



HAL
open science

**Elaboration d'un modèle de trajectoire dynamique de
référence pour l'étude des effets de la gestion sylvicole
sur le fonctionnement biologique de l'interface
sol-végétation**

Michaël Aubert

► **To cite this version:**

Michaël Aubert. Elaboration d'un modèle de trajectoire dynamique de référence pour l'étude des effets de la gestion sylvicole sur le fonctionnement biologique de l'interface sol-végétation. Biodiversité et Ecologie. Université de Rouen, 2011. tel-01304671

HAL Id: tel-01304671

<https://hal.science/tel-01304671>

Submitted on 20 Apr 2016

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.



Mémoire d'Habilitation à Diriger des Recherches

Elaboration d'un modèle de trajectoire dynamique de
référence pour l'étude des effets de la gestion
sylvicole sur le fonctionnement biologique de
l'interface sol-végétation

Michaël Aubert
Maître de Conférences

Présenté à l'Université de Rouen, devant le Jury composé de

Dr. Quentin Ponette, Professeur, Université Catholique de Louvain – Belgique, Rapporteur
Dr. Jérôme Chave, Directeur de Recherche, Université Paul Sabatier – Toulouse, Rapporteur
Dr. Thibaud Decaëns, Professeur, Université de Rouen, Rapporteur
Dr. Didier Alard, Professeur, Université Bordeaux 1, Examineur
Dr. Etienne Dambrine, Professeur, Université de Savoie – Chambéry, Examineur
Dr. Jean-François Ponge, Professeur, Muséum National d'Histoire Naturel – Paris, Examineur



Mémoire d'Habilitation à Diriger des Recherches

Elaboration d'un modèle de trajectoire dynamique de référence pour l'étude des effets de la gestion sylvicole sur le fonctionnement biologique de l'interface sol-végétation

Michaël Aubert
Maître de Conférences

Présenté à l'Université de Rouen, devant le Jury composé de

Dr. Quentin Ponette, Professeur, Université Catholique de Louvain – Belgique, Rapporteur

Dr. Jérôme Chave, Directeur de Recherche, Université Paul Sabatier – Toulouse, Rapporteur

Dr. Thibaud Decaëns, Professeur, Université de Rouen, Rapporteur

Dr. Etienne Dambrine, Professeur, Université de Savoie – Chambéry, Examineur

Dr. Didier Alard, Professeur, Université Bordeaux 1, Examineur

Dr. Jean-François Ponge, Professeur, Muséum National d'Histoire Naturel – Paris, Examineur

A Nadège, Mélissende et Eléanor

Remerciements

A finir par l'exercice qui vous paraît le plus facile, parce que le plus naturel et le plus plaisant, on se heurte toujours à l'angoisse de la page blanche. Non pas la peur de ne rien avoir à écrire, parce qu'un mémoire d'habilitation à diriger les recherches est avant tout le fruit d'un effort d'équipe, mais surtout la peur d'oublier des personnes qui ont beaucoup apporté au travail présenté. De même, recruté en tant que maître de conférences dans le laboratoire où j'ai réalisé mon doctorat j'ai un peu peur que les remerciements d'aujourd'hui soient les mêmes que ceux rédigés il y a 8 ans. C'est personnellement avec un très grand plaisir que je remercie l'ensemble des collègues du laboratoire ECODIV pour toutes ces années mais peut-être que ces derniers en ont assez de moi après maintenant 12 ans depuis le début du doctorat.

J'oserai tout de même quelques mentions spéciales. Tout d'abord un grand merci à Fabrice Bureau pour sa complicité et sa ténacité pour mettre en place l'axe fonctionnel du laboratoire. Une grosse partie des résultats présentés ici n'aurait pu être acquise sans sa collaboration. Il est vrai que j'ai fait beaucoup d'efforts de mon côté. J'ai, par exemple, acheté un appareil de marque « Apple » ce qui n'est pas peu dire et j'ai assez bien accepté son mauvais goût en termes de « 2 roues ». Ce n'est pas faute de lui rappeler régulièrement depuis 8 ans. Un grand merci également à Pierre Margerie qui sera ravi que j'allonge sa liste d'« acknowledgements ». Merci à toi pour les longues discussions scientifiques et autres, pour le débriefing info le matin avant de commencer et qui est, j'avoue, le moment de la journée que je n'aime pas manquer. Merci pour ta disponibilité et tes nombreux coups de main en enseignement et en recherche dans les périodes chargées et bien plus encore. Merci à Philippe Delporte pour la masse de travail accomplie sur la thèse de Jean, sa bonne humeur et ses bons goûts musicaux. Merci enfin à tous, les Estelle(s), Matthieu « Super Skate » mon partenaire de duo comique, Marthe, Ana, Moïse (ne t'inquiètes pas, je n'oublie pas la liste pour la caisse à outils), Aurélie, pour votre aide et votre bonne humeur. Merci au Directeur d'ECODIV, Thibaud, pour la liberté laissée sur le choix du questionnement scientifique et la manière d'y répondre. Le travail d'enseignant chercheur est chargé de contraintes diverses, s'en affranchir de certaines est finalement un grand luxe.

Un mémoire d'habilitation ne peut être soutenu sans avoir usé quelques étudiants. Une mention spéciale à Jean Trap qui n'a pas eu peur de me confier son encadrement de thèse. Merci à toi pour la qualité de ton travail, ton efficacité et ton humour. Je te souhaite tout le meilleur possible pour l'avenir et surtout de trouver rapidement un poste où tu puisses t'épanouir. Merci à Mickaël Hedde également ainsi qu'à tous les stagiaires Gauthier Lapa, Axel Fresnais, Olivier Mauduit, Norbert Normand, Pierre Legras, Ludmila Traverso, Clément Baron, Christophe David, Mickaël Berton, Vianney Drouet. Et, un grand merci aux thésards des autres collègues, mes voisins de bureau Benoit et Gabriel, qui remplissent à longueur de journée ma tasse de café.

Un grand merci également au Professeur Didier Alard pour avoir accepté d'évaluer ce travail et surtout parce qu'il est à l'origine de mes recherches. Les travaux présentés ici sont pour partie la concrétisation des discussions que nous avons eues durant mes travaux de doctorat. Il avait perçu à l'époque l'importance d'intégrer la dynamique des écosystèmes pour approcher le fonctionnement biologique de ces derniers.

Merci également à l'ensemble des collaborations externes à Ecodiv avec encore quelques mentions spéciales à Karine Laval et Isabelle Gattin (Biosol – Esitpa), Jean-François Cheny – Alain Brethes – Serge Pastore (ONF), Bernard Jabiol (AgroParistech), Jean-François Ponge – Jacques Bardat (MNHN), Frédéric Gosselin – Philippe Balandier – Laurent Bergès – Nathalie Korboulevsky (Cemagref).

Je n'oublierai pas de remercier vivement les Docteurs Quentin Ponette (Université Catholique du Louvain), Jérôme Chave (Université Paul Sabatier – Toulouse), Etienne Dambrine (Université de Savoie), Jean-François Ponge (MNHN -Paris), Didier Alard (Université de Bordeaux), Thibaud Decaëns qui ont accepté de participer au jury évaluant mon travail.

“there is a danger that work in artificially enclosed environments generates beautifully replicated, well controlled studies of artifacts - that is of processes that do not occur in the field”. (Lawton, 1999)

Tables des matières

TABLES DES MATIERES	0
1 INTRODUCTION	3
1.1 RECHERCHES INITIALES (1999 – 2003)	3
1.2 RECHERCHE DEVELOPPEES DEPUIS LA NOMINATION (2004 -)	4
1.2.1 Thématique et modèle d'étude	4
1.2.2 Financements, encadrement et valorisation	4
2 CADRE SCIENTIFIQUE GENERAL	5
3 RELATION VEGETATION – FONCTIONNEMENT EN SYSTEMES FORESTIERS	13
3.1 CONTEXTE INTERNATIONAL	13
3.2 CONTEXTE FRANÇAIS	14
3.3 SPECIFICITES DE L'ECOSYSTEME FORESTIER	15
3.3.1 Dynamique naturelle long terme	15
3.3.2 Relation Plantes – fonctionnement du sol	17
3.4 DEMARCHE METHODOLOGIQUE	19
3.4.1 Quelle démarche adopter : expérimentale ou descriptive ?	19
3.4.2 Choix d'une approche synchronique	20
3.5 OBJECTIF ET COLLABORATIONS	21
3.5.1 Elaboration d'un modèle dynamique de référence	21
3.5.2 Partenariats	21
4 MATERIELS ET METHODES	22
4.1 CHRONOSEQUENCES	23
4.1.1 Peuplements purs	25
4.1.2 Peuplements mélangés	25
4.2 CONTEXTES PEDO-CLIMATIQUES	25
4.2.1 Région Haute-Normandie	25
4.2.1 Région Centre	27
4.3 GESTION SYLVICOLE	27
4.3.1 Forêt domaniale d'Eawy et de Lyons	27
4.3.2 Forêt domaniale de Montargis	28
4.4 ECHANTILLONNAGE	28
4.4.1 La macrofaune du sol	28
4.4.2 La mésofaune du sol	29
4.4.3 La microflore	29
4.4.4 Production et décomposition de la litière	29
4.4.5 Stock de Carbone	30
4.4.6 Cycle de l'azote	30
5 PRINCIPAUX RESULTATS	31
5.1 BIOLOGIE DE L'EPISOLUM HUMIFERE	31
5.1.1 Macrofaune détritivore	31
5.1.2 Mesofaune du sol	34
5.1.3 Microflore édaphique	36
5.2 FONCTIONNEMENT DE L'EPISOLUM HUMIFERE	38
5.2.1 Facteurs responsables du développement des moders.	38
5.2.2 Stock de carbone	41

5.2.3	Recyclage de l'azote	42
5.2.4	Dénitrification et lessivage de l'azote	43
6	CONCLUSION	44
7	PERSPECTIVES	47
7.1	POURSUITES DES TRAVAUX ANTERIEURS	47
7.2	MODELE DE REFERENCE ET GESTION SYLVICOLE	49
7.3	GENERALISATION DE L'HYPOTHESE DU « BANDIT-MANCHOT »	52
RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES		55
LISTE DES FIGURES		67
LISTE DES TABLEAUX		69

1 Introduction

1.1 Recherches initiales (1999 – 2003)

Mes travaux de recherche ont débuté lors de mon stage de Diplôme d'Enseignement Supérieur Spécialisé et de ma thèse de doctorat réalisés sous la co-direction du Pr. Didier Alard et du Dr. Fabrice Bureau au laboratoire d'Ecologie (Ecodiv, EA-1293 ; dirigé par D. Alard) de l'Université de Rouen. A la fin des années 1990, le thème central des recherches du laboratoire portait sur l'analyse intégrée de la Biodiversité dans les écosystèmes terrestres et s'organisait autour de deux opérations de recherche : (i) L'analyse multi-échelle des facteurs de contrôle de la biodiversité, opération « historique » développée par D. Alard en 1996 lors de la création du groupe Ecodiv au sein de l'EA-1293 ; et (ii) l'analyse fonctionnelle de l'interface sol/végétation, développée à partir de 1998 suite au recrutement du Dr. Fabrice Bureau.

Mes travaux de doctorat se sont positionnés sur ces deux opérations avec comme modèle d'étude les futaies régulières pures de Hêtre (*Fagus sylvatica* L.), développées sur limons de plateau, en Haute-Normandie. Les objectifs initiaux étaient d'appréhender les conséquences de la coexistence du hêtre et d'une espèce ligneuse post-pionnière (*i.e.* *Carpinus betulus* L.) dans la canopée en référence au modèle « hêtraie pure ». Suivant l'opération « historique » nous nous intéressions aux conséquences du mélange sur la structure, la composition et l'organisation des communautés végétale et faunistique (macrofaune édaphique) de l'interface sol-végétation. Suivant l'opération « fonctionnelle », les travaux étudiaient les effets du mélange sur la décomposition de la litière et la dynamique de l'azote. Ces recherches trouvaient un écho fondamental dans la grande thématique des relations épigée-endogée et de leur conséquences fonctionnelles. En termes appliqués, elles s'appuyaient également sur le constat réalisé par A. Brêthes (1984) selon lequel en Haute-Normandie, le traitement en futaie régulière pure de hêtres des forêts situées sur limon des plateaux conduit à un ralentissement de l'activité biologique (évolution des humus vers le type moder) et une banalisation des cortèges floristiques (élimination des espèces caractéristiques des conditions stationnelles). La stratégie d'étude retenue fût de coupler :

- ✓ une approche temporelle prenant en compte la dynamique du système forestier (approche synchronique *sensu* Pickett (1989)) dans le but de comparer les trajectoires dynamiques de la futaie pure et de la futaie mélangée ;
- ✓ une approche spatiale intra-parcelle dans le but de caractériser l'effet du mélange d'espèces dans la canopée sur la structuration spatiale de l'interface sol-végétation en termes de diversité et d'activité biologique.

Ces deux approches permettaient de fournir aux gestionnaires des informations quant à l'intérêt du maintien d'une espèce post-pionnière sur une rotation de futaie de hêtre et sur la manière de concevoir les mélanges au sein des parcelles pour optimiser l'effet améliorant de ces derniers.

Ces recherches ont été soutenues financièrement par le GIP-ECOFOR (Prg1 – Biodiversité et gestion forestières) et la région Haute-Normandie (allocation de recherche). Elles m'ont permis d'encadrer 2 stagiaires de Master 1 (M. Hedde, M. Berton) et un stagiaire de Licence 3 (V. Drouet).

1.2 Recherche développées depuis la nomination (2004 -)

1.2.1 Thématique et modèle d'étude

Depuis ma nomination en qualité de Maître de Conférences à l'Université de Rouen dans le laboratoire d'Ecologie (Ecodiv EA-1293), j'ai entrepris de développer mes recherches, sur la base de mes travaux antérieurs, en m'intéressant aux conséquences fonctionnelles des relations épigées – endogées en termes de décomposition de la litière et de restitution de l'azote contenu dans la matière organique (et *in fine* de minéralisation de cette azote) à l'interface sol-végétation.

J'ai plus particulièrement envisagé ces relations pour les écosystèmes terrestres et dans le contexte de leur dynamique successionale cherchant à ***mettre en évidence les leviers biologiques régulant et/ou orientant l'effet du compartiment végétal sur le fonctionnement biologique de l'interface sol-végétation au cours des successions.***

J'ai retenu comme modèle d'étude privilégié les écosystèmes forestiers ; premièrement car ce sont des systèmes qui me passionnent et deuxièmement parce que ces systèmes font l'objet, depuis peu, d'attentions appuyées en termes économique, politique et écologique. Dans le contexte actuel de forte érosion de la biodiversité, de préparation de « l'après pétrole », et de crise économique, les forêts apparaissent en effet comme des écosystèmes clés aux regards des services écosystémiques qui leur sont directement ou indirectement adossés *e.g.* services "d'approvisionnement" ou de "prélèvement" (aliments, matériaux et fibres, eau douce, air, combustibles) ; services de "régulation" (*e.g.* climat, qualité de l'air, occurrence et intensité des inondations ou des maladies); services "culturels" (bénéfices immatériels d'ordre spirituels, esthétiques, récréatifs ou éducationnels) (Teysnière, 2004; MEA, 2005).

Je me suis attaché à essentiellement étudier deux processus écologiques se déroulant à l'interface sol-végétation, la décomposition de la matière organique végétale et la minéralisation de l'azote parce que :

- ✓ avec plus de 90% de la production primaire forestière intégrant le pool de matière organique morte (Cebrian, 1999), la décomposition devient un processus central du fonctionnement des forêts (Gessner *et al.*, 2010) ;
- ✓ L'azote est (avec le phosphore) considéré comme un élément limitant la production de biomasse végétale dans les écosystèmes forestiers (Schulze, 2000).

1.2.2 Financements, encadrement et valorisation¹

Cinq projets de recherche ont financé (et financent actuellement) mes travaux :

Prg1 : projet « *Caractérisation d'indicateurs de réponse à différents modes de traitements forestiers* » Coordonné par J. Bardat (MNHN-IEGB). Au-delà d'avoir financé le fonctionnement de ma thèse sur des sites forestiers normands, j'avais en charge dans ce projet l'analyse statistique des données récoltées par l'ensemble des équipes impliquées. Ce projet a produit 5 publications dans lesquelles j'apparais comme auteur ((Aubert *et al.*, 2003a [22]); Aubert *et al.*, 2004 [20]; Bardat et Aubert, 2007

¹ Les nombres cités entre crochet ([x]) renvoient aux numéros des publications citées dans la section 3.2.1 de la première partie. Prgx. Renvoie aux numéros des programmes détaillés dans la section 3.3.1 de la première partie.

[11]; Decocq et al., 2004 [19]; Decocq et al., 2005 [16]). Les résultats m'ont permis d'ébaucher l'approche méthodologique employée pour le développement de mes thématiques depuis 2004.

Prg3 : projet VIFLORHUM « *Mise au point d'outils robustes d'estimation de la richesse minérale et de la production d'azote minéral du sol utilisant la valeur indicatrice de la flore, des formes d'humus et de la pédofaune* » dont j'étais le coordinateur principal. Ce projet m'a permis de partiellement assurer le financement du fonctionnement d'une thèse (Jean Trap, soutenue en juillet 2010), d'encadrer un stage de master 2 (Jean Trap, université Paris XI) et deux stages de master 1 (L. Traverso – Université de Rouen et C. Baron – Université Paris XI). Le projet a donné lieu à trois publications dans lesquelles j'apparais comme auteur (Trap *et al.*, 2009 [7]; Trap *et al.*, 2011a [3]; Chauvat *et al.*, soumis [4]) et un rapport de synthèse ([RR2]).

Prg 5 puis 7 : Projet BIODIV « *Déterminismes et fonctions de la biodiversité* » de 2008 à 2010 prolongé par le projet ESETER « *Impact des changements globaux sur le fonctionnement des environnements terrestres* » (2010 – 2011) tous deux coordonnés par le Pr. Thibaud Decaëns (Ecodiv EA 1293) dans lesquels j'ai porté une action de recherche intitulée DYNAMOF « *Dynamique des matières organiques forestières* ». Ces deux projets financés par la région Haute-Normandie m'ont permis de co-financer le fonctionnement de la thèse de Jean Trap et m'ont permis d'encadrer deux stagiaires de master 1 (P. Legras et O. Mauduit). Ils ont généré, à la date d'aujourd'hui, 3 publications (Aubert *et al.*, 2010 [6]; Trap *et al.*, 2011b [1]; Trap *et al.*, 2011c [2])

Prg8 : Le projet IMPREBIO « *impact de l'intensité des prélèvements forestiers sur la biodiversité* » coordonné par le Dr. Ph Balandier (UMR INRA 547) qui a tout récemment débuté (avril 2011), dans lequel je coordonne le volet faune détritivore du sol et forme d'humus. Ce projet me permet de tester l'impact de la densité des peuplements sur la diversité et le fonctionnement de l'interface sol-végétation. UNE allocation doctorale de la région Haute-Normandie va me permettre de co-encadrer un doctorant (Ludovic Henneron) avec M. Chauvat (Ecodiv) et I. Gattin (Biosol – ESITPA) sur cette thématique.

2 Cadre scientifique général

Les relations compartiment floristique (épigé) et fonctionnement de l'interface sol-végétation sont issues d'une thématique centrale et récurrente de la recherche en Ecologie depuis le début des années 1990 : les relations entre diversité biologique et fonctionnement des écosystèmes (Hooper *et al.*, 2005). D'abord très fondamentaux, les travaux de recherche se sont rapidement orientés vers des problématiques appliquées relatives à l'écologie de la conservation (Schwartz *et al.*, 2000) et à la gestion des écosystèmes (Bengtsson *et al.*, 2000) dans le but de comprendre comment la perte de biodiversité résultant des activités humaines pouvait impacter (i) le fonctionnement des systèmes écologiques et (ii) les biens et les services qu'ils fournissent à l'homme (Lavelle *et al.*, 2006). Dans ce contexte, de nombreuses études se sont focalisées sur les possibles relations directes entre diversité de la végétation et les processus écosystémiques tels que la productivité primaire, le recyclage de la matière organique ou bien les cycles de nutriments (Wardle, 2002). Les premiers résultats portant sur des manipulations de la richesse spécifique n'ont pas fourni de certitudes quant à l'impact positif, négatif, nul ou bien aléatoire de la richesse des communautés floristiques sur une fonction donnée. Ils ont néanmoins mis en évidence l'importance des traits biologiques (taux de croissance, capacité à fixer l'azote atmosphérique, qualité de la litière produite...) propres aux espèces en mélange dans le contrôle des processus écologiques mesurés (Hooper *et al.*, 2005).

Par conséquent, l'effet du compartiment végétal sur le fonctionnement de l'interface sol-végétation doit plus être approché au travers des traits des espèces présentes dans les biocénoses qu'au travers du nombre d'espèces présentes (Hooper et al., 2005; Scherer-Lorenzen, 2008) i.e. l'identité fonctionnelle des espèces plutôt que les espèces elles-mêmes (Mokany et al., 2008).

En ce qui concerne les processus de recyclage de la matière organique (décomposition de la litière et dynamique des nutriments), les recherches se sont dès lors orientées vers l'étude des relations entre diversité épigée (diversité de la flore) et diversité endogée (diversité des biocénoses du sol) (Hooper et al., 2000). L'objectif principal était (est toujours) de comprendre les mécanismes liant, de manière indirecte, la diversité des communautés floristiques, principales ressources trophiques entrant dans le système sol, et le fonctionnement de ce dernier. Cette réorientation admettait comme postulat initial que les biocénoses édaphiques représentaient un facteur de contrôle du fonctionnement du sol plus proximal que la flore (Lavelle and Spain, 2001). Elle trouvait également son fondement théorique dans l'hypothèse de non-indépendance des niveaux de biodiversité entre différents compartiments d'un écosystème ou hypothèse des « diversités emboîtées » de Lavelle (1996) suggérant que la diversité des plantes, en diversifiant à la fois la ressource trophique et la ressource spatiale (diversité des micro-habitats), doit alors permettre (i) l'accueil d'une plus grande diversité d'organismes détritvores et décomposeurs (Ettema and Wardle, 2002) et par conséquent (ii) une meilleure efficacité des processus de recyclage de la matière organique (Kaneko and Salamanca, 1999). Les revues bibliographiques de Wardle et Van der Putten (2003) et Gartner et Cardon (2004) ont montré que cette hypothèse liant diversité de la flore et diversité des biocénoses des sols était loin d'être consensuelles. Quatre catégories de raisons peuvent expliquer cet état de fait :

- i. Une première catégorie de raisons est relative à l'histoire et aux paramètres abiotiques des sites d'études. La composition locale des biocénoses édaphiques (*i.e.* pool local d'espèces *sensu* Zobel (1997)) est en premier lieu contrôlée par des facteurs abiotiques agissant à des échelles de temps et d'espace bien plus large que la qualité de la ressource trophique localement restituée par la végétation. Ces facteurs abiotiques tels que le climat, le mode d'occupation du sol, le type de sol, la roche mère sélectionnent des espèces qui auront les attributs biologiques et écologiques requis pour coloniser (capacités de dispersion) et se développer sur un site (exigences écologiques) (Belyea and Lancaster, 1999; Alard and Poudevigne, 2002). Il en résulte que les pools locaux d'espèces des biocénoses édaphiques de deux sites donnés peuvent ne pas répondre de la même manière à une même manipulation de la ressource trophique car les traits biologiques (des espèces constitutives des chaînes trophiques des sols) sont d'abord le reflet des stratégies dispersives et des exigences environnementales sélectionnées par l'histoire (Encadré 1).

Par conséquent, les effets du compartiment végétal sur le fonctionnement de l'interface sol-végétation sont contextuels, fonction de l'histoire à long terme et de l'environnement abiotique (Cardinale et al., 2000).

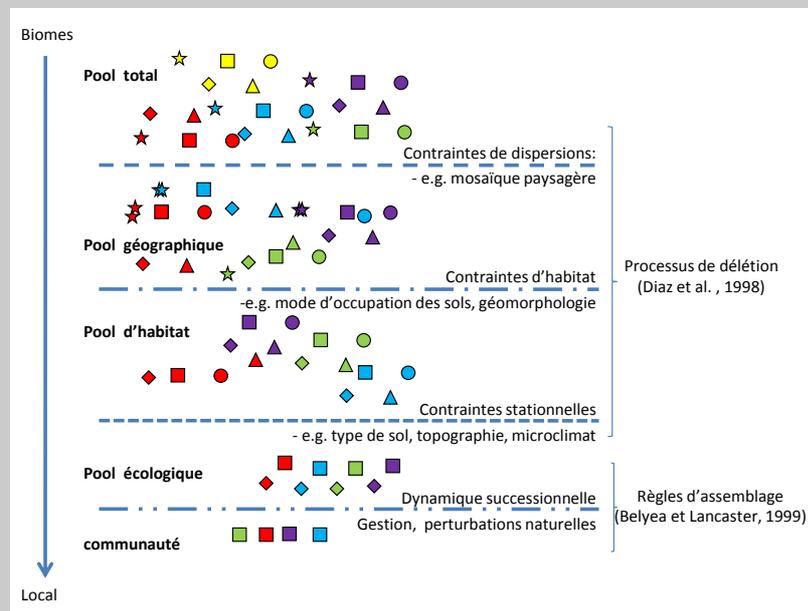
- ii. La seconde raison vient du fait que se superposent aux traits de dispersion et aux traits écologiques, des traits biologiques liés à la capacité des espèces à interagir avec d'autres au sein des communautés (Cf. Encadré 1) soit positivement *i.e.* facilitation, soit négativement *i.e.* compétition interspécifique (Keddy, 2007). La facilitation favorise la coexistence des espèces dans les environnements moyennement à fortement sévères (Brooker et al., 2008). La compétition, favorise quant à elle la coexistence dans les habitats moins contraignant (Keddy and Weiher, 2001). Cette dernière implique des rapports de dominance pouvant conduire à des mécanismes d'exclusion compétitive

(Encadré 2). Dans les deux cas, les assemblages d'espèces en équilibre avec les conditions de milieu sont caractérisés par la coexistence d'espèces possédant des traits biologiques, relatifs aux capacités facilitatrice ou compétitive, dissemblables (Belyea and Lancaster, 1999) afin de minimiser les interactions négatives (compétition) et maximiser les interactions positives (facilitation) *i.e.* « limiting similarity concept » de Pacala et Tilman (1994) et Kinzing et al. (1999) ou encore le « niche differentiation mechanism » de Loreau (2000). Certains traits végétaux permettant de s'accommoder des interactions biotiques tels que la durée de vie des feuilles, la longévité, la composition chimique et biochimique des organes ou encore les exigences trophiques peuvent être associés à des processus fonctionnels des écosystèmes (*e.g.* productivité, cycles des nutriments, stockage de C). Ces traits sont alors considérés comme des traits fonctionnels d'effet *sensu* Lavorel et Garnier (2002).

A l'instar des relations biodiversité – productivité, l'effet du compartiment végétal sur le fonctionnement de l'interface sol-végétation est avant tout dépendant de la complémentarité des traits fonctionnels d'effet (Complementarity Effect) présent au sein des assemblages d'espèces (Loreau, 2000; Cardinale et al., 2007); et dont la sélection est sous la dépendance des règles d'assemblage structurant les communautés.

Encadré 1 : Règles d'assemblage *sensu lato* et liens traits-environnement

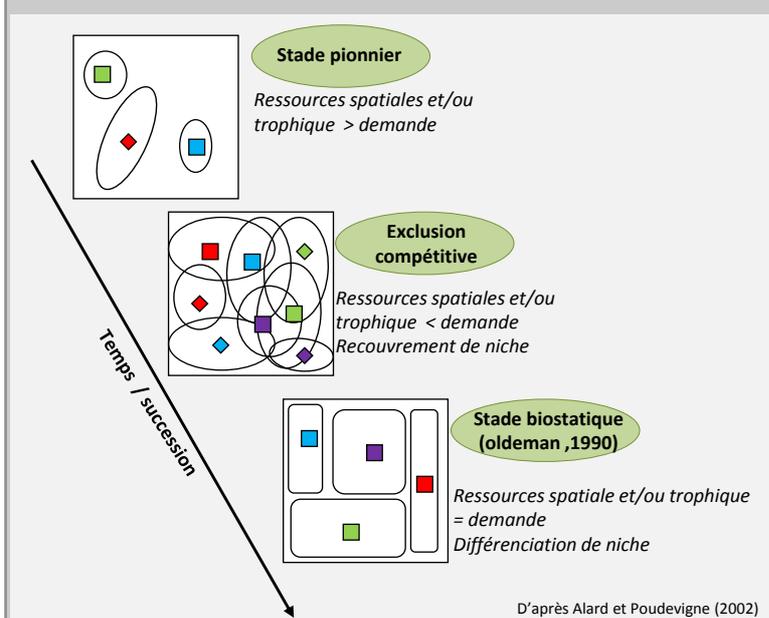
Le concept de « lien traits-environnement » (Keddy, 1992) fait référence aux ensembles de traits biologiques d'espèces invariablement associés à certaines conditions environnementales indépendamment des espèces présentes (Diaz *et al.*, 2001). Les variations macro-climatiques, les grandes perturbations, le jeu des interactions biotiques, des processus d'extinction d'espèces et de spéciation à l'échelle de l'histoire évolutive ont légué régionalement des pools totaux d'espèces à partir desquels sont constitués les assemblages spécifiques locaux (Blondel, 1995; Belyea and Lancaster, 1999).



Les assemblages locaux se constituent alors sous les effets successifs de 2 grands ensembles de facteurs :

i. des contraintes environnementales vont restreindre l'établissement des espèces en filtrant depuis le pool total régional les espèces les moins à même de coloniser un habitat (contraintes de dispersion) et de boucler leur cycle biologique dans les conditions abiotiques de ce dernier (contraintes d'habitat et contraintes stationnelles). Contraintes de dispersion, d'habitat et stationnelles représentent une série de 3 filtres environnementaux appelée « processus de déletion » (Diaz *et al.*, 1998).

ii. Ces processus de déletion déterminent un pool de colonisateurs potentiels (Pool écologique) à partir duquel les espèces constitutives d'une communauté exprimée seront sélectionnées sur leur capacité à s'accommoder des interactions avec les autres espèces *i.e.* les règles d'assemblage *sensu* Belyea et Lancaster (1999). L'effet conjugué des filtres aboutit à maximiser la similarité des traits écologiques permettant aux espèces de s'accommoder des contraintes abiotiques (matérialisé par les contours des formes dans la figure ci-dessus) et à minimiser la similarité des traits biologiques permettant aux espèces de s'accommoder des interactions biotiques (matérialisé par les couleurs des formes dans la figure ci-dessus) *i.e.* le moins les espèces se ressemblent, le plus elles peuvent coexister (Weiher and Keddy, 1995; Weiher *et al.*, 1998).

Encadré 2 : Règle d'assemblage et dynamique des communautés


En fonction de la dynamique d'abandon ou des pratiques de gestion des systèmes (Alard and Poudevigne, 2002) ainsi que des perturbations naturelles s'exerçant localement (Blondel, 1995), un « turnover » existe entre pool écologique et assemblage exprimé mettant ainsi l'accent sur la nature dynamique des communautés (Belyea and Lancaster, 1999).

En conséquence, un assemblage donné d'espèces peut spontanément, par exclusion d'espèces avec ou sans recrutement de nouvelles depuis le pool écologique, dériver vers un état où les interactions compétitives sont limitées (stade biostatique décrit par Oldeman (1990) pour les systèmes forestiers) en passant par une suite d'états intermédiaires dits hors équilibre (Alard and Poudevigne, 2002).

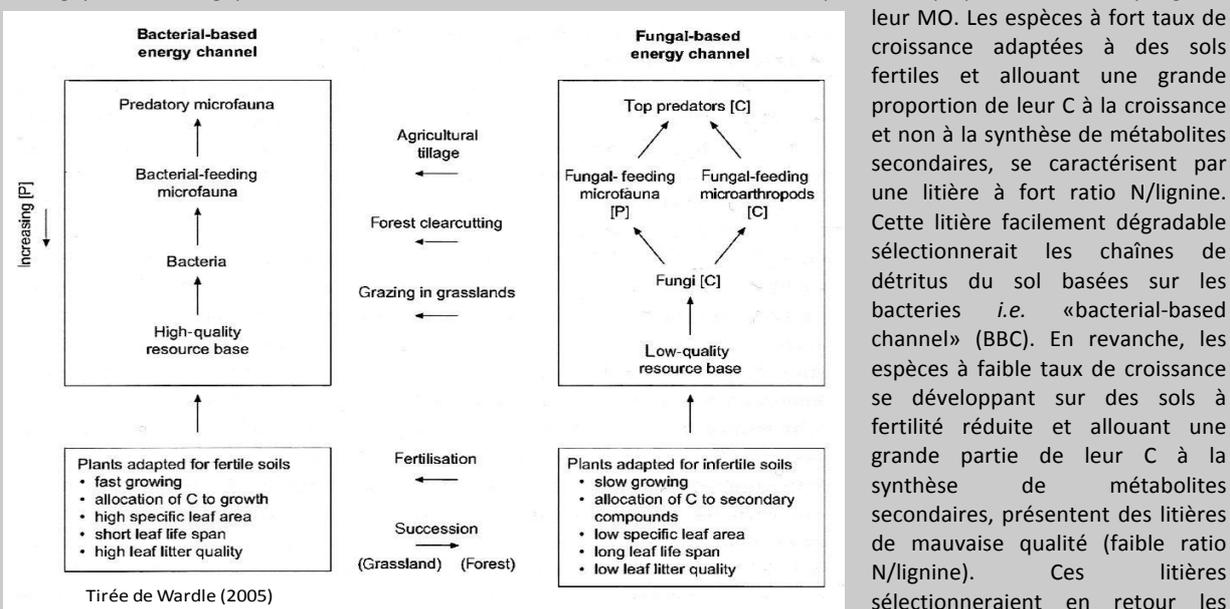
Au stade biostatique, la variabilité des traits biologiques présents peut être la base d'une association durable d'espèces qui accroît la performance collective pour une fonction donnée au sein de l'écosystème *e.g.* exploitation d'une ressource, recyclage de nutriments, productivité appelé « Complementarity effect » par Loreau (2000).

