

Fonctionnement des forêts mélangées

POURQUOI LES FORETS MELANGEES CHENE – PIN PEUVENT ETRE PLUS PRODUCTIVES QUE LES PEUPELEMENTS PURS : QUANTITE, QUALITE DES LITIERES ET ORGANISMES DU SOL?



Mésafaune du sol (Photo: E. Arbefeuille)

Peuplement de pin pur en forêt d'Orléans
(photo C. Couteau)



6 FEVRIER 2013

NATHALIE KORBOULEWSKY

UR EFNO

Domaine des Barres

450290 Nogent-sur-Vernisson

Pour mieux
affirmer
ses missions,
le Cemagref
devient Irstea

**Contribution de IRSTEA au projet « BIOMADI 2011-2012 »
(Ecofor/Meddtl)**

Convention signée en juin 2012

Entre

Le **Groupement d'Intérêt Public ECOFOR**, dont le siège est au 42, rue Scheffer, 75116 PARIS, désigné ci-après par ECOFOR et représenté par Monsieur Jean-Luc PEYRON, son directeur,

d'une part,

et

L'**Institut national de la recherche en sciences et technologies pour l'environnement et l'agriculture**, établissement public à caractère scientifique et technologique, dont le siège social est rue Pierre-Gilles de Gennes CS 10030 92761 Antony cedex, désigné ci-après par IRSTEA et représenté par Monsieur Jean-Marc BOURNIGAL, son président,

TITRE DE LA CONTRIBUTION:

**EXPERTISE RELATIVE A LA COMPARAISON DE LA FERTILITE ENTRE FORETS AUX PEUPLEMENTS
MELANGES ET FORETS AUX PEUPLEMENTS PURS**

**Pourquoi les forêts mélangées chêne –pin peuvent être plus productives que les peuplements purs :
quantité, qualité des litières et organismes du sol?**

Responsable scientifique: Nathalie KORBOULEWSKY, Irstea UR EFNO

Participants: UR EFNO (Nathalie KORBOULEWSKY, Thomas PEROT, Philippe BALANDIER, Vincent SEIGNER)

Organisme partenaire : Université Rouen Ecodiv (Matthieu CHAUVAT, Michaël AUBERT)



Irstea – centre de Ville
Nom de la Direction
1, rue Pierre-Gilles de Gennes
CS 10030
92761 Antony Cedex
tél. +33 (0)140966121
fax +33 (0)140966225
www.irstea.fr

SOMMAIRE

CONTEXTE DE L'ETUDE	2
Action I - Les retours aux sols (litière)	3
Travail réalisé	
Bilan	
Action II – Diversité de la faune du sol dans les peuplements mélangés	8
II-1. Stage de Master 2 d'Emilie Arbefeuille	
II-2. Synthèse bibliographique sur la diversité de la faune du sol dans les peuplements mélangés	
Action III – Utilisation de la ressource en eau dans les peuplements purs et mélangés	29
Travail réalisé	
Conclusion	
EPILOGUE	35

CONTEXTE DE L'ETUDE

Pour de nombreuses régions de métropole, les simulations de l'évolution du climat prédisent une augmentation des sécheresses estivales, souvent associées à une augmentation des températures extrêmes et des aléas climatiques. Pour faire face à ces changements, les gestionnaires envisagent de nouveaux scénarios de sylviculture notamment en jouant sur le mélange des espèces forestières (peuplements mélangés) et sur la densité des peuplements (surface terrière/ha).

Une hypothèse est que les peuplements mélangés (mélange d'au moins 2 essences d'arbres) pourraient être moins vulnérables face aux aléas biotiques et climatiques (ex. d'attaques d'insectes Jactel & Brockerhoff 2007). Par ailleurs, le mélange peut conférer un avantage productif aux peuplements forestiers en comparaison à certains peuplements monospécifiques (Kelty et Larson, 1992 ; Vallet et Pérot, 2011). Toutefois, cet avantage n'est pas toujours observé et semble dépendre de différents facteurs dont la composition (Brown, 1992) et les conditions nutritionnelles du milieu (Bertness and Callaway, 1994; Michalet 2007; Michalet et al, 2006; Pretzsch et al, 2010; Vallet & Perot 2011). Ainsi, de nombreuses questions restent posées concernant le fonctionnement des peuplements mélangés par rapport aux peuplements purs, peuplements jusqu'alors privilégiés dans les forêts de production par souci de rationalisation

De nombreuses expérimentations sur les mélanges d'espèces herbacées ou à croissance rapide ont permis de définir des hypothèses de l'avantage productif des communautés plurispécifiques, parmi lesquelles les plus citées sont : (i) l'effet d'échantillonnage ("sampling effect") correspondant à la présence plus probable d'une espèce aux traits particuliers, comme une forte productivité, avec l'augmentation de la diversité du milieu (ii) la complémentarité ou la facilitation qui reflète les interactions spécifiques et les adaptations physiologiques conduisant à une meilleure utilisation des ressources (Loreau *et al.*, 2001; Hooper *et al.*, 2005). Le concept de complémentarité semble mieux adapté aux écosystèmes forestiers que l'effet d'échantillonnage qui s'applique plutôt aux communautés herbacées. Il découle de ce concept de complémentarité que des espèces ayant des fonctionnements différents n'exploitent pas les mêmes ressources, ou au même endroit, ou en même temps, et de fait optimisent l'ensemble des ressources présentes conduisant à une production globalement supérieure de l'écosystème (Scherer-Lorenzen *et al.*, 2007). Les études concernant la productivité des peuplements forestiers mélangés se sont basées pour la plupart sur le concept de complémentarité des traits fonctionnels, mais d'autres études évoquent également des modifications de certains traits des arbres des peuplements mélangés par rapport aux mêmes essences en peuplements monospécifiques (Pretzsch and Schütze, 2009; Syad *et al.*, 2006; Gartner and Cardon, 2004; Madritch and Hunter, 2005; Thoms *et al.*, 2010; Richards *et al.*, 2010). Ces deux concepts s'appliquent à de nombreux traits fonctionnels des arbres (prospection racinaire, efficacité d'absorption, exsudats racinaires, développement du houppier, taux de résorption des nutriments, etc.) qui peuvent donc soit être complémentaire entre les deux essences en présence soit être modifié par la concurrence interspécifique. De plus, les caractéristiques de ces traits ont des répercussions sur d'autres compartiments de l'écosystème notamment la faune et flore du sol. Toutefois, les quelques études sur le fonctionnement des forêts sont encore très lacunaires.

La présente étude s'inscrit dans cette démarche de comprendre le fonctionnement des forêts mélangées, notamment pour faire le lien avec la productivité et la biodiversité. Cette étude consiste à la mise en place (volets I et III) et à l'évaluation (II) des effets d'un mélange très répandu en particulier en région Centre, **le mélange chêne sessile – pin sylvestre**, sur certains processus et traits fonctionnels des espèces en lien avec le cycle des nutriments affectant la croissance des arbres.

Action I - Les retours aux sols (litière)

Nathalie Korboulevsky
Catherine Menuet

Objet de l'étude: Les nutriments contenus dans les feuilles sont recyclés pour la croissance via l'action des organismes du sol qui va par ailleurs être affectées par certains composés secondaires contenus dans ces mêmes feuilles. L'hypothèse est que dans les peuplements mélangés, la masse de litière et la composition chimique (nutriments et composés secondaires) sont modifiées en faveur d'une plus grande disponibilité des nutriments (Madritch & Hunter 2005; Gartner & Cardon 2004).

Objectif: La convention avec Ecofor aidera à la mise en place des récupérateurs de litière et à l'acquisition de premières données.

Travail réalisé

Des collecteurs de litière ont été déposés en parallèle dans des parcelles de peuplements pur chêne, pur pin et des peuplements mélangés. Nous avons équipé le premier site du dispositif OPTMix, qui se compose de 10 placettes : 3 en pur chêne, 3 en pur pin et 4 en mélange. Cinq collecteurs ont été installés par placettes comme indiqué sur la Figure 1, soit au total 50 collecteurs (15 dans chacun des peuplements purs et 20 dans le mélange). Deux tailles et formes de collecteurs ont été testées:

- Des collecteurs de 50 cm de côté, soit une surface de collecte de 0,25 m², peu profond mais avec un sac au-dessous (Figure 2)
- Des collecteurs plus grands, de 0,5 m² et plus profond (Figure 2).

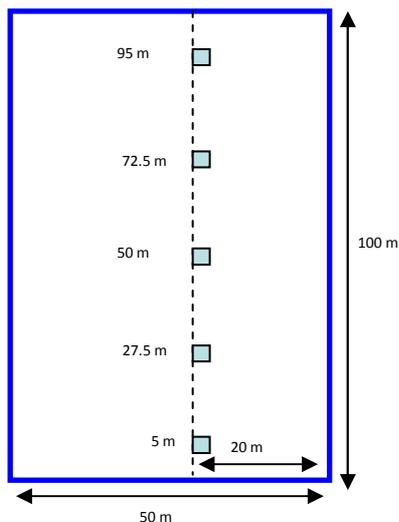


Figure 1: Représentation schématique des emplacements des collecteurs de litière dans une placette d'OPTMix.



Figure 2: Photographies de deux types de collecteur de litière: à gauche, collecteur d'une surface de collecte de 0,25 m², avec un sac récupérateur; à droite, collecteur plus grand et plus profond avec une surface de collecte de 0,5 m².

La comparaison entre les deux types de collecteurs nous a montré que le deuxième type (0,5 m² et profond) était plus satisfaisant. En effet, les plus petits collecteurs échantillonnent une surface moindre mais surtout sont rapidement saturés lors de la chute des feuilles. Les sacs en-dessous ne permettent pas de contenir la totalité des chutes de litière, même d'aiguilles, et cela malgré des passages toutes les 3 semaines pour ramasser cette litière.

En revanche, ces collecteurs équipés de tissus blanc s'avèrent très voyants et attirent les curieux. Les passants s'approchent et entrent dans les placettes expérimentales, ce qui engendrent du piétinement non souhaité dans ces placettes et favorisent inutilement le vandalisme ou la malveillance.

