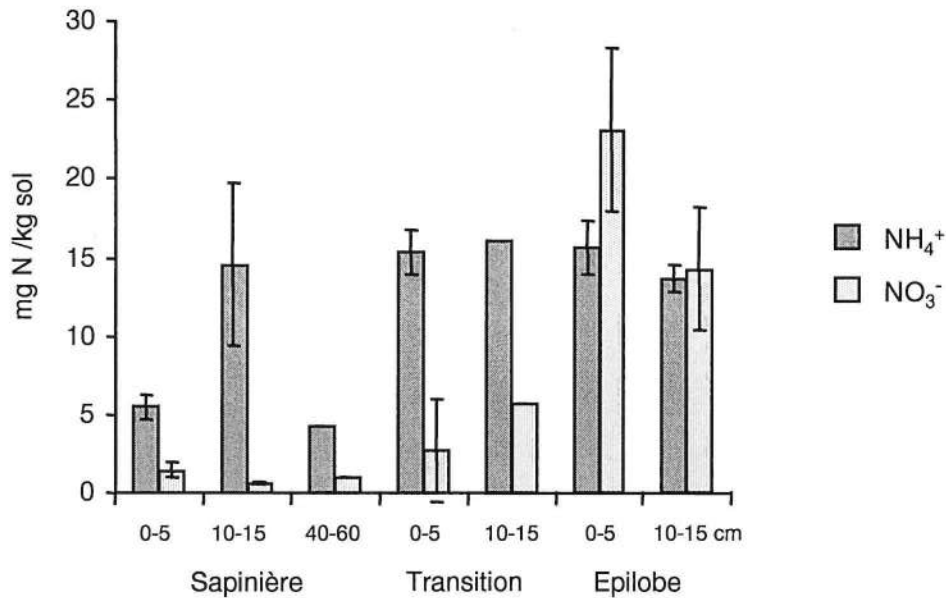


Figure 14 : Formes de l'azote dans les sols (les barres d'erreurs correspondent aux écarts types)

### III – 4 Relations structure – activité biologique

Les relations entre la structure du sol et l'activité biologique sont approchées au moyen de la caractérisation de la structure du sol par analyse d'image et attribution des différentes formes d'agrégats et de pores aux différents organismes et plus particulièrement les vers de terre.

L'analyse d'image permet de traiter des images de lames minces et de mesurer des paramètres sur les particules (surface, périmètre, ...) qui peuvent être utilisés pour calculer des indices de forme. L'indice le plus couramment utilisé est le facteur d'élongation qui est le rapport entre la surface et le périmètre d'une particule ; il est obtenu par la formule ( $e = p^2 / 4\pi a$ , avec  $p$  le périmètre de la particule et  $a$  son aire). Un indice proche de 1 indique une forme arrondie, alors que des indices élevés indiquent une forme allongée ou complexe. Des travaux ont montré que certaines formes des particules et des pores peuvent être attribuées à l'activité des vers de terre (Deleporte *et al.*, 1997; Pérès *et al.*, 1998; Hallaire *et al.*, 2000; VandenBygaert *et al.*, 2000). Il s'agit des pores correspondant à l'espace entre les déjections et les déjections elles mêmes.

Dans le cas des humus du bois de Tavanet nous avons employé cette technique pour exploiter la différence de structuration de l'horizon A des sols sous forêts pour lesquels on observait une sur-structuration anguleuse alors que l'horizon A sous épilobe est biomacrostructuré (Figure 15).