- iii. La troisième raison découle du fait que les mécanismes d'exclusion compétitive peuvent faire dériver les assemblages vers des états quasi monospécifiques (Paquette and Messier, 2011) impliquant la dominance de traits biologiques extrêmes pour une fonction donnée *i.e.* mécanisme de « Sampling Effect » de Loreau (2000). Certains de ces traits végétaux peuvent directement exercer une pression de sélection sur les organismes du sol qui vont alors préférentiellement recycler la matière organique de l'espèce dominante (Encadré 3). Par ailleurs, Les individus de certaines espèces végétales longévives peuvent modifier les propriétés physiques et chimiques des sols sur le long terme, y compris lorsqu'ils coexistent avec d'autres espèces (Cf. "The individual tree influence" de Boettcher and Kalisz, 1990), orientant ainsi indirectement le système sol vers un recyclage plus rapide de leur MO au détriment de la MO des autres espèces présentes (Cf. "home-field advantage concept" de Vivanco and Austin, 2008).

Par conséquent, les relations système épigé – système endogé sont fonction de l'environnement floristique (i) actuel *i.e.* composition des communautés végétales présentes (Hector et al., 2000, Aubert, 2010 #1912) et (ii) récent *i.e.* histoire du site impactant encore la diversité des biocénoses et le fonctionnement de l'écosystème (Dambrine et al., 2007; Gossner et al., 2008; von Oheimb et al., 2008).

Encadré 3 : influence des communautés végétale sur les communautés de décomposeurs

Wardle et al. (2004; 2005) ont proposé un modèle théorique selon lequel des espèces végétales différant par des traits biologiques et écologiques sont en mesure de sélectionner les chaînes de décomposeurs impliquées dans le recyclage de



chaînes de débris basées sur les champignons i.e. «fungal-based channel» (FBC).

L'influence des plantes sur la balance BBC *versus* FBC est importante car le premier type d'espèces, en sélectionnant les BBC, « s'assure » une forte disponibilité en éléments minéraux par une rapide minéralisation de leur litière. Les secondes, inhibant la minéralisation bactérienne et favorisant les FBC, sont vraisemblablement capable d'assurer leur nutrition à partir d'éléments organiques court-circuitant la minéralisation bactérienne. Des travaux relatifs au cycle de l'azote démontrent qu'un certains nombres d'espèces végétales mycorhizées ou non mycorhizées sont effectivement capables d'acquérir l'azote nécessaire à leur croissance depuis l'azote organique dissous (Neff *et al.*, 2003; Schimel and Bennett, 2004. Hodge, 2001 #1045). De telles espèces végétales sont alors susceptibles d'en retirer un avantage compétitif certain sur les espèces dépendantes des processus bactériens pour leur nutrition azotée (Wurzburger and Hendrick, 2009; Klironomos *et al.*, 2010).

Pour ce qui concerne la capacité des espèces à sélectionner les décomposeurs primaires des contre-arguments existent. Le premier dérive de la théorie de la hiérarchie (Allen and Starr, 1982; Lavelle *et al.*, 1993; Belyea and Lancaster, 1999). Considérant que, à la fois, les espèces végétales responsables de la qualité de la MO entrant dans le système sol et les espèces des chaînes de débris du sol sont avant tout contrôlées par les mêmes facteurs distaux (climats, modes d'occupation du sol, type de sol, dynamique des système...), les corrélations statistiques qui peuvent être mises en évidence entre ces deux compartiments d'un même écosystème sont plus le fait de réponses parallèles de ces compartiments à un même facteur environnemental que la réponse du compartiment sol à une variation au sein des communautés végétales (Ma *et al.*, 2010) ce que Harrington *et al.* (2010) appellent le « syndrome fonctionnel ». Le second relève du fait que ce modèle ne considère qu'une connexion sol-plante : qualité de la MO restituée via la litière. Or, les végétaux impactent aussi fortement le sol positivement ou négativement au niveau de la rhizosphère que ce soit par la qualité des exsudats racinaires produits que par la quantité et la qualité des nutriments qu'ils puisent (Marshner, 1995). Par exemple, au cours du cycle sylvigénétique d'une hêtraie, Ponge et Delhaye (1995) ont mis en évidence sur des sols similaires, l'alternance d'une phase dominée par des formes d'humus de type moder (FBC prédominante) et d'une phase dominée par des formes d'humus de type mull (BBC prédominante). Les auteurs expliquent cela par l'acidification de l'épisolum générée par l'absorption racinaire durant la phase de croissance intense des arbres (Ponge *et al.*, 1998). Pour une espèce végétale donnée, il apparaît donc que le stade de développement et l'état physiologique des individus peuvent également orienter les chaînes de décomposeurs endogées.

iv. La quatrième catégorie de raisons est intrinsèque au compartiment endogé et relève de l'organisation trophique et du fonctionnement de ce dernier. Premièrement, tout ce qui vient d'être évoqué en termes de composition (quelles espèces?), d'organisation (comment coexistent les espèces) et de traits fonctionnels au sein des communautés végétales peut s'appliquer aux communautés de chaque niveau trophique des chaînes de détritus du sol (décomposeurs, détritivores et prédateurs). Ensuite, beaucoup d'études se sont intéressées à manipuler la diversité et la qualité de la ressource trophique (MO végétale) entrant dans le système sol *i.e.* « bottom-up control » sans prendre en considération l'impact des organismes prédateurs sur les règles d'assemblage des communautés des niveaux trophiques inférieurs *i.e.* « top-down control ». Dans le sol, le contrôle des communautés de décomposeur par leurs prédateurs peut conduire à une modification de l'abondance des décomposeurs affectant *in fine* les processus de recyclage de la matière organique (Mikola *et al.*, 2003; Bardgett *et al.*, 2005).

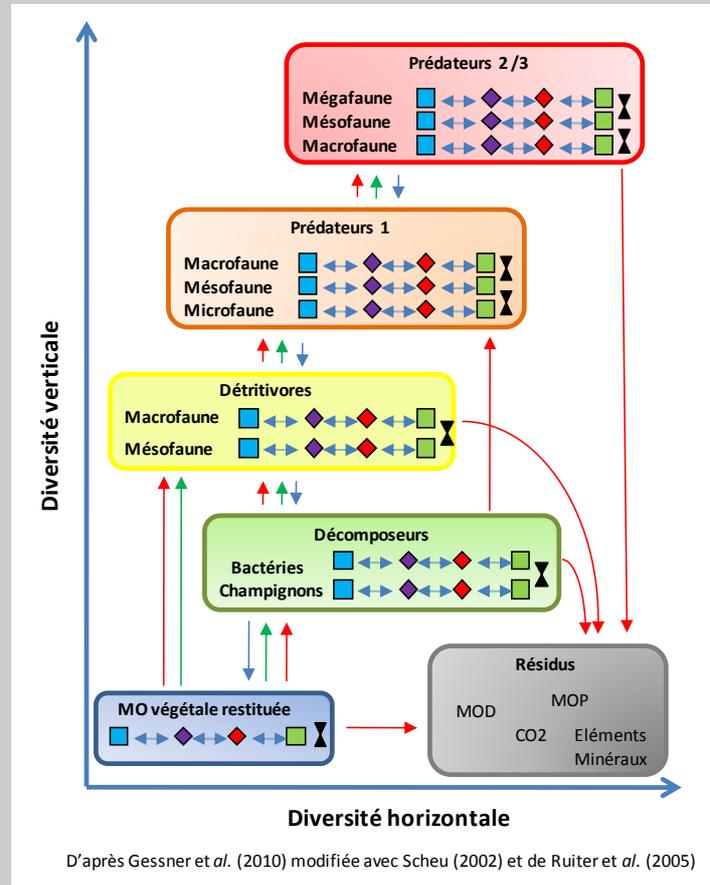
Enfin, une des spécificités des chaînes de détritus du sol est que plusieurs niveaux trophiques tirent leur énergie directement de la matière organique restituées par les végétaux (Schröter *et al.*, 2003; Gessner *et al.*, 2010) - Cf. Encadré 4 -. Il en résulte que l'effet du compartiment végétal sur le fonctionnement de l'interface sol-végétation peut être modulé soit par les détritivores (Hättenschwiler and Gasser, 2005; Zimmer *et al.*, 2005) soit par la microflore (Srivastava *et al.*, 2009; Aubert *et al.*, 2010) soit par d'autres niveaux trophiques.

L'effet du compartiment végétal sur le fonctionnement de l'interface sol-végétation est modelé à la fois par la structure horizontale et verticale des réseaux trophiques (Duffy et al., 2007). Les contours de cette modulation ne pourront être dessinés que par des études multi-trophiques utilisant des approches « traits biologiques des espèces » (Reiss et al., 2009).

Il apparaît évident que les mécanismes liant le compartiment végétal et le fonctionnement de l'interface sol-végétation en termes de décomposition et de minéralisation de la matière organique sont variables dans le temps. Un tel dynamisme a récemment été mis en évidence pour les relations diversité floristique – production primaire. Cardinale *et al.* (2007) et Fargione *et al.* (2007) ont montré, que l'effet net positif de la diversité floristique sur la production de biomasse végétale pouvait être dû à la coexistence du « sampling effect » et du « complementarity effect » et que la part du « complementarity effect » dans la relation diversité – productivité augmentait avec le temps. Fargione *et al.* (2007) expliquent l'importance croissante du « complémentarity effect » par le fait qu'avec le temps, il autorise une plus grande efficacité des communautés végétales dans l'absorption et la rétention des nutriments conduisant à une plus grande productivité des assemblages. Srivastava *et al.* (2009) reconnaissent également un changement temporel dans les liens biodiversité - processus de décomposition de la matière organique sans pouvoir expliquer les mécanismes à l'origine de ceux-ci.

Encadré 4: Organisation des réseaux trophiques des sols

Les réseaux trophiques du sol sont constitués de chaînes trophiques ayant pour énergie première deux grandes formes de matières organiques : (i) morte à l'origine des chaînes de détritiques et (ii) vivante, dérivée du système racinaire des plantes et à l'origine des chaînes de phytophages. Pour les chaînes de détritiques (figure ci-dessous), le premier niveau trophique est constitué des organismes décomposeurs *i.e.* bactéries et champignons capables de minéraliser efficacement la matière organique.

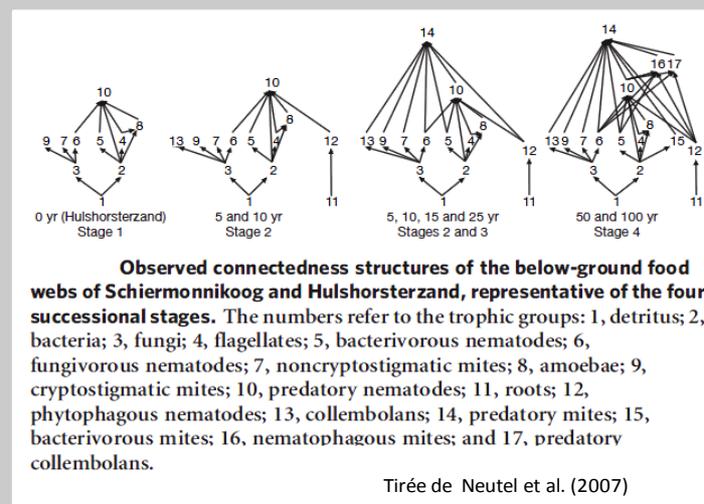


Le second niveau est fait d'organismes détritiques transformant la MO ingérée en MO plus fine. Leur nutrition est essentiellement assurée par le métabolisme des décomposeurs qu'ils ingèrent en même temps que la MO du sol (Coleman and Crossley D.A., 1996; Lavelle and Spain, 2001). A titre d'illustration 70% de la respiration du sol est due au métabolisme des bactéries et champignons contre seulement 10% dus aux détritiques (Seastedt, 1984). Les détritiques, se composent d'organismes appartenant à la catégorie de la microfaune (<0,2m, quelques protistes), de la mésofaune (0,2mm à 10mm *e.g.* enchytréides, colembes, acariens) et de la macrofaune du sol (>10mm *e.g.* vers de terre, cloportes, diplopodes) (Lavelle and Spain, 2001). Enfin, suivent plusieurs niveaux de prédateurs en fonction de l'énergie circulant le long des chaînes.

Chaque niveau trophique est contrôlé à la fois par l'abondance et la qualité de la ressource trophique du niveau précédent (bottom-up control; flèches vertes) et par l'abondance et la composition des prédateurs des niveaux supérieurs (top-down control; flèches bleues). Au regard de l'interdépendance des niveaux, une modification de la structures, de la composition et de l'organisation des

communautés à un niveau donné peut donc entrainer une cascade d'effet sur les autres niveaux trophiques (Dyer and Letourneau, 2003). L'approche classique des réseaux trophiques limitent les interactions biotiques au sein des chaînes trophiques à ces deux types de contrôles. Or, les apports de l'écologie des communautés permettent d'ajouter l'ensemble

des règles d'assemblage, positives ou négatives, décrite dans l'encadré 1 (représenté par X dans la figure) à l'ensemble des interactions biotiques responsables de la structure des réseaux trophiques. Les résidus de décomposition et de minéralisation de la matière organique végétales (boite grise dans la figure) ainsi que les processus les produisant (flèches rouges) sont par conséquent sous la dépendance, bien entendu, de l'environnement physique (climat, type de sol) (Lavelle *et al.*, 1993) mais aussi du « tryptique » top-down control, bottom-up control et règles d'assemblage internes.



(2007) ont montré que cette dynamique naturelle se traduisait par une augmentation de la diversité verticale (de 5 niveaux à 7 niveaux en 50 ans) et de la diversité horizontale, surtout pour les premiers niveaux (*e.g.* 5 à 7 groupes trophiques en 50 ans pour les espèces se nourrissant de décomposeurs). La complémentarité découlant de ces augmentations de diversité et conduisant à l'utilisation d'un maximum de ressources se traduit alors positivement sur les performances globales de l'interface sol-végétation (productivité primaire / recyclage de la MO) (Setälä, 2002)

Au regard des quatre constats précédents, l'importance croissante du « complementarity effect » avec le temps peut s'expliquer par la durée nécessaire à la réalisation des processus relevant des interactions biotiques. En manipulant la diversité et la composition du compartiment végétal, l'expérimentateur va alors modifier la diversité et la composition de la ressource à la base des chaînes de détritiques du sol. Selon l'hypothèse du « premier lien » de Lavelle *et al.* (1995), il va alors modifier la diversité et la composition des communautés de décomposeur du sol et par un effet cascade celle des autres groupes d'animaux du sol. Cependant, l'effet n'est pas si direct et ne conduit pas forcément à une augmentation de la diversité globale. Les règles d'assemblage internes des communautés de décomposeurs vont conduire progressivement à une organisation des communautés maximisant la dissimilarité et la complémentarité des traits biologiques pour l'exploitation de la ressource trophique. A l'équilibre, la complémentarité résultant de la sélection de traits dissemblables permettra l'exploitation maximum de la MO morte. Pour les détritivores, les règles d'assemblage vont conduire à une maximisation de l'utilisation de la ressource fournie à la fois par les décomposeurs et par la MO végétale. Le scénario se répétera pour les niveaux trophiques supérieurs. Avec le temps, les communautés constitutives de chaque niveau trophique vont atteindre un état d'équilibre avec leurs ressources, maximisant l'exploitation de ces dernières. Ce n'est que lorsque les communautés de décomposeurs, de détritivores, et de prédateurs auront atteint simultanément l'état d'équilibre que :

- ✓ le maximum d'énergie fourni par le premier niveau trophique (plantes) circulera dans les chaînes trophiques autorisant l'allongement de ces dernières (tel que mis en évidence au cours d'une succession primaire par Neutel *et al.* (2007)).
- ✓ Le maximum de MO sera recyclée minimisant ainsi les pertes d'éléments biogènes et maximisant la productivité végétale (Cardinale *et al.*, 2007; Fargione *et al.*, 2007; Srivastava *et al.*, 2009).

Les relations compartiment végétal – processus de décomposition à l'interface sol-végétation sont par conséquent dépendantes de l'organisation des communautés biologiques au sein de l'ensemble des niveaux trophiques des chaînes de détritiques. A l'instar du jackpot tombant lorsque les 4 rouleaux d'un bandit-manchot s'arrêtent sur la même figure simultanément, la performance maximale de l'interface sol-végétation est acquise lorsque toutes les communautés ont atteint le même patron d'organisation basé sur la limitation de la similarité et la complémentarité de traits (Figure 1).

Pour conclure, il apparaît clairement que les compartiments épigé (flore) et endogé (biocénose du sol) sont intimement liés et que les interactions réciproques entre ces compartiments ont des répercussions sur le fonctionnement global des écosystèmes (Van der Putten *et al.*, 2009). La recherche des leviers biologiques régulant et/ou orientant l'effet du compartiment végétal sur le fonctionnement de l'interface nécessite donc des **approches systémiques** (*i.e.* prenant en compte l'ensemble des groupes biologiques contribuant à la transformation de la MO) (Kardol and Wardle, 2010) et des **approches temporelles** au regard de la nature dynamique de relations épigés – endogées (Walker *et al.*, 2010).

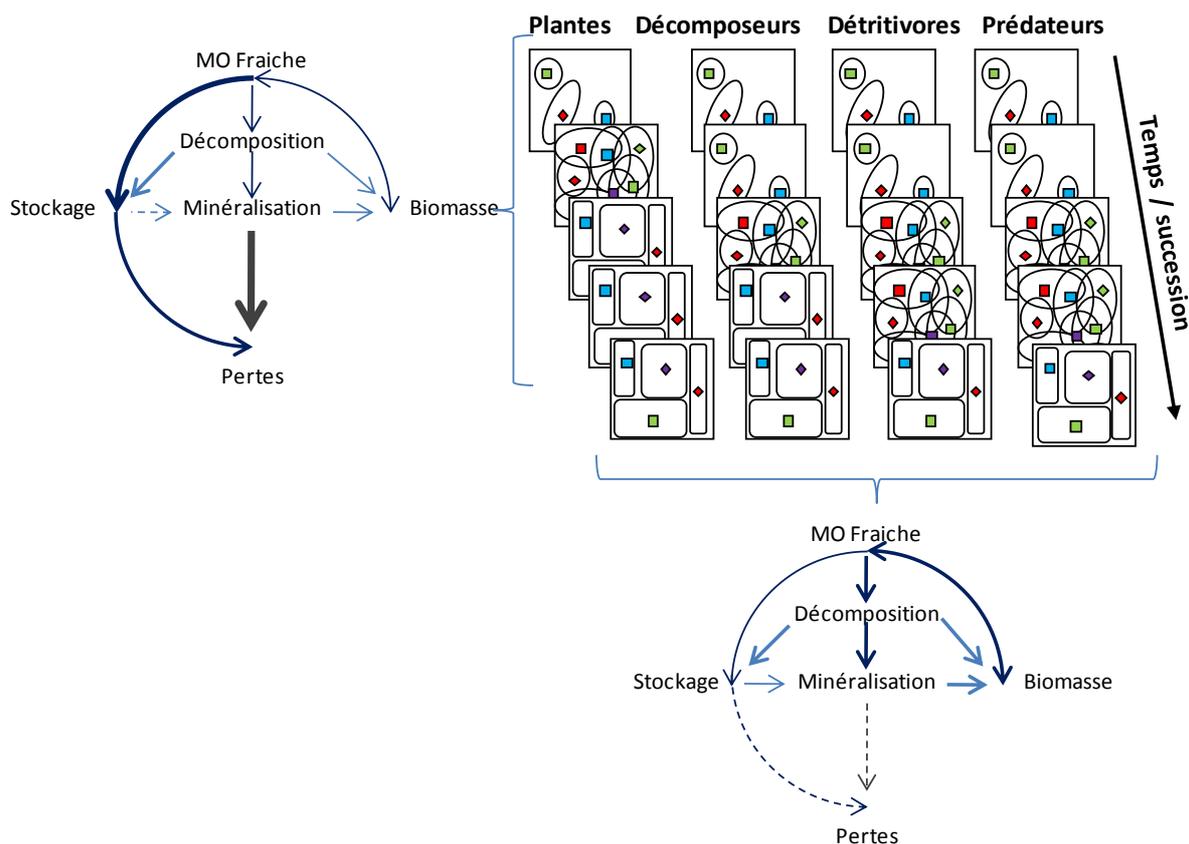


Figure 1 Hypothèse du « Bandit-Manchot » ou comment la coexistence des espèces basée sur la dissimilarité et la complémentarité des traits biologiques atteintes simultanément au sein de chaque niveau trophique des chaînes de détritviores permet de maximiser le recyclage (flèches pleines) des éléments biogènes présents dans le MO fraîchement restitués à l'interface sol-végétation.

3 Relation végétation – fonctionnement en systèmes forestiers

3.1 Contexte international

Les écosystèmes forestiers représentaient en 2007 un peu moins de 4 milliards d'hectares, soit environ 30% de la superficie terrestre totale (FAO, 2007). Entre 1990 et 2005, 3% du couvert forestier total ont été abattus, ce qui représente une perte moyenne de 0.2% par an (FAO, 2007). En Europe, la superficie forestière déclarée sans la Fédération de Russie était de 193 millions d'hectares en 2005, soit une augmentation d'environ 7% depuis 1980. L'Europe est le seul continent à avoir connu une augmentation nette de son couvert forestier entre 1990 et 2005. Parallèlement à cette augmentation, les pays européens ont largement contribué à définir les critères de durabilité des politiques de gestion forestière. Une coopération (la « Ministerial Conference on the Protection of Forest in Europe ») matérialisée par une succession de conférences (Strasbourg 1990, Helsinki 1993, Lisbonne 1998, Vienne 2003, Varsovie 2007) et regroupant 46 pays européens, a permis l'adoption de déclarations et de résolutions concernant la protection et la gestion durable des forêts européennes.

« La gestion durable signifie la gérance et l'utilisation des forêts et des terrains boisés, d'une manière et d'une intensité telles qu'elles maintiennent leur diversité biologique, leur productivité, leur capacité de régénération, leur vitalité et leur capacité à satisfaire, actuellement et pour le futur, les fonctions

écologiques, économiques et sociales pertinentes aux niveaux local, national et mondial; et qu'elles ne causent pas de préjudices à d'autres écosystèmes. » **Résolution H1, conférence interministérielle sur la protection des forêts en Europe, Helsinki, 1993.**

Gérer durablement les forêts implique donc une prise en compte de l'ensemble des fonctions de l'écosystème qui déterminent la productivité, la régénération et la santé des forêts. Parmi ces dernières, la pérennité de la fertilité minérale du sol et du recyclage de la matière organique s'élève au premier rang (Trap, 2010).

L'impact de la gestion forestière sur le recyclage de la matière organique et les biocénoses du sol relève pour partie des recherches relatives aux relations biodiversité fonctionnement et plus particulièrement des relations plantes – fonctionnement du sol. La première thématique a fait l'objet de nombreuses études depuis les années 1990 (Figure 2). Malheureusement, la majorité d'entre elles s'est portée sur des systèmes à dynamique rapide type systèmes prairiaux (Loreau *et al.*, 2003; Hooper *et al.*, 2005) et presque 10 fois moins sur les systèmes forestiers posant ainsi la question d'une possible omission de ces derniers par les chercheurs de cette thématique (Scherer-Lorenzen *et al.*, 2005). Avec les besoins de développer des pratiques de gestion durable des forêts, les études portant sur les systèmes forestiers sont développées (Figure 2) mais restent très minoritaires (Loreau *et al.*, 2003; Hooper *et al.*, 2005; Scherer-Lorenzen *et al.*, 2005).

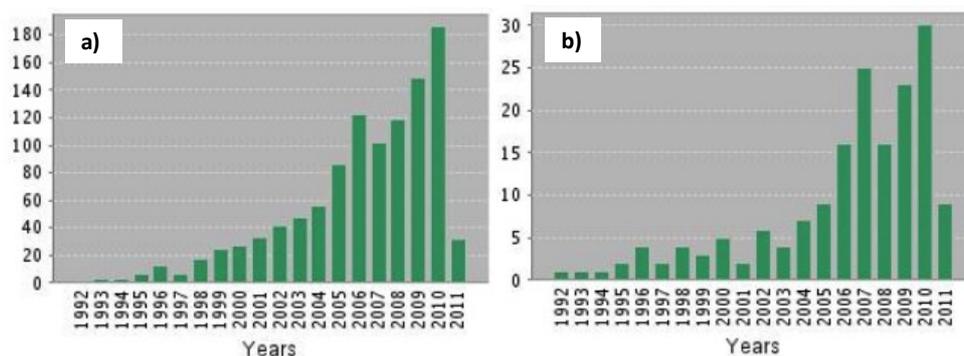


Figure 2 Nombre de publications produites chaque année relatives aux relations biodiversité – fonctionnement issu d'une recherche couplant les mots – clés a) "biodiversity" et "ecosystem functioning" (1077 occurrences) et b) "biodiversity" et "ecosystem functioning" et "forêt" (170 occurrences) sur le site "Web of Knowledge" en mars 2011 (Timespan=All Years. Databases=SCI-EXPANDED, SSCI, A&HCI, CPCI-S, CPCI-SSH, IC).

3.2 Contexte français

En France, la forêt représente 15,71 Mha soit près de 30% du territoire (IFN, 2008), emploie directement ou indirectement près de 500 000 personnes et génère une activité économique importante dans les territoires ruraux (MEDAD, 2007a). Dans un contexte de crise économique, le soutien à la filière bois passe par un maintien voire une accélération de la production des systèmes forestiers. Sur la période 1998-2002, l'Inventaire Forestier National a évalué la production biologique annuelle des forêts françaises à 91Mm³ alors que dans le même temps, la récolte approchait 60Mm³. Ce solde positif a conduit à une capitalisation en volume de la forêt française. Une croissance soutenue de la récolte sur plusieurs années, s'approchant de la production forestière est désormais souhaitée afin de multiplier les retombées économiques favorables (MAP, 2006). Ce rattrapage se matérialise par des prélèvements plus importants et donc une sylviculture plus dynamique dont on ne sait pas (ou plus) si elle peut remettre en cause l'existence de certaines espèces ou certains processus biologiques (Roman-Amat, 2007; Landmann *et al.*, 2009).

L'autre raison expliquant que le législateur motive les gestionnaires forestiers à pratiquer une sylviculture plus dynamique est la sécheresse exceptionnelle de. Cet événement climatique a mis en évidence la vulnérabilité de beaucoup de peuplements forestiers au stress hydrique, contrainte qui devrait augmenter dans les années à venir, au moins dans certaines parties de l'Europe (Balandier, 2010). Un certain nombre de recherches (Cf. la synthèse de Breda *et al.* (2006)), montre que la réduction du nombre d'arbres sur une parcelle conduit à une diminution des prélèvements d'eau par le peuplement et peut se révéler être une option sylvicole anticipant les changements climatiques à moyens termes.

Vis-à-vis des changements globaux, dont relèvent les problèmes d'évolution climatique, une seconde alternative s'offre aux gestionnaires : les peuplements mélangés. Ces derniers apparaissent comme un outil stratégique en termes de gestion durable car ils permettent de répondre aux nombreux objectifs assignés à la forêt : économiques, écologiques et patrimoniaux (Sardin *et al.*, 2008). Depuis la loi d'orientation forestière de juillet 2001, de nombreux documents d'orientation préconisent désormais la mise en place de mélanges en relais de peuplements monospécifiques (Sevrin *et al.*, 2008). D'un point de vue économique, les études ayant approché les avantages des peuplements mélangés semblent fournir des résultats convergents vers une meilleure rentabilité. Cette dernière peut être directement acquise par l'association positive entre richesse spécifique ligneuse et productivité (Vila *et al.*, 2007) ou bien richesse spécifique ligneuse et diversité des produits ligneux (Kelty, 2006) même si ces relations sont très fortement dépendantes de la manière dont sont gérés les peuplements et de la fertilité de sols (Pretzsch, 2005). Cette meilleure rentabilité peut être également acquise de manière indirecte par la prise en compte des « bénéfices écologiques » des peuplements mélangés (résistance aux parasites, aux intempéries climatiques) qui limitent les risques financiers et garantissent le retour sur investissement (Knoke and Seifert, 2008).

Ces deux alternatives (sylviculture dynamique et gestion de peuplements mélangés) sont en tout cas fortement préconisées par divers organismes et pouvoirs publics, sans que l'on puisse réellement appréhender à l'heure actuelle toutes les conséquences de ces changements de pratiques (Balandier, 2010). Or, les réflexions menées sur les orientations forestières envisageables pour (i) soutenir l'activité économique du secteur (MAP, 2006; MEDAD, 2007b) et (ii) préparer la forêt aux changements climatiques à moyens termes (Roman-Amat, 2007) nécessitent de fournir rapidement des éléments de réponse aux décideurs politiques et aux gestionnaires. C'est dans ce contexte que ce sont développées mes travaux de recherche ces dernières années.

3.3 Spécificités de l'écosystème forestier

3.3.1 Dynamique naturelle long terme

Sur la base de la terminologie élaborer par (Oldeman, 1990) pour les forêts tropicale, Emborg et al. (2000) se sont attachés à décrire la dynamique cyclique d'une forêt feuillue semi-naturelle développée sur sol limoneux en climat sub-océanique tempéré froid (Danemark).

Les auteurs ont décrit 5 phases successioneles au cours de cette dynamique (Figure 3).

- 1 La phase d'innovation (régénération ; 0-14 ans) commence lorsque des espèces ligneuses pionnières et post-pionnières telles que *Fraxinus excelsior* ont colonisé une clairière dans une matrice forestière.
- 2 La phase d'aggradation débute lorsque les espèces pionnières ont constitué une canopée fermée. Les espèces de fin de succession (e.g. *Fagus sylvatica*) sont alors en sous-strate durant toute cette phase.

3 La phase biostatique précoce débute lorsque les individus des espèces pionnières ont atteint leur hauteur maximum. Ils dominent les espèces telles que le hêtre en début de phase qui *in fine* domineront la canopée en fin de phase.

4 La phase biostatique tardive débute lorsque les individus âgés perdent de leur vigueur et deviennent vulnérables aux perturbations naturelles et aux attaques parasitaires. Vers la fin de la phase, de très vieux arbres commencent à perdre leur branche où à s'effondrer sur eux même créant de petites ouvertures dans la canopée.

5 La phase de dégradation commence lorsque la chute des vieux arbres génère des clairières permanentes permettant l'installation d'une nouvelle phase d'innovation.

Ce schéma semble être une constante pour les systèmes forestiers non gérés que ce soit en domaine tropical (Oldeman, 1990) ou tempéré (Arpin *et al.*, 1998; Bobiec *et al.*, 2000).

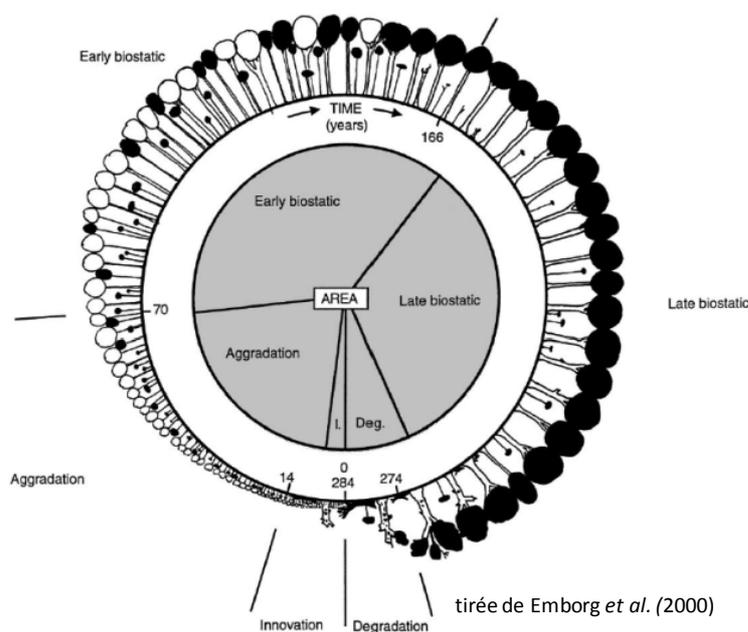


Figure 3 Dynamique « naturelle » d'un système forestier feuillu en domaine tempéré selon Emborg *et al.* (2000) et montrant la dynamique de remplacement de *Fraxinus excelsior* L. (en blanc) par *Fagus sylvatica* L. (en noir)

Le fonctionnement de l'interface sol-végétation au cours de cette dynamique longs termes a surtout été appréhendée par l'étude des formes d'humus (description macroscopique des horizons constitutifs de l'épisolum humifère *i.e.* les premiers horizons du sols enrichi en matière organique) soit en systèmes semi-naturels (Bernier and Ponge, 1994; Ponge and Delhaye, 1995) soit en systèmes gérés (Aubert *et al.*, 2003b; Aubert *et al.*, 2004; Chauvat *et al.*, 2007; Hedde *et al.*, 2008; Salmon *et al.*, 2008). Pour les systèmes naturels, la dynamique cyclique du compartiment végétal décrite ci-avant s'accompagne d'une dynamique cyclique des formes d'humus (Figure 4) et de la faune du sol (Arpin *et al.*, 1998).

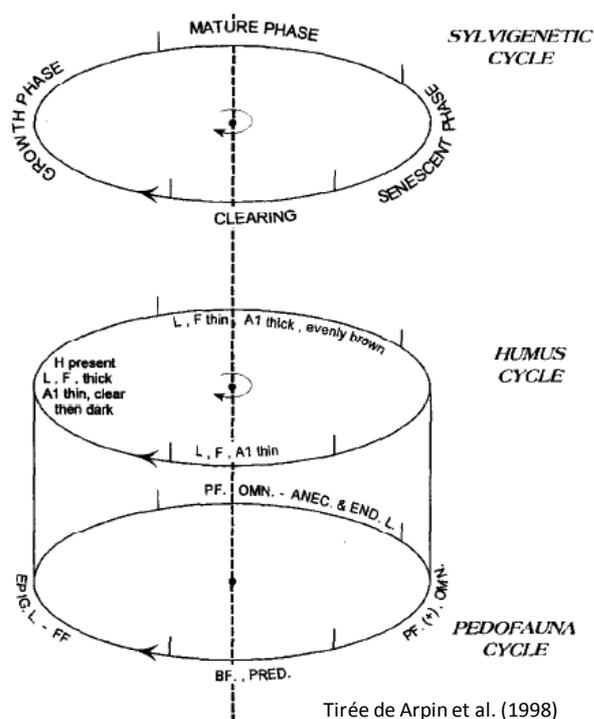


Figure 4 Relation entre cycle sylvigénétique (dynamique naturelle des systèmes forestiers) et dynamique de l'interface sol-végétation dans une hêtraie semi-naturelle de la forêt de Fontainebleau (France). BF : Prédateurs de bactéries, FF : prédateurs de champignons, PF : herbivores, PRED : Nématodes prédateurs, OMN : nématode omnivores, ANEC.L : vers de terre anéciques, END.L : vers de terre endogés, EPI.L : vers de terre épigés (Arpin *et al.*, 1998). Mature Phase = phase biostatique ; Senescent Phase = phase de dégradation ; Clearing = Phase de régénération ; Growth Phase = phase d'aggradation. L = horizon de litière quasiment intacte ; F = horizon de litière fragmentée, H = horizon humifère composé des déjections des organismes responsables de la fragmentation, A1 = horizon composé d'un mélange plus ou moins intime de matière organique et de matière minérale.