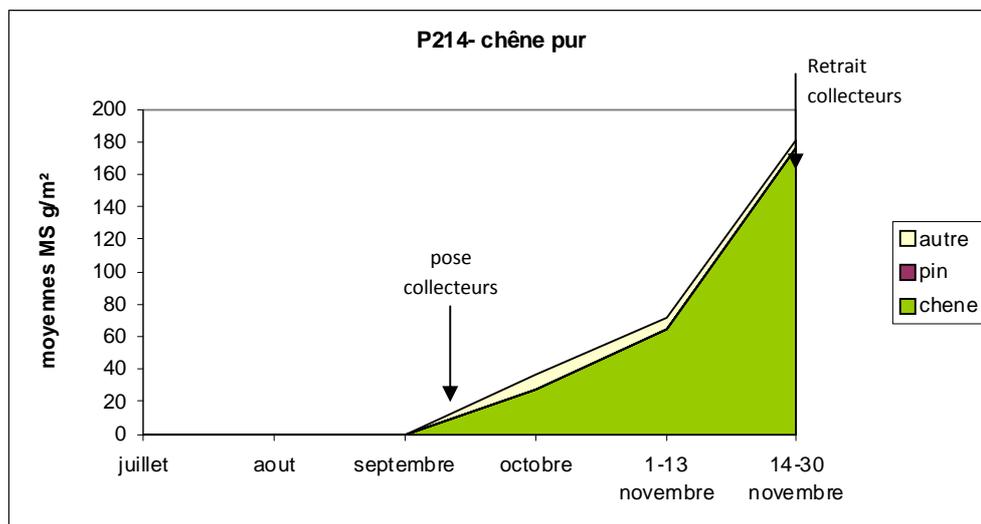
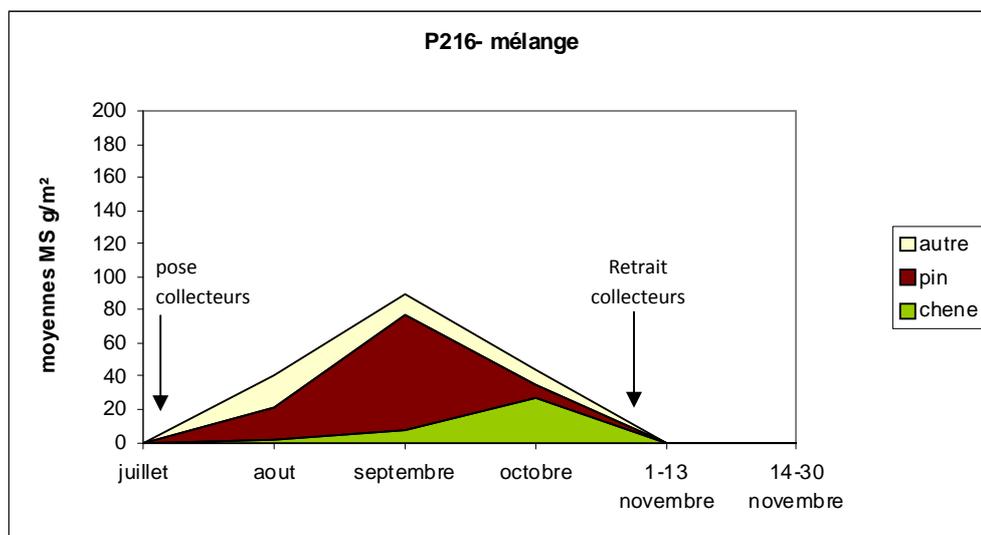
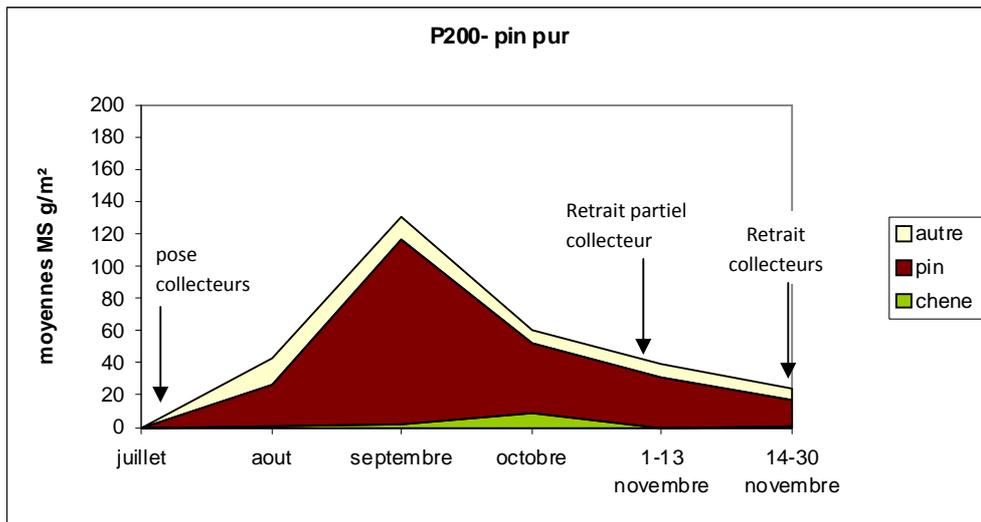


Figure 3: Collecte des litières dans les parcelles de pur chêne, pur pin et en mélange ("autre" correspond aux brindilles, cônes et feuilles d'autres essences). Les flèches indiquent les dates de pose et de retrait des collecteurs.

L'ensemble des collecteurs ont été installés pendant l'été 2012 c'est-à-dire au début de la chute des litières (en juillet pour les peuplements contenant du pin et septembre pour le peuplement pur de chêne). Nous avons pu récolter la quasi-totalité des aiguilles de pins mais malheureusement nous avons dû retirer les collecteurs début novembre, alors que les feuilles de chêne n'étaient pas encore toutes tombées, afin de laisser les exploitations des parcelles forestières se dérouler sans encombre. Nous ne pouvons donc pas exploiter entièrement les relevés quantitatifs de cette année.

Nous pouvons simplement visualiser (Figure 3) que les aiguilles tombent majoritairement en septembre, et que la quantité totale récoltée est de 2 t/ha (moyenne des placettes de pin purs) dans les peuplements purs de pin (Figure 4), ce qui correspond aux données régulièrement reportées dans la littérature pour des futaies régulières. Ces valeurs brutes de litière dépendent beaucoup de la densité de peuplement, de la surface terrière, de la composition du peuplement, et d'autres facteurs environnementaux (attaques parasitaires, événement climatique, etc.). Dans les peuplements mélangés, nous avons récolté près de 1t/ha pour les aiguilles de pins. La comparaison avec les surfaces terrière (G), indique qu'il n'y aurait pas de différences de quantité de litière d'aiguilles de pin entre les peuplements purs pins ou en mélange. Dans les deux cas, nous avons récolté entre 7,6 et 7,9 g/m² de litière de pin par unité de surface terrière de pin (m²/ha), mais ces données sont à prendre avec précautions car correspondent à peu de parcelles forestières et à une seule année. En ce qui concerne les litières de chêne, la récolte étant incomplète, nous ne pouvons rien dire.

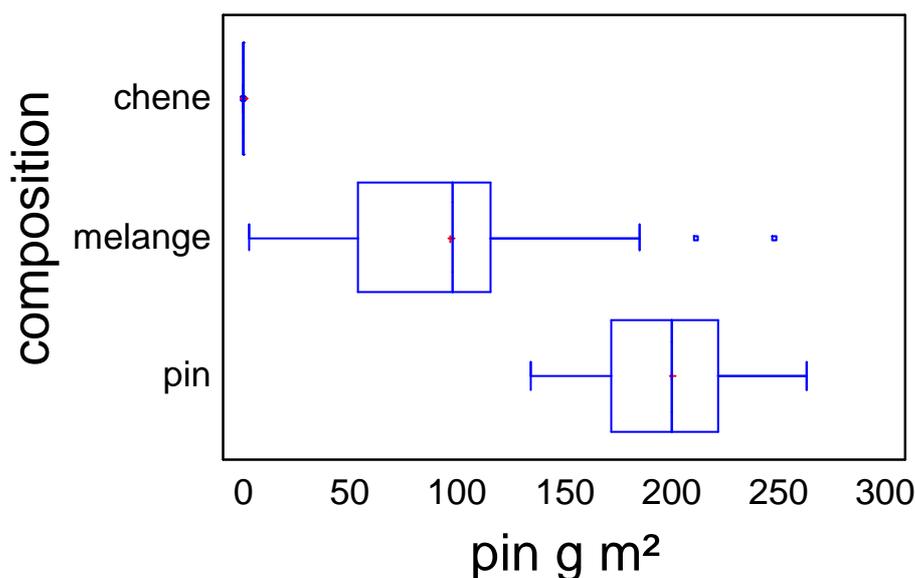


Figure 4: Représentation, par boîtes à moustaches, des chutes de litière d'aiguilles dans les trois peuplements étudiés (pur pin, pur chêne et mélange des deux essences).

Tableau 1 : Quantité de litière d'aiguilles, de feuilles de chêne (récolte incomplète) et d'autres éléments (brindilles par ex.) et surface terrière des pins dans chacune de placettes dans les dispositifs en pur chêne, pur pin et en mélange.

n° parcelle	composition	placette	Litière de chêne g,m ²	Litière de pin g,m ²	autre g,m ²	G.ha ⁻¹ pin	G.ha ⁻¹ chêne
200	pin	1	0,3	235,3	49,6	26,5	0,0
200	pin	2	10,9	189,5	45,6	26,3	0,8
200	pin	3	22,2	175,6	41,0	25,9	2,0
214	chêne	1	255,2	0,0	16,9	0,0	16,9
214	chêne	2	263,5	0,1	14,8	0,0	17,7
214	chêne	3	293,8	0,0	36,0	0,0	17,1
216	mélange	1	40,3	69,1	39,9	11,0	12,9
216	mélange	2	29,3	101,0	44,5	11,7	12,7
216	mélange	3	21,1	141,1	43,4	13,6	9,8
216	mélange	4	54,5	77,2	35,6	12,0	12,2

Bilan

L'objectif était de positionner les collecteurs dans les placettes en vue d'un suivi moyen-long terme, en soutien au projet OPTMix. Nous avons équipé un site ce qui nous a permis de tester la méthodologie. Les quantités de litière de pin correspondent bien à la littérature pour les peuplements purs, mais dans les autres placettes les collecteurs ont du être enlevés avant la fin des chutes de litière. Cette année, nous avons également testé deux types de collecteurs et l'étude nous a permis d'en retenir un et d'identifier les points à améliorer (couleur du tissu).

Au début de l'été 2013, donc après les exploitations, tous les collecteurs seront remis en place dans les placettes du dispositif OPTMix, sur les deux sites, soit au total 100 collecteurs et y resteront plusieurs années avant les prochaines exploitations. Nous partons sur des collecteurs de 0,5 m² profond et avec du tissu vert.

Action II – Diversité de la faune du sol dans les peuplements mélangés

Nathalie Korboulewsky

Objet de l'étude: La mésofaune et macrofaune du sol sont des acteurs clés de la décomposition et de la minéralisation des matières organiques; l'hypothèse est que les peuplements forestiers plus diversifiés abritent une plus grande diversité de la faune du sol, permettant un meilleur recyclage des éléments.

Objectif: Le présent projet a vocation à établir un état des connaissances dans ce domaine, ainsi que l'obtention de tendance sur certains groupes. Dans ce cadre, Emilie Arbefeuille a réalisé son stage de master 2, soutenu en juin 2012 à l'université d'Orléans, en collaboration avec le laboratoire Ecodiv de Rouen (M. Aubert, M. Chauvat). La mise en œuvre plus complète de l'étude de la diversité et de l'activité de la faune du sol sera réalisée dans le cadre d'un autre programme (projet Atout-sol de la DEB, Ministère de l'agriculture).

II-1. Stage de Master 2 d'Emilie Arbefeuille

Emilie Arbefeuille a réalisé son Stage de Master 2ème année Ecosystèmes Terrestres de l'Université d'Orléans, à Irstea en collaboration avec le laboratoire Ecodiv de Rouen sur la faune du sol de peuplements mélangés en forêt d'Orléans.

Ce stage a permis de caractériser les sites d'OPTMix pour certains paramètres pédologiques et d'avoir un premier tri de la faune du sol dans les peuplements mélangés chêne-pin et en peuplements purs de ce dispositif.