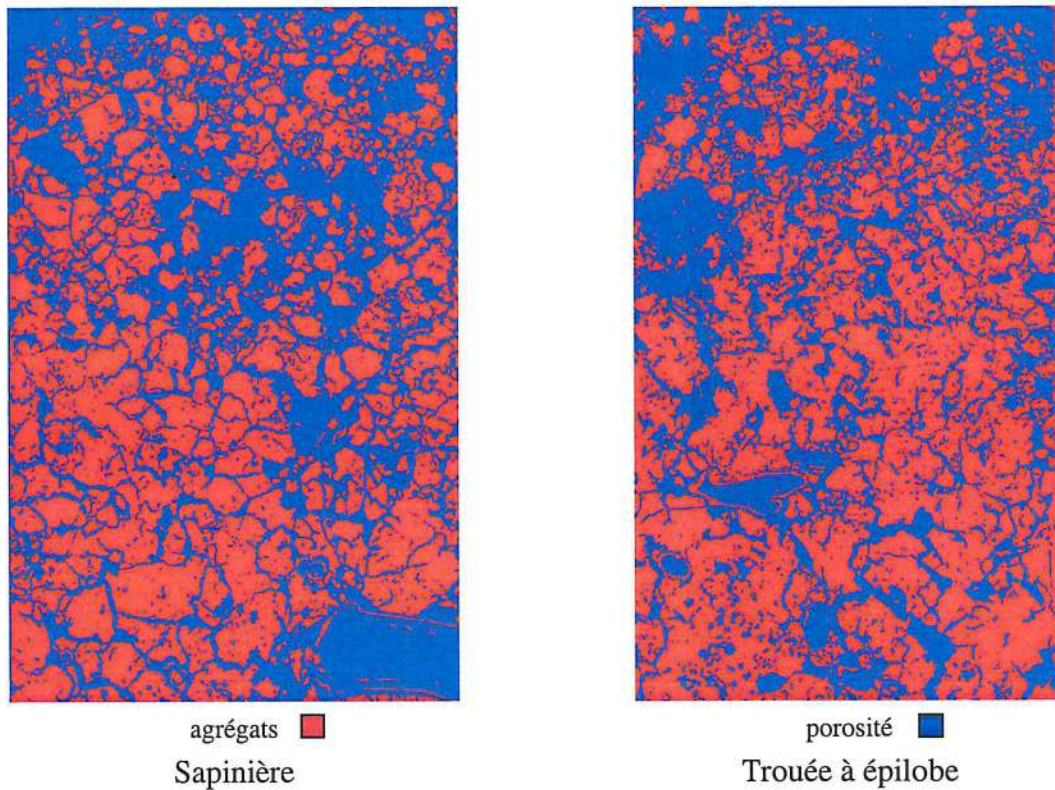


Figure 15 : Illustration de la structure des sols sous forêt dans la trouée à épilobe

Les premiers résultats montrent qu'à porosité totale proche, les sites forestiers et les sites de la touée à épilobe présentent des répartitions de formes d'agrégats différentes. La première caractérisation des agrégats que nous avons faite a consisté en une séparation des agrégats en fonction de leur taille au moyen de filtres morphologiques permettant de ne conserver que les particules ayant une taille définie. On a ainsi défini des filtres qui correspondent grossièrement aux tailles des déjections des différents organismes de la pédofaune issues de la bibliographie et des différentes observations faites au laboratoire (Figure 16).

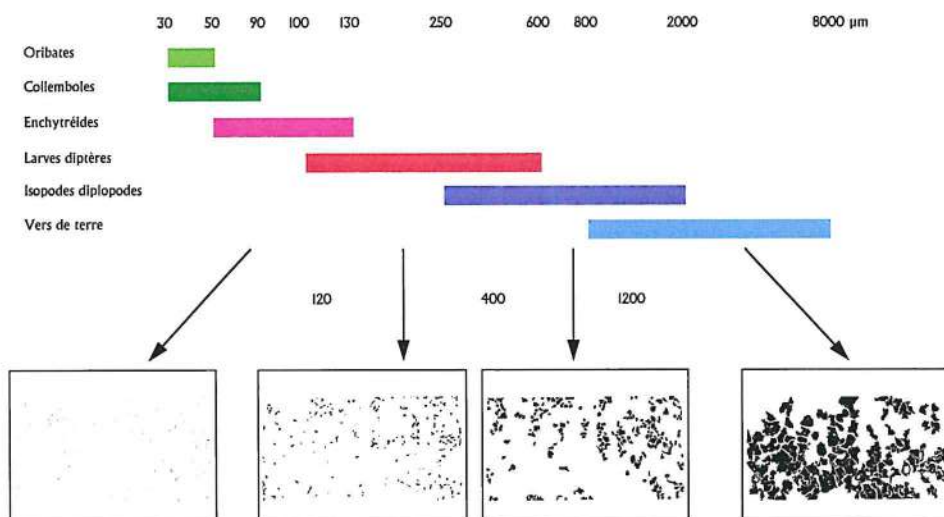


Figure 16 : Relation taille des agrégats biologiques et leur séparation par des filtres morphométriques

La séparation des particules est efficace sur les observations de lame entière pour des tailles supérieures à 100  $\mu\text{m}$  (vers de terre), mais limitée pour les particules inférieures à 100  $\mu\text{m}$  (microfaune) du fait de la résolution de l'image analysée (environ 90  $\mu\text{m}$  / pixel). La figure 17 illustre la répartition des agrégats en fonction des différentes classes de taille définies. On observe une majorité de particules dans la classe de taille  $> 1200 \mu\text{m}$  qui est à mettre en relation avec la structuration du sol par les vers de terre. On ne note pas de différence significative pour les 3 sites. La proportion plus importante d'agrégats dans la classe 400-1200  $\mu\text{m}$  dans les sites forestiers peut être mise en relation avec la présence de nombreuses particules anguleuse de petite taille due à la fragmentation des déjections de vers de terre.