D'une manière globale, les formes d'humus de type mull, caractéristiques d'un recyclage rapide (Toutain, 1987) de la matière organique par des chaînes de détritiques bactériennes (encadré 3), dominent dans les phases de régénération (Regeneration). Ces formes d'humus sont caractérisées par une séquence d'horizon de type L-A1 épais, une faune du sol dominée par les vers de terre anéciques et endogés qui vont incorporer la MO dans l'horizon A1 et des prédateurs de bactéries. Elles laissent place à des formes d'humus de type moder, caractéristiques d'un recyclage lent de la MO (Toutain, 1987) par des chaînes de détritiques fongiques (encadré 3) durant la phase d'aggradation et le début de la phase biostatique. Ces formes d'humus sont caractérisées par une séquence d'horizons L-F-H-A1 peu épais. La faune du sol est dominée par des macro-arthropodes, des vers de terre épigés et des prédateurs de champignons. S'en suit un retour des formes d'humus de type mull lors de la phase de dégradation (Bernier and Ponge, 1994; Ponge and Delhay, 1995; Arpin *et al.*, 1998).

3.3.2 Relation Plantes – fonctionnement du sol

La longévité des espèces d'arbres utilisées en sylviculture est de l'ordre de une à plusieurs centaines d'années. Les relations diversité-fonctionnement des systèmes forestiers sont donc probablement variables dans le temps et les forces avec lesquelles les facteurs biotiques et/ou abiotiques contrôlent le fonctionnement des systèmes sont très probablement changeantes (Scherer-Lorenzen *et al.*, 2007). Au niveau du compartiment épigé, au-delà du couvert végétal qu'il génère, un arbre peut influencer les biocénoses ainsi que les processus écologiques soit par l'intermédiaire du système racinaire soit par l'intermédiaire de la MO qu'il restitue au système sol via sa litière (Scheu, 2005).

L'absorption racinaire a un impact direct sur la richesse minérale des horizons des sols prospectés. L'immobilisation de cations par l'absorption racinaire est un processus producteur de protons de sorte que la production ligneuse avec exportation du bois génère une acidification du sol (Binkley and Richter, 1987; Bonneau *et al.*, 1987) et une baisse de la teneur en cations basiques du sol. Pour ces raisons, la croissance d'un peuplement forestier s'accompagne souvent d'une acidification des horizons superficiels du sol (Aubert *et al.*, 2004). Par contre, la minéralisation de l'azote (plus

précisément l'ammonification) est un processus consommateur de protons (Ponge *et al.*, 1998). Durant la phase d'aggradation des systèmes forestiers (là où la productivité primaire annuelle est la plus forte) une espèce possédant une litière facilement dégradable est donc susceptible (i) d'inverser le gradient d'acidification dû à l'absorption et (ii) de limiter la chute du taux de saturation en bases des éléments superficiels (Aubert *et al.*, 2004; Mohr and Topp, 2005). L'absorption racinaire, en modifiant les caractéristiques physico-chimiques des sols, influence indirectement l'habitat des biocénoses édaphiques amenant ainsi des modifications importantes en termes d'efficacité du processus de recyclage de la matière organique au cours de la vie du peuplement (Ponge *et al.*, 1998; Tang *et al.*, 2009).

Le système racinaire des arbres peut également avoir un impact direct sur les biocénoses du sol et plus particulièrement la microflore. De récents travaux relatifs au cycle de l'azote démontrent que certaines espèces végétales sont effectivement capables d'acquérir l'azote nécessaire à leur croissance depuis l'azote organique dissous (Neff *et al.*, 2003; Schimel and Bennett, 2004). Dans ce cas elles entrent directement en compétition avec les communautés de la microflore du sol (Hodge *et al.*, 2000). Ainsi, indirectement, les arbres mycorhizés peuvent changer les rapports compétitifs au sein de la microflore du sol (Thomas and Packham, 2007). Par exemple, la translocation sélective de l'azote des litières vers les plantes partenaires (Taylor *et al.*, 2004; Smith and Read, 2008) rend limitant l'azote pour les autres saprophytes du sol, réduisant ainsi la vitesse de décomposition des litières (Bending, 2003; Thomas and Packham, 2007; Wurzbarger and Hendrick, 2009).

En ce qui concerne la litière, pour une même espèce ligneuse, la qualité peut varier en fonction des génotypes des individus (Silfver *et al.*, 2007), de la richesse minérale du sol (Sariyildiz and Anderson, 2005; Sariyildiz *et al.*, 2005), de l'âge du peuplement (Ostertag *et al.*, 2008). Les individus de certaines espèces pionnières peuvent présenter des attributs biologiques (*e.g.* qualité des litières, densité des bois, vitesse de croissance) de dryades lorsqu'ils vieillissent et inversement des jeunes plants de dryades peuvent présenter des attributs d'espèces pionnières (Körner, 2005). Ces résultats suggèrent que les attributs biologiques d'une même espèce peuvent fortement varier en fonction de l'environnement compétitif de cette espèce (inter- *versus* intraspécifiques) et de l'âge des individus présents dans le peuplement. De ce point de vue, les études relatives à la modification de certains attributs biologiques des espèces ligneuses en fonction de leur environnement compétitif (intra ou interspécifique) sont très limitées (Sardin *et al.*, 2008; Sevrin *et al.*, 2008). Certaines études ont montré une diminution des capacités photosynthétiques (Delzon *et al.*, 2005), de la productivité (Delzon, 2004) ou de la qualité de la litière (Trap, 2010) de certaines essences avec l'âge du peuplement, en contexte de compétition intra-spécifiques. Cependant les connaissances sur le comportement de tels traits en contexte de compétition interspécifique restent fragmentaires. Concernant l'impact de la litière sur le fonctionnement de l'interface sol-végétation, la dichotomie classique espèces à litière de mauvaise qualité – forme d'humus de type MODER/MOR – chaînes de débris fongiques *versus* litière de bonne qualité – forme d'humus de type MULL – chaînes de débris bactérienne (encadré 3) n'est pas toujours aussi claire. Par exemple, Dijkstra *et al.* (2009) ont montré que le mélange d'une essence à litière riche en lignine avec une essence à litière riche en azote conduisait, par rapport aux monocultures des deux essences, à une réduction de la respiration (C) et de la minéralisation de l'N du sol sans réduire la production de biomasse végétale après 10 années de croissance des peuplements mélangés. Une explication possible à ce type de résultats est que les effets des essences sur les processus de minéralisation peuvent être modérés par la végétation herbacée présente (Malchair and Carnol, 2009). Cette dernière, via ses prélèvements d'éléments minéraux dont l'ammonium, limite l'activité de la microflore du sol, premier responsable de l'efficacité des processus de minéralisation. Réciproquement, les actions de fragmentation, de décomposition et de minéralisation au sein du compartiment endogé peuvent influencer la structure des communautés végétales sus jacentes (De deyn *et al.*, 2004; Schröter *et al.*, 2004) et rejaillir sous de multiples voies sur la croissance des plantes et le développement de la végétation (Scheu, 2005).

3.4 Démarche méthodologique

3.4.1 Quelle démarche adopter : expérimentale ou descriptive ?

Les approches comparatives *in situ* décrivant les effets de la composition et de la densité des peuplements sur la diversité et le fonctionnement des systèmes forestiers trop souvent décriées, ont laissé place ces dernières années à la mise en place de peuplements expérimentaux. L'avantage reconnu des approches expérimentales est le contrôle des variables environnementales et historiques potentiellement confondantes en approche descriptive. Par conséquent, les approches consistant à mettre en place des peuplements forestiers expérimentaux testant des compositions et des densités variables semblent les plus à même d'apporter des réponses aux questions relatives aux liens végétation – fonctionnement de l'interface sol/végétation. Cependant, certains dispositifs expérimentaux actuels amènent également une suite de biais susceptibles de limiter la transposabilité des résultats auprès des gestionnaires forestiers. Par exemple, les dispositifs de Gisburn (Grande-Bretagne) testant des mélanges à base de pin, épicéa, aulne et chêne plantés en 1955 (Kelty, 1992) ou le dispositif BIOTREE (Allemagne) combinant des mélanges jusqu'à 6 espèces et les monocultures correspondantes, (Scherer-Lorenzen *et al.*, 2007) suscitent deux critiques majeures:

(i) les deux dispositifs ont été implantés sur des anciennes prairies ou pelouses ayant elles-mêmes un passé variable depuis la prairie jusqu'aux terres labourées en passant par des camps d'entraînements militaires (Jones *et al.*, 2005; Scherer-Lorenzen *et al.*, 2007). Or, il existe des espèces strictement inféodées aux anciennes forêts susceptibles d'être absentes de tels systèmes (Honnay *et al.*, 1998) et le mode d'occupation du sol antérieur au système forestier impacte fortement les cortèges floristiques, fauniques ainsi que le fonctionnement de l'interface sol-végétation (Gossner *et al.*, 2008; von Oheimb *et al.*, 2008).

(ii) Pour Gisburn, les résultats des études ont été publiés moins de 40 ans après la plantation (Brown, 1992), *i.e.* sont issus de peuplements n'ayant pas atteint l'âge d'exploitabilité. Or, que ce soit en systèmes forestiers non gérés (Bernier and Ponge, 1994; Ponge and Delhaye, 1995; Emborg *et al.*, 2000; Salmon *et al.*, 2008) ou gérés (Zaitsev *et al.*, 2002; Aubert *et al.*, 2003a; Chauvat *et al.*, 2003; Aubert *et al.*, 2004; Chauvat *et al.*, 2007; Trap *et al.*, 2009), les biocénoses et le fonctionnement de l'interface sol-végétation varient en fonction de l'âge du peuplement. Une différence peuplements purs – peuplements mélangés peut apparaître à un stade du cycle sylvoicole et pas un autre conduisant à un biais dans l'interprétation de l'effet mélange.

Au regard de la longévité des espèces ligneuses, de tels sites ne permettent pas de renseigner rapidement de l'effet des mélanges depuis la mise en place des peuplements jusqu'à leur exploitation commerciale un siècle plus tard. Si l'avantage de tels peuplements pour les scientifiques en termes de contrôle des conditions expérimentales est incontestable, le retour auprès des gestionnaires en termes d'intérêt des mélanges depuis la régénération jusqu'à la maturité du peuplement n'aura pas lieu avant longtemps. Or, les réflexions menées actuellement sur les orientations forestières envisageables pour (i) soutenir l'activité économique du secteur (MAP, 2006; MEDAD, 2007b) et (ii) préparer la forêt aux changements climatiques à moyens termes (Roman-Amat, 2007) nécessitent de fournir rapidement des éléments de réponse que seules les études incluant des peuplements adultes peuvent apporter.

Les peuplements mélangés matures, naturels ou gérés, qui existent actuellement représentent donc autant d'expériences comparatives permettant de tester les effets de la composition des peuplements et de leur densité à condition que la caractérisation des sites retenus limite la variance des paramètres environnementaux et historiques (Körner, 2005).

3.4.2 Choix d'une approche synchronique

Chercher à identifier et caractériser les leviers biologiques régulant et/ou orientant l'effet du compartiment végétal sur le fonctionnement de l'interface sol-végétation dans les écosystèmes forestiers implique de pouvoir s'accommoder du pas de temps sur lequel se réalise un cycle sylvigénétique (système naturel *e.g.* plus de 200 ans pour certaines hêtraie) ou sylvicole (système géré, *e.g.* plus de 120 ans pour des hêtraies gérées en futaie régulière). Il convient alors de suivre le pragmatique conseil consistant en « *when successional trajectories exceed the life span of investigators and the experimental and observational studies that they perform, temporal change can be successfully explored through the judicious use of chronosequences* » (Walker *et al.*, 2010).

Suivant les constats faits dans les sections 2. et 3.4.1., j'ai donc préférentiellement utilisé une approche synchronique (Pickett, 1989) pour caractériser les patrons de variations des communautés biologiques et du fonctionnement (décomposition des litières et dynamique de l'azote) de l'interface sol-végétation. Cette approche consiste à reconstituer de fausses séries temporelles (Figure 5) en choisissant des sites forestiers se différenciant par leurs âges mais le plus identiques possibles en termes d'environnement physique (*e.g.* climat, sol, topographie), d'histoire à long terme (*e.g.* ancienneté de l'état forestier, utilisation gallo-romaine), d'histoire à moyen et court terme (*e.g.* pratiques de gestion, composition des peuplements). Couplée à des analyses statistiques multi- ou univariées, cette approche permet d'élaborer des modèles empiriques de la dynamique temporelle d'un système.

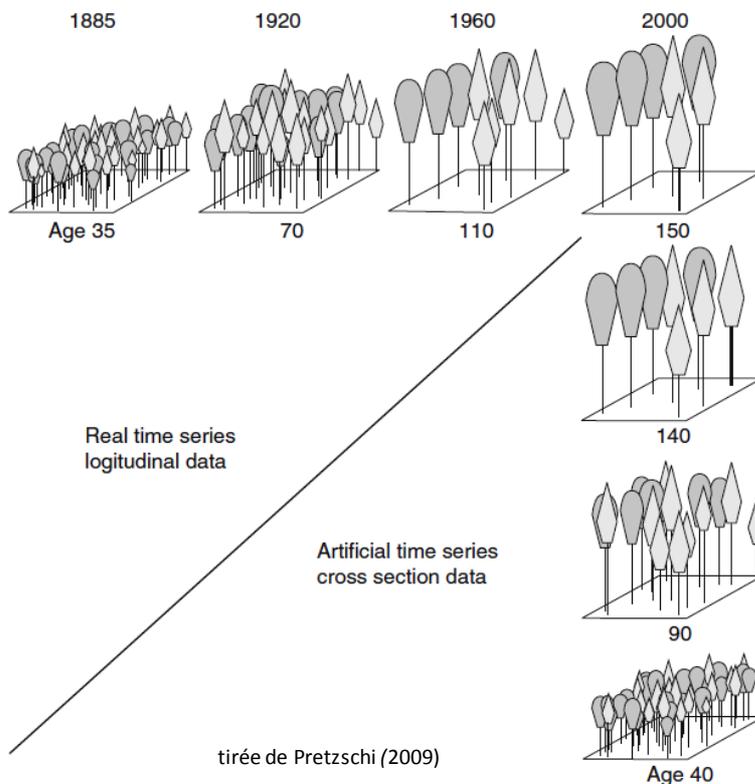


Figure 5 Comparaison des approches synchronique (artificial time series) et diachronique (real time series). Si le vieillissement des peuplements est suivi régulièrement entre 1885 et 2000 (1885 – 1920 – 1960 – 2000) l'ensemble des données récoltées fournit un suivi en temps réel (diachronique). À l'opposé, dans l'approche synchronique, la série artificielle sera construite en substituant l'espace au temps *i.e.* en échantillonnant dans des peuplements proches dans l'espace, se différenciant par leur âge (40 – 90 – 140 – 150) et comparables en termes d'histoire et de conditions environnementales (Pretzsch, 2009).

La principale critique faite à cette approche est que le modèle de trajectoire temporelle qui en résulte peut être divergent de la trajectoire observée via un suivi en temps réel (McCune, 1992) du fait de facteurs (environnement physique, histoire) se surimposant à l'effet vieillissement du peuplement. Pour minimiser ces effets confondant, pour chaque classe d'âge de peuplement, une sélection de plusieurs parcelles forestières indépendantes est effectuée (au moins 3). Cette répétition de parcelle permet d'avoir une mesure de la variance intra-classe d'âge et de pouvoir la séparer de la variance inter-classe d'âge afin d'identifier statistiquement l'effet vieillissement.

3.5 Objectif et Collaborations

3.5.1 Elaboration d'un modèle dynamique de référence

Le principal objectif de mes travaux depuis ma nomination a donc été de développer **un modèle empirique de trajectoire dynamique des relations peuplement forestier – fonctionnement de l'interface sol végétation** afin :

- (i) De tester l'hypothèse du « bandit-manchot » le long de la dynamique successionnelle d'un système forestier (Cf. section 2)
- (ii) D'utiliser ce modèle comme modèle de référence dynamique pour l'étude de l'impact de la composition et de la densité des peuplements sur la trajectoire dynamique de l'interface sol-végétation.

J'ai opté pour l'utilisation d'un système de référence considéré comme simplifié de par sa composition (peuplements monospécifique constitués de *Fagus sylvatica* L.) (Bardat and Aubert, 2007) ou de par sa structure verticale (gestion en futaie régulière *i.e.* chaque parcelle est constituée d'arbres ayant le même âge et donc appartenant à une seule strate).

En couplant une approche synchronique à une approche systémique (caractérisation des cortèges floristique, de traits de vie des espèces ligneuses, de la faune de la microflore du sol, du fonctionnement de l'épisolum humifère,) j'ai cherché à caractériser **les mécanismes régulant et/ou orientant l'effet du compartiment végétal sur le fonctionnement de l'interface sol-végétation** d'un système pur. Le but à termes est de comprendre comment différents niveaux de mélange des peuplements ou différentes densités de tiges dans une parcelle orientent les relations structure-fonctionnement dans le compartiment endogé. Dans quel sens et avec quelle magnitude ces changements d'orientation se font par rapport à la dynamique de la référence monospécifique ?

3.5.2 Partenariats

N'ayant pas vocation à embrasser de multiples compétences biologiques ou fonctionnelles (autres que la flore, la caractérisation morphologique de l'interface-sol végétation et la dynamique de l'azote), je me suis attaché à lier des collaborations avec des spécialistes de différents (i) groupes biologiques et (ii) processus écologiques intéressés par ma problématique. Ainsi, je présenterai les collaborations internes à mon laboratoire et externes à ce dernier avec lesquelles les données ont été acquises et valorisées. Seules les études traitant de la dynamique successionnelle des systèmes forestiers et des liens biologie – fonctionnement de l'interface sol-végétation sont présentées (Tableau 2).

Tableau 1 Publications, programmes de recherche et collaborations issus des activités de recherche en lien avec la thématique présentée²

Objectifs	Valorisation	Financement	Collaboration interne	Collaboration externe
Caractérisation Biologique				
Flore :	[21] – [11] – [20] - [19] - [16]	Prg1		J. Bardat (UMR 7205 MNHN/CNRS – MNHN Paris) G. Decocq (Univesité Picardie); D. Alard (UMR INRA Biogeco – Bordeaux)
Macrofaune du sol	[12] – RR2	Prg3	T. Decaëns	M. Hedde (UR INRA PESSAC – Versailles)
Mésofaune du sol	[4]	Prg3	M. Chauvat	
Microflore du sol	[10]	Prg 5	M. Akpa-Vinceslas	K. Laval & C. Gangneux (Labo. BIOSOL / ESITPA – Mont Sain Aignan)
Fonctionnement de l'interface sol-végétation				
Dynamique de l'azote	[7]	Prg3	M. Akpa-Vinceslas F. Bureau	B. Jabiol (AGROPARITECH – ENGREF / LERFOB)
Décomposition de la MO – Forme d'humus	[6] – [2] – [3]	Prg 3 – Prg5	M. Akpa-Vinceslas F. Bureau	J.-F. Ponge (UMR CNRS-MNHN 7179 – Brunoy) A. Brethes (Dpt. R&D – ONF / Orléans) R. Chevalier (CEMAGREF – Nogent/Vernisson)
Caractérisation MO	[10]	Projet de F. Bureau	F. Bureau	
Qualité MO fraîche	[Thèse J. Trap]	Prg 5.		I.Gattin (Labo. BIOSOL / ESITPA – Mont Sain Aignan)
Lien Faune - fonctionnement	[13] -	Ecodiv	T. Decaëns – F. Bureau	

4 Matériels et Méthodes

L'acquisition de données pour la constitution du *modèle empirique de trajectoire dynamique des relations peuplement forestier – fonctionnement de l'interface sol végétation* a été réalisée dans le massif forestier d'Eawy (Haute-Normandie), massif géré en futaie régulière pure. Les principaux résultats de ces travaux seront détaillés ici.

Parallèlement, en fonction des financements acquis, des situations de peuplements mélangés ont été et sont prospectées. Pour ces derniers, l'espèce dominante est toujours une espèce de fin de succession *i.e.* reconnue comme longévive, compétitrice et à litière non améliorante (Grime *et al.*, 1988; Rameau *et al.*, 1989) *e.g.* *Fagus sylvatica* ou *Quercus sp.* Une partie des résultats acquis dans ces contextes seront présentés dans les perspectives pour illustrer la possible utilisation du modèle dynamique de référence.

Enfin, les publications générés par les travaux ainsi que leurs sources de financements sont rappelées dès que nécessaires en note de base page afin d'éviter au lecteur des retours vers la première partie du mémoire.

² Les nombres cités entre crochet ([x]) renvoient aux numéros des publications citées dans la section 3.2.1 de la première partie. Prgx. renvoie aux numéros des programmes détaillés dans la section 3.3.1 de la première partie.

4.1 Chronoséquences

Dans le cadre des projets de recherche, *VIFLORHUM*³ et *BIODIV*⁴, un ensemble de parcelles traitées en futaie régulière pure de hêtre et mélangée chêne-charme a été sélectionné dans le but de reconstituer des chronoséquences de futaie régulière et comparer leur trajectoire dynamique en fonction de leur composition. Les critères qui ont guidé le choix des parcelles pour ces projets ont été :

- i. la représentativité régionale des pratiques sylvicoles et de l'essence objective,
- ii. la représentativité des classes d'âge pour reconstituer des chronoséquences selon une approche synchronique,
- iii. la proximité géographique pour les peuplements d'une même chronoséquence (afin de limiter les différences climatiques)
- iv. le développement sur sols limoneux, en position de plateau et de richesse minérale proche (afin de limiter les différences stationnelles)
- v. un nombre de parcelles suffisant pour autoriser les répétitions intra-classe d'âge et permettre l'inférence statistique des résultats.

Les massifs forestiers domaniaux d'Eawy en Haute-Normandie et de Montargis en région Centre répondaient à l'ensemble de ces critères. 12 parcelles ont été sélectionnées en région Centre pour reconstituer une chronoséquence de chênaie-charmaie sur 100 ans et près de 40 parcelles en forêt domaniale d'Eawy pour reconstituer une chronoséquence de hêtraie pure sur plus de 130 ans. Le laboratoire Ecodiv travaille depuis 11 ans sur la chronoséquence de hêtre pur à Eawy. Le nombre de parcelles élevé permet une rotation des sites d'étude afin de ne pas bloquer les travaux sylvicoles et les travaux d'exploitation. Les caractéristiques d'une partie de ces parcelles sont données en exemple dans le tableau 3.

³ Prg3 : 2005-2007 : GIP-ECOFOR, programme "Typologie de stations forestières", projet VIFLORHUM "Mise au point d'outils robustes d'estimation de la richesse minérale et de la production d'azote minéral du sol utilisant la valeur indicatrice de la flore, des formes d'humus et de la pédofaune" (Coordinateur : Michaël Aubert,)

⁴ Prg5 : 2008-2010 : Région Haute-Normandie - Projet BIODIV « Déterminismes et fonctions de la biodiversité » (coordinateur : Pr. T. Decaëns EA -1293 ECODIV) – Action DYNAMOF « Dynamique des matières organiques forestières » (Porteur : Michaël Aubert)

Tableau 2 Caractéristiques des parcelles constitutives de la chronoséquence de hêtraie gérée en futaie régulière pure, en forêt domaniale d'EAWY (Haute-Normandie), utilisée pour la thèse de J.Trap⁵ et les publications déclinées de cette dernière.

Stade	15 ans				65 ans				95 ans				130 ans			
	1	2	3	4	1	2	3	4	1	2	3	4	1	2	3	4
Répétition de peuplements																
Age en 2009 (années)	15	20	15	15	67	67	67	68	105	93	103	93	137	137	123	123
Dernier passage en coupe	2004	2003	2003	2003	2003	2003	2003	2004	2003	2004	2002	2004	2002	2003	2004	2004
Superficie (ha)	14.52	8.03	4.57	4.45	10.84	9.46	9.24	12.1	4.52	16.48	18.06	13.47	3.56	13.81	16.25	18.7
Surface Terrière (G en m ²)	15	21	22	17	26	30	27	30	20	29	30	22	20	23	20	24
% de hêtre (G/ha)	100	100	100	100	100	100	100	90	90	100	100	100	90	90	100	100
Formes d'humus ^a	Du	Du	H	Du	E	E	E	H	Do	E	E	H	E	Do	E	E
Séquence des horizons holorganiques ^b																
OLn	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x
OLv	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x
OF	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x
OH					x / (x) <1cm	x / (x) <1cm	x / (x) <1cm		x >1cm	x / (x) <1cm	x / (x) <1cm		x / (x) <1cm	x >1cm	x / (x) <1cm	x / (x) <1cm
structure du A ^c	BM	BM	J	BM	J	J	J	J	J	J	J	J	J	J	J	J
pH 0-5cm ^d	4.47	3.83	3.56	3.99	3.87	3.83	3.91	4.24	3.80	3.85	3.83	3.72	3.83	3.97	3.73	3.91
C/N 0-5cm ^d	15.1	16.6	17.8	15.7	16.3	15.4	16.9	15.0	15.5	15.4	18.5	15.9	15.4	15.8	15.0	14.8
P 0-5cm (g kg) ^d	0.13	0.23	0.18	0.16	0.18	0.12	0.10	0.20	0.18	0.21	0.22	0.23	0.48	0.12	0.12	0.15
CEC 0-5cm (cmol ⁺ kg) ^d	5.21	6.19	7.43	6.95	5.69	5.66	4.99	5.25	5.74	5.56	7.09	5.60	6.17	5.71	5.28	5.75

^a Du : Dysmull; H : Hemimoder; E : Eumoder; Do : Dysmoder (Jabiol et al. 2007)

^b OLn : feuilles entières non modifiées et âgées de moins de 1 an, OLv : feuilles entières ramollies décolorées collées âgées de plus de 1 an, OF : fragments végétaux grossiers en mélange avec moins de 30% de matière organique fine (MOF), OH : constitué de plus de 70% MOF, A: horizon organo-minéral selon Jabiol et al. (2007). x : horizon continu; (x) : horizon discontinu

^c BM : Biomacrostructuré par l'activité de vers de terre anéciques essentiellement; J : Juxtaposition de la matière organique à la matière minérale

^d les données sont des moyennes de 3 répétitions de mesures faites par peuplement

⁵ 10/2006-06/2010 : Jean Trap, « Relations morphologie-cycle de l'azote au sein de l'épisolum humifère en futaie régulière pure de hêtre » (Directeur Pr. T. Decaëns - ECODIV EA-1293 ; Co-directeur M. Aubert), Bourse région Haute-Normandie, taux d'encadrement 90%, Ecole doctorale Normande de Biologie Intégrative, Santé et Environnement -EdN BISE 497-

4.1.1 Peuplements purs

Les peuplements purs ont été sélectionnés dans la Forêt Domaniale d'Eawy située dans le nord-est du département de Seine-Maritime et gérée par l'Office National des Forêts. Cette forêt possède une superficie de 6905Ha. Propriété des Ducs de Normandie jusqu'en 1200, elle appartient par la suite à la Couronne de France excepté de 1415 à 1443, durant l'occupation de la Normandie par les Anglais, où elle est en possession de la famille Douglas. En 1789, elle obtient son statut actuel de forêt domaniale (ONF, 1989). C'est au début du XIX^{ème} siècle que les conversions de taillis sous futaie en futaie se multiplièrent (Boullard, 1994). Eawy entre dans la spirale en 1830 avec l'instauration de la forêt régulière selon la méthode Duchaufour (révolution de 150-170 ans, amélioration de période 20 ans) et la priorité faite au hêtre (ONF, 1948, 1989).

4.1.2 Peuplements mélangés

Des peuplements mélangés Chêne – charme ont été retenus en forêt domaniale de Montargis située dans le Loiret (45) et gérée par l'Office National des Forêts. Ce massif a une superficie de 4091 Ha. Cette superficie ainsi que les essences principalement gérées n'ont pas connues de changement majeur depuis le 12^{ème} siècle. A partir de 1670, la gestion dominante est le taillis de charme (*Carpinus betulus* L.) sous futaie de chênes (*Quercus petraea* (Mattus.) Liebl.). Dans un premier temps fixée à 70 ans, la périodicité des prélèvements de bois est par la suite ramenée à 25, 40 ou 50 ans en fonction des conditions stationnelles. A partir de 1857, ces taillis-sous-futaie sont partiellement convertis en peuplements de chênes avec, toujours en fonction des conditions stationnelles, la présence du hêtre ou du charme. Cette conversion s'est poursuivie jusqu'à aujourd'hui où les plus vieilles futaies de chênes issues de francs pieds (par régénération naturelle de peuplements en place) sont âgées d'une centaine d'années (Ponge and Chevalier, 2006).

4.2 Contextes pédo-climatiques

4.2.1 Région Haute-Normandie

Le massif forestier normand se situe dans une zone où le climat est défini comme tempéré océanique frais, avec une pluviométrie relativement abondante (850 à 940 mm par an) et régulièrement répartie tout au long de l'année. La température moyenne annuelle est assez fraîche (10°C) avec des amplitudes thermiques modérées (ONF *et al.*, 2006). Les parcelles sélectionnées pour reconstituer les chronoséquences sont localisées sur des matériaux limoneux d'origine éolienne (loess) constituant la formation géologique superficielle majeure de par leur épaisseur et leur continuité dans le pays de Caux et sur sa marge orientale (Forêt Domaniale d'Eawy). Ils reposent sur des matériaux d'altération de type argile à silex. Ces matériaux limoneux de plus de 1m d'épaisseur sont non carbonatés (pauvres en Ca) acides et présentent une texture relativement homogène : 10 à 20 % d'argile et 10 à 40 % de sables (Brêthes, 1984). Ces sols possèdent de fortes potentialités agronomiques mais présentent une grande sensibilité aux phénomènes de battance et d'érosion. Il existe cependant une hétérogénéité locale des profils de sols en relation avec les variations d'épaisseur de limons et/ou l'apparition plus ou moins marquée de phénomènes d'hydromorphie (Hedde, 2006).

Plus précisément, les parcelles retenues pour la constitution des chronoséquences sont localisées sur des épaisseurs de limon supérieures à 60 cm. Les profils de sol présentent quelques signes d'hydromorphie (2 à 15% de la surface visible) apparaissant aux alentours de 50cm. Ils sont classés dans les catégories des NEOLUVISSOL – LUVISSOL (AFES, 2008) ; endogleyic dystric Luvisol (FAO *et al.*, 2006). Un descriptif détaillé de profil de sol est présenté tableau 4. En terme de syntaxonomie phytosociologique, la végétation rattachée appartient à l'Endymio-Fagetum (Durin *et al.*, 1967).

Tableau 3 Caractéristiques physico-chimiques d'un profil de sol représentatif des parcelles de hêtre pur gérées en futaie régulière, en forêt d'Eawy utilisées au cours des différentes études.

Horizon	Depth cm	Particle size distribution					pH H ₂ O ¹	pH KCl ¹	Δ pH ¹	Ct ²	Nt ²	C/N	P2O5 _{Dy} ³	P2O5 _{Du} ⁴	Al _(KCl) ⁵						
		Coarse sand	Fine sand	Coarse silt	Fine silt	Clay										g.Kg ⁻¹			‰		Cmol ⁺ .Kg ⁻¹
		%																			
A	0-2.5	ND	ND	ND	ND	ND	4.00	ND	ND	140.73	8.73	16.12	0.08	0.27	ND						
E1	2.5-7	1.20	15.60	43.20	26.70	13.30	4.30	3.70	0.60	14.62	0.78	18.74	0.03	0.11	3.76						
E2	7-40	1	16.6	42.9	26.00	13.50	4.40	4.00	0.40	6.44	0.44	14.64	0.02	0.17	3.1						
Btg1	40-100	1.20	14.30	38.90	26.00	19.6	4.30	3.90	0.40	2.14	0.29	7.38	0.01	0.15	5.19						
Btg2	100-120	2.00	12.90	38.60	21.20	25.30	5.00	3.90	1.10	1.5	0.26	5.77	0.02	0.23	2.79						
Iic		2.90	10.30	39.00	22.80	25.00	5.20	4.10	1.10	1.6	0.3	5.33	0.01	0.08	1.27						

Horizon	Depth cm	Exchange complex (Cobaltihexammine) ⁶										Fe _{mj} ¹¹	Fe _t ¹²	Fe _{mj} / Fe _t	Fe _t / Clay	Fe _{mj} / Clay			
		K	Ca	Mg	Na	Al	Mn	H ⁺	S ⁷	T ⁸	BS ⁹						EAR ¹⁰	%	
		Cmol ⁺ .Kg ⁻¹															%		%
A	0-2.5	0.40	1.67	0.56	0.09	4.66	0.43	1.52	2.72	9.50	28.63	71.37	ND	ND	ND	ND	ND		
E1	2.5-7	0.07	0.08	0.05	0.03	3.54	0.09	0.34	0.23	3.60	6.39	93.61	0.88	1.63	53.8	1.23	0.66		
E2	7-40	0.04	0.05	0.03	0.02	2.68	0.05	0.16	0.14	2.80	5.00	95.00	0.86	1.69	50.95	1.25	0.64		
Btg1	40-100	0.11	0.08	0.06	0.03	5.16	0.06	0.17	0.28	6.00	4.67	95.33	1.30	2.62	49.81	1.34	0.67		
Btg2	100-120	0.18	2.78	2.43	0.09	2.65	0.06	0.21	5.48	9.30	58.92	41.08	1.74	3.24	53.83	1.28	0.69		
Iic		0.12	3.18	2.11	0.08	1.14	0.05	0.20	5.49	8.20	66.95	33.05	1.65	2.59	63.59	1.03	0.66		

¹ pH_{H2O} and pH_{KCl} estimated according to Baize method (Baize, 2000): 1:2.5 soil/liquid mixture with distilled water and KCl (1M). Δ pH= pH_{H2O} - pH_{KCl}² Total carbon and total nitrogen were measured by the mean of gaseous chromatography method with pyrolysis micro-analyser "CHN"³ Determination of phosphorus soluble with Dyer method (Dyer, 1894)⁴ Determination of phosphorus soluble with Duchaufour - Bonneau method in Bonneau and Souchier (Bonneau and Souchier, 1994)⁵ Determination of Exchangeable aluminium with Espiau - Peyronel method (Espiau and Peyronel, 1976)⁶ Determination of exchange complex by the mean of cobalt hexamine trichloride (Ciesielski and Sterckeman, 1997)⁷ S = Σ (K, Ca, Mg, Na)⁸ T = cation exchange capacity = Σ (K, Ca, Mg, Na, Mn, Al, H⁺)⁹ BS = Base saturation = S/T x 100¹⁰ EAR = Exchange acidity ratio = (T-S) x 100/T¹¹ Determination of iron by the mean of Mehra – Jackson method in Bonneau and Souchier (Bonneau and Souchier, 1994)¹² Determination of iron by the mean of Tamm in Bonneau and Souchier (Bonneau and Souchier, 1994)

4.2.1 Région Centre

Le massif forestier de Montargis est situé dans une région où le climat, de type océanique à faible influence continentale, est caractérisé par 650 mm de précipitations moyennes annuelles et 10.9°C de température moyenne sur un an. La moitié des précipitations tombe sous forme de pluie durant la saison de végétation (début avril à fin septembre). La température minimale est en moyenne de 3.9°C en janvier tandis que la température maximale moyenne est de 19°C en juillet (Chevalier, 2003). La chronoséquence reconstituée dans ce massif est une chronoséquence de chênaie-charmaie balayant des peuplements de 21 à 100 ans gérés en futaie régulière et sélectionnés parmi la liste de Ponge et Chevalier (2006). Ils sont situés en position de plateau (pente inférieure à 5%), sur limons d'épaisseur supérieure à 70cm sans hydromorphie prononcée. Tous les sols appartiennent à la catégorie des LUVISOLS (AFES, 2008). Pour plus de précisions, se référer à (Trap *et al.*, 2009)⁶.