Les assemblages biotiques et abiotiques du sol responsables du recyclage de la matière organique en peuplements purs et en peuplements mélangés

Emilie ARBEFEUILLE

Sous la direction de
Nathalie KORBOULEWSKY, IRSTEA,
Domaine des Barres, 45290 Nogent-sur-Vernisson

Michaël AUBERT et Matthieu CHAUVAT, ECODIV, Université de Rouen
Place Emile Blondel, 76821 Mont-Saint-Aignan



Année 2011-2012

II-2. Synthèse bibliographique sur la diversité de la faune du sol dans les peuplements mélangés

PLAN

1. Introduction
2. Cycles biogéochimiques et rôle des organismes du sol
 - a. Cycles biogéochimiques en forêt
 - b. Importance des traits chimiques des litières
 - c. Organismes du sol impliqués
3. Effet de la diversité des peuplements sur la diversité de la faune du sol et le processus de décomposition
 - a. Effet du mélange sur la diversité spécifique de la mésofaune du sol
 - b. Effets du mélange sur les assemblages biotiques de la faune du sol
 - c. Effet du mélange sur le mécanisme de décomposition
4. Principaux facteurs affectant les communautés du sol dans les peuplements mélangés
5. Conclusion
6. Bibliographie

1. INTRODUCTION

Un intérêt croissant s'est développé concernant les effets de la diversité sur les communautés d'organismes et le fonctionnement des écosystèmes, notamment en termes de productivité végétale. Les recherches ont été initiées sur les plantes herbacées dans les écosystèmes prairiaux (e.g.: [Tilman and Downing 1994](#), [Hooper et al. 2005](#)), puis plus récemment sur les écosystèmes forestiers ([Scherer-Lorenzen et al. 2005](#)). En Europe, les forêts mélangées à 2 ou 3 essences représentent la moitié de la surface forestière. En France, 4,6 millions d'hectare sont composés de peuplements à deux essences et 1,7 millions à trois essences sur les 15,1 millions d'hectare de la forêt française (données IFN basées sur les campagnes de mesures de 2005 à 2008). Le chêne sessile occupe la première place en volume parmi les différentes essences. En plaine, il est associé à d'autres essences, et principalement au pin sylvestre dans les forêts mixtes feuillus-résineux. Les écosystèmes forestiers mélangés présentent par nature une complexité spatiale et temporelle qui est une richesse mais rend difficile sa compréhension et sa maîtrise. Le fonctionnement des forêts mélangées tempérées est encore mal connu et de nombreuses questions se posent quant à leur vulnérabilité¹, leurs avantages vis-à-vis du changement climatique et de la conservation de la biodiversité, notamment la diversité spécifique.

La littérature tend à montrer que les peuplements mélangés sont moins vulnérables que les peuplements purs face aux aléas biotiques comme les attaques d'insectes qui peuvent avoir un impact dramatique sur la fonction de production ([Jactel and Brockerhoff 2007](#)). Certains peuplements mélangés présentent également une meilleure productivité probablement liée à la complémentarité des espèces pour l'exploitation des ressources ([Kelty and Larson 1992](#), [Pretzsch et al. 2010](#), [Vallet and Perot 2011](#)). Cependant, certains résultats sur cette vulnérabilité comme sur cet

¹ Vulnérabilité= Degré auquel un système est susceptible d'être affecté négativement par les effets des changements globaux

avantage productif sont contradictoires. Par exemple, certains auteurs identifient des situations d'absence d'effet du mélange (Knoke et al. 2007), voire d'effet négatif sur la productivité globale du système (Chen et al. 2003), ou de moins-value de la qualité du bois sur l'ensemble du peuplement (Knoke and Seifert 2008). Des travaux sont en cours en France comme à l'étranger pour mieux comprendre le fonctionnement des forêts mélangées et identifier les facteurs majeurs et les caractères des espèces (traits fonctionnels)² jouant sur la productivité des forêts mélangées (e.g. thèse Toigo M. d'Irstea, travaux de Vallet P, Pretsch H.).

Un autre avantage avancé des peuplements mélangés, serait que ces derniers renfermeraient une plus grande diversité spécifique. Récemment des articles de synthèse abordent les effets des peuplements mélangés sur la biodiversité des écosystèmes forestiers, en particulier sur les plantes vasculaires (Scherer-Lorenzen et al. 2005, Barbier et al. 2008, Cavard et al. 2011). Les principales conclusions sont que la diversité des arbres de la canopée favorise l'apparition de différents microhabitats qui peuvent abriter différentes espèces végétales de sous-bois. Toutefois, il est à noter que cette diversité, en termes de nombre d'espèces ou d'équitabilité, est rarement supérieure à celle présente dans l'un au moins des deux peuplements purs (Cavard et al. 2011). Par ailleurs, aucune étude ne montre que les peuplements mélangés pourraient abriter des espèces de plantes de sous-bois associées exclusivement à ces peuplements mixtes.

En revanche, très peu d'études ont porté sur la diversité de la faune du sol dans les peuplements mélangés (Scheu 2005, Wardle et al. 2006). Or, la biocénose du sol renferme une bien plus grande diversité que la biocénose terrestre et joue un rôle essentiel dans le fonctionnement de l'écosystème en particulier au niveau des cycles du carbone et des nutriments. Bien qu'on connaisse les groupes majeurs (bactéries, mycètes, nématodes, insectes), de nombreuses espèces restent à décrire et sachant que les groupes les plus étudiés renferment des centaines voire des millions d'espèces, le travail est colossal. Les facteurs affectant la diversité de la faune du sol, leur abondance et leur répartition sont nombreux et correspondent aux conditions physiques, biologiques, et chimiques de leur environnement. En retour, les communautés du sol ont des répercussions sur la chaîne trophique en surface et sur le fonctionnement de l'écosystème (Salamon et al. 2004, Hattenschwiler and Gasser 2005). **Dans quelle mesure les peuplements mélangés affectent les communautés du sol et quelles en sont les implications sur la vulnérabilité et la productivité de l'écosystème est une question encore sans réponse.**

Dans le cadre de la préservation de la biodiversité et des fonctions de production des peuplements forestiers, il est donc important de s'intéresser à ce compartiment et de mieux comprendre les mécanismes en jeu et les relations entre communautés et compartiments. **Cette revue bibliographique tente de faire un tour d'horizon des études comparant la diversité de la faune du sol des peuplements mélangés et des peuplements purs, les mécanismes suspectés et les implications sur le fonctionnement de l'écosystème au niveau des cycles de nutriments.**

² Traits fonctionnels: Caractéristiques morphologiques, physiologiques ou phénologiques qui impactent indirectement la valeur sélective des individus *via* leurs effets sur la croissance, la reproduction et la survie (Violle C. et al. 2007).

2. Cycles biogéochimiques et rôle des organismes du sol

a. Cycles biogéochimiques en forêt

Les principales entrées d'éléments minéraux en forêt sont les dépôts atmosphériques (dépôts secs ou humides), les apports latéraux par ruissellement, les remontées capillaires, et la fixation d'azote atmosphérique. Les sorties se font par le drainage, le ruissellement, les prélèvements de biomasse (Figure 5). Ces flux entrées-sorties du système sont connectées d'une part à un cycle interne au sein de l'arbre (incluant l'absorption, la translocation, l'immobilisation), et un cycle au sein du système entre les différents compartiments qui le compose (sol – végétation – organismes du sol). Dans ce dernier cycle, la décomposition joue un rôle essentiel pour la disponibilité des nutriments (flèche 8 de la Figure 5).

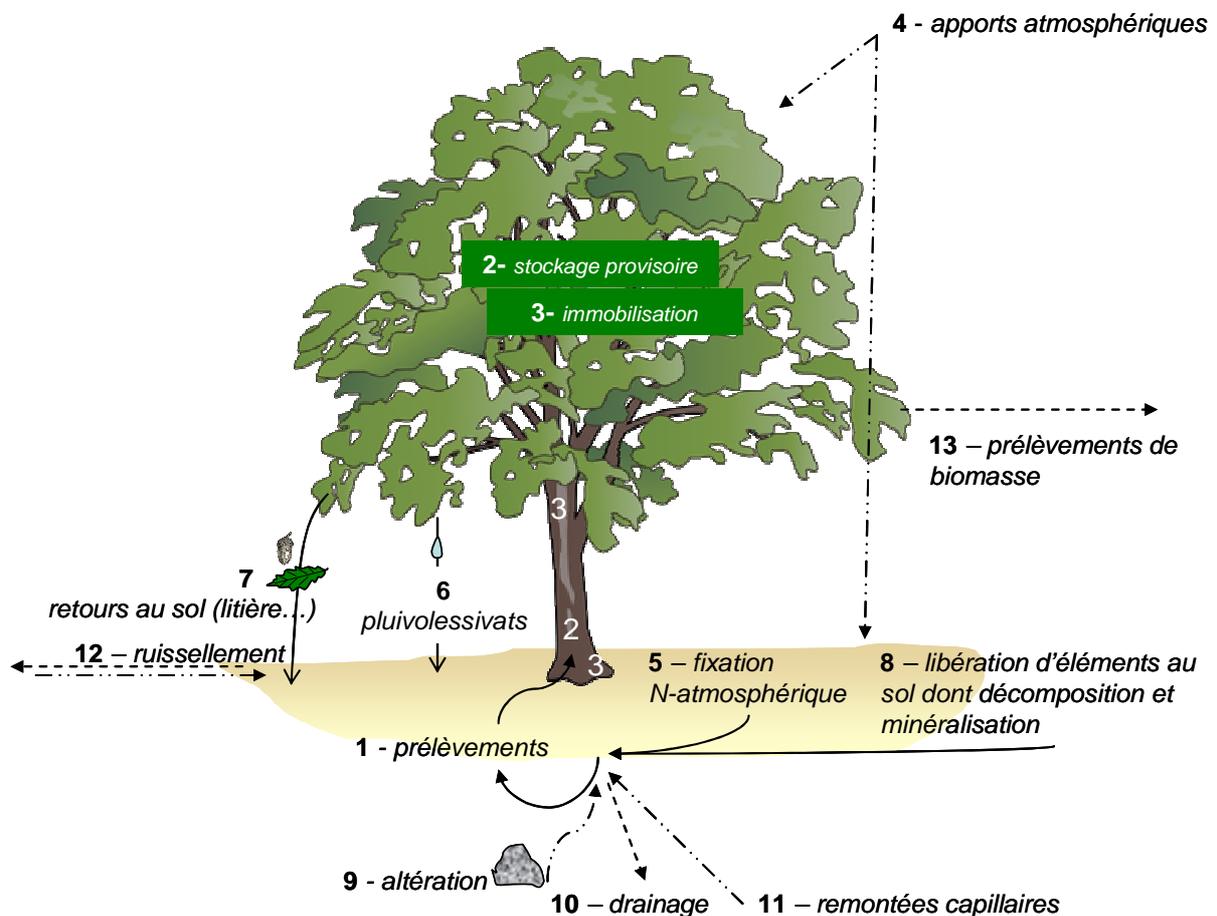


Figure 5: Représentation schématique qualitative du cycle biogéochimique en forêt (d'après Bonneau, 1995).

La décomposition est un mécanisme par lequel la litière et tout débris végétal aérien et souterrain sont dégradés, transformés en constituants chimiques élémentaires, à travers une suite complexe de processus chimique, physique et biologique. L'ensemble des organismes du sol participe aux processus de décomposition de la matière organique à travers les processus de fragmentation de la litière, de digestion, stimulation des activités des microorganismes et des nombreuses et complexes relations interspécifiques. Ils représentent donc un maillon important dans les cycles du

carbone et des nutriments. A l'échelle globale, la décomposition est contrôlée par le climat, les propriétés de la litière et les organismes du sol (Aerts 1997). A l'échelle locale, comme dans un peuplement, les paramètres climatiques étant plus homogènes, la qualité de la litière et les organismes du sol sont les déterminants majeurs de la décomposition (Figure 6) (Ponette 2010). Les processus de décomposition impliqués semblent contrôlés plus par les relations de complémentarité et de facilitation que de compétition entre organismes (Hedde et al. 2012). Ce contrôle bottom-up aura des incidences sur la disponibilité des nutriments, la productivité primaire et sur le cycle du carbone.