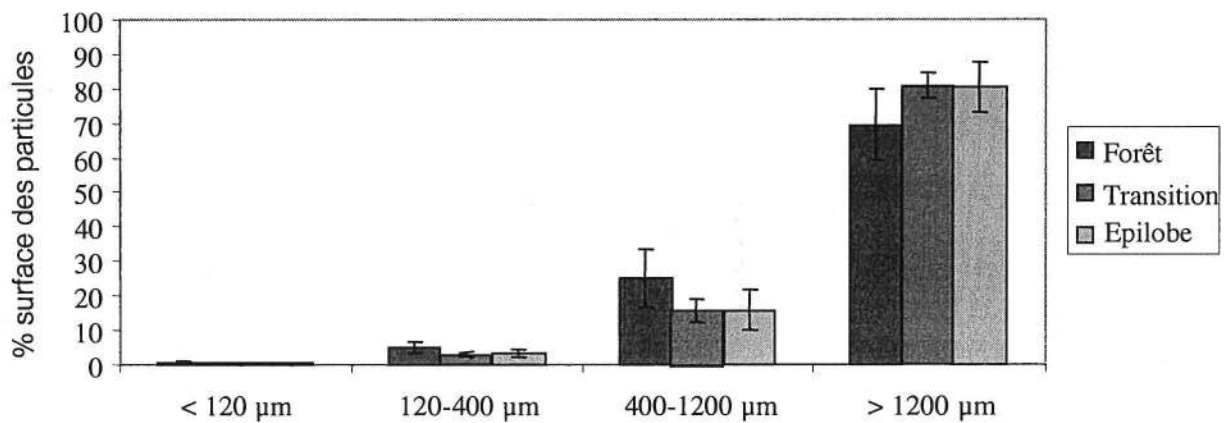


Figure 17 : Répartition des agrégats dans les différentes classes de taille

L'analyse morphologique des particules (Figure 18) montre que les sols des sites forestiers présentent une proportion importante d'agrégats de forme anguleuse (facteur d'élongation 1-4) alors que les sites sous épilobe présentent des agrégats de forme arrondie ou complexe (facteur d'élongation 5-10). Les agrégats de forme complexe peuvent être reliés à l'activité des vers de terre épigés.