4.3 Gestion sylvicole

4.3.1 Forêt domaniale d'Eawy et de Lyons

Lors de mes travaux de doctorat durant lesquels le premier jeu de parcelles permettant de reconstruire la chronoséquence de hêtraie pure gérée en futaie régulière fût constitué, le cycle sylvicole était basé sur une rotation de 170 ans selon la norme de sylviculture traditionnelle du hêtre en Normandie (Lanier, 1994). Par la suite la rotation fût ramenée à 150 ans (Figure 6) Dans les grandes lignes, il s'agit, en partant de 8000-10000 tiges à l'hectare à 10-15 ans de réduire la population totale à 3500-4000 tiges à 30-40 ans. Les nettoisements qui interviennent lors du stade gaulis sélectionnent les « tiges d'avenir », qu'elles soient déjà dominantes dans le peuplement ou « oppressées » par des individus de moindre qualité. Ce traitement est important car à partir de 50 ans, la hiérarchie au sein du peuplement est immuable, quelles que soient les interventions ultérieures (un arbre « oppressé » jusque-là ne se développera pas de façon intéressante si le ou les « oppresseurs » sont coupés tardivement). A 90 ans, le peuplement compte en moyenne 300-500 tiges à l'hectare obtenues soit par élimination naturelle soit par prélèvement sous forme de coupes d'éclaircie et d'hygiène. Ces coupes consistent à rechercher, au sein des « tiges d'avenir » pré-sélectionnées 80-120 tiges pour former le peuplement optimal d'exploitation. Les caractères recherchés sont :

- (i) une vigueur satisfaisante et l'absence de tares (fourches basses, chancres, mauvais élagage, pourriture, etc),
- (ii) la présence de critères qualitatifs recherchés (rectitude du fût, faible conicité, branches fines à insertion horizontale...),
- (iii) un espacement aussi régulier que possible entre les fûts, pour obtenir une distance moyenne d'environ 9-10 m avec une fourchette d'espacement de 7-12 m.

Les éclaircies suivantes sont des coupes d'hygiène et de récolte qui consistent en (i) l'enlèvement des arbres dépérissants, tarés ou mal conformés et gênant la croissance des arbres de bonne qualité et, (ii) la récolte des arbres à cime étriquée. L'exploitation du peuplement « objectif » se fait à partir de 100 ans et se poursuit pendant la préparation du peuplement à la régénération (à partir de 140 ans). Si la régénération artificielle (coupe à blanc en fin de rotation et plantation de semis) fût souvent la norme, la tendance actuelle est à la régénération naturelle ou naturelle assistée. Il s'agit de sélectionner les individus présentant les phénotypes les plus intéressants et de les conserver. Lors

⁶ [7] Trap J., Bureau F., Vincelas-Akpa M., Chevalier R., Aubert M. (2009) Changes in soil N mineralization and nitrification pathways along a mixed forest chronosequence. *Forest Ecology and Management*, 258, 1284-1292.

d'une coupe d'ensemencement, juste après une fainée importante, le peuplement est encore éclairci. La coupe définitive intervient 10-15 après la coupe d'ensemencement (Hedde, 2006).

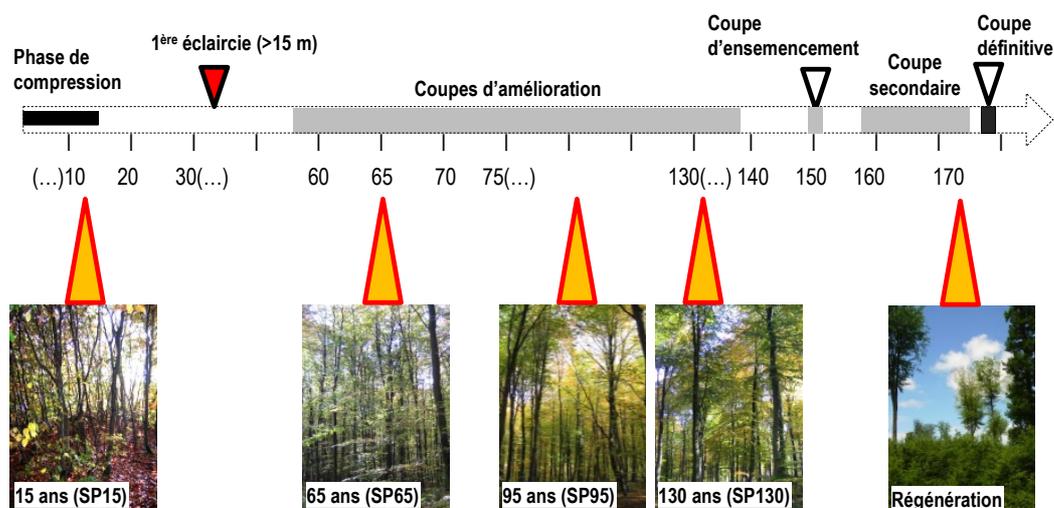


Figure 6 Principales phases sylvicoles réalisées au cours d'une rotation (de base 150 ans) de futaie régulière pure de Hêtre en Forêt d'Eawy .

4.3.2 Forêt domaniale de Montargis

Les peuplements de futaie régulière retenus étaient des peuplements de francs pieds issus de régénération de peuplements en place (Ponge and Chevalier, 2006). Le sol n'a jamais été travaillé avant l'installation de la régénération mais la compétition semis – strate herbacée a pu être limitée par un nettoyage mécanique (rarement chimique). Des cloisonnements sont mis en place pour faciliter les opérations de gestion sylvicole et ce, dès le plus jeune âge. Au stade gaulis des opérations de nettoyage ont lieu et parfois même des dépressages lorsque le peuplement atteint 6 mètres de hauteur. Ensuite, la densité des peuplements est réduite par des éclaircies tous les 6 ans à partir de 14 mètres de hauteur, tous les 8 ans à partir de 18m de hauteur, tous les 10 ans dans les peuplements âgés de 60 à 75 ans puis, tous les 12 à 15 ans par la suite. En générale, plus les peuplements avancent dans l'âge, plus les éclaircies sont faibles (Richard, 2004).

4.4 Echantillonnage

Toutes les méthodes d'échantillonnage décrites ci-après ont été réalisées le long de la chronoséquence de hêtraie pure et les principaux résultats seront présentés par la suite⁷. Pour ce qui concerne les peuplements mélangés, l'échantillonnage est plus fragmentaire. Les résultats seront abordés dans la partie « perspectives » dans le but d'illustrer l'intérêt de construire un modèle de référence pour étudier la manière dont la gestion sylvicole oriente les relations épigés – endogés dans les systèmes forestiers.

4.4.1 La macrofaune du sol

Dans chaque parcelle, dans un à trois quadrats de 1m², la macrofaune du sol fût échantillonnée par l'emploi combiné de l'extraction chimique au formol et du tri manuel (Raw, 1959). Les quadrats ont été matérialisés à distance de toutes traces d'exploitation forestière (e.g. rémanents ligneux,

⁷ Se référer aux articles produits en annexes pour plus de détails sur les méthodes employées.

ornières) susceptibles d'impacter la morphologie de l'épisolum humifère (Aubert *et al.*, 2006)⁸ et des troncs d'arbres pour limiter les phénomènes d'acidification liés à l'accumulation de matière organique (Beniamino *et al.*, 1991). La totalité des horizons O a été prélevée et rapportée au laboratoire pour la trier manuellement afin de récolter la macrofaune présente. Sur la surface dégagée, trois aspersion successives de 10 litres de formol 4% furent réalisées toutes les 15 min afin d'échantillonner les vers de terre (Decaens *et al.*, 2003). Les vers et les macro-arthropodes prélevés ont été fixés et conservés dans du formol à 4%. Enfin, un monolithe de sol de 25 x 25 x 30 cm fût dégagé au centre des quadrats dans le but de récolter les espèces ou les individus les moins sensibles au formol et appliquer, si nécessaire, un facteur de correction aux données d'abondances et de densités (Makeschin, 1997). Les lombricidés, les Isopodes et les Diplopodes ont été déterminés à l'espèce grâce aux clés de détermination de Bouché (1972), Demange (1981) et Hopkin (1991).

4.4.2 La mésofaune du sol

Pour la chronoséquence de Haute-Normandie, 2 échantillons ont été prélevés dans chaque parcelle en quatre occasions (Novembre 2007, Mars 2008, Juin, 2008 et Septembre 2008). Pour la région centre, 4 échantillons par parcelle ont été récupérés sur une date (Avril 2006). Pour les deux régions, chaque échantillon consistait en une carotte de sol de 5cm de diamètre incluant les horizons holorganiques et les 5 premiers centimètres du solum. Les carottes furent ensuite subdivisées en deux, horizons holorganiques d'une part et 5 premiers centimètres du solum d'autre part. L'abondance et la biomasse des communautés de collemboles ont ensuite été quantifiées par la méthode d'extraction sèche de Macfadyen (1962). L'identification jusqu'à l'espèce fut ensuite réalisée à l'aide des ouvrages de Gisin (1960), Zimdars and Dunger (2000) et Pomorski (1998).

Les points d'échantillonnage furent également placés à distance de toutes traces d'exploitation forestière ou de troncs d'arbres.

4.4.3 La microflore

La structure des communautés de la microflore a été estimée via la quantification de l'azote de la biomasse microbienne (Nmic) par fumigation au chloroforme selon la méthode de Brookes *et al.* (1985). La biomasse fongique fût quantifiée par le dosage de l'ergostérol du sol selon la méthode de Gong and Witter (2001). Enfin, l'ADN total a été extrait de l'épisolum humifère et quantifié par spectrofluorométrie. L'ADN fongique a été estimé par amplification de l'ADNr18s (Borneman and Hartin, 2000). L'ADN bactérien a été quantifié par amplification de l'ADNr16s selon la méthode de Marchesi *et al.* (1998).

Les traits biologiques fonctionnels des communautés bactériennes furent appréhendés par l'utilisation des profils fonctionnels BIOLOG© (BIOLOG © ECOPLATE, 96 puits contenant 3 reliquats de 31 sources carbonées) selon la méthode de Calbrix *et al.* (2005).

4.4.4 Production et décomposition de la litière

Les retombées de litière ont été quantifiées à l'aide de paniers d'une superficie de 1m², de 30cm de profondeur et situés à 1m au-dessus du sol. 3 paniers par parcelle furent disposés. La litière fût récoltée régulièrement puis triée en trois catégories (feuilles, bois et organes reproducteurs) puis pesée.

⁸ Aubert M., Margerie P., Ernoult A., Decaens T., Bureau F. (2006). Variability and heterogeneity of humus forms at stand level: Comparison between pure beech and mixed beech-hornbeam forest. *Annals of Forest Science*, 63, 177-188.

Les vitesses de décomposition de la litière furent estimées par la méthode des sachets de litière (Bocock and Gilbert, 1957; Verhoef, 1995) à l'aide de sachets en nylon caractérisés par une maille de 0.175mm. Les sachets furent remplis avec 10g de litière (feuilles) préalablement séchée à l'air libre. Cette quantité de litière correspond aux retombées moyennes annuelles de litière dans une hêtraie du Nord-Ouest de la France selon Le Bret et al. (2001). 6 sachets ont ensuite été déposés dans les parcelles de chaque stade de la chronoséquence en respectant l'âge des peuplements ayant produit la litière *e.g.* une parcelle de 95 ans a reçu des sachets contenant de la litière issue de peuplements âgés de 95 ans. Tous les 1, 3, 5, 7, 10 et 12 mois (6 dates), un sachet fût récupéré dans chaque parcelle pour quantifier la perte de masse.

4.4.5 Stock de Carbone

Le stock de carbone pour chaque horizon OL, OF-OH, A et O-Ceq a été estimé en multipliant la quantité de C organique de l'horizon considéré par l'épaisseur de l'horizon et par la densité apparente de ce dernier. Dans chaque parcelle, une zone d'échantillonnage de 40m x 20m fût établie. La zone fût divisée en 3 bandes d'égale largeur elles-mêmes divisées en 20 quadrats de 1m². Dans chacune, après enlèvement des horizons hologaniques, 1 carotte de sol 5cm de diamètre et de 35cm de profondeur⁹ a été prélevée dans 4 quadrats de 1m² aléatoirement sélectionnés parmi les 20. L'épisolum humifère fût lui prélevé dans des quadrats de 26cm x 26cm aux quatre coins et au centre de la zone d'échantillonnage en séparant les différents horizons constitutifs (OL, OF, OH et A). Le carbone organique total fût quantifié avec un analyseur élémentaire par pyrolyse - CHN pour chaque horizon (O-Ce, OL, OF, OH et A).

4.4.6 Cycle de l'azote

La minéralisation de l'azote a été estimée par la mesure des capacités de minéralisation et nitrification potentielles (NH₄⁺ et NO₃⁻) en conditions contrôlées *ex situ* et *in situ*.

Ex situ, la méthode utilisée fût la méthode d'incubation à 28°C durant 28 jours (Hart et al., 1994; Robertson et al., 1999). Cette méthode fût réalisée en utilisant des inhibiteurs sélectifs comme l'acétylène pour la minéralisation autotrophe (De Boer and Kowalchuk, 2001) et le Captan comme fongicide (Chen et al., 2001) afin de mettre en évidence les décomposeurs actifs (bactéries vs champignons, bactéries autotrophes vs hétérotrophes). Les horizons OL, OF-OH et O-5cm furent incubés séparément. Les prélèvements ont été faits en 3 points par parcelles lors d'une seule date d'échantillonnage au printemps.

In situ, le suivi des capacités de minéralisation et de nitrification potentielles ainsi que des processus de dénitrification, de lessivage d'azote inorganique et de prélèvements racinaires ont été réalisés mensuellement durant un an. Pour les capacités de minéralisation et de nitrification, la méthode employée fût celle Hatch et al. (2000) se traduisant par l'incubation de carottes (15cm de long, 7.5cm de diamètre) d'épisolum humifère entières et enfermées dans des bocaux durant 7 jours au champ. L'utilisation d'acétylène en parallèle a permis de :

- i. Distinguer, la nitrification bactérienne autotrophe de la nitrification bactérienne hétérotrophe (De Boer and Kowalchuk, 2001)
- ii. Quantifier la quantité d'azote perdu par dénitrification lorsque l'acétylène est dosé à 10% en volume (Jarvis et al., 2001).

⁹ Dans le but de comparer les stocks de C de systèmes forestiers avec ceux de systèmes agricoles développés sur luvisol, la masse de sol d'une épaisseur de 30cm, dans une culture annuelle fut prise comme référence. Cette masse correspondait 422±19Kg.m⁻². Dans les parcelles de la chronoséquence, la masse de sol équivalente (nommée O-Ce pour O-Crop Equivalent) variait de 32,5cm à 39,4 cm avec une distribution présentant une médiane à 35,5±0,5cm. Cette épaisseur fût retenue pour l'échantillonnage.

Les pertes par lessivage d'azote minéral (NH_4^+ et NO_3^-) ont été quantifiées en utilisant des résines échangeuses d'anions et de cations placées sous certaines carottes (15 cm de profondeur) durant les 7 jours d'incubations (Hatch *et al.*, 2000; Jussy *et al.*, 2000). Les prélèvements racinaires ont été estimés par différence entre l'azote minéral lessivé piégé par des résines échangeuses placées :

- (i) sous les carottes en incubation
- (ii) à 15 cm de profondeur dans le sol non perturbé (Jussy *et al.*, 2000).

5 Principaux résultats

5.1 Biologie de l'épisolum humifère

5.1.1 Macrofaune détritvire

Les assemblages d'espèces de la macrofaune du sol le long de la chronoséquence d'Eawy ont été appréhendés lors de la thèse de M. Hedde¹⁰ et lors du projet VIFLORHUM¹¹. Les patrons de variabilité de la structure, de la composition et de l'organisation ont été décrits pour les macro-détritivores (vers de terre et macro-arthropodes) et les facteurs écologiques responsables de ces patrons, recherchés. Les résultats ont fait l'objet d'une publication (Hedde *et al.*, 2007a)¹²(annexe 1) et d'un rapport de projet (VIFLORHUM)¹³.

La chronoséquence utilisée lors des travaux de thèse de M. Hedde était constituée de 3 stades âgés en moyenne de 28, 62 et 132 ans ainsi que d'un stade de régénération. 19 espèces de détritvires ont été identifiées appartenant aux groupes des oligochètes, des isopodes et des diplopodes. Aucun vers de terre anécique ne fut échantillonné et une seule espèce de vers endogé (*Octolasion cyaneum* Savigny, 1826) fût récoltée au cours de la chronoséquence. La structure et la composition des communautés de détritvires varient peu. A l'exception de *Dendrodrillus octaedra*, uniquement présent dans les vieilles futaies, toutes les espèces sont présentes quel que soit le stade sylvicole. La phase de régénération naturelle assistée se démarque nettement des autres stades sylvicoles par une biomasse d'individus et une richesse spécifique des assemblages très faibles (Figure 7) et ce sans apparition d'espèce nouvelle. Si aucun turn-over d'espèces ne se dégage réellement puisque les espèces sont présentes tout au long du cycle, en moyenne, par stade, la richesse maximale est obtenue dans les peuplements de 60 ans. Par ailleurs, les assemblages sont dominés en densité, biomasse et richesse spécifique par les espèces ayant pour habitat les horizons holorganiques. En conséquence, la gestion en futaie régulière pure de hêtre traitée à la révolution de 150 à 170 ans (gestion pratiquée sur les peuplements retenus pour l'étude) ne semble pas autoriser l'alternance « phase autotrophe » dominée par les invertébrés de la litière durant la croissance des peuplements *versus* « phase hétérotrophe » dominée par les communautés de vers anéciques et endogés comme cela a pu être montré dans d'autres systèmes naturels ou semi-naturels sur des sols acides (Bernier and Ponge, 1994; Ponge and Delhay, 1995; Salmon *et al.*, 2006). Chez ces auteurs, la phase dite autotrophe est qualifiée comme telle en référence à l'impact dominant de la végétation sur le

¹⁰ 2002-2006 : Michaël Hedde, « Etude de la relation entre la diversité des macro-invertébrés et la dynamique de la matière organique dans les sols limoneux des plateaux de Haute-Normandie » (Collaboration à l'encadrement sur la partie forestière des travaux de thèse)

¹¹ 2005-2007 : GIP-ECOFOR, programme "Typologie de stations forestières", projet VIFLORHUM "Mise au point d'outils robustes d'estimation de la richesse minérale et de la production d'azote minéral du sol utilisant la valeur indicatrice de la flore, des formes d'humus et de la pédofaune" (Coordinateur : Michaël Aubert, Université de Rouen-ECODIV).

¹² [12] Hedde M., Aubert M., Bureau F., Margerie P., Decaëns T. (2007) Soil detritivore macro-invertebrate assemblages throughout a managed beech rotation. *Annals of Forest Sciences*, 64, 219-228.

¹³ RR2 : Aubert, M., Bergès, M., Brethes, A., Bureau, F., Jabiol, B., Ponge, J.-F., Trap, J. (2007). AAP Typologie des Stations Forestières (2004). GIP-ECOFOR, Paris.

fonctionnement du sol via les prélèvements racinaires. La phase hétérotrophe fait référence à la période du cycle sylvigénétique durant laquelle la faune du sol a un impact dominant sur le fonctionnement de ce dernier via ses activités relatives à la décomposition et à l'incorporation de la matière organique dans les horizons superficiels du sol.

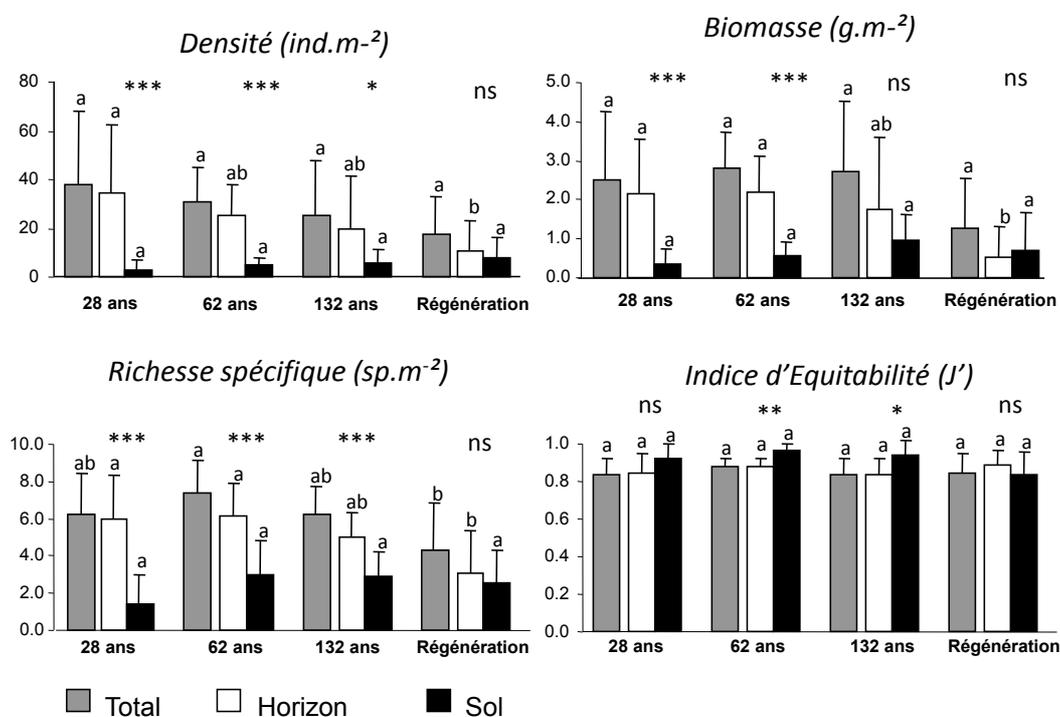


Figure 7 Valeurs moyennes des métriques relatives à la structure des assemblages d'espèces de détritivores pour les horizons holorganiques, le sol et l'ensemble de l'épisolum (Total) dans les 4 stades de la chronoséquence. Les barres verticales représentent les erreurs standards. Les lettres (a, b) font référence aux différences significatives entre stade au seuil de 5% (test *post hoc* Tuckey HSD). Les astérisques indiquent les différences significatives entre les assemblages des horizons holorganiques et ceux du sol (n.s. non significatif, * $p < 0.05$, ** $p < 0.01$, *** $p < 0.001$). $n=3$ pour les stades 28 et 62 ans. $N=4$ pour les stades 132 ans et régénération.

En termes de structuration des assemblages, le principal facteur écologique structurant est un gradient de maturation des peuplements se caractérisant par une « ambiance forestière » humide froide et tamponnée depuis les stades jeunes vers une ambiance chaude et sèche dans les vieilles futaies ouvertes et les phases de régénération. Le second facteur structurant est plus proximal opposant (i) les habitats constitués d'horizons OF et OH épais caractéristiques des formes d'humus de type Moder développées dans les futaies matures fermées aux (ii) habitats constitués de fins horizons de litière OL caractéristiques des formes d'humus de type Mull. Le long de ces deux gradients (maturation et formes d'humus), les résultats ont montré que la coexistence des espèces durant la phase de régénération était grandement basée sur l'hétérogénéité du milieu générée par les pratiques de régénération. Ce même constat avait déjà été fait pour les communautés floristiques (Aubert *et al.*, 2003a)¹⁴. Pour cette raison, la phase de régénération naturelle ne fut pas prise en compte dans le plan d'échantillonnage du projet VIFLORHUM pour lequel l'échantillonnage a été

¹⁴ [21] Aubert M., Bureau F., Alard D. (2003). Diversity of plant assemblages in managed temperate forest: a case study in Normandy (France). *Forest Ecology and Management*, 175, 321-337.

resserré sur une chronoséquence de 130 ans avec 4 stades âgés de 15, 65, 95 et 130 ans en moyenne. Les facteurs écologiques structurant les assemblages de détritivores ne changèrent pas fondamentalement même si leur interprétation, à partir d'une analyse indirecte de gradient, fût plus délicate (Figure 8).

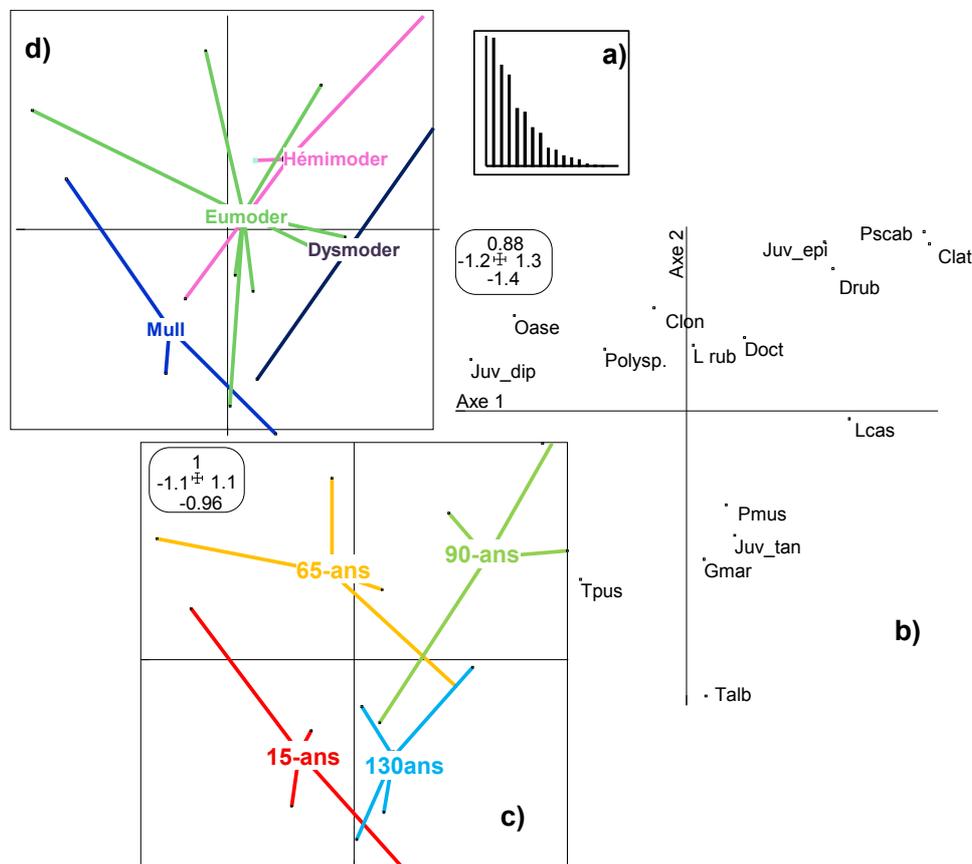


Figure 8 Analyse factorielle des correspondances réalisée sur les densités de macro-détritivores échantillonnées dans l'ensemble sol et horizons holorganiques des différents stades de la chronoséquence de futaie régulière de hêtre pur sur 130 ans. *n*=4 pour chaque stade. a) décroissance des valeurs propres, l'inertie relative de l'axe 1 est de 22.78%, celle du second de 17.9%. b) Projection des espèces dans le plan factoriel 1-2 (cf. annexe 1 pour les abréviations). c) projections des stades dans le plan 1-2. L'axe 1 est interprété comme un gradient de maturations de peuplements. d) projection des formes d'humus présentes dans les parcelles dans le plan 1-2. L'axe 2 est interprété comme une opposition mull-modér.

En termes de mode de coexistence des espèces, les assemblages présentant une dispersion minimale des traits écologiques des espèces tendent à être présents dans les peuplements âgés de 130 ans. Au regard des écart-types, cette tendance est non significative mais les diversités factorielles¹⁵ les plus

¹⁵ La diversité factorielle (FD) est la variance conditionnée des relevés faunistiques le long des axes d'une analyse factorielle des correspondances. Pour un axe donné (ou gradient écologique), elle constitue une métrique du degré d'organisation écologique des assemblages en mesurant la dispersion des espèces de l'assemblage le long du gradient écologique. Pour un gradient écologique donné, une faible FD pour un assemblage indique que les espèces constitutives de cet assemblage ont des exigences écologiques proches sur le gradient considéré (Chessel, D., Lebreton, J.D., Prodon, R., 1982. Mesures symétriques d'amplitude d'habitat et de diversité intra-échantillon dans un tableau espèces-relevés : cas d'un gradient simple. *Académie des Sciences 295 - série III*, 83-90, Thioulouse, J., Chessel, D., 1992. A method for reciprocal scaling of species tolerance and sample diversity. *Ecology* 73, 670-680, Aubert, M., Alard, D., Bureau, F.,

faibles (en moyenne), pour les deux facteurs structurant, ont été calculées pour ce stade (Figure 9). Ce resserrement des traits écologiques est une des conditions permettant de statuer sur la présence d'une phase de complémentarité écologique dans des conditions « biostatiques ». Nous n'avons cependant pas utilisé d'approche relative aux traits biologiques des espèces. Il est par conséquent difficile de réellement conclure à ce mode de coexistence car les facteurs environnementaux externes (*i.e.* maturation du peuplement et morphologie de l'épisolum humifère) peuvent représenter, pour les assemblages d'espèces, un forçage supérieur à celui des interactions biotiques.

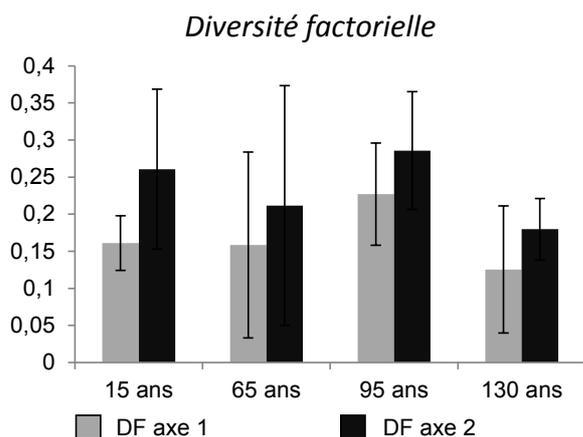


Figure 9 Diversité factorielle moyenne calculée pour chaque stade de la chronoséquence. Les barres verticales représentent les écarts-types associés. $n=4$ pour chaque stade. L'emploi d'une ANOVA (Kruskal-Wallis One-Way-AOV) n'a pas révélé d'effet stade significatif pour les diversités factorielles associées aux deux axes de l'AFC présentée en Figure 8, au seuil de 5%.

5.1.2 Mesofaune du sol

La mésofaune du sol a été appréhendée le long de la chronoséquence au cours du projet VIFLORHUM¹⁶ et fait l'objet d'une publication soumise¹⁷ (annexe 2). Comme expliqué précédemment, l'échantillonnage a été resserré sur une chronoséquence de 130 ans avec 4 stades âgés de 15, 65, 95 et 130 ans en moyenne.

Sur l'ensemble de la chronoséquence, 44 espèces furent identifiées avec une richesse spécifique moyenne montrant des différences significatives entre les stades (Figure 10). Les vieilles futaies présentent une richesse spécifique significativement supérieure aux autres stades. Les gaulis et les jeunes futaies présentent les plus faibles valeurs tandis que les futaies adultes (95 ans) ont des valeurs intermédiaires. L'abondance des individus suit le même patron tandis que la biomasse totale scinde la chronoséquence en deux groupes : (i) les stades de 90 et 130 ans avec de fortes valeurs et (ii) les stades de 15 et 65 ans avec de faibles valeurs.

Le turn-over des espèces le long de la chronoséquence est relativement faible. Si quelques espèces montrent une spécificité pour un stade donné *e.g.* *Allacma fusca* et *Mesaphorura yossi* pour les stades jeunes ou *Tomocerus minor* et *Ceratophysella denticulata* pour les vieilles futaies, les

2003a. Diversity of plant assemblages in managed temperate forests: a case study in Normandy (France). *Forest Ecology and Management* 175, 321-337. . Par conséquent, cet assemblage présente une forte cohérence écologique pouvant refléter des mécanismes de coexistence des espèces à l'équilibre (phase biostatique). La FD renvoie aux processus de déliton il est donc nécessaire de disposer d'une métrique rendant compte de la dispersion des traits biologiques des espèces constitutives des assemblages afin de quantifier le degré de similarité des espèces, en référence aux règles d'assemblage des communautés).

¹⁶ Prg3 : 2005-2007 : GIP-ECOFOR, programme "Typologie de stations forestières", projet VIFLORHUM "Mise au point d'outils robustes d'estimation de la richesse minérale et de la production d'azote minéral du sol utilisant la valeur indicatrice de la flore, des formes d'humus et de la pédofaune" (Coordinateur : Michaël Aubert, Université de Rouen-ECODIV).

¹⁷ Chauvat M., Trap J., Perez G., Delporte P., Aubert M. (soumis) Collembolan assemblages across a 130-year chronosequence of beech forest. Soil organisms.

différences inter-stade sont essentiellement dues à des changements dans les rapports de dominance entre espèces constitutives des assemblages.