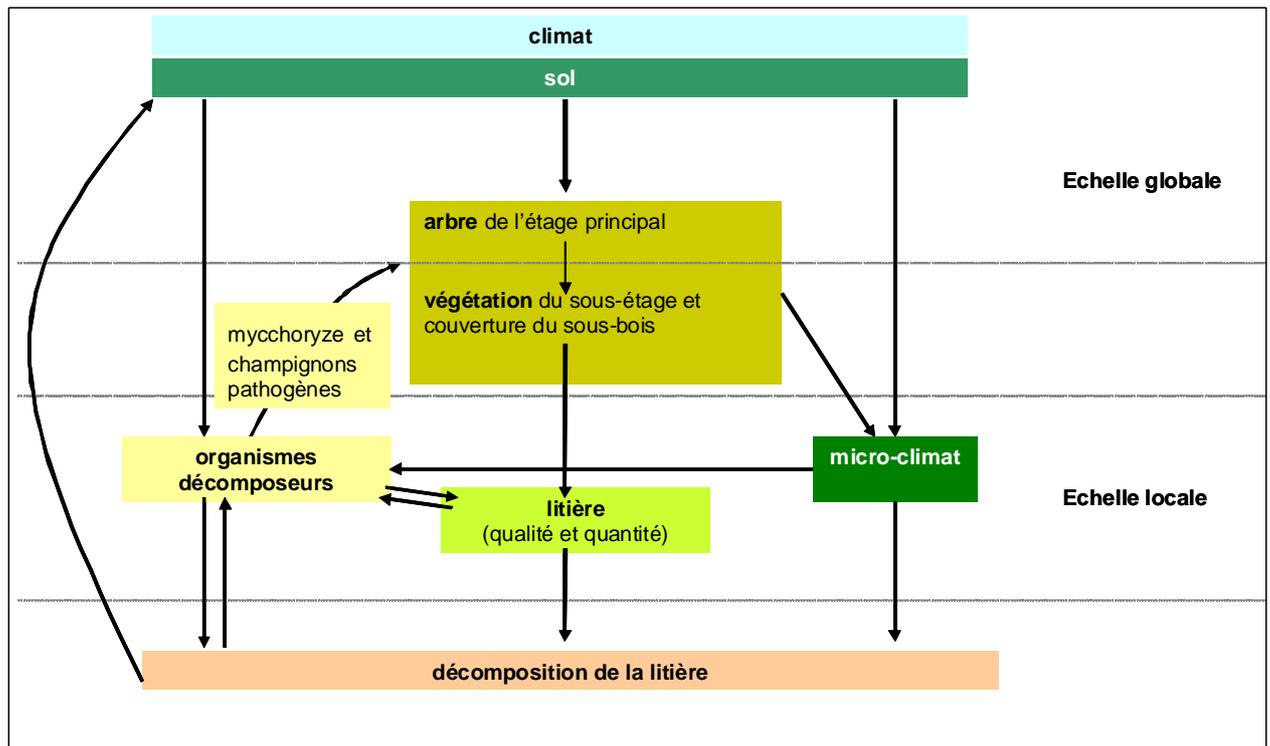


Figure 6: Principaux facteurs contrôlant le processus de décomposition à différentes échelles (d'après Ponette, 2010).

b. Importance des traits chimiques des litières

La vitesse de décomposition d'une litière monospécifique est fortement liée à sa qualité, et notamment à sa concentration en azote, son rapport C/N et lignine/N (Hattenschwiler and Gasser 2005, Ponette 2010) mais aussi en métabolites secondaires (phénols dont les tannins) (Vivanco and Austin 2008). Les litières des feuillus se décomposent plus rapidement (autour de 24 mois en moyenne pour une décomposition totale) que les résineux (jusqu'à 60 mois pour le mélèze d'Europe) en raison des concentrations importantes dans les aiguilles en métabolites secondaires dont les tannins (Harbone 1997). Parmi les espèces caducifoliées, le frêne se décompose en une année, alors que le chêne pédonculé en un peu plus de 30 mois, et le hêtre autour de 35 mois. Par ailleurs, de fortes concentrations en polyphénols limitent l'activité et l'abondance de la faune du sol, mais les effets directs de ces composés secondaires sont difficiles à mettre en évidence à cause de la covariabilité d'autres composés (comme l'azote) et de la complexité des relations interspécifiques

pour les communautés du sol. Les polyphénols sont synthétisés par les végétaux comme protection, en particulier contre l'herbivorie, ou comme résistance à certains facteurs environnementaux dont les nombreux mécanismes et rôles dans le fonctionnement de l'écosystème sont encore imprécis (Hattenschwiler 2005, Cesco et al. 2012). Ainsi et bien que le rôle des composés phénoliques sur le cycle du carbone et des nutriments est encore à approfondir, il semble que la plupart des études indiquent un effet négatif sur l'abondance et l'activité des organismes du sol (Cesco et al. 2012) et sur la décomposition dans son ensemble (Harbone 1997). D'un autre côté, certains composés phénoliques, certains polyphénols de faible poids moléculaire, pourrait stimuler la décomposition (c'est le cas pour l'acide férulique, l'acide gallique ou des flavonols dans certaines conditions). Ces études suggèrent que le composé proprement dit (espèce chimique) est plus important que la concentration en polyphénols totaux.

c. Organismes du sol impliqués

Les organismes du sol impliqués dans les cycles des nutriments concernent de nombreux taxons, très différents mais qui sont souvent regroupés comme suit:

- **la macrofaune** qui regroupe les organismes de taille supérieure à 4 mm, dont les Lumbricidés et les Isoptères,
- **la mésofaune** qui rassemble les organismes entre 0,2 et 4 mm
- **la microfaune** qui représente tout les organismes de taille inférieure essentiellement les Nématodes
- **la microflore** qui regroupe les bactéries et les mycètes (champignons).

Ces organismes sont impliqués à différents niveaux dans les cycles du carbone et des nutriments via leur alimentation et leur comportement. Ainsi,

- **les lumbricidés** (vers de terre) se nourrissent de matières organiques, brassent les divers horizons et permettent une aération du sol grâce à leurs galeries,
- **les enchytréidés** (petits annélides blancs) sont surtout présents en sol acide. Ils remplacent plus ou moins les vers de terre dans les sols à moder et à mor. Ils se nourrissent de bactéries et de champignons, et comme les vers de terre, leurs déjections stimulent l'activité des bactéries du sol.
- **Les arthropodes** divisés en microarthropodes (<2 mm de long) et macroarthropodes (>2 mm). Ces derniers sont majoritairement détritivores et contribuent à la fragmentation de la matière organique et à sa décomposition, quelques autres sont des prédateurs comme les carabidés. Les microarthropodes sont représentés par les collemboles, et les acariens: oribates et gammases. Ils ont des régimes alimentaires variés, certains sont phytophages (collemboles), d'autres sont carnivores, nécrophages ou coprophages (certains oribates). Ils réalisent la fragmentation de la litière et induisent des modifications chimiques via leurs déjections qui favorisent le développement microbien. Les collemboles et les oribates sont un groupe important des invertébrés des sols, et sont largement et fréquemment utilisés pour étudier les impacts des facteurs environnementaux sur le fonctionnement des sols (Ponge et al. 1997, Chauvat et al. 2003, Ponge 2003, Chauvat et al. 2007). Par ailleurs, les collemboles sont souvent utilisés comme proxy pour l'étude de la biodiversité du sol (Hopkins 1997, Coleman 2004).
- **Les nématodes et les protozoaires**, qui sont principalement saprophages mais certains sont phytophages, prédateurs, ou encore consommateurs de micro-organismes.
- **La microflore** du sol possède une grande richesse en enzymes et joue un rôle essentiel dans la dégradation de la matière organique. Son efficacité est maximale qu'après la fragmentation de la matière organique par les autres organismes du sol.

Ces organismes du sol interagissent entre eux, et ont des relations avec d'autres organismes notamment avec les plantes, que ce soit avec les espèces du sous-bois ou celles de la canopée. Les interactions peuvent être directes, c'est le cas avec les organismes du sol herbivores, les pathogènes, les organismes symbiotiques, ou indirectes via les modifications des paramètres environnements ou les processus de décomposition. Bien que les connaissances sur ces organismes du sol ont énormément progressé ces dernières décennies, notamment concernant leurs activités et fonctions dans les cycles biogéochimiques et dans le fonctionnement de l'écosystème, de nombreuses zones d'ombre subsistent, en particulier sur les interactions avec les organismes de surface.

3. Effet de la diversité des peuplements sur la diversité de la faune du sol et le processus de décomposition (Tableau 3)

a. Effet du mélange sur la diversité spécifique de la mésofaune du sol

Les études expérimentales sur l'effet de la richesse spécifique des plantes sur la diversité spécifique de la faune du sol portent le plus souvent sur les écosystèmes prairiaux. Elles montrent que les cultures plurispécifiques renferment une plus grande diversité ou densité d'organismes du sol que les cultures monospécifiques (Stephan et al. 2000, Benizri and Amiaud 2005, St John et al. 2006). Toutefois, il faut noter que les effets des espèces semblent idiosyncratiques d'où la grande difficulté à généraliser l'effet des mélanges (Porazinska et al. 2003). La plupart de ces études portent sur la flore microbienne mais des relations positives mais non linéaires ont également été trouvées entre la richesse spécifique de la flore et celle des collemboles (Salamon et al. 2004) ou des acariens (St John et al. 2006). Les premiers ont travaillé sur une expérimentation (Biopeth) contrôlant la richesse spécifique des herbacées (1, 2, 4, 8, 32 espèces) et le nombre de groupes fonctionnels (Poacées, Fabacées, et non Fabacées). Ils ont pu montrer que si la composition spécifique avait peu d'impact sur la structure des communautés animales du sol, cette dernière était sensible à la diversité des groupes fonctionnels et au petit nombre d'espèces. Autrement dit, le passage d'une à deux ou à quatre espèces a modifié les communautés, alors qu'il n'y avait pas de corrélation entre diversité spécifique de la flore et la diversité spécifique de la faune du sol. Par ailleurs, ils montrent que les Fabacées et l'identité de l'espèce (*Trisetum flavescens* dans cette expérimentation), sont déterminantes pour la densité et la diversité spécifique des collemboles.

Dans les peuplements forestiers, l'effet du mélange sur la faune du sol est le plus souvent étudié par le biais d'expérimentations avec des sacs de litière dits litter-bag, et reflète donc la colonisation de la litière par la faune du sol. Ces expérimentations, comme celle de Wardle et al. (2006), ne montre que très peu de différences de colonisation par les organismes décomposeurs (microarthropodes, macrofaune, sauf par les nématodes) des sacs constitués de litière mélangée. Comme pour les écosystèmes prairiaux, l'augmentation de la diversité des types de litière n'est pas corrélée avec la diversité spécifique des organismes décomposeurs étudiés (2, 4, ou 8 essences pour Wardle et al. (2006); et des mélanges de 11 à 25 essences pour Kaneko et al. (2005). Mais par rapport à la litière monospécifique, le mélange a un effet positif sur la richesse et la diversité des oribates (Kaneko and Salamanca 1999), et de la flore microbienne (Liu et al. 2010) présents dans les sacs de litière.