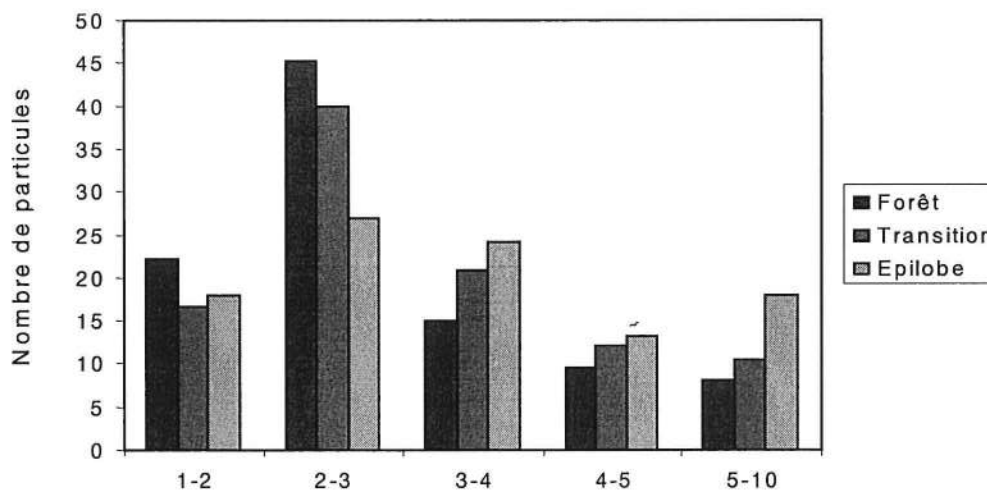


Figure 18 : répartition des agrégats en fonction du facteur d'élongation

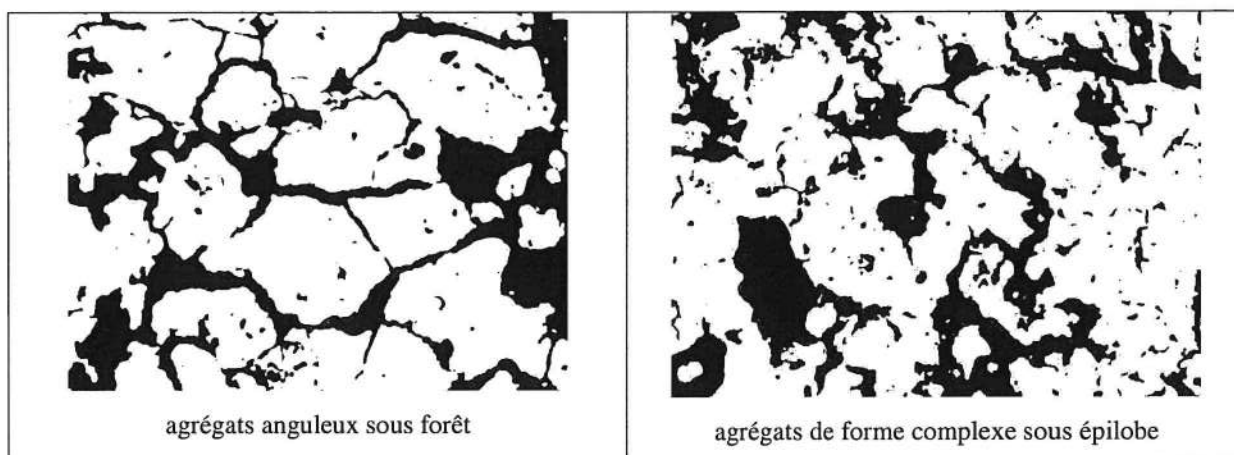


Figure 19 : Détail de la forme des agrégats

Ces recherches en cours de développement dans l'équipe montrent que cette technique est particulièrement adaptée à l'étude de la structuration des humus par les vers de terre et permet ainsi d'estimer leur activité structurante. Une étude complémentaire d'analyse de la forme des pores permettrait de mieux différencier la structuration des sols sous forêt et sous épilobe.

### *III – 5 Travaux sur les autres trouées*

Des échantillons de sol ont été prélevés en juin 2001 dans les trouées de taille moyenne du bois de l'Avalanche. Trois type de prélèvement ont été effectués :

- Sapinière témoin
- Bord de la trouée (Gaillet, Framboisier)
- Centre de la trouée (Cytise)

Sur ces échantillons les formes de l'azote ( $\text{NO}_3^-$ ,  $\text{NH}_4^+$ ) ont été mesurées. Les échantillons sont en cours d'analyse à l'UJF et les données seront disponibles au mois d'août 2001. Des prélèvements d'échantillons au bois de Lescout seront réalisés en juillet 2001. En fonction des résultats de ces analyses des études plus approfondies de la faune du sol et de la dynamique des nutriments seront engagées.

## IV Synthèse des résultats

### *IV – 1 Synthèse des travaux menés sur les humus du site de Gap-Chaudun*

Les travaux réalisés lors du DAA et du DEA de Science des sols de Laurent Caner sur les humus du bois du Chapitre dans le cadre des travaux sur les forêts subnaturelles des Alpes (Caner, 1994, 1995) ont permis de montrer que ces sols étaient caractérisés par une activité biologique importante. Les principaux agents sont les vers de terre, la mésofaune (microarthropodes) et des champignons de la pourriture blanche. Cette forte activité biologique est saisonnière du fait du fort contraste thermique et surtout hydrique au niveau du sol.

L'activité saisonnière est bien mise en évidence par les observations micromorphologiques sur la structure des sols. La structure de l'horizon A1 est due à deux principaux facteurs : *i*) une structuration biologique due aux vers de terre avec la présence de nombreuses déjections et *ii*) une sur-structuration anguleuse des agrégats biogéniques correspondant à une fissuration des agrégats.

Les humus de ces stations forestières sont, par ailleurs, marqués par l'abondance de champignons de la pourriture blanche au niveau de la sous-couche OLv. Les zones blanches peuvent atteindre plusieurs mètres carrés. Les filaments mycéliens sont également abondants au niveau de l'horizon A1 où ils colonisent la porosité. L'abondance de champignons de la pourriture blanche semble être une caractéristique des forêts matures des Alpes du sud à climat contrasté.

L'observation des humus de différentes phases du cycle sylvigénétique n'a cependant pas révélé de modifications fonctionnelles importantes des humus avec la maturation de la forêt. On note cependant une accumulation d'aiguille plus importante dans les stades de maturité à dominance de sapins associée avec une élévation du rapport C/N alors que la litière disparaît rapidement dans les stades initiaux feuillus. On peut donc identifier des humus de type Eumull dans les stades initiaux et des types Mesomull à Oligomull dans les stades matures.

Les études biochimiques de la matière organique menées lors du DEA de Laurent Caner (1995) ont montré un marquage de la matière organique du sol par la végétation forestière, notamment au niveau de la composition en monomères phénoliques qui est différente entre les espèces feuillues (hêtre) et résineuses (sapin). Cette différence de composition en monomères



phénoliques pourrait être utilisée pour faire un suivi historique de l'occupation des sites par la forêt (Maman *et al.*, 1998).

L'ensemble de ces travaux sur les humus n'a toutefois pas montré des différences importantes dans le fonctionnement des humus au cours du cycle sylvigénétique de la hêtraie sapinière peu perturbée (bois du chapitre) ce qui est à mettre en relation avec la chimie des sols qui limite leur évolution morphologique et leur forte activité biologique. Ces études montrent donc les limites de l'approche morpho-fonctionnelle pour suivre l'évolution du fonctionnement des humus avec la maturation de la forêt ou l'intervention de perturbations.