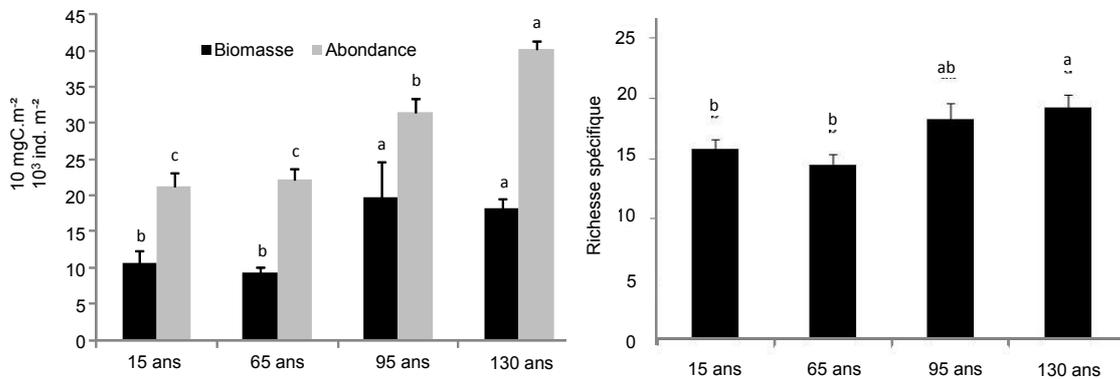


Figure 10 Abondance - biomasse (à droite) et richesse spécifique (à gauche) des assemblages de collemboles durant la chronoséquence (hêtraie pure) de 130 ans. Les valeurs représentent des moyennes par stades (avec leurs erreurs standards). Les différentes lettres (a, b, c) représentent les différences significatives entre stade testées à l'aide d'un test de moyenne *post hoc* (Tukey HSD, $p < 0.05$).

Le facteur avancé pour expliquer ces patrons est l'épaississement des horizons holorganiques de surface (*i.e.* développement des formes d'humus de type Moder le long de la chronoséquence) permettant (i) une augmentation de la ressource spatiale et (ii) une augmentation de la ressource trophique *e.g.* mycéliums fongiques (cf partie communauté microbienne 5.1.3.). Par ailleurs, la variance intra-stade, montrant la dispersion des points d'échantillonnage pour un même stade, est particulièrement forte pour les jeunes peuplements et faible pour les vieilles futaies (Figure 11.). Les stades de 65 et 90 ans ont des valeurs intermédiaires. A l'instar de la macrofaune, cette diminution de la variance intra-stade avec la maturation du peuplement est un préalable pour conclure à la présence d'une phase de complémentarité écologique dans des conditions « biostatique ». Une approche « traits biologiques » serait également nécessaire pour statuer définitivement.

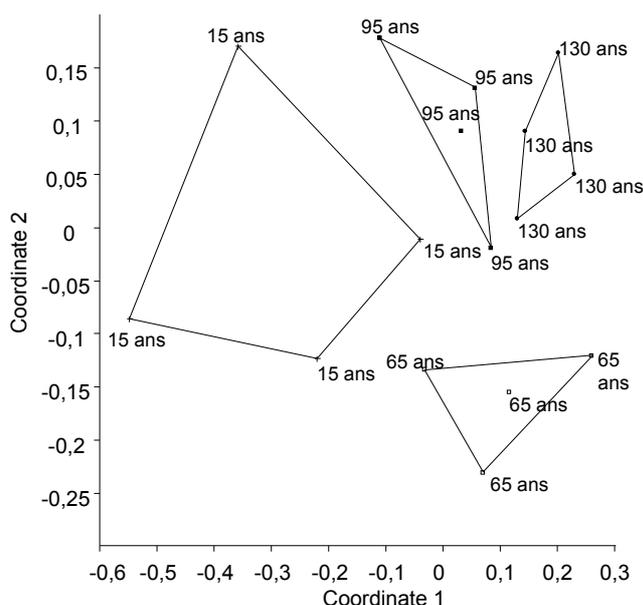


Figure 11 Ordination multidimensionnelle non-métrique (NMDS) des assemblages d'espèces de collemboles échantillonnées dans les 4 stades de la chronoséquence de 130 ans. L'ordination utilise une matrice de similarité Bray-Curtis basée sur l'abondance des espèces après transformation (racine-carrée). La taille des enveloppes pour chaque stade rend compte de la dispersion des points d'échantillonnage de ce stade dans un espace à deux dimensions.

5.1.3 Microflore édaphique

Appréhender la structuration des communautés de la microflore du sol sur la base des approches utilisées pour la macro- et la mésofaune est délicat au regard de (i) l'échelle à laquelle les processus biotiques et abiotiques contraignent ces espèces, (ii) des problèmes d'identification rendant difficile l'étude de la composition spécifique des assemblages et conséquemment, (iii) le manque d'information sur les traits biologiques et écologiques des espèces.

En conséquence seule la biomasse microbienne (bactérienne et fongique) a été appréhendée pour ce qui relève de la structure des communautés. Des profils d'activité métabolique potentielle (BIOLOG[®]) ont également été réalisés afin d'avoir une estimation de la diversité et de la similarité de traits biologiques fonctionnels au sein des communautés microbiennes. Il faut cependant relativiser les résultats qui vont suivre dans la mesure où les profils métaboliques BIOLOG[®] se réalisent avec un faible nombre de substrats carbonés (comparativement à la diversité des molécules potentiellement présentes dans l'épisolum humifère) et ciblent essentiellement les bactéries hétérotrophes. Ces travaux ont été réalisés durant la thèse de J. Trap¹⁸, ont fait l'objet d'une publication (Trap *et al.*, 2011c)¹⁹ consultable en annexe 3 et furent financés par le projet VIFLORHUM.

Au cours de la chronoséquence de 130 ans, les biomasses bactériennes et fongiques sont beaucoup plus importantes dans les horizons holorganiques que dans l'horizon organo-minéral quelle que soit l'approche utilisée pour quantifier ces dernières (Tableaux 5 et 6). Ceci s'explique par le fait que les sites sont localisés sur des sols acides et que les formes d'humus développées sont en grande partie de type moders (Jabiol *et al.*, 2009)²⁰.

Tableau 4 Valeurs moyennes (écart-type) par stade et horizon de l'épisolum humifère pour l'azote microbien (N_{mic}), le ratio N microbien–N total de l'horizon et la biomasse fongique par dosage de l'ergostérol. Les différentes lettres (a-b) indiquent les différences significatives entre classe d'âge après une ANOVA suivie d'un test de moyenne *post hoc* (Tukey HSD, $P < 0.05$, $n=4$)

Indices de Biomasse Microbienne	Horizon			
	Stade	OL	FH	A
Biomasse microbienne N ($\mu\text{g-N g}^{-1}$)				
15 ans	240.57 (94.91) a	223.50 (59.80) a	10.75 (4.82) a	
65 ans	305.43 (80.17) a	221.73 (79.08) a	9.27 (6.18) a	
95 ans	298.42 (78.23) a	219.99 (58.80) a	5.72 (0.36) a	
130 ans	379.65 (19.55) a	286.38 (76.72) a	9.84 (2.75) a	
Quotient microbien (N _{mic-to-N_t})				
15 ans	1.27 (0.43) b	1.36 (0.59) a	0.03 (0.01) a	
65 ans	1.53 (0.24) ab	1.43 (0.68) a	0.03 (0.02) a	
95 ans	1.19 (0.37) b	1.15 (0.41) a	0.02 (0.00) a	
130 ans	2.17 (0.15) a	1.76 (0.75) a	0.03 (0.01) a	
Biomasse fongique ($\mu\text{g-ergosterol g}^{-1}$)				
15 ans	221.37 (34.69) a	57.90 (10.14) b	2.23 (0.77) b	
65 ans	203.90 (25.44) a	76.88 (5.77) ab	2.09 (0.14) b	
95 ans	192.64 (27.15) a	75.37 (10.08) ab	2.75 (0.60) ab	
130 ans	184.70 (28.18) a	78.98 (7.33) a	3.10 (0.24) a	

¹⁸ 10/2006-06/2010 : Jean Trap, « Relations morphologie-cycle de l'azote au sein de l'épisolum humifère en futaie régulière pure de hêtre » (Directeur Pr. Thibaud Decaëns. Co-Direction M. Aubert (ECODIV EA-1293), Bourse région Haute-Normandie) Ecole doctorale Normande de Biologie Intégrative, Santé et Environnement -EdN BISE 497-).

¹⁹ [1] Trap J., Laval K., Akpa-Vinceslas M., Gangneux C., Bureau F., Decaëns T., Aubert M. (2011) Humus macro-morphology and soil microbial community changes along a 130-yr-old *Fagus sylvatica* chronosequence. *Soil Biology and Biochemistry*, 43, 1553-1562.

²⁰ Jabiol B., Ponge J.-F., Brêthes A., Zanella A., Aubert M., Bureau F. (2009). Typologie des formes d'humus forestières (forêts des climats tempérés). In: Baize, D., Girard, M.C., Jabiol, B., Rossignol, J.P., Eimberck, M. and Beaudou, A. (Ed.), Référentiel Pédologique 2008. AFES, Editions Quae, Paris.

Si la dominance des champignons est nette dans les horizons de litière (OL), elle est relative dans les horizons fragmentés et contenant de la matière organique fine (OF/OH). Le ratio champignons – bactéries est à l’avantage de ces dernières dans les jeunes peuplements et s’inverse avec la maturation des peuplements *i.e.* sensiblement équitable dans les peuplements d’âge intermédiaire et à l’avantage des champignons dans les vieilles futaies.

Tableau 5 Valeurs moyennes (écart-type) par stade et horizon de l’épisolum humifère pour l’ADN bactérien (B), l’ADN fongique (F) et le ration F/B. Les différentes lettres (a-b) indiquent les différences significatives entre classe d’âge après test de Kruskal-Wallis ($p < 0.05$, $n=4$)

Estimateur de biomasse <i>Stand age-classes</i>	Horizons		
	OL	FH	A
ADN bactérien -B- ($\mu\text{g g}^{-1}$ of dry soil)			
15 ans	3.47 (0.57) a	1.25 (0.37) a	0.52 (0.19) a
65 ans	2.05 (0.98) a	1.22 (0.46) a	0.62 (0.40) a
95 ans	2.97 (1.72) a	1.33 (0.26) a	0.77 (0.55) a
130 ans	2.12 (0.81) a	1.66 (0.41) a	0.55 (0.14) a
ADN fongique -F- ($\mu\text{g g}^{-1}$ of dry soil)			
15 ans	19.71 (3.47) a	1.02 (0.57) b	0.11 (0.08) a
65 ans	9.56 (2.36) b	1.45 (0.47) b	0.08 (0.02) a
95 ans	11.08 (1.28) b	1.37 (0.31) b	0.12 (0.01) a
130 ans	9.61 (1.74) b	3.41 (0.65) a	0.08 (0.01) a
ratio F/B			
15 ans	5.91 (1.95) a	0.84 (0.34) b	0.18 (0.11) a
65 ans	5.54 (2.45) a	1.06 (0.47) ab	0.18 (0.11) a
95 ans	4.52 (2.05) a	1.03 (0.10) ab	0.21 (0.17) a
130 ans	5.60 (1.30) a	2.05 (0.24) a	0.16 (0.04) a

En conséquence, les changements dans la morphologie de l’épisolum humifère observés avec le vieillissement des peuplements (Aubert *et al.*, 2003a; Aubert *et al.*, 2004; Hedde *et al.*, 2007a)²¹ s’accompagnent d’une modification de la structure des communautés de la microflore notamment dans les horizons OF et OH. La dominance de la fonge dans le sol est généralement associée à des pH acides ou à des faibles teneurs en nutriments assimilables (Morris and Boerner, 1998; Baath and Anderson, 2003). Cependant, les différences en termes de pH (4.94 pour les horizons OH et 3.90 pour l’horizon A, en moyenne) et de capacité d’échange cationique le long de la chronoséquence ne sont pas significatives (Trap, 2010). La ressource trophique et, plus particulièrement la qualité des matières organiques présentes dans ces horizons *e.g.* matière organique complexe et difficilement dégradable (Karroum *et al.*, 2004; Karroum *et al.*, 2005), peut être à l’origine de ces changements dans la composition de la microflore.

Les profils métaboliques réalisés sur les Ecoplaques BIOLOG ont montré que la plus grande richesse de substrats métabolisés était dans les horizons holorganiques des vieilles futaies (Tableau 7). Les communautés microbiennes des jeunes peuplements dégradent le plus faible nombre de substrats tandis que les stades de 65 et 95 ans présentent des valeurs intermédiaires. Cette diversité croissante de substrats métabolisés ne s’accompagne pas d’une activité biologique potentielle croissante comme le montre l’absence de différence significative le long de la chronoséquence pour

²¹ [20] Aubert M., Bureau F., Alard D., Bardat J. (2004). Effects of tree mixture on the humic epipedon and vegetation diversity in managed beech forests (Normandy, France). *Canadian Journal of Forest Research*, 34 (1), 133-248.

[21] Aubert M., Bureau F., Alard D. (2003). Diversity of plant assemblages in managed temperate forest: a case study in Normandy (France). *Forest Ecology and Management*, 175, 321-337.

[12] Hedde M., Aubert M., Bureau F., Margerie P., Decaëns T. (2007) Soil detritivore macro-invertebrate assemblages throughout a managed beech rotation. *Annals of Forest Sciences*, 64, 219-228.

l'« Average Well Color Development » (AWCD). L'augmentation de la richesse fonctionnelle des communautés bactériennes le long de la chronoséquence est également expliquée par le développement des formes d'humus de type moder, notamment l'horizon OH associé. Cet horizon constitué de matière organique fine issue des déjections de la faune du sol fournit une grande variabilité de substrats carbonés complexes (Karroum *et al.*, 2005) pouvant exercer une pression de sélection sur les communautés bactériennes.

Tableau 6 Valeurs moyennes (écart-type) par stade et horizon de l'épisolum humifère pour la richesse des substrats carbonés dégradés dans les plaques ECO (BIOLOG©) et l'activité bactérienne associée (AWCD). Les différentes lettres (a-b) indiquent les différences significatives entre classe d'âge après une ANOVA suivie d'un test de moyenne *post hoc* (Tukey HSD, $P < 0.05$, $n=4$)

Indices fonctionnels <i>Stand age-classes</i>	Horizons								
	OL		FH		A				
Richesse de substrat									
<i>15 ans</i>	4.5	(1.60)	b	6.6	(2.49)	b	4.6	(2.95)	a
<i>65 ans</i>	7.6	(1.82)	ab	9.7	(2.62)	ab	4.0	(2.62)	a
<i>95 ans</i>	6.7	(0.81)	ab	8.7	(1.25)	ab	1.2	(1.08)	a
<i>130 ans</i>	10.3	(0.23)	a	11.7	(1.94)	a	2.2	(1.94)	a
AWCD									
<i>15 ans</i>	1.41	(0.19)	a	1.88	(0.27)	a	0.39	(0.18)	a
<i>65 ans</i>	1.30	(0.13)	a	1.69	(0.25)	a	0.09	(0.01)	a
<i>95 ans</i>	1.43	(0.28)	a	1.69	(0.18)	a	0.03	(0.22)	a
<i>130 ans</i>	1.67	(0.28)	a	1.89	(0.18)	a	0.61	(0.30)	a

5.2 Fonctionnement de l'épisolum humifère

5.2.1 Facteurs responsables du développement des moders.

La dynamique de l'épisolum humifère orientée vers les formes d'humus de type moder au cours du vieillissement des peuplements a été attribuée, dans les systèmes naturels, à une acidification des horizons superficiels du solum (Ponge *et al.*, 1998). Dans le cas de systèmes gérés, le parallèle entre développement des moders et acidification a également été constaté (Aubert *et al.*, 2003a; Chauvat *et al.*, 2007). Cette acidification est expliquée par l'importance des prélèvements racinaires des arbres durant la phase de forte croissance. Une forte absorption racinaire engendre une production de protons et une diminution de la richesse minérale dans les horizons superficiels du sol (Ponge *et al.*, 1998) lorsque les mécanismes « absorbeurs de protons » tels que la minéralisation de la matière organique ne la compensent pas (Ulrich, 1986; Binkley and Richter, 1987). Cette acidification affecterait l'activité biologique, notamment l'activité des vers de terre anéciques responsables de la formation des mulls et conduirait au développement des moders (Ponge *et al.*, 1998).

Dans notre chronoséquence, nous n'avons pas mis en évidence de changement significatif dans la composition de la macrofaune du sol (Hedde *et al.*, 2007a)²². Nous n'avons également pas pu associer le vieillissement du peuplement à des changements significatifs dans le pH, la capacité

²² [12] Hedde M., Aubert M., Bureau F., Margerie P., Decaëns T. (2007) Soil detritivore macro-invertebrate assemblages throughout a managed beech rotation. *Annals of Forest Sciences*, 64, 219-228.

d'échange cationique ou la teneur en différents cations basiques dans les 5 premiers centimètres du solum (Trap *et al.*, 2011b)²³ – cf. annexe 4²⁴.

Nous avons donc cherché à savoir si le développement des moders pouvait être dû, de manière non mutuellement exclusive (i) à une augmentation des retombées de litière au cours de la chronoséquence sans changement de vitesse de décomposition et/ou (ii) à un ralentissement de cette dernière. Si les retombées de litière ne varient pas de manière significative, la vitesse de décomposition de cette dernière varie grandement, passant d'un temps de résidence estimé de 20 mois dans les peuplements de 15 ans à plus de 30 mois dans les peuplements de 95 ans (Figure 12).

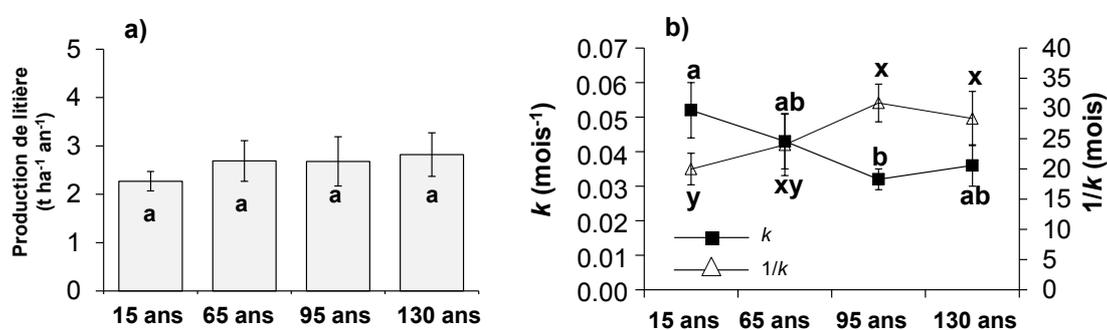


Figure 12 a) Production totale et b) constantes de décomposition de la litière dans les différents stades de la chronoséquence de hêtres purs. Les données présentées sont les moyennes par stades (\pm écarts-types). Pour les deux graphiques, les lettres indiquent les différences significatives, ou non, entre les stades, pour la production de litière (a), la constante de décomposition K (a-b) et son inverse 1/K (x-y). K fût calculée à partir de l'équation $(X_t - X_0) = e^{-kt}$ où X_0 est la quantité de litière placée dans les sachets de décomposition en début d'expérience et X_t la quantité de litière non décomposée en fin d'expérience *i.e.* au temps t. Les différences significatives ont été déterminées par une ANOVA suivi d'un test de comparaison de moyenne (Tukey HSD test, $p < 0.05$, $n = 4$)

L'une des causes avancée pour expliquer la diminution de la vitesse de décomposition avec le vieillissement des peuplements est un changement dans la qualité de la litière de hêtre. Nous avons montré (données de la thèse de J. Trap en cours de publication) qu'il existait deux phases de changement dans la qualité des litières de hêtre au cours de la chronoséquence. Une première phase entre 15 ans et 65 ans, durant laquelle la qualité de la litière de hêtre diminuait depuis les jeunes stades (15 ans) vers les peuplements âgés (95 ans). Les teneurs en lignine, le ratio C/N et le ratio Lignine/N, sont plus élevés à 95 ans qu'à 15 ans (Tableau 8). La seconde phase entre 95 ans et 130 ans, durant laquelle les attributs organiques et minéraux des litières montrent pour certains une tendance significative vers une amélioration de la qualité de la litière. Les teneurs en lignine ou en

²³ [2] Trap J., Bureau F., Brethes A., Jabiol B., Ponge J.-F., Chauvat M., Decaëns T., Aubert M. (2011) Does moder development along a pure beech (*Fagus sylvatica* L.) chronosequence result from changes in litter production or in decomposition rates? *Soil Biology and Biochemistry*, 43, 1490-1497.

²⁴ Etude financée par le PrG5 (Région Haute-Normandie - Projet BIODIV - coordinateur : Pr. T. Decaëns ; Action DYNAMOF - Porteur : Michaël Aubert-) et le PrG3 (GIP-ECOFOR, programme "Typologie de stations forestières", projet VIFLORHUM - Coordinateur : Michaël Aubert).

hémicellulose sont respectivement inférieures et supérieures à celles des futaies de 95 ans. Le ratio lignine/N tend lui-même (non significativement) à être inférieur. Ces patrons de variations sont significativement corrélés à la variabilité de la vitesse de décomposition au cours de la chronoséquence (Tableau 9).

Tableau 7 Qualité des feuilles de hêtre constitutives de la litière dans les 4 stades de la chronoséquence. Les fractions carbonées ont été estimées par fractionnement biochimique selon la méthode Van Soest (1967). Les différentes lettres (a-b) indiquent les différences significatives entre classe d'âge après un test de Kruskal-Wallis ($p < 0.05$, $n=4$)

	Stades			
	15 ans	65 ans	95 ans	130 ans
<i>Eléments minéraux (mg d'élément/g litière)</i>				
Ca	5.56 (1.39) a	5.67 (0.98) a	5.77 (0.55) a	5.70 (0.75) a
Mg	1.33 (0.22) a	0.84 (0.09) b	0.83 (0.14) b	0.73 (0.08) b
K	4.37 (1.22) a	3.50 (0.52) a	3.11 (0.65) ab	2.42 (0.43) b
Na	0.32 (0.10) a	0.32 (0.05) a	0.38 (0.07) a	0.35 (0.05) a
Mn	3.46 (0.15) b	3.58 (0.31) b	4.20 (0.49) a	3.91 (0.33) ab
<i>Fraction carbonées (% poids sec de cendres)</i>				
Soluble	36.09 (1.02) a	37.12 (1.77) a	37.47 (0.92) a	38.70 (2.06) a
Hemicellulose	13.83 (1.47) a	10.24 (1.64) b	10.20 (1.54) b	11.88 (2.25) ab
Cellulose	21.58 (4.53) ab	17.77 (2.66) b	19.44 (2.70) b	23.03 (2.09) a
Lignine	28.51 (2.89) b	34.87 (2.18) a	35.06 (2.74) a	29.12 (2.07) b
<i>N contenu dans les fractions (%)</i>				
Soluble	0.85 (0.35) a	0.66 (0.14) a	0.64 (0.09) a	0.72 (0.09) a
Hemicellulose	0.19 (0.05) a	0.03 (0.04) b	0.01 (0.01) b	0.16 (0.08) a
Cellulose	0.44 (0.15) a	0.28 (0.08) a	0.31 (0.07) a	0.46 (0.08) a
Lignine	1.88 (0.17) a	1.46 (0.14) b	1.35 (0.06) b	1.04 (0.17) c
N total	1.20 (0.17) a	0.96 (0.05) ab	0.93 (0.07) ab	0.88 (0.05) b
<i>Ratio</i>				
C/N	40.16 (5.51) b	49.07 (2.70) a	50.67 (4.82) a	53.55 (3.12) a
Lignine/N	24.09 (3.68) b	36.50 (4.23) a	37.87 (2.86) a	33.25 (5.05) a

Tableau 8 Coefficient de corrélation (rho) de Spearman's entre les attributs organiques et minéraux des litières de hêtre le long de la chronoséquence et (i) la masse et (ii) le C/N finaux des litières restantes après un an de décomposition en sachet dans les peuplements de chaque stade.

Attributs des litières	Masse finale		C/N final des litières	
	<i>rho</i>	<i>p</i> -value	<i>rho</i>	<i>p</i> -value
Lignine/N ratio	+ 0.66	***	+ 0.62	**
C/N	+ 0.63	*	+ 0.63	**
Lignine N	- 0.66	**	- 0.63	***
N	- 0.55	*	- 0.61	*
Mg	- 0.65	**		N.S.
Mn		N.S.	+ 0.58	**

N.S. non significatif

* $P < 0.05$

** $P < 0.01$

*** $P < 0.001$

5.2.2 Stock de carbone

Dans le cadre de l'augmentation croissante du niveau de CO₂ atmosphérique et des changements climatiques globaux associés, le rôle des systèmes forestiers dans le cycle du carbone, en particulier leur capacité à stocker ce dernier, est largement reconnu (Hagedorn *et al.*, 2001 ; Ostle *et al.*, 2009). Dans ce contexte, nous avons estimé les stocks de C le long de la chronoséquence incluant la phase de régénération durant la thèse de M. Hedde. Cette étude a généré une publication (Hedde *et al.*, 2008)²⁵ fournie en annexe 5.

Les stocks de C mesurés dans les 0-Ceq, le long de la chronoséquence, varient de manière non significative entre 6.21 et 6.80Kg.m⁻² (Figure 13) *i.e.* dans l'ordre des estimations données pour les sols forestiers français (Arrouays *et al.*, 2002). Les stocks dans l'horizon OL ne varient pas significativement. Les horizons OF-OH ne montrent pas de différences significatives entre 28 et 132 ans mais sont caractérisés par les stocks les plus faibles dans les parcelles en régénération. En revanche, les stocks de C dans l'horizon organo-minéral (A) sont les plus faibles dans les jeunes peuplements et les plus élevés dans les vieilles futaies âgées (2.19Kg.m⁻² et 2.83Kg.m⁻² en moyenne, respectivement).

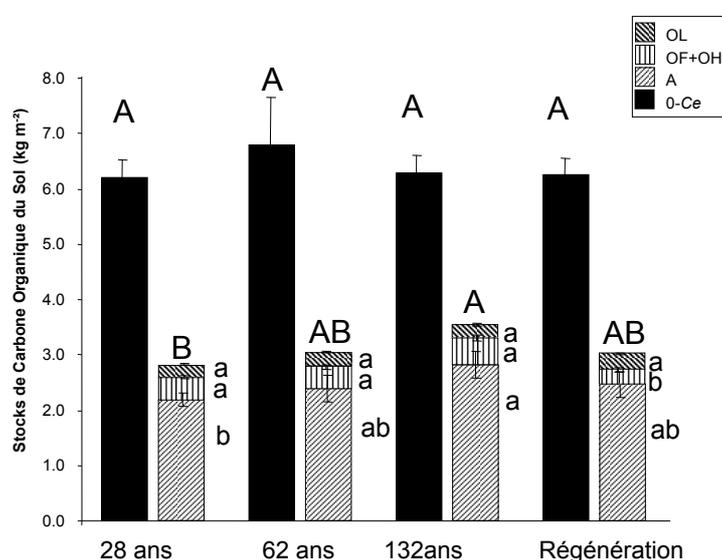


Figure 13 Stocks de C organique du sol (moyennes et erreurs standards) dans les horizons holorganiques (OL et OF+OH), dans l'horizon organo-minéral A et dans l'équivalent culture (0-Ce) pour les différents stades de la chronoséquence de hêtres purs. Les différentes lettres en majuscules (A-B) représentent les différences significatives entre stade. Les différentes lettres en minuscule (a-b) représentent les différences significatives, entre stade, pour un même horizon de l'épisolum humifère (Test de Kruskal–Wallis suivi d'un test de Kolmogorov–Smirnov ($\alpha = 0.05$) dans le cas d'une distribution non-normale ou test de Tukey-HSD après ANOVA ($\alpha = 0.05$) lorsque la normalité était respectée).

Depuis les jeunes peuplements jusqu'aux vieilles futaies, l'accumulation de C dans l'épisolum humifère fût estimée à +0.74Kg.m⁻². Le passage de la phase d'amélioration à la phase de régénération se traduisant par une chute des stocks estimée à -0,54Kg.m⁻². Le bilan en termes de stockage, sur l'ensemble de la rotation, reste positif à hauteur de +0,2Kg.m⁻². Fonctionnellement, le

²⁵ [10] Hedde M., Aubert M., Decaëns T., Bureau F. (2008) Dynamics of soil carbon stocks in a managed forest – the case of 200-years, beechwood chronosequence on acidic soil. *Forest ecology and Management*, 255, 193-202.

ralentissement de la décomposition et le développement des formes d'humus de type moder se traduisent, durant la phase de croissance, par le stockage de C dans l'épisolum humifère. La perte de C dans l'épisolum durant la phase de régénération, sans modification de la composition de la macrofaune du sol *i.e.* absence de vers de terre anéciques (Hedde *et al.*, 2007a)²⁶ étant attribuée à une réduction quantitative des retombées de litière après les coupes d'ensemencement.

5.2.3 Recyclage de l'azote

L'azote est depuis longtemps reconnu comme un élément limitant la productivité des écosystèmes forestiers (Duchaufour, 1989; Vitousek *et al.*, 1997). De ce point de vue, le gradient de formes d'humus (mull – moder – mor) classiquement vu comme un gradient décroissant d'activité biologique (Toutain, 1987) amène à considérer le développement des moders en cours de rotation comme problématique en termes de nutrition azotée des arbres. Cependant, des travaux récents ont montré que le gradient décroissant d'activité depuis les mulls vers les moders pouvait être nuancé (Michalet *et al.*, 2001; Aubert *et al.*, 2005; Andrianarisoa, 2009; Trap *et al.*, 2009)²⁷.

Nous avons donc caractérisé les capacités de minéralisation (ammonification et nitrification) potentielles de l'épisolum humifère le long de la chronoséquence de hêtres purs. Cette étude a été financée par le projet VIFLORHUM et a donné lieu à une publication (Trap *et al.*, 2011a)²⁸ produite en annexe 6. Les résultats ont montré que l'ammonification potentielle (au laboratoire) était la plus forte dans les parcelles de 130 ans, atteignant $249 \pm 20.9 \mu\text{gN.g}^{-1}\text{C.jour}^{-1}$ dans l'horizon OL et $114.2 \pm 20.0 \mu\text{gN.g}^{-1}\text{C.jour}^{-1}$ dans l'horizon OF/OH ; l'horizon A contribuant peu au processus quel que soit l'âge du peuplement (Tableau 10).

Tableau 9 Minéralisation (ammonification et nitrification) nette potentielle mesurée au laboratoire par la méthode des incubations en conditions contrôlées 28 jours à 28 degrés (Hart *et al.*, 1994). Les différentes lettres indiquent les différences significatives entre classe d'âge (A-B-C) ou entre horizon (x-y-z) suivant une ANOVA suivie d'un test de moyenne *post hoc* (Tukey HSD, $P < 0.05$, $n=4$)

	Stade			
	15 ans	65 ans	95 ans	130 ans
Ammonification potentielle nette ($\mu\text{g N g}^{-1} \text{C d}^{-1}$)				
OL	123.8 (22.3) C x	152.3 (30.4) BC x	177.5 (16.9) AB x	249.5 (20.9) A x
OF-OH	57.6 (12.4) B y	98.6 (30.8) AB x	145.5 (41.2) A x	144.2 (25.0) A y
A	16.1 (6.6) A z	33.1 (18.6) A y	12.6 (7.7) A y	22.7 (24.8) A z
Potential net nitrification ($\mu\text{g N g}^{-1} \text{C d}^{-1}$)				
OL	2.1 (2.5) A x	-3.8 (0.8) B y	-4.4 (0.7) B y	-4.0 (0.7) B y
OF-OH	23.6 (17.8) A x	10.6 (9.9) A x	17.4 (8.6) A x	11.7 (6.9) A x
A	12.1 (24.3) A x	-9.0 (4.7) A y	-19.0 (16.8) A y	-14.9 (3.4) A y
N mineralization rates (‰)				
OL	7.9 (1.5) B x	11.5 (2.3) B x	9.7 (2.3) B x	17.3 (0.5) A x
OF-OH	4.5 (1.0) B y	8.4 (2.9) AB x	10.0 (3.3) A x	9.8 (1.1) A y
A	1.2 (0.9) A z	1.1 (0.7) A y	0.2 (0.4) A y	0.5 (0.8) A z

La nitrification est très faible quand elle n'est pas annulée par des mécanismes d'immobilisation entre 15 ans et 65 ans dans les horizons OL et A, allant de pair avec la bascule du ratio champignons/bactéries décrite dans la section 5.1.3. L'utilisation d'inhibiteurs sélectifs nous a permis

²⁶ [12] Hedde M., Aubert M., Bureau F., Margerie P., Decaëns T. (2007) Soil detritivore macro-invertebrate assemblages throughout a managed beech rotation. *Annals of Forest Sciences*, 64, 219-228

²⁷ [7] Trap J., Bureau F., Vincelas-Akpa M., Chevalier R., Aubert M. (2009) Changes in soil N mineralization and nitrification pathways along a mixed forest chronosequence. *Forest Ecology and Management*, 258, 1284-1292.

[18] Aubert M., Bureau F., Vincelas-Akpa M. (2005). Spatial and temporal variability of inorganic nitrogen in pure and mixed deciduous temperate forests. *Soil Biology and Biochemistry*, 37, 67-79.

²⁸ [3] Trap J., Bureau F., Akpa-Vincelas M., Decaëns T., Aubert M. (2011) Changes in humus forms and soil N pathways along a 130-yr-old pure beech forest chronosequence. *Annals of Forest Science*, 68-3, 595-606.

de mettre en évidence l'importance des champignons dans l'efficacité du processus d'ammonification dans les horizons OL. Dans les horizons FH, l'ammonification est uniquement d'origine bactérienne à 15 et à 65 ans puis sous la dépendance des deux groupes à partir de 65 ans (70% bactérienne - 30% fongique). L'ammonification dans l'horizon organo-minéral est uniquement bactérienne tout le long de la chronoséquence. La nitrification est quant à elle assurée par les deux groupes.

Sur l'ensemble de l'épisolium, la minéralisation estimée au champ durant un an par la méthode d'incubation de Hatch *et al.* (2000) fût maximale dans les vieilles futaies de 130 ans ($210\text{KgN}\cdot\text{ha}^{-1}\cdot\text{an}^{-1}$) et entre 115 et $130\text{KgN}\cdot\text{ha}^{-1}\cdot\text{an}^{-1}$ pour les autres stades (Trap, 2010)²⁹

5.2.4 Dénitrification et lessivage de l'azote

Les pertes d'azote ont été estimées durant la thèse de J. Trap²⁷ et font l'objet d'un article en cours de préparation produit en annexe 7. Les pertes par lessivage (NH_4^+ et NO_3^-) à 20 cm de profondeur dans le sol et les pertes par dénitrification (NO , N_2O , NO_2) furent suivies mensuellement, durant un an, par des incubations au champ (Hatch *et al.*, 1990; Jussy *et al.*, 2000).