Ces études sur les sacs de litière constituent les seules études sur des mélanges d'un grand nombre d'espèces arborées. Les quelques études observationnelles (prélèvements de sol et litière en place) comparant la diversité spécifique de la faune du sol dans les peuplements mélangés par rapport aux peuplements purs ont été réalisées sur des mélanges d'une poignée d'essences au maximum (Poursin 1982, Scheu et al. 2003, Chauvat et al. 2011). Ces dernières montrent que les peuplements

mixtes (chêne-pin: [Poursin](#); hêtre-épicéa: [Chauvat et al.](#)) renfermeraient une plus grande diversité de microarthropodes du sol (abondance, richesse spécifique, indices de diversité, et équitabilité) que les peuplements purs résineux. De plus, [Chauvat et al. \(2011\)](#) notent un enrichissement progressif en espèces de collemboles pour atteindre 47% de plus en fin de processus du passage d'un peuplement pur résineux au mixte. Par ailleurs, deux études relatent des espèces spécifiques au mélange. [Poursin \(1982\)](#) dans ses travaux en forêt domaniale d'Orléans a identifié trois espèces d'oribates propres au mélange chêne-pin (*Quercus petraea* et *Pinus sylvestris*) : *Machuella draconis*, *Achipteria coleoptrata*, *Chamobates schützi*. [Chauvat et al. \(2011\)](#) en étudiant les communautés de collemboles, ont observé *Folsomia quadriculata*, *Hymenaphorura silvaria*, *Willemia aspinata* uniquement dans le mélange épicéa-hêtre-sapin (*Picea abies*, *Fagus sylvatica*, *Abies alba*). Ces modifications de diversité spécifique de la faune du sol semblent ne pas avoir de répercussion sur la biomasse totale des groupes d'organismes de collemboles ([Scheu et al. 2003](#), [Chauvat et al. 2011](#)) de même que pour la plupart des groupes de micro-détritivores ([Scheu et al. 2003](#)).

En résumé, les études sur un grand nombre d'espèces (souvent supérieur à 8 ou 10) citées dans ce chapitre indiquent que la composition spécifique de la flore (herbacées, expérimentation sur prairies) ou de la litière (essences d'arbres) n'a pas d'effet sur la diversité spécifique de la faune du sol. En revanche, les mélanges plus restreints c'est-à-dire à deux ou trois essences, qui sont les mélanges les plus largement répandus en forêt, abritent une plus grande diversité des organismes du sol que les peuplements monospécifiques.

b. Effets du mélange sur les assemblages biotiques de la faune du sol

Si le lien entre diversité spécifique des peuplements forestiers et diversité spécifique de la faune du sol n'est pas évident, des modifications de la composition des communautés et du fonctionnement ont été plus largement identifiées. Les études mettent en évidence des changements de la structure de la chaîne trophique des organismes du sol. Les travaux *in situ* indiquent clairement que la substitution de feuillus par des résineux (notamment des hêtres par des épicéas) est associée à un déclin de la plupart des groupes trophiques de micro-détritivores, d'herbivores et de prédateurs ([Scheu et al. 2003](#)). Ainsi, ils observent que les herbivores et les carnivores dans les mélanges hêtres-épicéas ont des biomasses intermédiaires entre les hêtraies et les pessières. Par ailleurs, [Wardle et al. \(2006\)](#) indiquent que les mélanges de litière favorisent les groupes de fungivores par rapport aux bactériovores.

Ces changements de la structure fonctionnelle des communautés du sol se traduisent également par plus d'individus et d'espèces dans l'horizon OL sous résineux, très peu étant dénombrés dans les horizons sous-jacents, alors que sous peuplements mixtes et feuillus les organismes ont une colonisation plus profonde ([Poursin 1982](#), [Poursin and Ponge 1984](#)). Ces résultats sont corroborés par ceux de [Chauvat et al. \(2011\)](#) qui observent une plus grande richesse en collemboles euéaphiques³ dans les peuplements mélangés par rapport aux peuplements purs de résineux (*Picea abies*).

Enfin, si les communautés d'invertébrés terrestres des peuplements mélangés sont différentes des peuplements purs, certaines sont plus proches de celles des peuplements de résineux ([Scheu et al.](#)

³ euédaphique: se dit d'un animal vivant exclusivement dans les couches profondes du sol, ne possédant ni yeux ni pigments.

2003) d'autres des feuillus (Poursin et Ponge 1982). Ces résultats sont très dépendants des essences concernées, qui conditionnent les modifications des paramètres environnementaux locaux (conditions stationnelles) notamment de la lumière et la présence d'un sous-étage (Ponge and Prat 1982).

c. Effet du mélange sur le mécanisme de décomposition

Le mélange de types de litière apparaît avoir des implications importantes sur certains processus écologiques et principalement les cycles de nutriments (Hattenschwiler 2005), avec des répercussions (feedback) sur la diversité de la flore et la productivité (Chapman et al. 1988). Toutefois, le mélange d'essence ne conduit pas toujours à l'augmentation de productivité (comme nous l'avons évoqué en introduction) car différents types de litière peuvent interagir soit de façon synergique ce qui conduit à l'accélération de la décomposition, soit de façon antagoniste ralentissant cette fois la décomposition des litières en mélange par rapport à une litière monospécifique. Deux revue de littérature sont assez complètes sur ce sujet et nous y feront références (Gartner and Cardon 2004, Hattenschwiler 2005).

Gartner and Cardon (2004) ont analysé 162 mélanges de litière correspondant à une trentaine d'études, dont 60% concernent les forêts tempérées. Parmi tous ces mélanges, 67% présentent un profil non-additif de la perte de masse de la litière⁴, c'est-à-dire que les résultats du mélange ont été significativement différents de ceux calculés à partir des pertes de masse des litières de chaque espèce individuellement. Pour environ la moitié des cas, les mélanges de litière tendent à accélérer la vitesse de décomposition, l'effet synergique allant de 1% à 65% et pouvant être très différent d'une année à l'autre (Hansen and Coleman 1998). Des effets non significatifs ont été observés dans 30% des mélanges, et dans les 20% restant, la vitesse de décomposition était ralentie en moyenne de 9%. L'ensemble de ces études met en évidence l'existence d'interactions au sein du mélange de litière et conduit à des trajectoires de décomposition sensiblement différentes de celles attendues à partir des résultats des litières monospécifiques.

Ces études mettent en avant également que, comme pour les effets sur la diversité de la méso et macrofaune, l'identité de l'essence arborée est un élément déterminant sur les activités de la microflore du sol. Une première distinction doit être faite entre les conifères et les feuillus qui agissent sur les communautés microbiennes du sol distinctement via leurs effets sur le pH, le carbone et l'azote total (Ushio et al. 2008). Par suite, l'addition d'une essence feuillue dans un peuplement de résineux permettrait de contrebalancer les conditions récalcitrantes à la décomposition, et par suite les résultats sur des mélanges feuillus-résineux, comme les hêtre-épicéa ou le pin-chêne, sont souvent intermédiaires aux résultats des monocultures (Kaneko and Salamanca 1999, Albers et al. 2004). De plus, la synergie observée pour les mélanges d'essences à vitesse de décomposition lente est plus avantageuse que pour les mélanges d'essences à vitesse de décomposition rapide (Hattenschwiler and Gasser 2005). Le mécanisme principal le plus souvent avancé mais très rarement confirmé pour expliquer cet effet synergétique serait que les litières de meilleure qualité nutritionnelle favoriseraient la décomposition des litières de plus faibles qualités nutritionnelles par un effet de transfert de nutriments entre types de litière (Chapman et al. 1988, Wardle et al. 1997).

⁴ perte de masse de la litière: mesure correspondant à la différence entre la masse de sac de litières et permettant de calculer la vitesse de décomposition.

Il faut préciser qu'au-delà de la composition chimique de la litière au départ, les conditions chimiques de la couche humifère créées au cours du temps, comme de fortes concentrations en polyphénols, limitent les processus de décomposition et que certaines essences y sont plus sensibles (Chapman et al. 1988, Albers et al. 2004, Thoms et al. 2010). Par suite, les résultats de décomposition de mélange de litières sont non prédictibles et non corrélés à la composition chimique initiale des litières de chaque essence (Hoorens et al. 2003). Les processus d'interaction entre litières de différentes essences apparaissent complexes et même sur des mélanges de genre les plus étudiés, chêne-pin, aucune règle claire ne peut être établie (Hattenschwiler 2005), en raison des multiples facteurs impliqués et des réponses différentes entre espèces d'un même genre.

Parmi ces autres facteurs, la présence de la macrofaune semble jouer un rôle fondamental dans les liens entre diversité des litières et décomposition, ce qui est à relier au contrôle des mécanismes de décomposition par des processus top-down (Ponette 2010, Cesco et al. 2012), et des processus bottom-up (Hattenschwiler and Gasser 2005) (Figure 6). En d'autres termes, les processus de décomposition sont liés à la qualité et quantité de litière comme nous venons de le détailler ci-dessus, mais également à la diversité de la faune du sol. En effet, les vitesses de décomposition du chêne et de l'érable, qui ont des litières plutôt à vitesse de décomposition lente pour des feuillus, ont été accélérées dans le mélange de plusieurs essences en présence de macrofaune par rapport à l'exclusion de la macrofaune (26% de plus de perte de masse pour le chêne en mélange) (Hattenschwiler and Gasser 2005).

4. Principaux facteurs affectant les communautés du sol dans les peuplements mélangés

Les organismes du sol sont sensibles à la composition du peuplement et de la flore du sous-bois, via des effets directs (qualité nutritionnelle) ou indirects (microhabitats, modifications des paramètres environnementaux comme le pH, le rayonnement, l'humidité du sol). Par exemple, l'effet sur les communautés animales du sol de l'acidification et d'autres paramètres du sol via les litières de certains conifères a été largement documenté (Ponge and Prat 1982, Zaitsev et al. 2002). La diversité et/ou l'activité de la faune du sol étant contrôlées par des processus top-down (Ponette 2010, Cesco et al. 2012), et des processus bottom-up (Hattenschwiler and Gasser 2005) (Figure 6), l'effet du mélange sur les communautés du sol sont complexes et encore à préciser, mais les récentes recherches ont révélé des résultats intéressants sur certains facteurs.

La diversité per se des essences dominantes ou de la flore du sous-bois ne représenterait pas un facteur important. En effet, aucune relation n'a été démontrée entre la diversité de la flore (richesse spécifique) ou le nombre d'essences d'arbre avec la diversité spécifique de la faune du sol (Wardle et al. 2006, Cavard et al. 2011) ni avec la vitesse de décomposition (Vivanco and Austin 2008). Il a été montré que de très différentes communautés végétales peuvent abriter une diversité de la faune du sol similaire. La raison principale est la grande diversité de la faune du sol. Les invertébrés du sol sont composés d'environ 2000 espèces, contre une trentaine pour la végétation du sous-bois en général. Cette différence d'ordre de grandeur d'espèces entre les deux communautés expliquerait la faible relation entre la diversité des plantes et la diversité de la faune du sol (Scheu 2005).

Néanmoins, les études ont montré que les communautés de la faune du sol, diversité spécifique et fonctionnelle, sont sensibles au mélange et que l'identité de l'espèce arborée a une forte influence en termes de direction et d'intensité de la réponse au mélange. Outre les groupes de mésofaune décrits plus haut, la diversité fonctionnelle de la microflore présente également une réponse aux

modifications des communautés végétales. [Rodriguez-Loainaz et al. \(2008\)](#) ont observé une forte relation positive entre la diversité fonctionnelle du sol (activités enzymatiques) et la diversité des fougères et des plantes herbacées (diversité Shannon). De plus, [Chapman et al. \(1988\)](#) ont pu corréliser l'augmentation des activités métaboliques et le changement des communautés de décomposeurs du sol avec l'avantage productif du mélange. La diversité fonctionnelle serait donc un niveau pertinent d'étude de l'effet du mélange.