#### *IV – 2 Fonctionnement des humus du bois de Tavanet en relation avec la dynamique de la végétation*

##### **A – Fonctionnement des humus**

Les travaux réalisés sur la faune du sol (microarthropodes et vers de terre) ont permis de mettre en évidence l'effet de la coupe à blanc sur la diversité biologique des humus et sur leur fonctionnement. Nos résultats ont montré que la coupe forestière et l'installation de l'épilobe dans les trouées a induit des modifications importantes dans la structure des communautés de a pédofaune et dans la dynamique de l'azote dans des humus de type mull en milieu calcique.

Sur le plan de la diversité biologique nous ne pouvons donner de conclusions nettes car la diminution du nombre d'Oribates et Collemboles est accompagnée de l'apparition de taxons non observés dans la forêt. En définitive, le nombre de taxon augmente mais le nombre total d'individus chute fortement dans les trouées.

Sur le plan du fonctionnement des humus il y a, en revanche, des modifications importantes.

Les sites forestiers sont marqués par un double fonctionnement lié à la présence de champignons de la pourriture blanche et de vers de terre à dominance endogée.

La décomposition des aiguilles est de ce fait relativement lente est elle fait l'objet d'une fragmentation par les microarthropodes et d'une minéralisation par les champignons de la pourriture blanche. L'humus caractéristique de la sapinière est un oligomull avec une sous couche OLv plus ou moins blanchie. La minéralisation de la matière organique est efficace mais lente et ne conduit pas à une forte disponibilité en azote. En revanche on assiste à une accumulation importante de nutriments dans les fractions humifiées, comme le traduisent les teneurs élevées en carbone organique et azote total. Dans les ouvertures ce stock se minéralise plus rapidement ce qui se traduit par des plus fortes teneurs en azote comme le montre la

présence de plantes nitrophiles. Ces observations sont en accord avec les schémas classiques de fonctionnement des humus en forêt vieillissante.

Les champignons de la pourriture blanche participent activement à la minéralisation de l'azote organique (complexes polyphénols-protéines) contenus dans les aiguilles de sapin du fait de leur activité lignolytique. L'identification des champignons de la pourriture blanche a de plus montré que certaines espèces présentes avaient des aptitudes à la mycorhization ce qui permettrait éventuellement une nutrition azotée des arbres à partir des formes organiques de la litière.

Dans les trouées à épilobe le fonctionnement est assez différent. On constate un fonctionnement épigé ou seulement les premiers centimètres du sol (0-10) sont très actifs avec de nombreuses déjections de vers de terre épigés alors que les niveaux plus profonds paraissent moins actifs. La litière d'épilobe (feuilles et racines) est principalement déposée en surface ou dans les 10 premiers centimètres où se concentre l'essentiel du système racinaire de l'épilobe. Le fonctionnement épigé peut être imputé la forte biodégradabilité des résidus d'épilobe, à la productivité élevée de cette formation (jusqu'à  $10 \text{ t ha}^{-1} \text{ an}^{-1}$ , (Gensac, 1985, 1986) et au faible apport de matière organique en profondeur.

La forte activité de vers de terre épigés en surface induit une forte stimulation des bactéries nitrifiantes qui minéralisent rapidement les feuilles et conduisent à une disponibilité élevée en nitrates, par rapport aux sites forestiers.

La situation décrite au bois de Tavanet correspond bien au schéma fonctionnel des humus décrit par Lavelle (Lavelle *et al.*, 1997) pris comme exemple dans lequel une modification des apports de matière organique suite à une perturbation induit des modifications dans la structure des communautés de la pédofaune et dans la dynamique des nutriments.

La figure 20 présente le fonctionnement des humus déduit de cette étude selon le schéma proposé par Lavelle en fonction des apports de matière organique au sol (litière forestière, résidus d'épilobe) et des organismes efficaces dans la sapinière et la trouée.

Ces schémas fonctionnels montrent que dans la forêt vieillissante les cycles biogéochimiques sont peu actifs et que le recyclage des éléments est faible et lent (biodisponibilité N faible) et à l'inverse qu'une quantité importante de nutriments est stockée dans la litière et les composés humiques. Une ouverture du peuplement permet de réactiver les cycles biogéochimiques et la minéralisation de la matière organique et la libération de quantités plus importantes d'azote biodisponible. Ceci se traduit dans les trouées de petite taille par l'installation de plantes nitrophiles et dans les trouées de grande taille du bois de Tavanet l'épilobe c'est installée du fait de la richesse minérale du sol et de l'abondance de lumière.