Les pertes par lessivage de nitrate ne présentèrent pas de différence significative entre les stades de la chronoséquence. Les valeurs moyennes se situaient autour de $10\text{KgN}\cdot\text{ha}^{-1}\cdot\text{an}^{-1}$ (Figure 14). La dénitrification fût la plus élevée pour les jeunes peuplements ($1.59\pm 0.50\text{KgN}\cdot\text{ha}^{-1}\cdot\text{an}^{-1}$) et la plus faible dans les vieilles futaies ($0.42\pm 0.17\text{KgN}\cdot\text{ha}^{-1}\cdot\text{an}^{-1}$). Les peuplements de 65 et 95 présentèrent des valeurs intermédiaires. Concernant l'ammonium, le lessivage fut le plus important dans les vieilles futaies ($2.94\pm 0.50\text{KgN}\cdot\text{ha}^{-1}\cdot\text{an}^{-1}$) et le plus faible à 95 ans ($1.22\pm 0.33\text{KgN}\cdot\text{ha}^{-1}\cdot\text{an}^{-1}$).

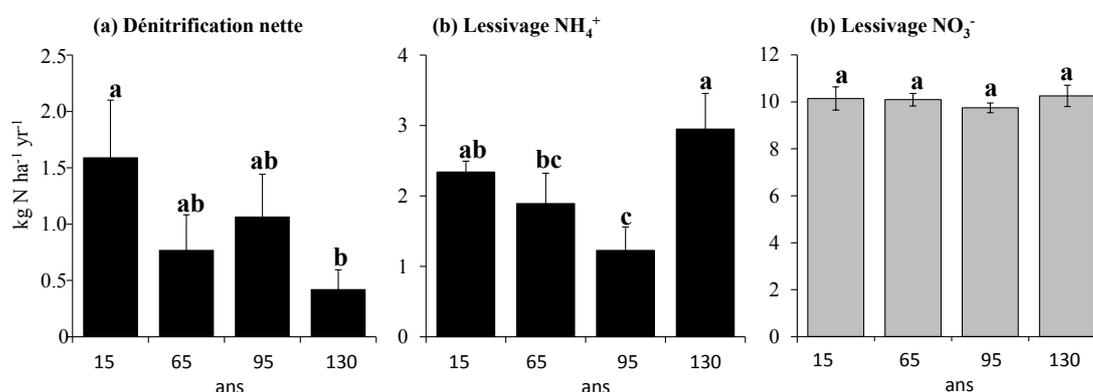


Figure 14 Dénitrification nette et lessivage d'azote minéral au champ (avec prélèvements racinaires) le long de la chronoséquence. Les données présentées sont des moyennes par stade (avec erreurs standards). Les lettres (a, b, c) indiquent les différences significatives entre stade suivant un Test de Kruskal–Wallis ($p < 0.05$, $n=4$)

A noter que les prélèvements racinaires vont croissants jusqu'à 95 ans où les valeurs d'azote minéral total prélevé sont les plus fortes de la chronoséquence ($161\pm 13.87\text{KgN}\cdot\text{ha}^{-1}\cdot\text{an}^{-1}$). Les plus faibles sont dans les jeunes peuplements alors que les parcelles de 65 et 130 présentent des valeurs intermédiaires (Figure 15). L'azote est, en grande majorité, prélevé sous forme d'ammonium excepté dans les jeunes peuplements où les deux formes (NH_4^+ et NO_3^-) sont prélevées de manière sensiblement équivalente. Les peuplements de 130 ans sont ceux prélevant les plus fortes quantités de NH_4^+ . Les peuplements de 95 et 130 ans sont ceux prélevant les plus fortes quantités NO_3^- .

²⁹ ²⁷ 10/2006-06/2010 : Jean Trap, « Relations morphologie-cycle de l'azote au sein de l'épisolium humifère en futaie régulière pure de hêtre » (Directeur Pr. Thibaud Decaëns. Co-Direction M. Aubert - ECODIV EA-1293), Bourse région Haute-Normandie, taux d'encadrement 90%, Ecole doctorale Normande de Biologie Intégrative, Santé et Environnement -EdN BISE 497-) financée par les projets Prg. 3 & 5.

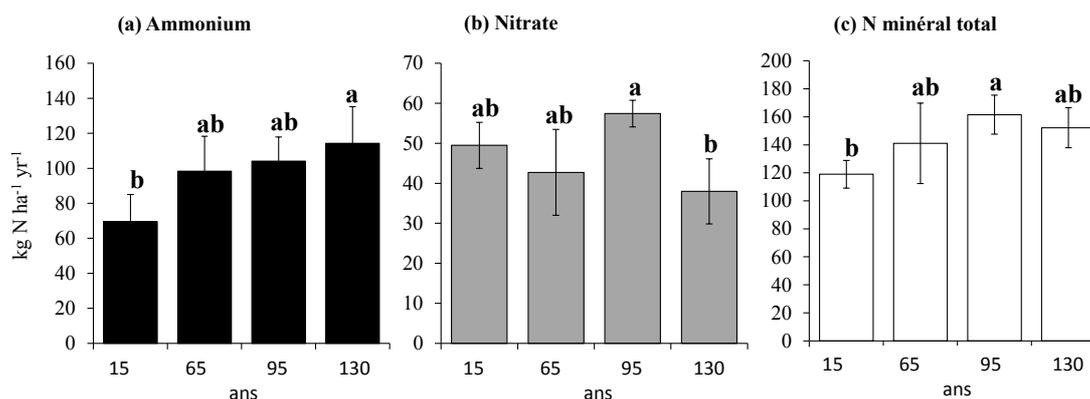


Figure 15 Prélèvements d'azote minéral par les racines mesurés au champ le long de la chronoséquence durant un an. Les données présentées sont des moyennes par stade (avec erreurs standards). Les lettres (a, b, c) indiquent les différences significatives entre stade suivant un Test de Kruskal–Wallis ($p < 0.05$, $n=4$)

Les résultats présentés ici sont à relativiser dans la mesure où les incertitudes liées à l'utilisation de méthode d'incubation *in situ* sont discutées depuis longtemps (Adams *et al.*, 1989; Jussy *et al.*, 2004). La suppression des racines peut directement impacter les processus soit parce que, mortes, leur matière organique restituée conduit à une surestimation des processus de minéralisation et de nitrification (Hatch *et al.*, 1990) ; soit parce que, vivantes, elles ont un effet direct sur le processus mesuré *e.g.* augmentation de la minéralisation, inhibition de la nitrification (Trap, 2010). Quoiqu'il en soit, les valeurs de prélèvements, de lessivage et de dénitrification sont dans la gamme de celles citées dans la littérature pour des hêtraies acides, sur sol drainé, avec des méthodes proches (Jussy *et al.*, 2004) ; Borken et Beese, 2005). En termes de tendance, les peuplements âgés de 95 ans présentent les pertes les plus faibles (aux alentours de $12 \text{KgN} \cdot \text{ha}^{-1} \cdot \text{an}^{-1}$) alors que les jeunes ont les pertes les plus fortes (aux alentours de $14 \text{KgN} \cdot \text{ha}^{-1} \cdot \text{an}^{-1}$).

6 Conclusion

Le vieillissement des peuplements de hêtres traités en futaie régulière pure selon la sylviculture pratiquée en forêt domaniale d'EAWY se traduit par deux principaux gradients écologiques structurant les communautés biologiques de l'interface sol-végétation : Un gradient d'ambiance forestière (faible luminosité, fraîcheur, hygrométrie) diminuant vers les phases de régénération et un gradient de forme d'humus Mull – Moder depuis les jeunes peuplements vers les vieilles futaies. Nous avons également montré l'importance de ces deux facteurs sur la structuration d'autres communautés biologiques comme les bryophytes corticoles (Bardat et Aubert, 2007)³⁰.

Sur la base de l'étude de la dispersion des espèces le long de ces deux gradients écologiques, les vieilles futaies fermées (130 ans) peuvent être considérées comme les habitats accueillant les communautés les plus organisées *i.e.* la ségrégation de niche et les mécanismes de coexistence à l'équilibre (phase biostatique) seraient prioritairement à chercher dans ces stades de la dynamique. En référence à l'hypothèse du « Bandit-Manchot » *i.e.* « la performance maximale de l'interface sol-végétation est acquise lorsque toutes les communautés ont atteint le même patron d'organisation basé sur la limitation de la similarité et la complémentarité de traits » ; nos résultats laissent

³⁰ Bardat J., Aubert M. (2007) Impact of forest management on the diversity of corticolous bryophyte assemblages in temperate forests. *Biological Conservation*, 139 (1-2), 47-66.

supposer que le « Jackpot » est à rechercher dans ces stades (Figure 16). L'utilisation des profils métaboliques bactériens abonde dans ce sens puisque les patrons de variabilité de la diversité fonctionnelle, faible à 15 ans et fortes à 130 ans, furent interprétés (Trap *et al.*, 2011c) comme le remplacement des souches bactériennes à croissance rapide de stratégie R par des souches spécialistes à croissance lente de stratégie K (Fierer *et al.*, 2007; Marschner *et al.*, 2011). Une nouvelle analyse des données déjà acquises, complétée par une étude de traits biologiques des espèces informant sur la limitation de la similarité au sein des assemblages, *e.g.* analyse de distance morphologique (Weiher *et al.*, 1998; Stevens and Willig, 2000) est néanmoins nécessaire pour valider cette hypothèse. Les métriques utilisées pour approcher l'organisation des assemblages ne font référence qu'aux effets des processus de délétions (faible dispersion des traits écologiques des espèces au sein des communautés sous l'effet des filtres environnementaux). Il est par conséquent nécessaire de tester la dispersion des traits biologiques en relation avec la limitation de la similarité pour statuer définitivement sur la mode de coexistence des espèces au sein des vieilles futaies fermées.

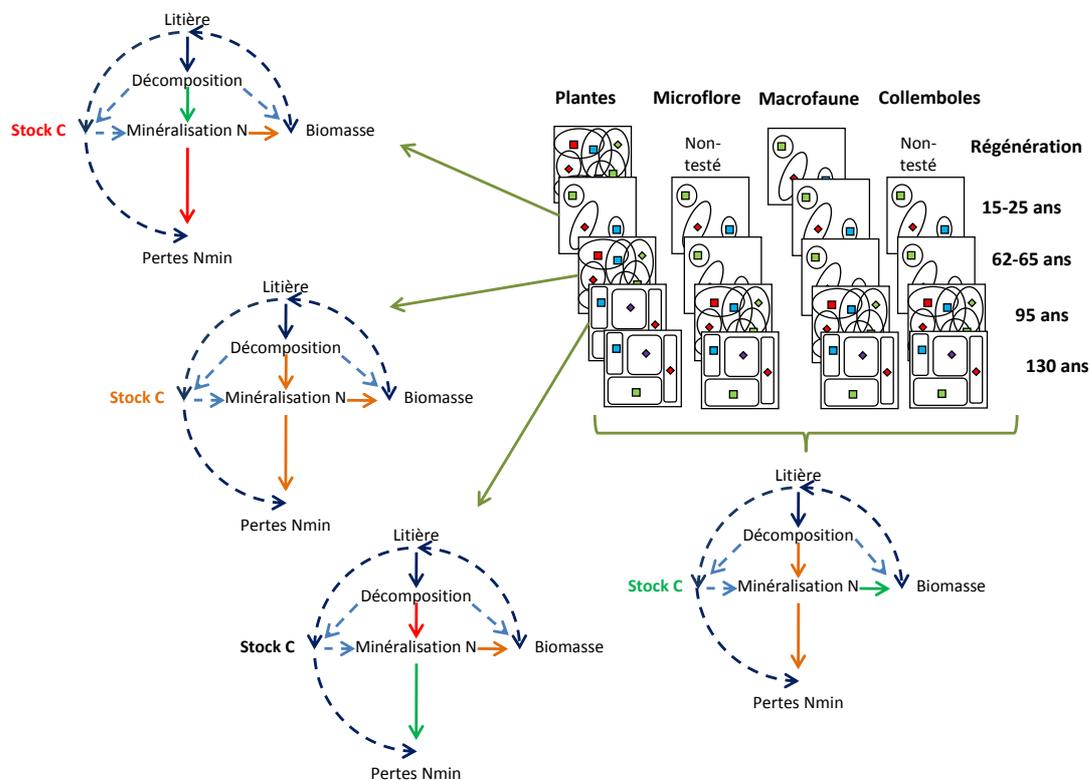


Figure 16 Synthèse des principaux résultats de recherche en référence à l'hypothèse du « Bandit-Manchot ». Pour la partie fonctionnelle, les traits pointillés indiquent les processus non étudiés. Les traits pleins en bleu indiquent les processus pour lesquels aucune variation significative n'a été mise en évidence au cours de la chronoséquence. Les traits pleins vert, rouge et orange indiquent les processus ayant montré des valeurs significativement et respectivement les plus fortes, les plus faibles et intermédiaires au cours de la chronoséquence. Pour le C, le processus de stockage n'a pas été étudié. Seuls les stocks ont été quantifiés. Pour ces derniers, les couleurs utilisées (vert, orange, rouge) suivent la même logique que pour les processus. Parmi ces résultats, la flore est le seul groupe qui fût étudié durant mes travaux de doctorat (Aubert *et al.*, 2003a)³¹

³¹ [21] Aubert M., Bureau F., Alard D. (2003). Diversity of plant assemblages in managed temperate forest: a case study in Normandy (France). *Forest Ecology and Management*, 175, 321-337.

De même, nos travaux n'ont abordé les mécanismes de coexistence des espèces que pour les producteurs primaires, les décomposeurs et deux groupes de détritivores : macrofaune et mésofaune. Aucun groupe de prédateurs n'a pour le moment fait l'objet d'une étude. L'étude de la variabilité de la diversité verticale des réseaux trophiques du sol le long de la rotation sylvicole est une des perspectives de travail à moyens termes. Elle avait déjà été envisagée lors du projet COFORSE (non retenu pour financement)³².

Si les travaux de caractérisation biologique de l'interface ne réfutent pas l'hypothèse centrale de mes travaux et doivent se poursuivre pour la valider, les résultats de l'approche fonctionnelle sont plus nuancés. La production d'azote minéral et les stocks de carbone sont les plus élevés dans le stade de vieilles futaies fermées, *a contrario*, la décomposition de la litière et les pertes d'azote minéral montrent des valeurs intermédiaires à celles d'autres stades sylvicoles. Les patrons de variation de la décomposition et des pertes ne traduisent cependant pas les mêmes tendances. La décomposition montre une tendance à l'amélioration par rapport aux futaies adultes de 95 ans, amélioration en lien avec une qualité de la litière restituée par le hêtre meilleure à 130 ans. Les pertes montrent une tendance à la « dégradation » par rapport aux futaies adultes, dégradation potentiellement attribuable à la diminution des prélèvements racinaires totaux dans les vieilles futaies. La longueur de la chronoséquence étudiée ne permet pas de statuer sur la poursuite de ces tendances. Cependant, replacées dans la perspective du fonctionnement de l'interface sol végétation au cours d'un cycle sylvigénétique décrit par les travaux de Bernier et Ponge (1994), Ponge et Delahaye (1995) et Arpin et al. (1998), elles peuvent faire du stade de vieilles futaies de 130 ans, le stade de la rotation sylvicole au cours duquel le système rebascule de la phase autotrophe (moder) à la phase hétérotrophe (mull). Durant la phase de maturation des peuplements, le fonctionnement de l'interface sol-végétation semble bien régulé et orienté par le peuplement forestier tel que décrit par Ponge et al. (1998) mais, de manière plus directe qu'envisagée par ces derniers. En effet, en conditions expérimentales (résultats non publiés issus de la thèse de J. Trap (2010) et fournis en annexe 8), le hêtre, via sa litière et son système racinaire ectomycorhizé, inhibe la nitrification autotrophe et favorise l'ammonification conduisant à une production d'ammonium plus importante. Via sa litière, il favorise également l'augmentation de la biomasse fongique et la diversité métabolique des bactéries hétérotrophes (profils métaboliques BIOLOG[®]) confirmant ainsi les résultats obtenus sur le terrain (Figure 17)

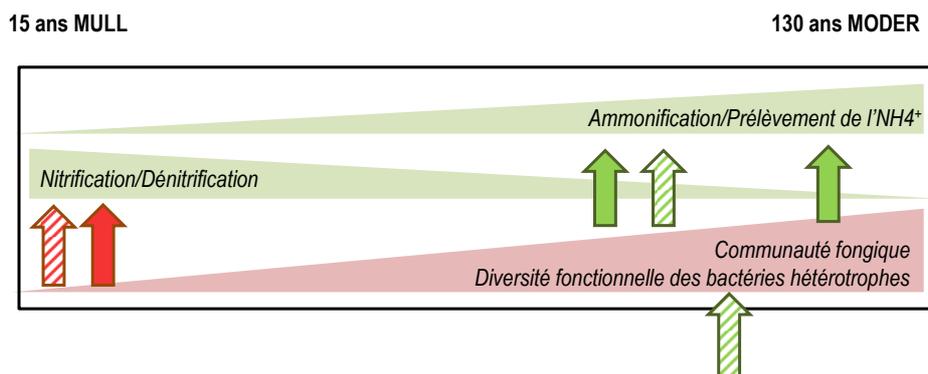


Figure 17 Synthèse des patrons de variation du recyclage de l'azote, des décomposeurs impliqués dans ce dernier ainsi que de l'influence du peuplement pur de hêtre au cours de la chronoséquence de 130 ans. Les flèches hachurées indiquent l'impact du hêtre via la qualité des litières. Les flèches pleines indiquent l'impact du hêtre via les racines ectomycorhizées. En vert les effets positifs et en rouge les effets négatifs.

³² Prg-nf 2 2009 & 2010: ANR Programme SYSTERRA (APP 2009 & 2010). « COntribution des FORêts mélangées de feuillus au maintien des Services Ecosystémiques : productivité, diversité et fonctionnement » (Acronyme COFORSE). Projet soumis en mars 2009 et mars 2010, non retenu.

En Haute-Normandie, sur un plan général, la futaie régulière reste le traitement sylvicole préconisé (Office-National-des-Forêts, 2006). Cependant, les dernières préconisations en termes de sylviculture du hêtre recommandent un cycle court produisant au final 60 à 80 tiges par hectare, avant récolte, en moins de 100 ans pour les stations très fertiles et moins de 120 ans pour les stations moyennement fertiles (Office-National-des-Forêts, 2007). Ces principes restent toutefois modulables. Le choix de l'âge maximal d'exploitabilité et du diamètre minimal d'exploitabilité réels peuvent être raisonnés au cas par cas par l'aménagiste en fonction de l'histogramme des classes d'âge, des diamètres dominants et des qualités, propres à chaque forêt (Office-National-des-Forêts, 2006).

Comparativement à d'autres modes de gestion tel que la futaie jardinée ou le taillis sous futaie, la futaie régulière, de par ses rotations plus longues, autorise la structuration des communautés basée sur les mécanismes de colonisation – compétition (Aubert *et al.*, 2003a; Bardat et Aubert, 2007) et conduisant à la limitation de la similarité au sein des assemblages. Cependant, la brièveté des rotations est depuis longtemps critiquée pour tronquer les cycles sylvicoles avant la phase biostatique (Christensen and Emborg, 1996), n'autorisant pas l'installation des espèces des vieux stades forestiers. Toutefois, ce constat est souvent fait sur la faible représentativité, voire l'absence, des cortèges d'espèces de vieux stades forestiers (Thomas and Packham, 2007) si bien qu'il est parfois difficile de fournir une information précise au forestier sur la longueur des rotations à adopter. Dans notre cas, la spécificité de certaines espèces de collemboles ou de vers de terre pour les stades de 130 ans, la présence de fonctions métaboliques bactériennes nouvelles ainsi que l'amélioration significative de la qualité de la litière de hêtre et de la vitesse de décomposition de cette dernière dans les vieilles futaies fermées de 130 ans milite pour ne pas raccourcir la rotation en deçà de 130 ans et pour conserver l'ambiance forestière jusqu'à cet âge.

7 Perspectives

Les perspectives de recherches en référence à ces premiers résultats peuvent être envisagées selon trois voies. Les nombreux résultats obtenus pour la constitution du modèle de référence n'ont pas permis de valider ou réfuter l'hypothèse centrale ayant cadré mes travaux jusqu'ici. La poursuite de l'acquisition de données au champ et surtout la mise en place d'expérimentation pour tester les corrélations statistiques entre compartiments sont une première voie. Ensuite, le modèle dynamique de référence (futaie régulière pure de hêtre) est avant tout un outil destiné à comprendre comment la gestion sylvicole oriente les relations entre compartiments biologiques et fonctionnement de l'interface sol-végétation. Même si le modèle n'est pas abouti, les premiers résultats obtenus ont montré des patrons de co-variation entre processus fonctionnels et communautés biologiques statistiquement robustes. La seconde voie va donc être de commencer à utiliser ce modèle pour apporter des réponses sur la manière dont la gestion sylvicole modifie ces patrons de co-variation. Enfin, le laboratoire ECODIV auquel j'appartiens mène des travaux dans des sites recouvrant les trois principales unités paysagères de la région Haute-Normandie: la plaine alluviale de la basse vallée de la Seine, les prairies sèches des coteaux calcaires de la vallée de Seine et les écosystèmes forestiers et agricoles des sols limoneux des plateaux. Le point commun à l'ensemble de ces sites est que les travaux menés par mes collègues enseignants-chercheurs d'ECODIV intègrent tous la dynamique temporelle des écosystèmes et agro-systèmes étudiés. La troisième voie de poursuite de mes travaux sera par conséquent de tester l'hypothèse du « Bandit-Manchot » sur des dynamiques autres que forestières afin d'envisager sa généralisation.

7.1 Poursuites des travaux antérieurs

L'intensité des interactions biologiques au sein du compartiment épigé, du compartiment endogé et entre les deux compartiments peut avoir d'importantes conséquences sur la vitesse des processus

écologiques à l'interface sol-végétation (Van der Putten *et al.*, 2009). La prédation de la faune du sol sur les communautés microbiennes (bactéries et/ou champignons) impacte notamment l'efficacité de la minéralisation de la matière organique et le relargage des nutriments (Mikola *et al.*, 2003) et, cet impact peut-être variable en fonction de la composition de la végétation en place (Aubert *et al.*, 2010).

La validation de l'hypothèse centrale de mes travaux nécessite donc la description des groupes de prédateurs des chaînes trophiques du sol. L'étude de la variabilité de la diversité verticale des réseaux trophiques du sol et surtout la structuration des assemblages d'espèces de prédateurs le long de la rotation sylvicole est par conséquent une des perspectives de travail à moyens termes. Devant les difficultés d'identification des invertébrés du sol, cette phase passera probablement par l'utilisation de la microgénomique permettant l'identification des espèces par l'utilisation des barcodes ADN et actuellement développée en écologie des sols (Rougerie *et al.*, 2009). Je collabore actuellement au projet GENOSOIL³³, coordonné par T. Decaëns et qui a pour objectif de développer une méthode de quantification de la biodiversité totale du sol (des microorganismes aux macroinvertébrés), sur la base de ces techniques, et en partie sur les sites forestiers utilisés pour la constitution du modèle de référence.

Ensuite, les résultats présentés ici sont en grande partie issus d'investigation au champ. S'ils dessinent des patrons de co-variation ou des corrélations statistiques significatives entre certaines caractéristiques de la végétation, de la faune du sol, de la microflore et certains processus comme la minéralisation de l'azote, il convient désormais de tester si ces corrélations reflètent de véritables liens de cause à effet. La poursuite des approches expérimentales développées durant les thèses de M. Hedde et de J. Trap s'imposent naturellement.

Nous avons menés par le passé deux types d'approches expérimentales : microcosmes en laboratoire (Hedde *et al.*, 2007b; Trap *et al.*, 2009; Hedde *et al.*, 2010; Trap *et al.*, 2011a)^{34,35,36} et mésocosmes au champ (cf annexe 8). Complexes et à dynamique lente, les systèmes forestiers se prêtent avec difficulté aux expérimentations plein champ mais la généralisation de résultats expérimentaux pour ces systèmes ne peut se faire que dans ce contexte. Les microcosmes réalisés durant de la thèse de M. Hedde ont montré (Hedde *et al.*, 2010) que la perte de masse de la litière et la minéralisation du C augmentaient avec la limitation de la similarité au sein d'assemblage d'espèces de la macrofaune. Cependant, les assemblages réalisés ne prenaient pas en compte les changements dans les rapports de dominance entre espèces existant durant la dynamique de la hêtraie pure. Ces changements, relevant des dynamiques compensatoires (variation des abondances de populations coexistant au sein d'une communauté en réponse aux interactions biotiques et abiotiques (Gonzalez and Loreau, 2009)) et existant parallèlement aux turn-over des espèces, peuvent avoir des conséquences fonctionnelles importantes. Incorporer les abondances d'espèces au sein des communautés aux mesures de similarité des assemblages est nécessaire afin de relier la diversité fonctionnelle de ces derniers aux fonctionnements des écosystèmes (Petchey et Gaston, 2006). Des études complémentaires sur l'effet de la dissimilarité au sein des assemblages d'espèces sur les processus écologiques à l'interface sol-végétation devront être menées au champ rejoignant l'avis de Kampichler *et al.* (2001) selon lesquels « *the frequent use of simple, easy-to-maintain and*

³³ Prg9 : 2010-2013 : Projet GENOSOIL-Fr « Approche génomique pour l'étude de la biodiversité totale du sol – application à l'évaluation des impacts anthropiques sur la biodiversité des sols des écosystèmes du Nord-Ouest de la France » (coordinateur. T. Decaëns -ECODIV) ; Appel d'offre GESSOL 3 2010 (implication personnelle 10%).

³⁴ [13] Hedde M., Bureau F., Akpa-vinceslas, M. Aubert M., Decaëns T. (2007). Beech leaf degradation in laboratory experiments : effects of eight detritivorous invertebrate species. *Applied Soil Ecology*, 35, 291-301.

³⁵ [7] Trap J., Bureau F., Vinceslas-Akpa M., Chevalier R., Aubert M. (2009) Changes in soil N mineralization and nitrification pathways along a mixed forest chronosequence. *Forest Ecology and Management*, 258, 1284-1292.

³⁶ [3] Trap J., Bureau F., Akpa-Vinceslas M., Decaëns T., Aubert M. (2011) Changes in humus forms and soil N pathways along a 130-yr-old pure beech forest chronosequence. *Annals of Forest Science*, 68-3, 595-606.

inexpensive experimental set-ups in the laboratory (microcosms) and the field (litterbags) reminds us of the lad who lost his key in the dark doorway, but looks for it under the street-lamp because there is more light over there ».

7.2 Modèle de référence et gestion sylvicole

La sécheresse exceptionnelle de l'année 2003 a mis en évidence la vulnérabilité de beaucoup de peuplements forestiers français au stress hydrique. Or, les modèles simulant l'évolution du climat français pour le siècle en cours, prévoient entre autre, des vagues de chaleur estivale plus fréquentes, plus longues et plus intenses (Planton, 2004). Une des pistes envisagées pour limiter les probables effets de ces changements climatiques est la réduction du nombre d'arbres par parcelle, réduisant de fait les prélèvements en eau du peuplement (Breda *et al.*, 2006). En termes de gestion forestière, cela se traduit par une augmentation du nombre de prélèvement de bois et une sylviculture plus dynamique (conduisant à un raccourcissement des cycles sylvicoles). Ces recommandations ont été inscrites dans le Plan Forestier National, cadrant la politique forestière française, pour faire face aux sécheresses récurrentes annoncées (Balandier, 2010). L'autre piste envisagée par les gestionnaires se trouve dans la mise en place de peuplements mélangés (Sevrin *et al.*, 2008). Ces derniers présentant une meilleure résistance aux intempéries climatiques, limitent les risques financiers et garantissent un retour sur investissement pour le gestionnaire (Knoke and Seifert, 2008).

Par l'utilisation du modèle dynamique de référence, pour lequel les patrons de variation de la diversité et du fonctionnement de l'épisolum sont renseignés ; la manière dont la composition ou la densité du peuplement forestier oriente et/ou régule le fonctionnement biologique de l'interface sol végétation sera estimée. Cette estimation se fera sur la base de la position des peuplements, plus ou moins mélangés, ou plus ou moins denses, par rapport à la trajectoire dynamique de référence. Nous avons développé cette approche durant mes travaux de thèse sur la flore et les formes d'humus (Aubert *et al.*, 2004)³⁷, ou de manière plus aboutie avec J. Bardat lors du projet n°1³⁸ sur la bryoflore corticole (Bardat and Aubert, 2007)³⁹ – publication fournie en annexe 9. Ce type d'approche sera poursuivie et son intérêt est illustré figure 18 par l'exploitation de données relatives à la description de l'épisolum humifère et au fonctionnement de ce dernier en termes de minéralisation de l'azote (données issues du projet VIFLORHUM⁴⁰).

Au cours des deux chronoséquences, le vieillissement des peuplements s'accompagne d'un changement de forme d'humus depuis des mulls plus ou moins actifs vers des moders. Ce changement de forme d'humus s'accompagne d'une augmentation des capacités de minéralisation potentielle de l'épisolum humifère (Min_O et Min-Prof *i.e.* capacité de minéralisation potentielle des horizons O et de l'ensemble du profil de l'épisolum) et d'une très faible variation dans les capacités de nitrification potentielle (Nit_O et Nit_0-5 pour nitrification dans les horizons O et dans les 5 premiers centimètres des horizons organo-minéraux et minéraux).

³⁷ [20] Aubert M., Bureau F., Alard D., Bardat J. (2004). Effects of tree mixture on the humic epipedon and vegetation diversity in managed beech forests (Normandy, France). *Canadian Journal of Forest Research*, 34 (1), 133-248.

³⁸ Prg1 : 1999-2002 : GIP-ECOFOR, programme « Biodiversité et gestion forestière », projet « Caractérisation d'indicateurs de réponse à différents modes de traitements forestiers »

³⁹ [11] Bardat J., Aubert M. (2007) Impact of forest management on the diversity of corticolous bryophyte assemblages in temperate forests. *Biological Conservation*, 139 (1-2), 47-66.

⁴⁰ Prg3 :2005-2007 : GIP-ECOFOR, programme "Typologie de stations forestières", projet VIFLORHUM "Mise au point d'outils robustes d'estimation de la richesse minérale et de la production d'azote minéral du sol utilisant la valeur indicatrice de la flore, des formes d'humus et de la pédofaune" (Coordinateur : Michaël Aubert).

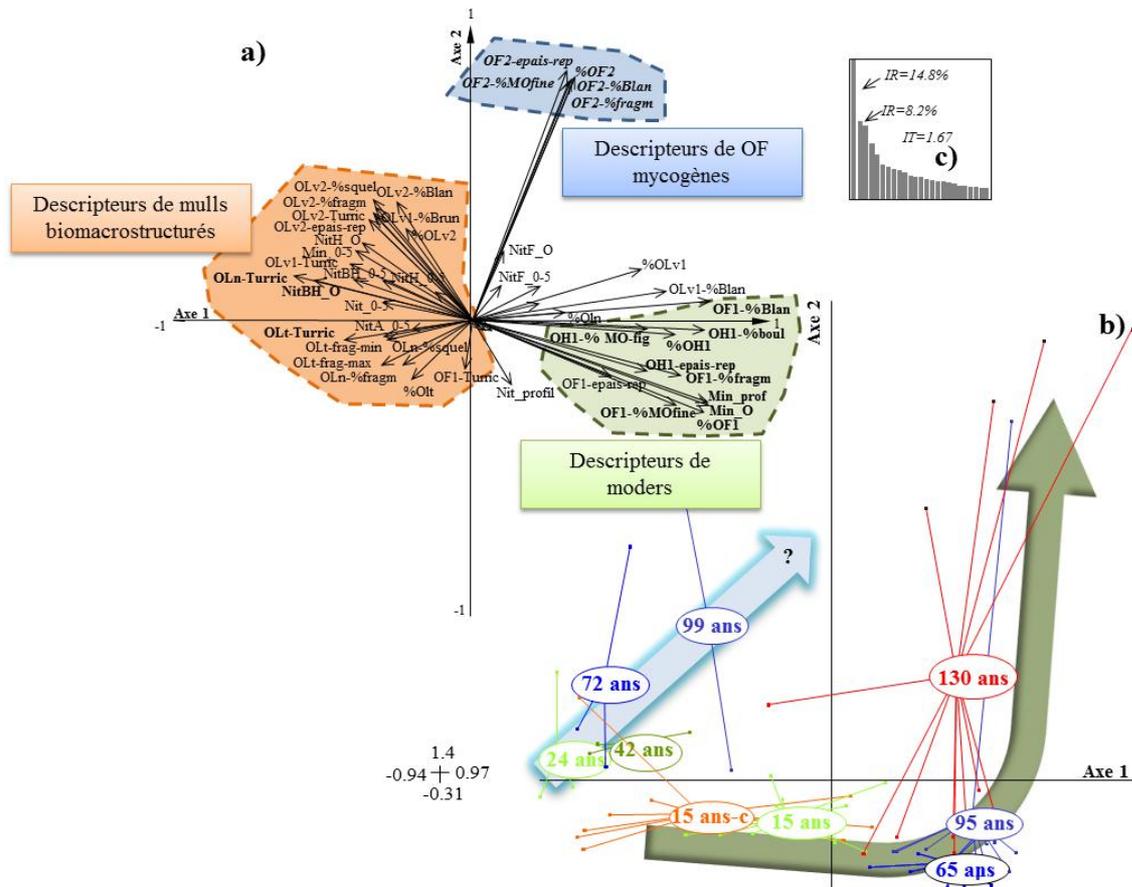


Figure 18 Comparaison de la trajectoire dynamique d'une chênaie-charmaie avec celle du modèle de référence pur sur la base de la morphologie et du fonctionnement de l'épisolum humifère. Projection de points d'échantillonnage dans le plan factoriel 1-2 d'une analyse de Hill & Smith réalisée sur une matrice réunissant les variables macro-morphologiques descriptives de l'épisolum humifère et les capacités de minéralisation et nitrification potentielles obtenues selon la méthode de Hart *et al.* (1994) avec ou sans inhibiteurs (cf section 4.4.6). a) Composante 1 et 2 de l'analyse sur les variables quantitatives. Dans un souci de faciliter la lecture, les variables qualitatives n'ont pas été représentées. b) Représentation en étoile des stades sylvoles des deux chronoséquences. La chronoséquence du modèle de référence (hêtre pure – Eawy) en vert foncé et en bleu, la chronoséquence de 100 ans, dans une chênaie charmaie traitée en futaie régulière (Région Centre – Forêt domaniale de Montargis). L'ellipse au centre de chaque étoile représente le barycentre des points d'échantillonnage réalisés dans les parcelles du stade considéré. 15 ans-c représente un stade de jeunes fourrés de hêtre, de la forêt domaniale d'Eawy, issus d'une régénération naturelle ayant reçu un amendement calcique pour favoriser la germination des jeunes plants. c) décroissance des valeurs propres de l'analyse, inertie totale (IT) et inerties relatives (IR) des deux premiers axes.