La dépendance des communautés du sol, et en particulier des décomposeurs, aux traits des litières mise en évidence pour des espèces individuellement ou dans des peuplements purs suggère que le mélange d'espèces peut affecter notablement ces communautés. En effet, la litière est un élément structurant les communautés d'organismes du sol, directement par les caractéristiques physiques (microhabitats), la composition chimique de la litière fraîche ([Scheu et al. 2003](#)), ou par certaines caractéristiques des humus ([Poursin et Ponge 1982](#)).

Ainsi, la quantité de litière au sol pourrait être un premier facteur responsable de l'effet mélange puisque la plupart des études relatent une augmentation des retombées de litière au sol dans les mélanges ([Albers et al. 2004](#), [Gartner and Cardon 2004](#)), mais avec de grande variabilité selon les espèces et les mélanges ([Scheu et al. 2003](#)). Néanmoins, [Kaneko and Salamanca \(1999\)](#) ont pu démontrer que la quantité de litière fraîche n'est pas le facteur responsable des modifications des communautés d'invertébrés du sol dans les peuplements mélangés.

En revanche, l'augmentation des types de microhabitats dans les peuplements mélangés est un des principaux facteurs responsables des modifications des communautés du sol mis en évidence dans la littérature ([Hansen and Coleman 1998](#)). En effet, la diversité des types de litière dans les peuplements mélangés crée de fait une plus grande hétérogénéité des habitats au niveau du sol et serait le principal responsable des modifications des communautés observées ([Kaneko and Salamanca 1999](#), [Gartner and Cardon 2004](#), [Aubert et al. 2006](#)). [Hansen and Coleman \(1998\)](#) illustre remarquablement ce lien sur les communautés d'oribates. Ils montrent que le mélange favorise la diversité des microhabitats qui se trouve être corrélée avec une plus grande diversité des microarthropodes par rapport à la litière monospécifique. Les microhabitats ont été identifiés selon la combinaison entre des caractéristiques physiques de la litière et des morphologies de champignons à quatre profondeur entre 0,25 et 1 cm de profondeur et sur des transects de 5 cm (Tableau 2). Ils montrent que la diversité des microhabitats est toujours plus importante dans les mélanges (de trois ou sept litières) que dans les litières monospécifiques. L'intérêt du type de litière à diversifier les microhabitats prédomine sur la diversité des espèces de litière per se ([Cavard et al. 2011](#)), et à la qualité nutritionnelle de cette litière. Ainsi, des essences comme le hêtre qui présente une faible qualité nutritionnelle apporte en revanche des conditions favorables à la diversité des communautés du sol ([Chauvat et al. 2011](#)).

La composition chimique des litières jouent toutefois un rôle non négligeable, car la diversité des litières permet la coexistence des différentes espèces de décomposeurs qui ainsi se partagent les ressources ([Wardle et al. 2006](#)). En effet, et contrairement à la croyance que les organismes du sol seraient fonctionnellement redondants et même pourraient être ubiquistes ([Sylvain and Wall 2011](#)), certaines études démontrent la spécialisation des communautés de décomposeurs à certaines litières ([Ayres et al. 2006](#), [Wardle 2006](#), [Vivanco and Austin 2008](#), [Ayres et al. 2009a](#)) même si d'autres ne le mettent pas en évidence ([Ayres et al. 2006](#)). En particulier, [Ayres et al. \(2009b\)](#) ont pu quantifier l'effet dit "home-field advantage" qui veut que la litière d'une espèce se décompose plus rapidement dans un environnement dominé par l'espèce en question (home) que dans un

environnement dominé par une autre espèce. Ils montrent que la décomposition peut être accélérée par 8% en moyenne et ils posent l'hypothèse que cet effet est dû à la spécialisation de la faune du sol à décomposer la litière produite par les plantes au-dessus d'eux. De même, [Ushio et al. \(2008\)](#) ont mis en évidence un effet espèce de l'arbre sur la diversité microbienne du sol, alors même que le peuplement était très riche en essences forestières puisque l'étude a été conduite dans la forêt tropicale en Malaisie. Cet effet home-field advantage proviendrait plutôt d'une production continue et d'un apport au sol spécifique de litière pour qui les décomposeurs s'adaptent et se spécialisent, que des processus rhizosphériques des plantes vivantes ([Coq et al. 2011](#), [Coq et al. 2012](#)).

Tableau 2: Catégories de microhabitats utilisés pour déterminer l'hétérogénéité de la litière par Hansen and Coleman (1998).

Type de substrat	Morphologies fongiques
1. feuilles intactes	1. hyphe hyaline diffuse
2. feuilles partiellement squelétisées	2. dense enchevêtrement d'hyphes
3. feuilles squelétisées	3. colonies fongiques dispersées
4. petiole	4. hyphes pigmentées
5. raciness	5. rhizomes
6. Racine mycorrhizée	6. éléments de reproduction
7. humus	-
8. boulettes fécales	-

Les changements des assemblages des communautés du sol proviendraient également de la diversification de la microflore. En effet, selon la qualité (e.g. C, N, et lignine), et la quantité de matière organique morte, la décomposition se réalise par deux voies. Les matériaux les plus labiles subissent une décomposition bactérienne, avec une flore bactériophage associée régulant l'abondance de ces bactéries ([Bardgett and Wardle 2003](#)). La litière récalcitrante (brindilles et tout matériel végétal riche en lignine) est attaquée par les champignons et la microfaune et la mésofaune qui consomment préférentiellement les champignons. D'autres taxons sont omnivores. Ainsi, les modifications des assemblages de mycètes impactent en cascade la chaîne trophique et donc les communautés de microarthropodes ([Kaneko and Salamanca 1999](#)), notamment les collemboles ([Chauvat et al. 2011](#)) et des nématodes fungivores ([Wardle et al. 2006](#)) puisqu'ils constituent leur principalement source alimentaire. Cet effet cascade s'est traduit par des modifications des ratios des différents groupes trophiques des organismes du sol, comme nous l'avons vu plus haut.

L'hétérogénéité de la litière dans les peuplements mélangés induit une hétérogénéité spatiale de ces organismes et par suite des activités de décomposition qui peuvent être bénéfique à la diversité et au fonctionnement des sols, en particulier dans le cas d'essences dites améliorantes. C'est le cas pour des feuillus dans un peuplement résineux ([Ponge and Prat 1982](#), [Kaneko and Salamanca 1999](#)), ou du charme même dans une hêtraie ([Aubert et al. 2006](#)). [Salamanca et al. \(1998\)](#) précisent qu'un mélange 25-75 pour un mélange *Pinus-Quercus* serait optimal pour la décomposition, suite à des expérimentations *in situ* en microcosmes et avec des sacs de litière testant le mélange 25:50, 50:50, 75:50 *Quercus serrata* et *Pinus densiflora* au Japon. De plus, [Aubert et al. \(2006\)](#) suggèrent qu'un mélange d'arbre par pied serait préférable qu'un mélange par bouquet en raison du meilleur impact

sur les formes d'humus. Le type d'humus associé à ses caractéristiques physico-chimiques (notamment son pH) reste déterminant pour la présence de certaines espèces (Ponge and Prat 1982, Poursin and Ponge 1984). Par exemple, les peuplements très acides (pH<4) ne sont pas favorables aux lombricidés, mais conviennent aux enchytréides. Un autre exemple est la présence des collemboles *Mesaphorura yosii* et *Willemia anophthalma* caractéristiques des humus à décomposition lente (Ponge and Prat 1982).

5. Conclusion

Un certain nombre de recherches récentes, de plan de gestion, et de débat ont pour but de maintenir la biodiversité et la productivité des écosystèmes forestiers dans le contexte des changements globaux. Parmi les scénarios envisagés, le mélange d'essences est une solution envisagée car ces peuplements seraient moins vulnérables, plus productifs et favorables à la conservation de la biodiversité, bien que certains résultats soient contradictoires et les mécanismes en jeu très imprécis. De plus, qu'entend-on par biodiversité: quel groupe taxonomique, diversité génétique, spécifique ou fonctionnelle?

Dans cette revue bibliographique, nous avons essayé d'évaluer si le mélange d'essence dans un peuplement forestier modifie la diversité des organismes du sol (richesse spécifique, abondance, indice de diversité), la structure des communautés (assemblages biotiques) et certaines activités (diversité fonctionnelle), ainsi que d'identifier les principaux facteurs responsables.

Il apparaît que si le lien entre diversité spécifique de la flore et diversité spécifique de la faune du sol n'est pas établi (Salamon et al. 2004, Cavard et al. 2011), la structure des communautés animales du sol (distribution verticale, horizontale, et composition des différents groupes fonctionnels ou trophiques) est sensible à la diversité des groupes fonctionnels (Wardle et al. 2006), à l'identité de l'espèce végétale (espèce arborée ou du sous-bois) et au mélange d'un petit nombre d'espèces par rapport aux peuplements purs. Globalement, le mélange de 2 ou 3 essences abrite une plus grande diversité fonctionnelle des organismes du sol par rapport aux peuplements purs, et les mélanges d'un grand nombre d'essences n'entraînent pas de modification supplémentaire significative. A noter que deux études ont révélé des espèces uniquement présentes dans le mélange par rapport aux peuplements purs (Poursin 1982, Chauvat et al. 2011).

Par ailleurs, la substitution d'une essence par une autre, et la mise en place de peuplements mélangés altèrent la structure de la chaîne trophique des organismes du sol (Scheu et al. 2003, Chauvat et al. 2011), avec des répercussions sur le fonctionnement de l'écosystème au niveau les cycles de nutriments (Hattenschwiler 2005) et probablement de sa productivité (Chapman et al. 1988).

Les études sur les effets du mélange, via la diversité des litières sur la décomposition montrent des réponses non-additives, le plus souvent non prévisibles et idiosyncratiques, et que l'identité des espèces est plus importante que la richesse spécifique per se. De plus, l'importance de l'effet du mélange sur la décomposition pourrait être régulée par la faune du sol (Hattenschwiler and Gasser 2005).

Ces résultats sont intéressants du point de vue écologique, et font progresser les connaissances sur le fonctionnement des écosystèmes terrestres, mais également d'un point de vue de la gestion de la biodiversité. Il reste encore de nombreuses zones d'ombres et les résultats sont à confirmer et à

préciser pour les différents mélanges et conditions pédoclimatiques, une piste de gestion durable peut être proposée. Le gestionnaire pourrait, dans un souci de préservation de la diversité de la faune du sol et de maintien de la fertilité des sols, privilégier les peuplements mélangés de quelques espèces, avec un sous-étage ou un sous-bois fournissant de la litière améliorante (à vitesse de décomposition rapide). Dans les peuplements de pins, un enrichissement en chêne à hauteur de 25% pourrait être testé dans les conditions tempérées françaises (les études proposant cette proportion étant en Asie).