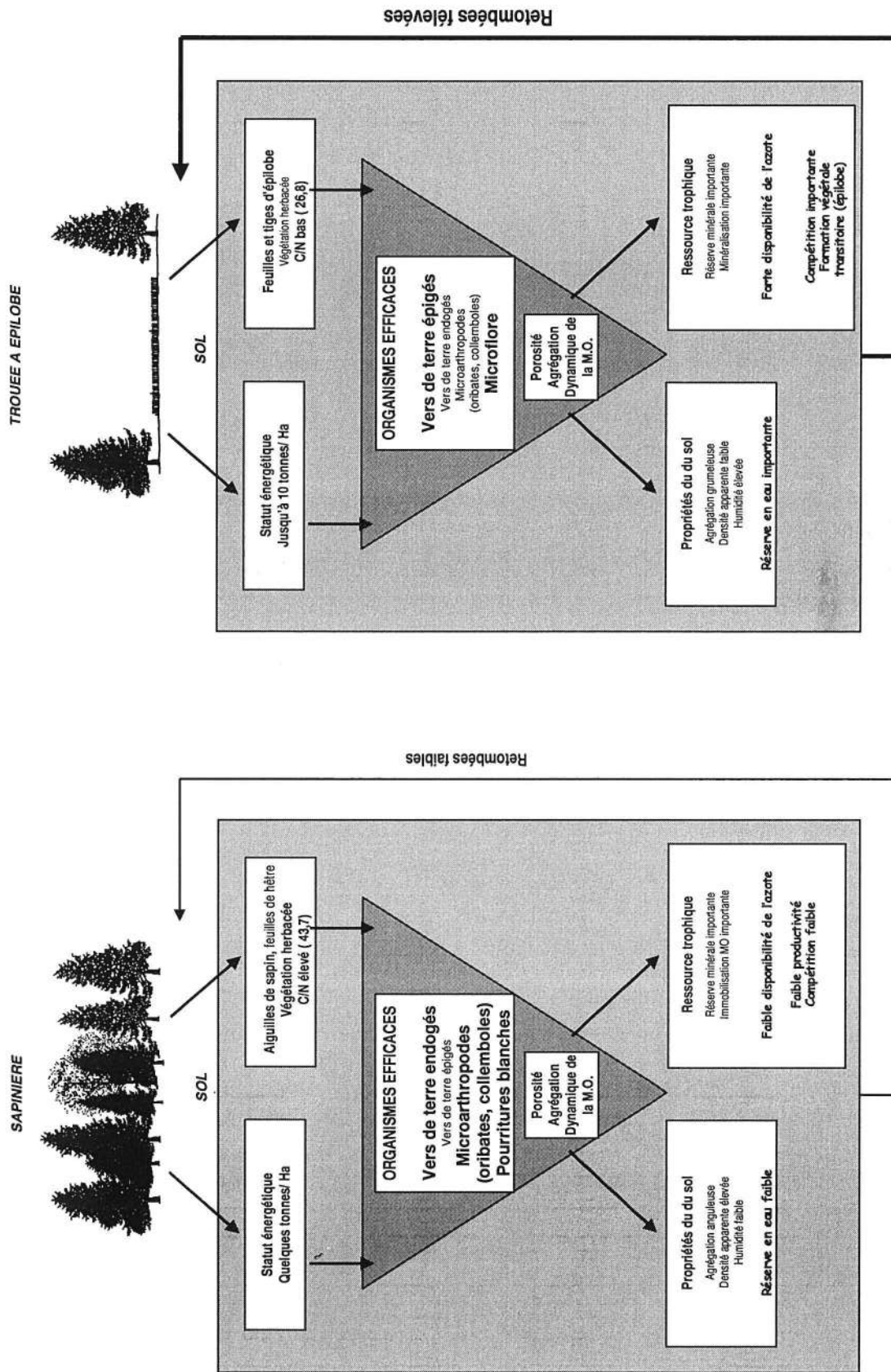


Figure 20 : Schéma de fonctionnement des humus du bois de Tavanet en sapinière fermée et dans la trouée à épirobe

## B - Conséquences sur la dynamique de la végétation

Du fait des modifications des teneurs en nutriments (N) dans le sol les rapports de compétition entre les espèces végétales sont modifiés. De fortes teneurs en nitrates dans le sol permettent une croissance rapide de l'épilobe qui forme un peuplement dense qui empêche pratiquement toute autre végétation de s'installer dans les ouvertures. L'épilobe qui pousse depuis environ 12 ans dans les trouées trouve des conditions favorables pour son développement avec une luminosité importante du fait de l'ouverture et une richesse minérale et azotée du sol importante. D'autre part l'épilobe entretient une forte disponibilité en nutriments et plus particulièrement en azote du sol du fait de sa forte productivité et de sa forte biodégradabilité. La croissance rapide de l'épilobe en début de saison végétative et son couvert important lui permet d'éliminer les autres plantes compétitrices et les semis forestiers.

L'installation de l'épilobe dans ces trouées constitue une dynamique de la végétation transitoire dont la question de la pérennité se pose car elle diffère l'installation du peuplement forestier et conduit donc à des pertes d'exploitation pour le gestionnaire.

La dominance de l'épilobe dans ces trouées devrait diminuer avec l'installation de plantes pérennes à croissance plus lente mais qui peuvent se développer sur un sol avec une disponibilité de l'azote plus faible comme le framboisier (*Rubus idaeus*) et le sureau (*Sambucus racemosa* et *S. nigra*) du fait d'une diminution avec le temps de la disponibilité en nitrates.