Ces changements se réalisent selon deux trajectoires dynamiques différentes. Dans le cas de la chênaie-charmaie, le passage des mulls aux moders est graduel alors que dans le cas de la hêtraie pure, ce dernier s'effectue selon un seuil intervenant entre le stade fourré et le stade haut-perchis *i.e.* durant la phase de forte croissance du hêtre (Ponge *et al.* 1998). D'un point de vue fonctionnel, avec le vieillissement des peuplements, la nitrification sous la chênaie-charmaie passe par trois phases : sous contrôle des bactéries autotrophes dans les jeunes peuplements, puis sous contrôle des bactéries hétérotrophes dès 40 ans et enfin fongique entre 75 et 100 ans. En parallèle, les capacités de minéralisation chutent significativement entre 40 et 75 ans avant de ré-augmenter à

100 ans (Trap *et al.*, 2009)⁴¹ fournie en annexe 10). Concernant la hêtraie, la capacité de minéralisation augmente significativement des fourrés vers les vieilles futaies où elle est maximale. La nitrification, quand elle est efficiente, reste essentiellement sous la dépendance des bactéries nitrifiantes autotrophes quel que soit le stade (Trap *et al.*, 2011a)⁴² fournie en annexe 6). Nous avons déjà observé dans une hêtraie-charmaie une activité fongique prépondérante précoce dans le cycle comparativement au modèle pur. Cette observation avait été faite de manière indirecte par la quantification de la part de la mésofaune dans le processus de libération de l'azote par la litière de hêtre en décomposition ((Aubert *et al.*, 2010), fournie en annexe 11)⁴³). En comparant un peuplement pur de hêtre de 116 ans avec un peuplement mélangé hêtre-charme de 114 ans (aux caractéristiques de structure similaires), nous avons montré après 12 mois d'une expérience de décomposition de litière en sachet :

- i. une très forte immobilisation de l'azote pour la litière de hêtre sous peuplement mélangé, immobilisation compensée par
- ii. une très forte contribution de la mésofaune dans le processus de relargage (Tableau 11)

Tableau 10 Contributions relatives de la microflore (et microfaune associée), de la mésofaune et de la macrofaune du sol au processus de relargage de l'azote des litières en décomposition dans un peuplement pur de hêtre et un peuplement mélangé hêtre-charme. Résultats issus d'une expérience de décomposition de litière en sachet et exprimés en % de l'azote libéré par l'ensemble des biocénoses du sol après 12 mois d'expérimentation (Cf. annexe 11 pour le protocole). PP = peuplement pur de hêtre, PM = peuplement mélange Hêtre-Charme, F = sachet composé à 100% de litière de *Fagus sylvatica*, F+C = 70% F + 30% *Carpinus betulus*, F+C+Q = 70%F + 20% C + 10% *Quercus petraea*, F+C+Q+P+A = 70%F + 15% C + 5%Q + 5% *Prunus avium* + 5% *Acer pseudoplatanus*. Les différentes lettres (a-b, lecture horizontale) indiquent les différences significatives entre les contributions des trois groupes d'organismes du sol pour une même composition de litières à $p=0.05$ (One-Way ANOVA suivi d'un test de moyenne de Bonferroni). Les différences significatives entre (i) le peuplement pur et le peuplement mélangé et (ii) entre composition des sachets furent testées au seuil de 5% par un test de Kruskal Wallis One-Way ANOVA (ns : non significatif, * : significatif à $p < 0.05$).

Composition des sachets	Microflore et microfaune			Mesofaune			Macrofaune		
	PP (%)	PM (%)	Inter-peuplement	PP (%)	PM (%)	Inter-peuplement	PP (%)	PM (%)	Inter-peuplement
F	-73.55 ^a (105.66)	-483.94 ^b (177.73)	*	57.18 ^a (39.01)	435.19 ^a (132.98)	*	116.37 ^a (67.14)	148.76 ^a (107.89)	ns
F+C	-0.95 ^a (5.46)	-171.70 ^b (145.86)	*	46.78 ^a (29.08)	128.37 ^{ab} (136.30)	ns	54.18 ^a (25.02)	143.34 ^a (54.83)	*
F+C+Q	-43.93 ^a (86.33)	-167.86 ^b (106.26)	ns	81.76 ^a (58.00)	92.69 ^a (70.56)	ns	62.17 ^a (28.90)	175.17 ^a (39.43)	*
F+C+Q+P+A	-22.36 ^b (27.21)	-171.03 ^b (70.42)	*	74.19 ^a (42.23)	114.94 (40.17)	ns	48.18 ^{ab} (26.16)	156.09 ^a (95.86)	ns
C	43.45 ^a (28.67)	25.57 ^a (4.71)	ns	30.59 ^a (20.54)	36.69 ^a (20.09)	ns	25.96 ^a (12.14)	37.74 ^a (23.23)	ns
Inter-composition	ns	*		ns	*		ns	ns	

La forte immobilisation de l'azote dans les litières en décomposition est généralement attribuée à l'action des champignons dont les filaments mycéliens présents sur les feuilles concentrent l'azote de l'environnement immédiat (Berg and Laskowski, 2005). La contribution de la mésofaune au relargage

⁴¹ [7] Trap J., Bureau F., Vincelas-Akpa M., Chevalier R., Aubert M. (2009) Changes in soil N mineralization and nitrification pathways along a mixed forest chronosequence. *Forest Ecology and Management*, 258, 1284-1292.

⁴² [3] Trap J., Bureau F., Akpa-Vincelas M., Decaëns T., Aubert M. (2011) Changes in humus forms and soil N pathways along a 130-yr-old pure beech forest chronosequence. *Annals of Forest Science*, 68-3, 595-606.

⁴³ [6] Aubert M., Margerie P., Trap J., Bureau F. (2010) Aboveground-belowground relationships in temperate forests: Plant litter composes and microbiota orchestrates. *Forest Ecology and Management*, 259, 563-572.

de l'azote, pour laquelle une grosse partie des espèces présentes est fongivore, conforte cette interprétation (Seastedt, 1984). La prépondérance des champignons dans le peuplement mélangé a été expliquée par la plus faible demande en N par unité de C des communautés fongiques comparée à celle des communautés bactériennes (du fait de leur C/N respectifs 15 :1 contre 5 :1). Par conséquent, un apport de litière à C/N faible dans un peuplement dominé par litière à C/N élevé, favorise potentiellement les communautés fongiques. Cette interprétation reste toutefois à valider et les mécanismes impliqués dans la différenciation de ces deux trajectoires ainsi que leurs implications en termes de gestion restent à creuser.

Pour ce qui concerne l'effet de la densité des peuplements, l'acquisition de données va débuter à l'automne 2011, dans le cadre du projet IMPREBIO coordonnée par Ph. Balandier⁴⁴ et sur lequel je vais co-encadrer un doctorant (Ludovic Henneron, Allocation Doctorale Région Haute-Normandie) avec M. Chauvat (Ecodiv) et I. Gattin (Biosol – ESITPA). La thèse aura pour objectif d'étudier les conséquences de l'intensification des prélèvements de bois en futaie régulière de chêne et de hêtre. Plus spécifiquement, il s'agira de caractériser (i) les variations des communautés de la faune du sol (macro et mésofaune) et de la microflore (bactéries et champignons) et (ii) les variations du fonctionnement de l'interface sol-végétation (*e.g.* vitesse de décomposition de la litière, morphologie de l'épisolum humifère, caractérisation de la diversité fonctionnelle à l'aide du système BIOLOG[®]) en fonction de scénari de densités basés sur l'indice de densité de Reineke (RDI).

7.3 Généralisation de l'hypothèse du « Bandit-Manchot »

Mes perspectives sont également de tester l'hypothèse du « Bandit-Manchot » le long de la dynamique de systèmes autres que forestiers. Pour cela je collabore à des projets portés par d'autres collègues d'ECODIV dans le cadre de problématiques :

- de restauration écologique de milieux humides avec F. Bureau et E. Langlois (Prg4⁴⁵, Prg 6⁴⁶ et comité de pilotage de la thèse de Chockri Mchergui⁴⁷). Dans le cadre des actions du GIP Seine – Aval Seine relatives à la restauration des paysages de la basse vallée de Seine, le laboratoire ECODIV est impliqué dans la mise en place, le suivi et la validation d'une restauration écologique suite au comblement de deux bassins d'extraction de granulats à l'aide de sédiments de dragage de la Seine. L'objectif majeur est de restaurer des écosystèmes fonctionnels, caractéristiques de la vallée de Seine (roselière et prairie humide pâturée), sur une couche tourbeuse de 70 cm d'épaisseur déposée sur les sédiments de dragage. Dans ce cadre, j'interviens sur le suivi de la dynamique de l'azote.
- liées à l'analyse de la dynamique des interactions entre les compartiments épigé et endogé, et à leurs conséquences fonctionnelles en systèmes de pelouses sèches calcaires avec M. Chauvat (Comité de pilotage de la thèse de Gabriel Perez)⁴⁸. Dans ce contexte, je

⁴⁴ Prg8 : 2010-2013 : GIP-ECOFOR, Programme « Biodiversité, Gestion forestière et politiques publiques », projet « impact de l'intensité des prélèvements forestiers sur la biodiversité » (Coordinateur : Dr. Ph Balandier, UMR INRA 547, CEMAGREF Nogent/Vernisson)

⁴⁵ Prg4 : 2008-2013 : Port Autonome de Rouen : « Suivis écologiques du réaménagement de la ballastière d'Yville-sur-Seine » (coordinateur : Dr. Fabrice Bureau, Ecodiv)

⁴⁶ Prg6 : 2009-2012 : GIP Seine-Aval, Programme « Seine Aval 4 », projet REBEBAS « Restauration écologique des berges de la basse vallée de la Seine » (Coordinateurs : Dr. Fabrice Bureau et Dr. Estelle Langlois, ECODIV EA 1293)

⁴⁷ 2010 - : Chockri Mchergui, « Restauration écologique dans un système estuarien fortement anthropisé : application au compartiment sol des écotones rivulaires et aux marais alluvionnaires de la basse vallée de la Seine » (Comité de pilotage). Thèse à l'université de Rouen co-dirigée par le Pr. Robert Lafite (UMR CNRS M2C-6143) et le Dr. Fabrice Bureau (ECODIV EA-1293).

⁴⁸ 2008 – : Gabriel Perez, « Importance des relations entre système épigé et système endogé dans le développement et la dynamique d'un écosystème. » Thèse à l'université de Rouen co-dirigée par le Pr. Thibaud Decaëns et le Dr. Matthieu Chauvat (ECODIV EA-1293).

collabore à détailler le rôle de la végétation (système épigé) sur le système endogé via la qualité et l'origine (aérienne et souterraine) des matières organiques végétales restituées aux chaînes de détritiques du sol. L'objectif principal est de déterminer l'importance et la contribution des deux voies d'approvisionnement en matière organique (aérienne et souterraine) dans la structuration et le fonctionnement des réseaux trophiques du sol.

Références Bibliographiques

- Adams, M.A., Polglase, P.J., Attiwill, P.M., Weston, C.J., 1989. In situ studies of nitrogen mineralization and uptake in forest soils; some comments on methodology. *Soil Biology and Biochemistry* 21, 423-429.
- AFES, 2008. *Référentiel pédologique*. Quae Editions, Peillac.
- Alard, D., Poudevigne, I., 2002. Biodiversity in changing landscapes: from species or patch assemblages to system organisation. In: Leuven, R.S.E.W., Poudevigne, I., Teeuw, R.M. (Eds.), *Application of geographic information systems and remote sensing in river studies*. Blackhuys Publishers, Leiden, Netherlands, pp. 9-24.
- Allen, T.F.H., Starr, T.B., 1982. *Hierarchy; perspectives for ecological complexity*. University of Chicago Press, Chicago.
- Andrianarisoa, K.S., 2009. Minéralisation de l'azote et nitrification dans les écosystèmes forestiers : effet du type de sol et de l'essence forestière. In: INRA - UR BEF. University of Nancy, Nancy, p. 253.
- Arpin, P., Ponge, J.-F., Faille, A., Blandin, P., 1998. Diversity and dynamics of eco-units in the biological reserves of the Fontainebleau forest (France): contribution of soil biology to a functional approach. *European Journal of Soil Biology* 34, 167-177.
- Arrouays, D., Balesdent, J., Germon, J.C., Jayet, P.A., Soussana, J.F., Stengel, P., Bureau, D., 2002. Contribution à la lutte contre l'effet de serre, stocker du carbone dans les sols agricoles de France ? INRA, Paris.
- Aubert, M., Alard, D., Bureau, F., 2003a. Diversity of plant assemblages in managed temperate forests: a case study in Normandy (France). *Forest Ecology and Management* 175, 321-337.
- Aubert, M., Bureau, F., Alard, D., Bardat, J., 2004. Effect of tree mixture on the humic epipedon and vegetation diversity in managed beech forest (Normandy, France). *Canadian Journal of Forest Research* 34, 233-248.
- Aubert, M., Bureau, F., Vicenslas-Akpa, M., 2005. Spatial and temporal variability of inorganic nitrogen in pure and mixed deciduous temperate forests. *Soil Biology and Biochemistry* 37, 67-79.
- Aubert, M., Hedde, M., Decaëns, T., Bureau, F., Margerie, P., Alard, D., 2003b. Effects of tree composition on earthworms and other macro-invertebrates in beech forests of Upper Normandy (France). *Pedobiologia* 47, 904-612.
- Aubert, M., Margerie, P., Ernoult, A., Decaens, T., Bureau, F., 2006. Variability and heterogeneity of humus forms at stand level: Comparison between pure beech and mixed beech-hornbeam forest. *Annals of Forest Science* 63, 177-188.
- Aubert, M., Margerie, P., Trap, J., Bureau, F., 2010. Aboveground-belowground relationships in temperate forests: Plant litter composes and microbiota orchestrates. *Forest Ecology and Management* 259, 563-572.
- Baath, E., Anderson, T.-H., 2003. Comparison of soil fungal/bacterial ratios in a pH gradient using physiological and PLFA-based techniques. *Soil Biology and Biochemistry* 35, 955-963.
- Baize, B., 2000. *Guide des analyses en pédologie*. INRA Editions, Paris.
- Balandier, P., 2010. Impact de l'intensité des prélèvements forestiers sur la biodiversité (Projet IMPREBIO). In: AAP du Programme Biodiversité, Gestion Forestière et Politique Publique. GIP-ECOFOR, Paris, p. 45.
- Bardat, J., Aubert, M., 2007. Impact of forest management on the diversity of corticolous bryophyte assemblages in temperate forests. *Biological Conservation* 139, 47-66.
- Bardgett, D.G., Usher, M.B., Hopkin, D.W., 2005. *Biological diversity and function in soils*. Cambridge University Press, Cambridge.
- Belyea, L.R., Lancaster, J., 1999. Assembly rules within a contingent ecology. *Oikos* 86, 402-416.

- Bending, G.D., 2003. Litter decomposition, ectomycorrhizal roots and the 'Gadgil' effect. *New Phytologist* 158, 228-229.
- Bengtsson, J., Nilsson, S.G., Franc, A., Menozzi, P., 2000. Biodiversity, disturbances, ecosystem function and management of European forests. *Forest Ecology and Management* 132, 39-50.
- Beniamino, F., Ponge, J.-F., Arpin, P., 1991. Soil acidification under the crown of oak trees: I. Spatial distribution. *Forest Ecology and Management* 40, 221-232.
- Berg, B., Laskowski, R., 2005. Nitrogen Dynamics in Decomposing Litter. In, *Advances in Ecological Research*. Academic Press, pp. 157-183.
- Bernier, N., Ponge, J.-F., 1994. Humus form dynamics during the sylvogenetic cycle in a mountain spruce forest. *Soil Biology and Biochemistry* 26, 183-220.
- Binkley, D., Richter, D., 1987. Nutrient cycles and H⁺ budgets of forest ecosystems. *Advances in Ecological Research* 16, 1-51.
- Blondel, J., 1995. *Biogéographie: approche écologique et évolutive*. Masson, Paris.
- Bobiec, A., van der Burgt, H., Meijer, K., Zuyderduyn, C., Haga, J., Vlaanderen, B., 2000. Rich deciduous forests in Bialowieza as a dynamic mosaic of developmental phases: premises for nature conservation and restoration management. *Forest Ecology and Management* 130, 159-175.
- Bocock, K.L., Gilbert, O.J.W., 1957. The disappearance of leaf litter under different woodland conditions. *Plant and Soil* 9, 179-185.
- Boettcher, S.E., Kalisz, P.J., 1990. Single-tree influence on soil properties in the mountains of eastern Kentucky. *Ecology* 71, 1365-1372.
- Bonneau, M., Dambrine, E., Nys, C., Ranger, J., 1987. L'acidification des sols. *Bulletin d'Ecologie* 18, 127-136.
- Bonneau, M., Souchier, B., 1994. *Pédologie. Tome 1 - Constituants et propriétés du sol*. Masson, Paris.
- Borken, W., Beese, F., 2005. Control of Nitrous Oxide Emissions in European Beech, Norway Spruce and Scots Pine Forests. *Biogeochemistry* 76, 141-159.
- Borneman, J., Hartin, R.J., 2000. PCR Primers That Amplify Fungal rRNA Genes from Environmental Samples. *Appl. Environ. Microbiol.* 66, 4356-4360.
- Bouché, M.B., 1972. *Lombriciens de France, Ecologie et Systématique*. INRA, France.
- Boullard, B., 1994. Regard sur la forêt Haut-Normande. *Etude Normande* 3, 5-20.
- Breda, N., Huc, R., Granier, A., Dreyer, E., 2006. Temperate forest trees and stands under severe drought: a review of ecophysiological responses, adaptation processes and long-term consequences. *Annals of Forest Science* 63, 625-644.
- Brêthes, A., 1984. *Catalogue des stations forestières du nord de la Haute-Normandie*. Office National des Forêts, Paris.
- Brooker, R.W., Maestre, F.T., Callaway, R.M., Lortie, C.L., Cavieres, L.A., Kunstler, G., Liancourt, P., Tielbörger, K., Travis, J.M.J., Anthelme, F., Armas, C., Coll, L., Corcket, E., Delzon, S., Forey, E., Kikvidze, Z., Olofsson, J., Pugnaire, F., Quiroz, C.L., Saccone, P., Schiffers, K., Seifan, M., Touzard, B., Michalet, R., 2008. Facilitation in plant communities: the past, the present, and the future. *Journal of Ecology* 96, 18.
- Brookes, P.C., Landman, A., Pruden, G., Jenkinson, D.S., 1985. Chloroform fumigation and the release of soil nitrogen: A rapid direct extraction method to measure microbial biomass nitrogen in soil. *Soil Biology and Biochemistry* 17, 837-842.
- Brown, A.H.F., 1992. Functioning of mixed-species stands at Gisburn, N.W. England. In: Cannell, M.G.R., Malcolm, D.C., Robertson, P.A. (Eds.), *The ecology of mixed-species stands of trees*. Blackwell Scientific Publications, pp. 125-150.
- Calbrix, R., Laval, K., Barray, S., 2005. Analysis of the potential functional diversity of the bacterial community in soil: a reproducible procedure using sole-carbon-source utilization profiles. *European Journal of Soil Biology* 41, 11-20.
- Cardinale, B.J., Nelson, K., Palmer, M.A., 2000. Linking species diversity to the functioning of ecosystems: on the importance of environmental context. *Oikos* 91, 175.

- Cardinale, B.J., Wright, J.P., Cadotte, M.W., Carroll, I.T., Hector, A., Srivastava, D.S., Loreau, M., Weis, J.J., 2007. Impacts of Plant Diversity on Biomass Production Increase through Time because of Species Complementarity. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* 104, 18123.
- Cebrian, J., 1999. Patterns in the Fate of Production in Plant Communities. *The American Naturalist* 154, 449.
- Chauvat, M., Bureau, F., Perez, G., Delporte, P., Aubert, M., soumis. Collembolan assemblages across a 130-year chronosequence of beech forest. *Soil organisms*.
- Chauvat, M., Ponge, J.F., Wolters, V., 2007. Humus structure during a spruce forest rotation: quantitative changes and relationship to soil biota. *European Journal of Soil Science* 58, 625-631.
- Chauvat, M., Zaitsev, A.S., Wolters, V., 2003. Successional changes of Collembola and soil microbiota during forest rotation. *Oecologia* 137, 269-276.
- Chen, S.-K., Edwards, C.A., Subler, S., 2001. Effects of fungicides benomyl, captan and chlorothalonil on soil microbial activity and nitrogen dynamics in laboratory incubations. *Soil Biology and Biochemistry* 33, 1971-1980.
- Chessel, D., Lebreton, J.D., Prodon, R., 1982. Mesures symétriques d'amplitude d'habitat et de diversité intra-échantillon dans un tableau espèces-relevés : cas d'un gradient simple. *Académie des Sciences* 295 - série III, 83-90.
- Chevalier, R., 2003. Sylviculture du chêne et biodiversité végétale spécifique: Étude d'une forêt en conversion vers la futaie régulière - la forêt domaniale de Montargis (45). In: Cemagref. EPHE - Sciences et vie de la terre, Paris, p. 143.
- Christensen, M., Emborg, J., 1996. Biodiversity in natural *versus* managed forest in Denmark. *Forest Ecology and Management* 85, 47-51.
- Ciesielski, H., Sterckeman, T., 1997. Determination of cation exchange capacity and exchangeable cations in soil by means of cobalt hexamine trichloride. Effects of experimental conditions. *Agronomie* 17.
- Coleman, D.C., Crossley D.A., J., 1996. *Fundamentals of soil ecology*. Academic Press, San Diego.
- Dambrine, E., Dupouey, J.L., Laut, L., Humbert, L., Thionon, M., Beauvils, T., Richard, H., 2007. Present forest biodiversity patterns in France related to former Roman agriculture. *Ecology* 88, 1430-1439.
- De Boer, W., Kowalchuk, G.A., 2001. Nitrification in acid soils: micro-organisms and mechanisms. *Soil Biology and Biochemistry* 33, 853-866.
- De deyn, G.B., Raaijmakers, C.E., Van Der Putten, W.H., 2004. Plant community development is affected by nutrients and soil biota. *Journal of Ecology* 92, 824-834.
- de Ruiter, P.C., Neutel, A.-M., Moore, J., 2005. The balance between productivity and food web structure in soil ecosystems. In: Bardgett, R.D., Usher, M.B., Hopkin, D.W. (Eds.), *Biological diversity and function of soils*. Cambridge University Press, Cambridge, pp. 139-153.
- Decaens, T., Bureau, F., Margerie, P., 2003. Earthworm communities in a wet agricultural landscape of the seine Valley (Upper Normandy, France). *Pedobiologia* 47, 479-489.
- Delzon, S., 2004. Causes fonctionnelles et structurales du déclin de productivité des forêts avec l'âge: analyse expérimentale d'une chronoséquence de peuplements de Pin maritime. In: Université de Bordeaux, Bordeaux.
- Delzon, S., Bosc, A., Cantet, L., D., L., 2005. Variation of the photosynthetic capacity across a chronosequence of maritime pine correlates with needle phosphorus concentration. *Annals of Forest Science* 62, 537-543.
- Demange, J.-M., 1981. *Les milles-pattes: Myriapodes*. Boubée, Paris.
- Diaz, S., Cabido, M., Casanoves, F., 1998. Plant Functional Traits and Environmental Filters at a Regional Scale. *Journal of Vegetation Science* 9, 113.
- Diaz, S., Cabido, M., Casanoves, F., 2001. Functional implications of trait-environment linkages in plant communities. In: Keddy, P.A., Weiher, E. (Eds.), *Ecological assembly rules: Perspectives, advance, retreats*. Cambridge University Press, Cambridge, pp. 339-362.

- Dijkstra, F.A., West, J.B., Hobbie, S.E., Reich, P.B., 2009. Antagonistic effects of species on C respiration and net N mineralization in soils from mixed coniferous plantations. *Forest Ecology and Management* 257, 1112-1118.
- Duchaufour, P., 1989. Pédologie et groupes écologiques: I - role du type d'humus et du pH. *Bulletin d'Ecologie* 20, 1-6.
- Duffy, J.E., Cardinale, B.J., France, K.E., McIntyre, P.B., Thebault, E., Loreau, M., 2007. The functional role of biodiversity in ecosystems: incorporating trophic complexity. *Ecology Letters* 10, 522-538.
- Durin, L., Géhu, J.-M., Noirfalise, A., Sougnez, N., 1967. Les hêtraies atlantiques et leur essaim climatique dans le nord-ouest et l'ouest de la France. *Bulletin de la Société Botanique du Nord de la France* 20, 66-89.
- Dyer, B., 1894. On the analytical determination of probably available "mineral" plant food in soils. *J. Chem. Soc.* 65, 115-167.
- Dyer, L.A., Letourneau, D., 2003. Top-down and bottom-up diversity cascades in detrital vs. living food webs. *Ecology Letters* 6, 60-68.
- Emborg, J., Christensen, M., Heilmann-Clausen, J., 2000. The structural dynamics of Suserup Skov, a near-natural temperate deciduous forest in Denmark. *Forest Ecology and Management* 126, 173-189.
- Espiau, P., Peyronel, A., 1976. L'acidité d'échange dans les sols. Méthode de détermination de l'aluminium échangeable et des protons échangeables. *Sci. Sol* 3, 161-175.
- Ettema, C.H., Wardle, D.A., 2002. Spatial soil ecology. *Trends in Ecology & Evolution* 17, 177-183.
- FAO, 2007. Situation des forêts du monde. In. Food and Agriculture Organization of the United Nations, Rome, p. 145.
- FAO, ISSS, ISRIC, 2006. World reference bases for soil resources. A framework for international classification, correlation and communication. . FAO, Rome.
- Fargione, J., Tilman, D., Dybzinski, R., Lambers, J.H.R., Clark, C., Harpole, W.S., Knops, J.M.H., Reich, P.B., Loreau, M., 2007. From selection to complementarity: shifts in the causes of biodiversity-productivity relationships in a long-term biodiversity experiment. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences* 274, 871-876.
- Fierer, N., Bradford, M.A., Jackson, R.B., 2007. Toward an ecological classification of soil bacteria. *Ecology* 88, 1354-1364.
- Gartner, T.B., Cardon, Z.G., 2004. Decomposition dynamics in mixed-species leaf litter. *Oikos* 104, 230-246.
- Gessner, M.O., Swan, C.M., Dang, C.K., McKie, B.G., Bardgett, R.D., Wall, D.H., Hättenschwiler, S., 2010. Diversity meets decomposition. *Trends in Ecology & Evolution* 25, 372.
- Gisin, H., 1960. Collembolenfauna Europas. *Museum d'histoire naturelle, Genève*.
- Gong, P.G.X., Witter, E., 2001. A rapid method to extract ergosterol from soil by physical disruption. *Applied Soil Ecology* 17, 285-289.
- Gonzalez, A., Loreau, M., 2009. The Causes and Consequences of Compensatory Dynamics in Ecological Communities. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics* 40, 393-414.
- Gossner, M., Engel, K., Jessel, B., 2008. Plant and arthropod communities in young oak stands: are they determined by site history? *Biodiversity And Conservation* 17, 3165-3180.
- Grime, J.P., Hodgson, J.G., Hunt, R., 1988. *Comparative plant ecology - a functional approach to common British species*. Unwin Hyman, London.
- Hagedorn, F., Maurer, S., Egli, P., Blaser, P., Bucher, J.B., Siegwolf, R., 2001. Carbon sequestration in forest soils: effects of soil type, atmospheric CO₂ enrichment, and N deposition. *European Journal of Soil Science* 52, 619-628.
- Harrington, R., Anton, C., Dawson, T.P., de Bello, F., Feld, C.K., Haslett, J.R., Klůvanková-Oravská, T., Kontogianni, A., Lavorel, S., Luck, G.W., Rounsevell, M.D.A., Samways, M.J., Settele, J., Skourtos, M., Spangenberg, J.H., Vandewalle, M., Zobel, M., Harrison, P.A., 2010. Ecosystem services and biodiversity conservation: concepts and a glossary. *Biodiversity And Conservation* 19, 2773-2790.
- Hart, S.C., Stark, J.M., Davidson, E.A., Firestone, M.K., 1994. Nitrogen mineralization, immobilization, and nitrification. In: Page, A.L., Miller, R.H., Keeney, D.R. (Eds.), *Methods of soil analysis part II: Microbiological and Biochemical Properties*. Soil Science Society of America, Madison, pp. 985-1017.

- Hatch, D., Jarvis, S., Philipps, L., 1990. Field measurement of nitrogen mineralization using soil core incubation and acetylene inhibition of nitrification. *Plant and Soil* 124, 97-107.
- Hatch, D.J., Bhogal, A., Lovell, R.D., Shepherd, M.A., Jarvis, S.C., 2000. Comparison of different methodologies for field measurement of net nitrogen mineralization in pasture soils under different soil conditions. *Biology and Fertility of Soils* 32, 287-293.
- Hättenschwiler, S., Gasser, P., 2005. Soil animals alter plant litter diversity effects on decomposition. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA* 102, 1519-1524.
- Hector, A., Beale, A.J., Minns, A., Otway, S.J., Lawton, J.H., 2000. Consequences of the reduction of plant diversity for litter decomposition: effects through litter quality and microenvironment. *Oikos* 90, 357-371.
- Hedde, M., 2006. Etude de la relation entre la diversité des macro-invertébrés et la dynamique de la matière organique dans les sols limoneux des plateaux de Haute-Normandie. In: Rouen, Rouen, p. 197.
- Hedde, M., Aubert, M., Bureau, F., Margerie, P., Decaens, T., 2007a. Soil detritivore macro-invertebrate assemblages throughout a managed beech rotation. *Annals of Forest Science* 64, 219-228.
- Hedde, M., Aubert, M., Decaens, T., Bureau, F., 2008. Dynamics of soil carbon in a beechwood chronosequence forest. *Forest Ecology and Management* 255, 193-202.
- Hedde, M., Bureau, F., Akpa-Vinceslas, M., Aubert, M., Decaens, T., 2007b. Beech leaf degradation in laboratory experiments: Effects of eight detritivorous invertebrate species. *Applied Soil Ecology* 35, 291-301.
- Hedde, M., Bureau, F., Chauvat, M., Decaens, T., 2010. Patterns and mechanisms responsible for the relationship between the diversity of litter macro-invertebrates and leaf degradation. *Basic and Applied Ecology* 11, 35-44.
- Hodge, A., Robinson, D., Fitter, A., 2000. Are microorganisms more effective than plants at competing for nitrogen? *Trends in Plant Science* 5, 304-308.
- Honnay, O., Degroote, B., Martin, H., 1998. Ancient-forest plant species in western Belgium: a species list and possible ecological mechanisms. *Belgium Journal of Botany* 130, 139-154.
- Hooper, D.U., Bignell, D.E., Brown, V.K., Brussaard, L., Dangerfield, J.M., Wall, D.H., Wardle, D.A., Coleman, D.C., Giller, K.E., Lavelle, P., Van der Putten, W.H., de Ruiter, P.C., Rusek, J., Silver, W.L., Tiedje, J.M., Wolters, V., 2000. Interactions between aboveground and belowground biodiversity in terrestrial ecosystems: patterns, mechanisms and feedbacks. *Bioscience* 50, 1049-1061.
- Hooper, D.U., Chapin, F.S., Ewel, J.J., Hector, A., Inchausti, P., Lavorel, S., Lawton, J., Lodge, D.M., Loreau, M., Naeem, S., Schmid, B., Setälä, H., Symstad, A.J., Vandermeer, J., Wardle, D.A., 2005. Effects of biodiversity on ecosystem functioning: a consensus of current knowledge. *Ecological Monographs* 75, 3-35.
- Hopkin, S., 1991. A key to woodlice of Britain and Ireland. *Field Studies* 7, 599-650.
- IFN, 2008. La Forêt en chiffres et en cartes, Paris.
- Jabiol, B., Ponge, J.-F., Brêthes, A., Zanella, A., Aubert, M., Bureau, F., 2009. Typologie des formes d'humus forestières (forêts des climats tempérés). In: Baize, D., Girard, M.C., Jabiol, B., Rossignol, J.P., Eimberck, M., Beaudou, A. (Eds.), *Référentiel Pédologique 2008*. AFES, Editions Quae, Paris.
- Jarvis, S.C., Hatch, D.J., Lovell, R.D., 2001. An improved soil core incubation method for the field measurement of denitrification and net mineralization using acetylene inhibition. *Nutrient Cycling in Agroecosystems* 59, 219-225.
- Jones, H.E., McNamara, N., Mason, W.L., 2005. Functioning of Mixed-Species Stands: Evidence from a Long-Term Forest Experiment. In: Scherer-Lorenzen, M., Körner, C., Schulze, E.-D. (Eds.), *Forest Diversity and Function*. Springer-Verlag, Berlin, pp. 111-130.
- Jussy, J.H., Colin-Belgrand, M., Dambrine, E., Ranger, J., Zeller, B., Bienaime, S., 2004. N deposition, N transformation and N leaching in acid forest soils. *Biogeochemistry* 69, 241-262.
- Jussy, J.H., Colin-Belgrand, M., Ranger, J., 2000. Production and root uptake of mineral nitrogen in a chronosequence of Douglas-fir (*Pseudotsuga menziesii*) in the Beaujolais Mounts. *Forest Ecology and Management* 128, 197-209.