Tableau 3 : Résumé des études sur la diversité de la faune du sol des peuplements mélanges en comparaison avec les peuplements purs

Organismes du sol / activités	Espèces d'arbre	Diversité et composition des communautés	Region	auteurs
Oribates (microarthropodes)	Litière Quercus rubra, Acer saccharum, Betula alleghaniensis	Diversité S supérieure dans la litière mélangée, en lien avec les microhabitats	Montagne de la Caroline du Nord	Hansen et Coleman, 1998
Oribates (microarthropodes)	Picea abies, Fagus sylvatica, et mélange	= très peu d'individus	Allemagne du Nord	Migge et al., 1998
Macro- et micro- arthropodes	Picea abies, et mélange avec Betula pendula et Betula pubescens	Densité plus grande de coléoptères diptères et collemboles dans le mélange	Centre et sud de la Suède	Saetre et al., 1999
Macro- et micro- faune	Picea abies, Fagus sylvatica, et mélange	Mélange proche du peuplement pur résineux	Allemagne du Nord	Scheu et al., 2003
Oribates (microarthropodes)	Litière de Quercus rubra, Acer saccharum, Betula alleghaniensis	Diversité S plus grande dans le mélange après 3 ans	Montagne de la Caroline du Nord	Hansen, 2000
Macrofaune	Fagus silvatica, et mélange avec Carpinus betulus	=, mais dans le mélange augmentation de la diversité S et H' entre 25% et 35% de feuilles de Carpinus	Nord de la France	Aubert et al., 2005
Oribates (microarthropodes)	11 à 25 espèces en mélange	=	Nord du Japon	Kaneko et al., 2005
Oribates (microarthropodes)	Litière Quercus serrata, Pinus densiflora, Sasa wveitchii, et mélange	Richesse S et H' augmentent avec l'ajout de Quercus ou Sasa avec Pinus. Abondance de certains groupes supérieure dans le mélange à trois essences	Nord du Japon	Kaneko et Salamanca, 1999
Lombrics	Pinus sylvestris, et mélange avec Fagus silvatica, Quercus robur et Quercus petraea	Diversité plus grande dans certains mélanges mais corrélée à l'acidité	Sud de l'Allemagne	Ammer et al. 2006
Collemboles	Quercus petraea, Pinus sylvestris et mélange, sous-étage de charme sur certaines placettes	Relations humus-faune du sol, mélange intermédiaire le plus souvent	France, forêt tempérée	Ponge et Prat, 1982
Oribates	Pinus sylvestris, Quercus petraea, et mélange	Nombre d'individus résineux >mixte=chêne. Diversité et équitabilité mixte=feuillus > pin. Modification de la structure fonctionnelle de la mésofaune	France (FD Orléans)	Poursin, 1982
Collemboles	Prairies de 1 à 32 espèces	Densité totale des collemboles =, mais certaines espèces modifiées. Modification des communautés avec l'augmentation des groupes fonctionnels de plantes	Suisse, site expérimental Biodepth	Salamon et al., 2004
Oribates	Espèces prairiales	Plus grande richesse spécifique en mélange, seulement en profondeur. Pas de relation linéaire avec la richesse des végétaux	Kansas, USA	St John et al., 2006
Macro et micro- faune	Litière de feuillus, deux fougères et un conifère	+, -, ou = sur la diversité H' selon la composition du mélange Différentes communautés pour les nématodes	Nouvelle Zélande	Wardle et al., 2006
Macrofaune et mésofaune (notamment oribates)		Plus grande richesse en mélange mais pas d'espèces spécifique au mélange. Effet sur les lombrics en lien avec le pH.		Cavard et al., 2011 (review)
Macrofaune et mésofaune	Pinus sylvestris, Quercus petraea, et mélange	microarthropodes (Acariens, Oribates et Collemboles) montrent une forte corrélation entre le type d'humus et la composition spécifique	France, FD d'Orléans	Arpin et al., 1986
Collemboles, Oribates	Pinus sylvestris, Quercus petraea, et mélange	Composition station mixte proche de la station feuillue, très différente des résineux, en lien avec le pH et type d'humus	France, FD d'Orléans	Poursin et Ponge, 1982

Collemboles, activités microbiennes	<i>Picea abies</i> et mélange avec <i>Fagus silvatica</i> et <i>Abies alba</i>	H, S, E plus grands dans les peuplements en fin de conversion (en mélange). Enrichissement des assemblages de microarthropodes dans le mélange. Pas d'effet sur la flore microbienne.	Forêt Noire, Allemagne	Chauvat et al., 2011
β -glucosidase, acid et alcaline phosphatase, amidase uréase, déshydrogénase, arylsulphatase	Forêt native mélangée de chêne: <i>Quercus robur</i> , <i>Fraxinus exelsior</i> , <i>Castanea sativa</i> 23 peuplements	Corrélation positive entre diversité Shannon et herbacées et fougères et diversité fonctionnelle du sol	Espagne du Nord	Rodriguez-Loinaz et al., 2008
Acid phosphatase, β -glucosidase, phenol oxidase Diversité microbienne (lipid biomarkers)	Forêt tropicale de montagne: 2 Conifères et 3 feuillus	Très différentes selon l'espèce. Des différences liées à la composition chimique des feuilles	Forêt tropicale humide, Malaisie	Ushio et al, 2010
Vitesse de décomposition	litières	↑ dans 50% des cas		Gartner et Cardon, 2004 (review)
Flore microbienne, vitesse de décomposition	plantation forestière subtropicale	↑ dénombrements des bactéries et champignons dans les mélanges		Liu et al., 2010
Flore microbienne (biomarkers lipidiques)	<i>Dacrydium imbricatum</i> , <i>D. gracilis</i> , <i>Lithocarpus clementianus</i> , <i>Palaquium roioense</i> , <i>Tristaniaopsis clementis</i>	Effet species-spécifique sur la communauté microbienne; plus grande diversité sous <i>Dacrydium</i>	Forêt tropicale, Malaisie	Ushio et al., 2008
Vitesse de décomposition, biomasse microbienne	<i>Platonia insignis</i> , <i>Goupia glabra</i> , <i>Hymenaea courbaril</i> , <i>Vochysia tomentosa</i> , <i>Epurua falcata</i>	Effet variable selon espèces et mélange. Majoritairement effet non-additif significatif et négatif	Forêt tropicale, Guyanne, expérimentation en serre	Coq et al., 2011
Vitesse de décomposition, Macro et mésofaune	Monocultures et mélanges de 2, 4 et 8 espèces	Effet faible sur la décomposition et la diversité de la faune du sol. Réponse significative à certaines espèces de litière	Forêt tropicale, Nouvelle Zélande	Wardle et al., 2006
Vitesse de décomposition, biomasse microbienne	<i>Picea abies</i> , <i>Fagus silvatica</i> et le mélange	Les paramètres mesurés sont intermédiaires dans le mélange.	Allemagne du Nord	Albers et al., 2004
Décomposition (étude courte) (litière + Gasteropodes et millipèdes)	<i>Alnus glutinosa</i> , <i>Fraxinus angustifolia</i> , <i>Pistacia terebinthus</i> , <i>Quercus ilex</i> , et en mélange	Effet positif non-additif du mélange	Microcosmes, forêt méditerranéenne	De Oliveira et al., 2010
Activités métaboliques (dégagement de CO ₂), faune du sol, Croissance des arbres	Mélange de deux essences: <i>Quercus petraea</i> , <i>Pinus sylvestris</i> , <i>Alnus glutinosa</i> et <i>Picea abies</i>	Modification de l'abondance et de l'activité selon les mélanges	Gisburn Experiment, Grande-Bretagne	Chapman et al., 1988

6. Bibliographie

- Aerts, R. 1997. Climate, leaf litter chemistry and leaf litter decomposition in terrestrial ecosystems: A triangular relationship. *Oikos* **79**:439-449.
- Albers, D., S. Migge, M. Schaefer, and S. Scheu. 2004. Decomposition of beech leaves (*Fagus sylvatica*) and spruce needles (*Picea abies*) in pure and mixed stands of beech and spruce. *Soil Biology & Biochemistry* **36**:155-164.
- Aubert, M., P. Margerie, A. Ernoult, T. Decaens, and F. Bureau. 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.
- Arpin, P., .F. DAVID*, G.G. Guitonneau, G. Kilbertus, J.F. Ponge et G. Vannier. 1986. *Revue d'Ecologie et de Biologie du Sol* **23** (1) 89-118
- Ayres, E., K. M. Dromph, and R. D. Bardgett. 2006. Do plant species encourage soil biota that specialise in the rapid decomposition of their litter? *Soil Biology & Biochemistry* **38**:183-186.
- Ayres, E., H. Steltzer, S. Berg, and D. H. Wall. 2009a. Soil biota accelerate decomposition in high-elevation forests by specializing in the breakdown of litter produced by the plant species above them. *Journal of Ecology* **97**:901-912.
- Ayres, E., H. Steltzer, B. L. Simmons, R. T. Simpson, J. M. Steinweg, M. D. Wallenstein, N. Mellor, W. J. Parton, J. C. Moore, and D. H. Wall. 2009b. Home-field advantage accelerates leaf litter decomposition in forests. *Soil Biology & Biochemistry* **41**:606-610.
- Barbier, S., F. Gosselin, and P. Balandier. 2008. Influence of tree species on understory vegetation diversity and mechanisms involved - A critical review for temperate and boreal forests. *Forest Ecology and Management* **254**:1-15.
- Bardgett, R. D. and D. A. Wardle. 2003. Herbivore-mediated linkages between aboveground and belowground communities. *Ecology* **84**:2258-2268.
- Benizri, E. and B. Amiaud. 2005. Relationship between plants and soil microbial communities in fertilized grasslands. *Soil Biology & Biochemistry* **37**:2055-2064.
- Bonneau, M. 1995. Fertilisation des forêts dans les pays tempérés : théorie, bases du diagnostic, conseils pratiques, réalisations expérimentales. ENGREF, Nancy, 367 p. ISBN 2-85710-041-8.
- Cavard, X., S. E. Macdonald, Y. Bergeron, and H. Y. H. Chen. 2011. Importance of mixedwoods for biodiversity conservation: Evidence for understory plants, songbirds, soil fauna, and ectomycorrhizae in northern forests. *Environmental Reviews* **19**:142-161.
- Cesco, S., T. Mimmo, G. Tonon, N. Tomasi, R. Pinton, R. Terzano, G. Neumann, L. Weisskopf, G. Renella, L. Landi, and P. Nannipieri. 2012. Plant-borne flavonoids released into the rhizosphere: impact on soil bio-activities related to plant nutrition. A review. *Biology and Fertility of Soils* **48**:123-149.
- Chapman, K., J. B. Whittaker, and O. W. Heal. 1988. Metabolic and Faunal Activity in Litters of Tree Mixtures Compared with Pure Stands. *Agriculture Ecosystems & Environment* **24**:33-40.
- Chauvat, M., J. F. Ponge, and V. Wolters. 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., D. Titsch, A. S. Zaytsev, and V. Wolters. 2011. Changes in soil faunal assemblages during conversion from pure to mixed forest stands. *Forest Ecology and Management* **262**:317-324.
- Chauvat, M., A. S. Zaitsev, and V. Wolters. 2003. Successional changes of Collembola and soil microbiota during forest rotation. *Oecologia* **137**:269-276.
- Chen, H. Y. H., K. Klinka, A. H. Mathey, X. Wang, P. Varga, and C. Chourmouzis. 2003. Are mixed-species stands more productive than single-species stands: an empirical test of three forest types in British Columbia and Alberta. *Canadian Journal of Forest Research-Revue Canadienne De Recherche Forestiere* **33**:1227-1237.
- Coleman D.C., D. A. Crossley, and P.F.Hendrix. 2004. *Fundamentals of Soil Ecology* (2nd ed.) Elsevier Academic Press, San Diego.
- Coq, S., J. Weigel, D. Bonal, and S. Haettenschwiler. 2012. Litter mixture effects on tropical tree seedling growth - a greenhouse experiment. *Plant Biology* **14**:630-640.