Des observations de terrain montrent d'ailleurs dans certaines trouées une proportion importante de framboisiers et de sureau par rapport à certaines trouées dominées par les épilobes. Le sapin est parfois présent dans les formations à framboisier et à sureau. Toutefois nous avons fait des observations 10 ans après la coupe à partir desquelles il est difficile de prévoir les successions végétales à long terme dans ces ouvertures. Il faudrait faire un suivi pendant encore quelques années pour connaître l'effet à long terme de la coupe à blanc sur le fonctionnement de l'humus et la dynamique de la végétation et donc la résilience et la résistance de l'écosystème forestier.

Ces résultats sont en accord avec des observations faites par Archambault *et al.* (1998) sur des sapinières (Balsam fir-yellow birch forest) au Québec montrant que les zones après coupes à blanc étaient rapidement envahies par de l'épilobe, du framboisier et du noisetier et qu'après une dizaine d'années leur abondance diminuait fortement. Le développement des espèces forestières suivait ensuite une dynamique classique.

## Conclusion

Les résultats obtenus sur les humus du bois de Tavanet sont importants à deux titres et montrent que :

- Les ouvertures créées par des coupes à blanc sur des surfaces importantes ont provoqué des modifications importantes du fonctionnement des humus au niveau de la structure des communautés de la pédofaune (microarthropodes, lombriciens) et au niveau de la dynamique des nutriments (principalement l'azote) ;
- Les humus de type mull sont sensibles aux perturbations induites par les coupes forestières si elles ont une intensité importante et l'étude de la diversité biologique des organismes de la pédofaune est un bon indicateur des modifications fonctionnelles.

Les modifications du fonctionnement des humus suite à l'intervention sylviculturale ont induit des modifications dans la disponibilité de l'azote ce qui a entraîné une modification des rapports de compétition entre les espèces végétales qui favorise le développement de l'épilobe (plante invasive).

La possibilité de développement de plantes invasives et l'existence de dynamiques transitoire de la végétation doit être prise en compte dans l'établissement des plans de gestion de la forêt en préconisant une gestion moins intensive en limitant la taille des ouvertures du peuplement.

## Bibliographie

- Bouché, M.B., 1972. Lombriciens de France. Ecologie et Systématique. Inra, Paris, 671 pp.
- Bouché, M.B., 1977. Stratégies lombriciennes. In: U. Lohm and T. Persson (Editors), Soil Organisms as Component of Ecosystems. Ecological Bulletin, Stockholm, pp. 122-132.
- Boudin, G. and Brun, J.J., 1999. Ouvertures forestières et diversité fonctionnelle des humus. L'exemple d'une sapinière des Alpes intermédiaires du Sud : le bois de Tavanet (bassin de Gap-Chaudun, Hautes-Alpes). Rapport intermédiaire Gip-Ecofor "Biodiversité et gestion forestière" n°1, Problématique et objectifs scientifiques, protocole d'étude. Document CEMAGREF Grenoble Division Ecosystème et Paysages Montagnards, 18 p.
- Cuendet, G., 1995. Identification des Lombriciens de Suisse, 19 p.
- Decaëns, T., Dutoit, T. and Alard, D., 1997. Earthworm community characteristics during afforestation of abandoned chalk grassland (Upper Normandy, France). European Journal of Soil Biology, 33(1): 1-11.
- Deleporte, S., Hallaire, V. and Tillier, P., 1997. Application of image analysis to a quantitative micromorphological study of forest humus. European Journal of Soil Biology, 33(2): 83-88.
- Gensac, P., 1985. L'aménagement de la haute montagne et ses conséquences sur l'environnement. Le canton d'Aime. Rapport PIREN, 251-265 pp.
- Gensac, P., 1986. Les peuplements d'*Epilobium angustifolium* L. et le rôle colonisateur de cette espèce en montagne (Canton d'Aime, Savoie). Bulletin de la Société Botanique Française - Lettres Botaniques, 133(2): 179-18.
- Grossi, J.L., Chenavier, L., Delcros, P. and Brun, J.J., 1995. Effects of landscape structure on vegetation and some animal groups after agriculture abandonment. Landscape and Urban Planning, 31: 291-301.
- Hallaire, V., Curmi, P., Duboisset, A., Lavelle, P. and Pashanasi, B., 2000. Soil structure changes induced by the tropical worm *Pontoscolex corethrurus* and organic input in a Peruvian ultisol. European Journal of Soil Biology, 36: 35-44.
- Jabiol, B., Brêthes, A., Ponge, J.F., Toutain, F. and Brun, J.-J., 1995. L'humus sous toute ses formes. Engref, Nancy, 63 pp.
- Lamoisson, A. 2000. Reconstitution historique et analyse de la gestion forestière du bassin versant de Rabou-Chaudun aux 19 et 20<sup>ème</sup> siècles (Hautes-Alpes 05). Mémoire 3<sup>ème</sup> année INA-PG, ONF GAP, 74 p.
- Lavelle, P. et al., 1997. Soil function in a changing world: the role of invertebrate ecosystem engineers. European Journal of Soil Biology, 33(4): 159-193.
- Maman, O., Guillet, B., Disnar, J.R., Marseille, F. and Mariotti, A., 1998. Derived lignin phenolic compounds extracted from soil organic matter as markers of past ecosystems, 16th World Congress of Soil Science, pp. CD-ROM.
- Merle, H. 1999. Etude de la structure et de la dynamique des forêts du bassin de Gap-Chaudun (Hautes-Alpes). Mémoire de fin d'étude FIF-ENGREF, Ecole Nationale du Génie Rural des Eaux et des Forêts, Nancy, 114 p.
- Michalet, R. et al., 2001. Modes de fonctionnement d'humus des forêts sempervirentes des Alpes internes françaises. C.R. Acad. Sci. Paris, Sciences de la vie, 324: 59-70.