- Kampichler, C., Bruckner, A., Kandeler, E., 2001. Use of enclosed model ecosystems in soil ecology: a bias towards laboratory research. *Soil Biology and Biochemistry* 33, 269-275.
- Kaneko, N., Salamanca, E.F., 1999. Mixed leaf litter effects on decomposition rates and soil microarthropod communities in an oak-pine stand in Japan. *Ecological Research* 14, 131-138.
- Kardol, P., Wardle, D.A., 2010. How understanding aboveground-belowground linkages can assist restoration ecology. *Trends in Ecology & Evolution* 25, 670.
- Karroum, M., Guillet, B., Laggoun-Defarge, F., Disnar, J.R., Lottier, N., Villemin, G., Toutain, F., 2005. Morphological evolution of beech litter (*Fagus sylvatica* L.) and biopolymer transformation (lignin, polysaccharides) in a mull and a moder, under temperate climate (Fougeres forest, Brittany, France). *Canadian Journal of Soil Science* 85, 405-416.
- Karroum, M., Guillet, B., Lottier, N., Disnar, J.R., 2004. Importance and fate of biopolymers (lignins and polysaccharides) in soils of *Fagus sylvatica* stands of various ages in Fougeres forest (Britany-France). *Annals of Forest Science* 61, 221-233.
- Keddy, P.A., 1992. Assembly and Response Rules: Two Goals for Predictive Community Ecology. *Journal of Vegetation Science* 3, 157.
- Keddy, P.A., 2007. *Plants and Vegetation: Origins, Processes, Consequences*. Cambridge University Press, Cambridge.
- Keddy, P.A., Weiher, E., 2001. The scope and goals of research on assembly rules. In: Keddy, P.A., Weiher, E. (Eds.), *Ecological assembly rules: Perspectives, advance, retreats*. Cambridge University Press, Cambridge, pp. 1-22.
- Kelty, M.J., 1992. Comparative productivity of monocultures and mixed-species stands. In: Kelty, M.J., Larson, B.C., Oliver, C.D. (Eds.), *The ecology and silviculture of mixed-species forests*. Kluwer Academic Publishers, Netherlands, pp. 125-141.
- Kelty, M.J., 2006. The role of species mixtures in plantation forestry. *Forest Ecology and Management* 233, 195.
- Kinzig, A.P., Levin, S.A., Dushoff, J., Pacala, S., 1999. Limiting Similarity, Species Packing, and System Stability for Hierarchical Competition and Colonization Models. *The American Naturalist* 153, 371.
- Klironomos, J., Zobel, M., Tibbett, M., Stock, W.D., Rillig, M.C., Parrent, J.L., Moora, M., Koch, A.M., Facelli, J.M., Facelli, E., Dickie, I.A., Bever, J.D., 2010. Forces that structure plant communities: quantifying the importance of the mycorrhizal symbiosis. *New Phytologist* 189, 366-370.
- Knoke, T., Seifert, T., 2008. Integrating selected ecological effects of mixed European beech-Norway spruce stands in bioeconomic modelling. *Ecological Modelling* 210, 487-498.
- Körner, C., 2005. An Introduction to the Functional Diversity of Temperate Forest Trees. In: Scherer-Lorenzen, M., Körner, C., Schulze, E.-D. (Eds.), *Forest Diversity and Function*. Springer-Verlag, Berlin, pp. 13-37.
- Landmann, G., Gosselin, F., Bonhême, I., 2009. Bio2, Biomasse et Biodiversité forestières. Augmentation de l'utilisation de la biomasse forestière : implications pour la biodiversité et les ressources naturelles. In: MEEDDM, ECOFOR (Eds.), Paris, p. 210.
- Lanier, L., 1994. *Précis de sylviculture*. Ecole Nationale du Génie Rural, des Eaux et Forêts, Nancy.
- Lavelle, P., 1996. Diversity of soil fauna and ecosystem function. *Biology International* 33, 3-16.
- Lavelle, P., Blanchart, E., Martin, A., Martin, S., 1993. A hierarchical model for decomposition in terrestrial ecosystems: application to soils of the humid tropics. *Biotropica* 25, 130-150.
- Lavelle, P., Decaens, T., Aubert, M., Barot, S., Blouin, M., Bureau, F., Margerie, P., Mora, P., Rossi, J.P., 2006. Soil invertebrates and ecosystem services. *European Journal of Soil Biology* 42, S3-S15.
- Lavelle, P., Lattaud, C., Trigo, D., Barois, I., 1995. Mutualism and biodiversity in soils. *Plant and Soil* 170, 23.
- Lavelle, P., Spain, A.V., 2001. *Soil Ecology*. Kluwer Academic Publishers, Netherlands.
- Lavorel, S., Garnier, E., 2002. Predicting changes in community composition and ecosystem functioning from plant traits: revisiting the Holy Grail. *Functional ecology* 16, 545-556.
- Lawton, J.H., 1999. Size Matters. *Oikos* 85, 19-21.
- Lebret, M., Nys, C., Forgeard, F., 2001. Litter production in an Atlantic beech (*Fagus sylvatica* L.) time sequence. *Annals of Forest Science* 58, 755-768.

- Loreau, M., 2000. Biodiversity and ecosystem functioning: recent theoretical advances. *Oikos* 91, 3-17.
- Loreau, M., Naeem, S., Inchausti, P., 2003. Biodiversity, ecosystem functioning, Perspective and challenges. In: Loreau, M., Naeem, S., Inchausti, P. (Eds.), *Biodiversity and ecosystem functioning: synthesis and perspectives*. Oxford University Press, Oxford, pp. 237-242.
- Ma, W., He, J.-S., Yang, Y., Wang, X., Liang, C., Anwar, M., Zeng, H., Fang, J., Schmid, B., 2010. Environmental factors covary with plant diversity–productivity relationships among Chinese grassland sites. *Global Ecology and Biogeography* 19, 233.
- Macfadyen, W.A., 1962. Soil arthropod sampling. *Advances in Ecological Research* 1, 1-34.
- Makeschin, F., 1997. Earthworms (Lumbricidae: Oligochaeta) important promoters of soil development and soil fertility. In: Benckiser, G. (Ed.), *Fauna in soil ecosystems*. Marcel Dekker, Inc, New York, pp. 173-223.
- Malchair, S., Carnol, M., 2009. Microbial biomass and C and N transformations in forest floors under European beech, sessile oak, Norway spruce and Douglas-fir at four temperate forest sites. *Soil Biology & Biochemistry* 41, 831-839.
- MAP, 2006. Le programme forestier national. In: Ministère de L'Agriculture et de la Pêche, p. 14.
- Marchesi, J.R., Sato, T., Weightman, A.J., Martin, T.A., Fry, J.C., Hiom, S.J., Wade, W.G., 1998. Design and Evaluation of Useful Bacterium-Specific PCR Primers That Amplify Genes Coding for Bacterial 16S rRNA. *Appl. Environ. Microbiol.* 64, 795-799.
- Marschner, P., Umar, S., Baumann, K., 2011. The microbial community composition changes rapidly in the early stages of decomposition of wheat residue. *Soil Biology and Biochemistry* 43, 445-451.
- Marshner, H., 1995. Mineral nutrition of higher plants. 2nd Edition. Academic Press, London.
- McCune, B., 1992. Components of error predictions of species compositional change. *Journal of Vegetation Science* 3, 27-34.
- MEA, 2005. Millenium Ecosystem Assessment: Ecosystems and Human Well-being: Biodiversity Synthesis. In: World Resources Institute, Washington, DC.
- MEDAD, 2007a. Le Grenelle de l'Environnement: Adopter des modes de production et de consommation durables - Rapport de synthèse. In: Ministère de l'Ecologie, de l'Energie, du Développement Durable et de l'Aménagement du Territoire, p. 167.
- MEDAD, 2007b. Le Grenelle de l'Environnement: Lutter contre les changements climatiques et maîtriser l'énergie - Rapport de synthèse. In: Ministère de l'Ecologie, de l'Energie, du Développement Durable et de l'Aménagement du Territoire, p. 108.
- Michalet, R., Gandoy, C., Cadet, G., Girard, G., Grossi, J., Joud, D., Pache, G., 2001. Humus functioning types in evergreen coniferous forests of the French Inner Alps. *Comptes Rendus de l'Academie des Sciences - Series III - Sciences de la Vie* 324, 59-70.
- Mikola, J., Bardgett, D.G., Hedlund, K., 2003. Biodiversity and ecosystem functioning and soil decomposer food webs. In: Loreau, M., Naeem, S., Inchausti, P. (Eds.), *Biodiversity and ecosystem functioning: synthesis and perspectives*. Oxford University Press, Oxford, pp. 169-180.
- Mohr, D., Topp, W., 2005. Hazel improves soil quality of sloping oak stands in a German low mountain range. *Annals of Forest Science* 62, 23-29.
- Mokany, K., Ash, J., Roxburgh, S., 2008. Functional identity is more important than diversity in influencing ecosystem processes in a temperate native grassland. *Journal of Ecology* 96, 884-893.
- Morris, S.J., Boerner, R.E.J., 1998. Interactive influences of silvicultural management and soil chemistry upon soil microbial abundance and nitrogen mineralization. *Forest Ecology and Management* 103, 129-139.
- Neff, J.C., Chapin, F.S., Vitousek, P.M., 2003. Breaks in the cycle: dissolved organic nitrogen in terrestrial ecosystems. *Frontiers in Ecology* 1, 205-211.
- Neutel, A.M., Heesterbeek, J.A.P., van de Koppel, J., Hoenderboom, G., Vos, A., Kaldeway, C., Berendse, F., de Ruiter, P.C., 2007. Reconciling complexity with stability in naturally assembling food webs. *Nature* 449, 599-U511.
- Office-National-des-Forêts, 2006. Directive Régionale d'Aménagement Haute-Normandie. In: ONF, p. 87.

- Office-National-des-Forêts (Ed.), 2007. Gestion des hêtraies dans les forêts publiques françaises. ONF Direction technique.
- Oldeman, R.A.A., 1990. Forests: Elements of sylvology. Springer Verlag Berlin Heidelberg, New York.
- ONF, 1948. Forêt domaniale d'Eawy, révision des possibilités (1948-1967). In. Office National des forêts, Rouen.
- ONF, 1989. Forêt domaniale d'Eawy, procès verbal d'aménagement (1989-2003). In. Office National des forêts, Rouen.
- ONF, Haute-Normandie, D., Haute-Normandie, D., Haute-Normandie, C., 2006. Directive Régionale d'Aménagement Haute-Normandie. In: Haute-Normandie, O.N.d.F.- (Ed.). ONF, p. 87.
- Ostertag, R., Marin-Spiotta, E., Silver, W.L., Schulden, J., 2008. Litterfall and decomposition in relation to soil carbon pools along a secondary forest chronosequence in Puerto Rico. *Ecosystems* 11, 701-714.
- Ostle, N.J., Levy, P.E., Evans, C.D., Smith, P., 2009. UK land use and soil carbon sequestration. *Land Use Policy* 26, S274-S283.
- Pacala, S.W., Tilman, D., 1994. Limiting Similarity in Mechanistic and Spatial Models of Plant Competition in Heterogeneous Environments. *The American Naturalist* 143, 222.
- Paquette, A., Messier, C., 2011. The effect of biodiversity on tree productivity: from temperate to boreal forests. *Global Ecology and Biogeography* 20, 170.
- Petchey, O.L., Gaston, K.J., 2006. Functional diversity: back to basics and looking forward. *Ecology Letters* 9, 741-758.
- Pickett, S.T.A., 1989. Space-for-time substitution as an alternative to long-term studies. In: Likens, G.E. (Ed.), *Long-term studies in ecology*. Springer-Verlag, New-York, pp. 110-135.
- Planton, S., 2004. Changements climatiques futurs en France In: *Changements climatiques, quel impact en France?* In. Greenpeace, Paris, p. 139.
- Pomorski, R.J., 1998. Onychiurinae of Poland (Collembola: Onychiuridae). *International Journal of Invertebrate Taxonomy* 201 (Supplement).
- Ponge, J.-F., André, J., Zackrisson, O., Bernier, N., Nilsson, M., Gallet, C., 1998. The forest regeneration puzzle: biological mechanisms in humus layer and forest vegetation dynamics. *Bioscience* 48, 523-530.
- Ponge, J.-F., Chevalier, R., 2006. Humus Index as an indicator of forest stand and soil properties. *Forest Ecology and Management* 233, 165-175.
- Ponge, J.-F., Delhay, L., 1995. The heterogeneity of humus profiles and earthworm communities in a virgin beech forest. *Biology and Fertility of Soils* 20, 24-32.
- Pretzsch, H., 2005. Stand density and growth of Norway spruce (*Picea abies* (L.) Karst.) and European beech (*Fagus sylvatica* L.): evidence from long-term experimental plots. *European Journal Of Forest Research* 124, 193-205.
- Pretzsch, H., 2009. *Forest Dynamics, Growth and Yield (From measurement to Model)*. Springer, Berlin Heidelberg.
- Rameau, J.-C., Mansion, D., Dumé, G., Timbal, J., Lecointe, A., Dupont, P., Keller, R., 1989. *Flore Forestière Française, Guide Ecologique Illustré: Plaines et Collines*. IDF, Paris.
- Raw, F., 1959. Estimating earthworms populations by using formalin. *Nature* 187, 1661-1662.
- Reiss, J., Bridle, J.R., Montoya, J.M., Woodward, G., 2009. Emerging horizons in biodiversity and ecosystem functioning research. *Trends in Ecology & Evolution* 24, 505.
- Richard, E., 2004. Réponse des communautés de coléoptères carabiques à la conversion en futaie régulière de chêne: aspects écologiques et méthodologiques. In, CEMAGREF. ENGREF, Paris, p. 446.
- Robertson, G.P., Wedin, D., Groffman, P.M., Blair, J.M., Holland, E.A., Nadelhoffer, K.J., Harris, D., 1999. Soil carbon and nitrogen availability: nitrogen mineralization, nitrification and soil respiration potentials. In: Robertson, G.P., Coleman, D.C., Bledsoe, C.S., Sollins, P. (Eds.), *Standard Soil Methods for Long-Term Ecological Research*. Oxford University Press, New-York, pp. 258-271.
- Roman-Amat, B., 2007. Préparer les forêts françaises au changement climatique. In. *Ministères de l'agriculture et de la Pêche - de l'Ecologie, du Développement et de l'Aménagement Durables*, Paris, p. 125.

- Rougerie, R., Decaens, T., Deharveng, L., Porco, D., James, S.W., Chang, C.H., Richard, B., Potapov, M., Suhardjono, Y., Hebert, P.D.N., 2009. DNA barcodes for soil animal taxonomy. *Pesquisa Agropecuaria Brasileira* 44, 789-802.
- Salmon, S., Artuso, N., Frizzera, L., Zampedri, R., 2008. Relationships between soil fauna communities and humus forms: Response to forest dynamics and solar radiation. *Soil Biology & Biochemistry* 40, 1707-1715.
- Salmon, S., Mantel, J., Frizzera, L., Zanella, A., 2006. Changes in humus forms and soil animal communities in two developmental phases of Norway spruce on an acidic substrate. *Forest Ecology and Management* 237, 47-56.
- Sardin, T., Bock, J., Becquey, J., 2008. Les peuplements mélangés : enjeux et interrogations des gestionnaires. *Revue Forestière Française* 60, 121-128.
- Sariyildiz, T., Anderson, J.M., 2005. Variation in the chemical composition of green leaves and leaf litters from three deciduous tree species growing on different soil types. *Forest Ecology and Management* 210, 303.
- Sariyildiz, T., Anderson, J.M., Kucuk, M., 2005. Effects of tree species and topography on soil chemistry, litter quality, and decomposition in Northeast Turkey. *Soil Biology and Biochemistry* 37, 1695.
- Scherer-Lorenzen, M., 2008. Functional diversity affects decomposition processes in experimental grasslands. *Functional Ecology* 22, 547-555.
- Scherer-Lorenzen, M., Körner, C., Schulze, E.D., 2005. The Functional Significance of Forest Diversity: The Starting Point. In: Scherer-Lorenzen, M., Körner, C., Schulze, E.-D. (Eds.), *Forest Diversity and Function*. Springer-Verlag, Berlin, pp. 3-12.
- Scherer-Lorenzen, M., Schulze, E.D., Don, A., Schumacher, J., Weller, E., 2007. Exploring the functional significance of forest diversity: A new long-term experiment with temperate tree species (BIOTREE). *Perspectives In Plant Ecology Evolution And Systematics* 9, 53-70.
- Scheu, S., 2002. The soil food web: structure and perspectives. *European Journal of Soil Biology* 38, 11-20.
- Scheu, S., 2005. Linkages Between Tree Diversity, Soil Fauna and Ecosystem Processes. In: Scherer-Lorenzen, M., Körner, C., Schulze, E.-D. (Eds.), *Forest Diversity and Function*. Springer-Verlag, Berlin, pp. 211-233.
- Schimel, J.P., Bennett, J., 2004. Nitrogen mineralization: challenges of a changing paradigm. *Ecology* 85, 591-602.
- Schröter, D., Brussaard, L., DE DEYN, G., Poveda, K., Brown, V.K., Berg, M.P., Wardle, D.A., Moore, J., Wall, D.H., 2004. Trophic interactions in a changing world: modelling aboveground-belowground interactions. *Basic and Applied Ecology* 5, 515-528.
- Schröter, D., Wolters, V., de Ruiter, P.C., 2003. C and N mineralisation in the decomposer food webs of a European forest transect. *Oikos* 102, 294-308.
- Schulze, E.D., 2000. The Carbon and Nitrogen Cycle of Forest Ecosystems. In: Schulze, E.D. (Ed.), *Carbon and Nitrogen cycling in European Forest Ecosystems*. Springer Verlag, Berlin Heidelberg, pp. 3-11.
- Schwartz, M.W., Brigham, C.A., Hoeksema, J.D., Lyons, K.G., Mills, M.H., Van Mantgem, P.J., 2000. Linking biodiversity to ecosystem function: implications for conservation ecology. *Oecologia* 122, 297-305.
- Seastedt, T.R., 1984. The role of microarthropods in decomposition and mineralization processes. *Annual Reviews of Entomology* 29, 25-46.
- Setälä, H., 2002. Sensitivity of ecosystem functioning to changes in trophic structure, functional group composition and species diversity in belowground foodwebs. *Ecological Research* 17, 207-215.
- Sevrin, E., Landmann, G., Sardin, T., Aubert, M., Barigah, T., Chantre, G., Dreyer, E., François, D., Guitton, J.-L., Jactel, H., Leban, J.-M., Mauchamp, L., Messant, D., Nageleisen, L.-M., Ningre, F., Ottorini, J.-M., Piat, J., Piou, D., Prévosto, B., Roger, E., 2008. Implications and scenarios for mixed stands - Feedback from workshop1. *Revue Forestière Française* 60, 251-255.

- Silfver, T., Mikola, J., Rousi, M., Roininen, H., Oksanen, E., 2007. Leaf litter decomposition differs among genotypes in a local *Betula pendula* population. *Oecologia* 152, 707-714.
- Smith, S.E., Read, D.J., 2008. Mycorrhizal symbiosis, Third Edition. Academic Press - Elsevier, London.
- Srivastava, D.S., Cardinale, B.J., Downing, A.L., Duffy, J.E., Jouseau, C., Sankaran, M., Wright, J.P., 2009. Diversity has stronger top-down than bottom-up effects on decomposition. *Ecology* 90, 1073-1083.
- Stevens, R.D., Willig, M.R., 2000. Community structure, abundance, and morphology. *Oikos* 88, 48-56.
- Tang, J.W., Bolstad, P.V., Martin, J.G., 2009. Soil carbon fluxes and stocks in a Great Lakes forest chronosequence. *Global Change Biology* 15, 145-155.
- Taylor, A.F.S., Gebauer, G., Read, D.J., 2004. Uptake of nitrogen and carbon from double-labelled (N-15 and C-13) glycine by mycorrhizal pine seedlings. *New Phytologist* 164, 383-388.
- Teysède, A., 2004. Vers une sixième grande crise d'extinction. In: Barbault, R., Chevassus-au-Louis, B. (Eds.), Biodiversité et changements globaux. Enjeux de sociétés et défis pour la recherche. Association pour la Diffusion de la Pensée Française, Ministère des Affaires Étrangères, Paris, pp. 24-49.
- Thioulouse, J., Chessel, D., 1992. A method for reciprocal scaling of species tolerance and sample diversity. *Ecology* 73, 670-680.
- Thomas, P.A., Packham, J.R., 2007. Ecology of woodlands and forests. Cambridge University Press, Cambridge.
- Toutain, F., 1987. Activité biologique des sols, modalité et lithodépendance. *Biology and Fertility of Soils* 3, 31-38.
- Trap, J., 2010. Relations morphologie, biologie et production d'azote minérale au sein de l'épisolum humifère : Cas de sols forestiers acides sous peuplements feuillus. In, Groupe ECODIV EA-1293. Rouen, Rouen.
- Trap, J., Bureau, F., Akpa-Vinceslas, M., Decaens, T., Aubert, M., 2011a. Changes in humus forms and soil N pathways along a 130-year-old pure beech forest chronosequence. *Annals of Forest Science* 68, 595-606.
- Trap, J., Bureau, F., Brethes, A., Jabiol, B., Ponge, J.-F., Chauvat, M., Decaens, T., Aubert, M., 2011b. Does moder development along a pure beech (*Fagus sylvatica* L.) chronosequence result from changes in litter production or in decomposition rates? *Soil Biology and Biochemistry* 43, 1490-1497.
- Trap, J., Bureau, F., Vincelas-Apka, M., Chevalier, R., Aubert, M., 2009. Changes in soil N mineralization and nitrification pathways along a mixed forest chronosequence. *Forest Ecology and Management* 258, 1284-1292.
- Trap, J., Laval, K., Akpa-Vinceslas, M., Gangneux, C., Bureau, F., Decaens, T., Aubert, M., 2011c. Changes in soil microbial community and humus forms along 130-yr-old chronosequence of pure beech (*Fagus sylvatica* L.) stands on loamy soils. *Soil Biology and Biochemistry* 43, 1553-1562.
- Ulrich, B., 1986. Natural and anthropogenic components of soil acidification. *Pflanzenernähr. Bodenk.* 149, 702-717.
- Van der Putten, W., Bardgett, R., de Ruiter, P., Hol, W., Meyer, K., Bezemer, T., Bradford, M., Christensen, S., Eppinga, M., Fukami, T., Hemerik, L., Molofsky, J., Schädler, M., Scherber, C., Strauss, S., Vos, M., Wardle, D., 2009. Empirical and theoretical challenges in aboveground-belowground ecology. *Oecologia* 161, 1.
- Van Soest, P.J., Wine, R.H.-. 1967. Use of detergents in the analysis of fibrous feeds, IV. Determination of plant cell-wall constituents. *Journal of the Association of Official Analytical Chemists* 50, 50-55.
- Verhoef, H.A., 1995. Litterbag method. In: Alef, K., Nannipieri, P. (Eds.), *Methods in applied soil microbiology and biochemistry*. Academic Press, London, pp. 485-487.
- Vila, M., Vayreda, J., Comas, L., Ibanez, J.J., Mata, T., Obon, B., 2007. Species richness and wood production: a positive association in Mediterranean forests. *Ecology Letters* 10, 241-250.

- Vitousek, P.M., Aber, J.D., Howarth, R.W., Likens, G.E., Matson, P.A., Schindler, D.W., Schlesinger, W.H., Tilman, D.G., 1997. Technical Report: Human Alteration of the Global Nitrogen Cycle: Sources and Consequences. *Ecological Applications* 7, 737-750.
- Vivanco, L., Austin, A.T., 2008. Tree species identity alters forest litter decomposition through long-term plant and soil interactions in Patagonia, Argentina. *Journal of Ecology* 96, 727-736.
- von Oheimb, G., Hardtle, W., Naumann, P.S., Westphal, C., Assmann, T., Meyer, H., 2008. Long-term effects of historical heathland farming on soil properties of forest ecosystems. *Forest Ecology and Management* 255, 1984-1993.
- Walker, L.R., Wardle, D.A., Bardgett, R.D., Clarkson, B.D., 2010. The use of chronosequences in studies of ecological succession and soil development. *Journal Of Ecology* 98, 725-736.
- Wardle, D.A., 2002. *Communities and ecosystems: Linking aboveground and belowground components*. Princeton University Press, Princeton, New Jersey.
- Wardle, D.A., 2005. How plant communities influence decomposer communities. In: Bardgett, R.D., Usher, M.B., Hopkin, D.W. (Eds.), *Biological diversity and function of soils*. Cambridge University Press, Cambridge, pp. 119-138.
- Wardle, D.A., Bardgett, D.G., Klironomos, J.N., Setälä, H., van der Putten, W.H., Wall, D.H., 2004. Ecological linkage between aboveground and belowground biota. *Science* 304, 1629-1633.
- Wardle, D.A., Van der Putten, W.H., 2003. Biodiversity, ecosystem functioning and above-ground-below-ground linkages. In: Loreau, M., Naeem, S., Inchausti, P. (Eds.), *Biodiversity and ecosystem functioning: synthesis and perspectives*. Oxford University Press, Oxford, pp. 155-168.
- Weiher, E., Clarke, P.G.D., Keddy, P.A., 1998. Community assembly rules, morphological dispersion, and the coexistence of plant species. *Oikos* 81, 309-322.
- Weiher, E., Keddy, P.A., 1995. Assembly rules, null models, and trait dispersion: new questions from old patterns. *Oikos* 74, 159-164.
- Wurzburger, N., Hendrick, R.L., 2009. Plant litter chemistry and mycorrhizal roots promote a nitrogen feedback in a temperate forest. *Journal of Ecology* 97, 528-536.
- Zaitsev, A.S., Chauvat, M., Pflug, A., Wolters, V., 2002. Oribatid mite diversity and community dynamics in a spruce chronosequence. *Soil Biology & Biochemistry* 34, 1919-1927.
- Zimdars, B., Dunger, W., 2000. Different methods for the evaluation of species of the genus *Mesaphorura* (Collembola, Tullbergiinae). *Pedobiologia* 44, 240-247.
- Zimmer, M., Kautz, G., Topp, W., 2005. Do woodlice and earthworms interact synergistically in leaf litter decomposition? *Functional Ecology* 19, 7-16.
- Zobel, M., 1997. The relative role of species pools in determining plant species richness: an alternative explanation of species coexistence? *Trends in Ecology & Evolution* 12, 266-269.

Liste des figures

<i>Figure 1 Hypothèse du « Bandit-Manchot » ou comment la coexistence des espèces basée sur la dissimilarité et la complémentarité des traits biologiques atteintes simultanément au sein de chaque niveau trophique des chaînes de détritux permet de maximiser le recyclage de la MO fraîchement restituée à l'interface sol-végétation.</i>	<i>13</i>
<i>Figure 2 Nombre de publications produites chaque année relatives aux relations biodiversité – fonctionnement.</i>	<i>14</i>
<i>Figure 3 Dynamique « naturelle » d'un système forestier feuillu en domaine tempéré selon Emborg et al. (2000) montrant la dynamique de remplacement de Fraxinus excelsior par Fagus sylvatica.</i>	<i>16</i>
<i>Figure 4 Relation entre cycle sylvigénétique (dynamique naturel des systèmes forestiers) et dynamique de l'interface sol-végétation dans une hêtraie semi-naturelle de la forêt de Fontainebleau (France) (Arpin et al., 1998).</i>	<i>17</i>
<i>Figure 5 Comparaison des approches synchronique (artificial time series) et diachronique (real time series) (Pretzsch, 2009).</i>	<i>20</i>
<i>Figure 6 Principales phases sylvicoles réalisées au cours d'une rotation (de base 150 ans) de futaie régulière pure de Hêtre en Forêt d'Eawy</i>	<i>28</i>
<i>Figure 7 Valeurs moyennes des métriques relatives à la structure des assemblages d'espèces de détritivores pour les horizons holorganiques, le sol et l'ensemble de l'épisolum (Total) dans les 4 stades de la chronoséquence.</i>	<i>32</i>
<i>Figure 8 Analyse factorielle des correspondances réalisée sur les densités de macro-détritivores échantillonnées dans l'ensemble sol et horizons holorganiques des différents stades de la chronoséquence de futaie régulière de hêtre pur sur 130 ans.</i>	<i>33</i>
<i>Figure 9 Diversité factorielle moyenne des assemblages de macro-détritivores calculée pour chaque stade de la chronoséquence.</i>	<i>34</i>
<i>Figure 10 Abondance, biomasse et richesse spécifique des assemblages de collemboles durant la chronoséquence (hêtraie pure) de 130 ans.</i>	<i>35</i>
<i>Figure 11 Ordination multidimensionnelle non-métrique (NMDS) des assemblages d'espèces de collemboles échantillonnées dans les 4 stades de la chronoséquence de 130 ans.</i>	<i>35</i>
<i>Figure 12 Production totale et constantes de décomposition de la litière dans les différents stades de la chronoséquence de hêtres purs.</i>	<i>39</i>
<i>Figure 13 Stocks de C organique du sol dans les horizons holorganiques (OL et OF+OH), dans l'horizon organo-minéral A et dans l'équivalent culture (O-Ce) pour les différents stades de la chronoséquence de hêtres purs.</i>	<i>41</i>
<i>Figure 14 Dénitrification nette et lessivage d'azote minéral au champ (avec prélèvements racinaires) le long de la chronoséquence.</i>	<i>43</i>
<i>Figure 15 Prélèvements d'azote minéral par les racines mesurés au champ le long de la chronoséquence durant un an.</i>	<i>44</i>
<i>Figure 16 Synthèse des principaux résultats de recherche en référence à l'hypothèse du « Bandit-Manchot ».</i>	<i>45</i>

Figure 17 Synthèse des patrons de variation du recyclage de l'azote, des décomposeurs impliqués dans ce dernier ainsi que de l'influence du peuplement pur de hêtre au cours de la chronoséquence de 130 ans. 46

Figure 18 Comparaison de la trajectoire dynamique d'une chênaie-charmaie avec celle du modèle de référence pur sur la base de la morphologie et du fonctionnement de l'épisolum humifère. 50

Liste des tableaux

<i>Tableau 2 Publications, programmes de recherche et collaborations issus des activités de recherche en lien avec la thématique présentée</i>	<i>22</i>
<i>Tableau 3 Caractéristiques des parcelles constitutives de la chronoséquence de hêtraie gérée en futaie régulière pure, en forêt domaniale d'EAWY (Haute-Normandie), utilisée pour la thèse de J.Trap et les publications déclinées de cette dernière.</i>	<i>24</i>
<i>Tableau 4 Caractéristiques physico-chimiques d'un profil de sol représentatif des parcelles de hêtre pur gérées en futaie régulière, en forêt d'Eawy utilisées au cours des différentes études.....</i>	<i>26</i>
<i>Tableau 5 Valeurs moyennes (écart-type) par stade et horizon de l'épisolum humifère pour l'azote microbien (Nmic), le ratio N microbien–N total de l'horizon et la biomasse fongique par dosage de l'ergostérol.</i>	<i>36</i>
<i>Tableau 6 Valeurs moyennes (écart-type) par stade et horizon de l'épisolum humifère pour l'ADN bactérien (B) , l'ADN fongique (F) et le ration F/B.....</i>	<i>37</i>
<i>Tableau 7 Valeurs moyennes (écart-type) par stade et horizon de l'épisolum humifère pour la richesse des substrats carbonés dégradés dans les plaques ECO (BIOLOG®) et l'activité bactérienne associée (AWCD).....</i>	<i>38</i>
<i>Tableau 8 Qualité des feuilles de hêtre constitutives de la litière dans les 4 stades de la chronoséquence. Les fractions carbonées ont été estimées par fractionnement biochimique selon la méthode Van Soest (1967).</i>	<i>40</i>
<i>Tableau 9 Coefficient de corrélation (rho) de Spearman's entre les attributs organiques et minéraux des litières de hêtre le long de la chronoséquence et (i) la masse et (ii) le C/N finaux des litières restantes après un an de décomposition en sachet dans les peuplements de chaque stade.....</i>	<i>40</i>
<i>Tableau 10 Minéralisation (ammonification et nitrification) nette potentielle mesurée au laboratoire par la méthode des incubations en conditions contrôlées 28 jours à 28 degrés (Hart et al., 1994).....</i>	<i>42</i>
<i>Tableau 11 Contributions relatives de la microflore (et microfaune associée), de la mésofaune et de la macrofaune du sol au processus de relargage de l'azote des litières en décomposition dans un peuplement pur de hêtre et un peuplement mélangé hêtre-charme.....</i>	<i>51</i>

Résumé

Dans le contexte actuel de forte érosion de la biodiversité et de préparation de « l'après pétrole », les forêts apparaissent comme des écosystèmes clés fournissant de nombreux services écosystémiques *e.g.* capacité de stockage de carbone, production de matières premières et d'énergies renouvelables, biodiversité. Pour les prochaines décennies, un enjeu majeur de la sylviculture sera de développer une gestion forestière durable en termes économique, écologique et patrimoniale, conciliant la préservation des services écosystémiques avec les usages productifs. L'enjeu actuel pour les scientifiques est donc de fournir aux gestionnaires des outils renseignant sur la manière dont les futures orientations sylvicoles vont concilier usages productifs et fonctionnement des écosystèmes forestiers.

Les recherches présentées ici portent sur l'étude des relations entre peuplements forestiers, communautés biologiques (microflore, mésofaune, macrofaune) de l'interface sol-végétation et fonctionnement de cette dernière (minéralisation de l'N, décomposition des litières, stock de C). Le modèle biologique étudié est la hêtraie pure gérée en futaie régulière et considérée dans l'ensemble de sa rotation sylvicole depuis les fourrés jusqu'au stade de régénération. L'objectif principal est de caractériser les leviers biologiques régulant et/ou orientant l'effet du compartiment végétal sur le fonctionnement biologique de l'interface sol-végétation au cours de la dynamique du système. La finalité de ses recherches est de fournir un modèle de trajectoire dynamique des relations peuplement forestier – fonctionnement de l'interface sol végétation afin d'utiliser ce dernier comme modèle de référence dynamique pour l'étude de l'effet de la gestion forestière sur la trajectoire dynamique de l'interface sol-végétation.

Ces recherches montrent que les vieilles futaies de hêtre (130 ans) à canopée fermée semblent des stades clé de la rotation sylvicole au cours desquels le système rebascule de la phase autotrophe à la phase hétérotrophe. Durant la phase autotrophe (maturation des peuplements depuis 15 ans jusqu'à 95 ans), le fonctionnement de l'interface sol-végétation semble bien régulé et orienté par le peuplement forestier de hêtres. Biologiquement, le hêtre favorise, via la qualité de sa litière et son système racinaire ectomycorhizé, l'augmentation de la biomasse fongique et la diversité métabolique des bactéries hétérotrophes. Fonctionnellement ceci se traduit par un ralentissement de la vitesse de décomposition de la litière et l'inhibition de la nitrification autotrophe conduisant à une production d'ammonium plus importante. Dans les vieilles futaies fermées de 130 ans, l'amélioration significative de la qualité de la litière de hêtre se traduit par l'apparition de fonctions métaboliques bactériennes nouvelles et une amélioration de la vitesse de décomposition des feuilles suggérant le basculement du système vers la phase hétérotrophe du cycle durant laquelle l'activité des biocénoses du sol va conduire la formation de formes d'humus de type mull favorables à la régénération des peuplements.

D'un point de vu appliqué, ces résultats ajoutés à la spécificité de certaines espèces de collemboles ou de vers de terre pour les parcelles âgées à canopée fermée ou bien le fait que la coexistence des espèces au sein des communautés floristiques, bryophytiques (corticole), de la mésofaune ou de la macrofaune du sol semblent basées sur des mécanismes de coexistence à l'équilibre dans ce type parcelle militent pour ne pas raccourcir la rotation en deçà de 130 ans et pour conserver l'ambiance forestière jusqu'à cet âge.

Enfin, l'utilisation du modèle dynamique de référence pour caractériser les effets de la gestion sylvicole sur le fonctionnement biologique de l'interface sol-végétation est illustrée dans les perspectives de travail.