- Pérès, G., Cluzeau, D., Curmi, P. and Hallaire, V., 1998. Earthworm activity and soil structure changes due to organic enrichments in vineyards systems. *Biology and Fertility of Soils*, 27: 417-424.
- Vallauri, D., Grossi, J.L. and Brun, J.J., 1998. Les communautés lombriciennes 120 ans après la restauration forestière des sols érodés sur marne. *Comptes Rendus de l'Académie des Sciences, Sciences de la Vie, Paris*, 321: 1023-1033.
- VandenBygaart, A.J., Fox, C.A., Fallow, C.A. and Protz, R., 2000. Estimating earthworm-influenced soil structure by morphometric image analysis. *Soil Science Society of America Journal*, 64(3): 982-988.
- Vannier, G. 1970, Réactions des microarthropodes aux variations de l'état hydrique du sol. *Techniques relatives à l'extraction des Arthropodes du sol*. CNRS, Paris 319 p.

## Table des illustrations

|  |    |
|--|----|
| Figure 1 : Localisation du bassin de Gap-Chaudun et du bois de Tavanet.....                                      | 4  |
| Figure 2 : Photographie aérienne du bois de Tavanet illustrant les trouées étudiées .....                        | 5  |
| Figure 3 : Photo illustrant la sapinière et la trouée envahie par l'épilobe (juin 2000) .....                    | 6  |
| Figure 4 : Disposition des points d'étude selon le transect des 3 situations étudiées.....                       | 6  |
| Figure 5 : Illustration de l'appareil d'extraction des microarthropodes .....                                    | 7  |
| Figure 6 : Illustration de la méthode d'extraction des vers de terre .....                                       | 8  |
| Figure 7 Champignons de la pourriture blanche .....  | 10 |
| Figure 8 : illustration des sols et des humus des sites étudiés au bois de Tavanet .....                         | 11 |
| Figure 9 : Illustration de la micromorphologie des humus.....  | 12 |
| Figure 10 : Densité des microarthropodes .....   | 13 |
| Figure 11 : Densité et biomasse des vers de terre dans les trois situations .....                                | 15 |
| Figure 12 : Répartition des groupes écologiques de vers de terre .....   | 16 |
| Figure 13 : Composition des solutions du sol.....  | 19 |
| Figure 14 : Formes de l'azote dans les sols .....  | 20 |
| Figure 15 : Illustration de la structure des sols sous forêt dans la trouée à épilobe .....                      | 21 |
| Figure 16 : Relation taille des agrégats biologiques et leur séparation par des filtres<br>morphométriques ..... | 21 |
| Figure 17 : Répartition des agrégats dans les différentes classes de taille .....                                | 22 |
| Figure 18 : répartition des agrégats en fonction du facteur d'élongation.....                                    | 22 |
| Figure 19 : Détail de la forme des agrégats .....  | 23 |
| Figure 20 : Schéma de fonctionnement des humus du bois de tavanet en sapinière fermée ....                       | 27 |
| et dans la trouée à épilobe.....   | 27 |

## Table des tableaux

|  |    |
|--|----|
| Tableau 1 : Protocole de prélèvement des vers de terre. ....                                   | 8  |
| Tableau 2: Nombre de micro-arthropodes extraits des 5 premiers cm du sol .....                 | 13 |
| Tableau 3: Résultats des analyses de variance .....  | 13 |
| Tableau 4 : Densité et répartition des groupes écologiques des différentes espèces identifiées | 14 |
| Tableau 5 : Densité et biomasse fraîche des vers de terre extraits des 9 points de prélèvement | 15 |
| Tableau 7 : composition en carbone et azote des litières .....                                 | 17 |
| Tableau 6 : Propriétés physico-chimiques des sols du bois de Tavanet .....                     | 18 |