- Coq, S., J. Weigel, O. Butenschoen, D. Bonal, and S. Hattenschwiler. 2011. Litter composition rather than plant presence affects decomposition of tropical litter mixtures. *Plant and Soil* **343**:273-286.
- Gartner, T. B. and Z. G. Cardon. 2004. Decomposition dynamics in mixed-species leaf litter. *Oikos* **104**:230-246.
- Gartner, T. B. and Z. G. Cardon. 2006. Site of leaf origin affects how mixed litter decomposes. *Soil Biology & Biochemistry* **38**:2307-2317.
- Hansen, R. A. and D. C. Coleman. 1998. Litter complexity and composition are determinants of the diversity and species composition of oribatid mites (Acari : Oribatida) in litterbags. *Applied Soil Ecology* **9**:17-23.
- Harbone, J. B. 1997. Role of phenolic secondary metabolites in plants, and their degradation in nature. Driven by nature: plant litter quality and decomposition. eds. G. Gadish & K.E. Giller, university Press, Cambridge.
- Hattenschwiler, S. 2005. Effects of tree species diversity on litter quality and decomposition. Pages 149-164 *Forest Diversity and Function: Temperate and Boreal Systems*.
- Hattenschwiler, S. and P. Gasser. 2005. Soil animals alter plant litter diversity effects on decomposition. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* **102**:1519-1524.
- Hedde, M., F. van Oort, and I. Lamy. 2012. Functional traits of soil invertebrates as indicators for exposure to soil disturbance. *Environmental Pollution* **164**:59-65.
- Hooper, D. U., F. S. Chapin, J. J. Ewel, A. Hector, P. Inchausti, S. Lavorel, J. H. Lawton, D. M. Lodge, M. Loreau, S. Naeem, B. Schmid, H. Setälä, A. J. Symstad, J. Vandermeer, and D. A. Wardle. 2005. Effects of biodiversity on ecosystem functioning: A consensus of current knowledge. *Ecological Monographs* **75**:3-35.
- Hoorens, B., R. Aerts, and M. Stroetenga. 2003. Does initial litter chemistry explain litter mixture effects on decomposition? *Oecologia* **137**:578-586.
- Hopkins, S. 1997. *Biology of the springtails – Insecta: Collembola*. Oxford University Press, New York
- Jactel, H. and E. G. Brockerhoff. 2007. Tree diversity reduces herbivory by forest insects. *Ecology Letters* **10**:835-848.
- Kaneko, N. and E. F. Salamanca. 1999. Mixed leaf litter effects on decomposition rates and soil microarthropod communities in an oak-pine stand in Japan. *Ecological Research* **14**:131-138.
- Kaneko, N., Y. Sugawara, T. Miyamoto, M. Hasegawa, and T. Hiura. 2005. Oribatid mite community structure and tree species diversity: A link? *Pedobiologia* **49**:521-528.
- Kelty, M. J. and B. C. Larson. 1992. *The ecology of silviculture of mixed species forest*. Kluwer Academic Publishers.
- Knoke, T. and T. Seifert. 2008. Integrating selected ecological effects of mixed European beech-Norway spruce stands in bioeconomic modelling. *Ecological Modelling* **210**:487-498.
- Knoke, T., C. Ammer, B. Stimm, R. Mosandl. 2008. Admixing broadleaved to coniferous tree species: a review on yield, ecological stability and economics. *European Journal of Forest Research* **127** (2): 89-101.
- Liu, Y.-X., S.-L. Wang, Q.-K. Wang, and J. Zhang. 2010. Effects of mixed-species leaf litter on litter decomposition and soil microbial communities in experimental subtropical plantation forest. *Journal of Food Agriculture & Environment* **8**:1102-1107.
- Ponette, Q. 2010. Effets de la diversité des essences forestières sur la décomposition des litières et le cycle des éléments. *Forêt Wallonne* **106**:33-42.
- Ponge, J. F. 2003. Humus forms in terrestrial ecosystems: a framework to biodiversity. *Soil Biology & Biochemistry* **35**:935-945.
- Ponge, J. F., P. Arpin, F. Sondag, and F. Delecour. 1997. Soil fauna and site assessment in beech stands of the Belgian Ardennes. *Canadian Journal of Forest Research-Revue Canadienne De Recherche Forestiere* **27**:2053-2064.
- Ponge, J. F. and B. Prat. 1982. Les Collemboles, indicateurs du mode d'humification dans les peuplements résineux, feuillus et mélangés: résultats obtenus en forêt d'Orléans. *Revue d'Ecologie et de Biologie du Sol* **19**:237-250.
- Porazinska, D. L., R. D. Bardgett, M. B. Blaauw, H. W. Hunt, A. N. Parsons, T. R. Seastedt, and D. H. Wall. 2003. Relationships at the aboveground-belowground interface: Plants, soil biota, and soil processes. *Ecological Monographs* **73**:377-395.

- Poursin, J.-M. 1982. Contribution à l'étude écologique des Acariens Oribates en forêt d'Orléans: influence d'une monoculture de résineux. Thèse de Doctorat de 3ème cycle. Université de Nancy, .
- Poursin, J. M. and J. F. Ponge. 1982. Comparaison de trois types de peuplements forestiers (feuillu, mixte, résineux) à l'aide de la mésofaune du sol (Collemboles et Oribates). *Comptes Rendus des Séances de l'Académie des Sciences de Paris, Série 3, Sciences de la Vie* **294** (22): 1021-1024.
- Poursin, J. M. and J. F. Ponge. 1984. Study of Microarthropod Populations (Collembolan Insects and Oribatid Mites) in 3 Acid Forest Humus Localities in Foret-D-Orleans (Loiret, France. *Pedobiologia* **26**:403-414.
- Pretzsch, H., J. Block, J. Dieler, P. H. Dong, U. Kohnle, J. Nagel, H. Spellmann, and A. Zingg. 2010. Comparison between the productivity of pure and mixed stands of Norway spruce and European beech along an ecological gradient. *Annals of Forest Science* **67**: 712
- Rodriguez-Loinaz, G., M. Onaindia, I. Amezcaga, I. Mijangos, and C. Garbisu. 2008. Relationship between vegetation diversity and soil functional diversity in native mixed-oak forests. *Soil Biology & Biochemistry* **40**:49-60.
- Salamanca, E. F., N. Kaneko, and S. Katagiri. 1998. Effects of leaf litter mixtures on the decomposition of *Quercus serrata* and *Pinus densiflora* using field and laboratory microcosm methods. *Ecological Engineering* **10**:53-73.
- Salamon, J. A., M. Schaefer, J. Alpehi, B. Schmid, and S. Scheu. 2004. Effects of plant diversity on Collembola in an experimental grassland ecosystem. *Oikos* **106**:51-60.
- Scherer-Lorenzen, M., C. Körner, and E.-D. Schulze. 2005. *Forest Diversity and Function: Temperate and Boreal Systems*. Springer-Verlag, Berlin Heidelberg.
- Scheu, S. 2005. Linkages between tree diversity, soil fauna and ecosystem processes. Pages 211-233 *Forest Diversity and Function: Temperate and Boreal Systems*.
- Scheu, S., D. Albers, J. Alpehi, R. Buryn, U. Klages, S. Migge, C. Platner, and J. A. Salamon. 2003. The soil fauna community in pure and mixed stands of beech and spruce of different age: trophic structure and structuring forces. *Oikos* **101**:225-238.
- St John, M. G., D. H. Wall, and V. M. Behan-Pelletier. 2006. Does plant species co-occurrence influence soil mite diversity? *Ecology* **87**:625-633.
- Stephan, A., A. H. Meyer, and B. Schmid. 2000. Plant diversity affects culturable soil bacteria in experimental grassland communities. *Journal of Ecology* **88**:988-998.
- Sylvain, Z. A. and D. H. Wall. 2011. Linking Soil Biodiversity and Vegetation: Implications for a Changing Planet. *American Journal of Botany* **98**:517-527.
- Thoms, C., A. Gattinger, M. Jacob, F. M. Thomas, and G. Gleixner. 2010. Direct and indirect effects of tree diversity drive soil microbial diversity in temperate deciduous forest. *Soil Biology & Biochemistry* **42**:1558-1565.
- Tilman, D. and J. A. Downing. 1994. Biodiversity and Stability in Grasslands. *Nature* **367**:363-365.
- Ushio, M., R. Wagai, T. C. Balser, and L. Litayama. 2008. Variations in the soil microbial community composition of a tropical montane forest ecosystem: Does tree species matter? *Soil Biology & Biochemistry* **40**:2699-2702.
- Vallet, P. and T. Perot. 2011. Silver fir stand productivity is enhanced when mixed with Norway spruce: evidence based on large-scale inventory data and a generic modelling approach. *Journal of Vegetation Science* **22**:932-942.
- Violle C., Navas M.-L., Vile D., Kazakou E., Fortunel C., H. I., and G. E. 2007. Let the concept of trait be functional! . *Oikos* **116**:882-892.
- Vivanco, L. and A. T. Austin. 2008. Tree species identity alters forest litter decomposition through long-term plant and soil interactions in Patagonia, Argentina. *Journal of Ecology* **96**:727-736.
- Wardle, D. A. 2006. The influence of biotic interactions on soil biodiversity. *Ecology Letters* **9**:870-886.
- Wardle, D. A., K. I. Bonner, and K. S. Nicholson. 1997. Biodiversity and plant litter: Experimental evidence which does not support the view that enhanced species richness improves ecosystem function. *Oikos* **79**:247-258.
- Wardle, D. A., G. W. Yeates, G. M. Barker, and K. I. Bonner. 2006. The influence of plant litter diversity on decomposer abundance and diversity. *Soil Biology & Biochemistry* **38**:1052-1062.

Zaitsev, A. S., M. Chauvat, A. Pflug, and V. Wolters. 2002. Oribatid mite diversity and community dynamics in a spruce chronosequence. *Soil Biology & Biochemistry* **34**:1919-1927.

Action III – Utilisation de la ressource en eau dans les peuplements purs et mélangés

**Nathalie Korboulewsky,
Philippe Balandier,
Vincent Seigner**

Objet de l'étude: L'utilisation des ressources est un élément déterminant pour la croissance des arbres et qui est modulée par les interactions intra- et inter-spécifiques. Le but final est d'évaluer et de comprendre le phénomène de complémentarité temporelle et/ou spatiale entre les espèces forestières en termes d'utilisation des ressources en eau qui pourrait expliquer les bénéfices sur la croissance. Pour cela des sondes de mesures d'humidité du sol seront installées dans les placettes du dispositif OPTMix.

Objectif: Dans le cadre de ce projet, seul un essai (pas de répétition) a été réalisé, afin d'orienter et d'affiner la mise en place des mesures et capteurs dans le cadre d'un projet plus complet (OPTMix).

Travail réalisé

Un essai méthodologique initié en 2010 dans le cadre d'une convention (2010-2011) avec l'Office National des Forêts (ONF) a été poursuivi jusqu'à l'automne 2012 dans le cadre de ce projet.

L'objectif de cet essai était de tester l'utilisation de sondes Campbell de type CS616 *in situ* en forêt. Les problématiques rencontrées dans nos forêts de plaines sont la présence d'éléments grossiers volumineux ou en grande quantité (silex notamment), et la forte densité de certains horizons liée aux teneurs en argile. Les sondes CS616 mesurent une teneur en eau volumique en pourcent entre deux électrodes d'une longueur de 30 cm. Le site retenu pour cette installation se situe en parcelle 216 de la forêt domaniale d'Orléans, massif de Lorris (où se situe également un autre dispositif Cemagref P216_2 ancienne D42bis) et proche de l'installation de placettes du dispositif OPTMix. Avec le souhait de commencer à analyser le rôle du mélange sur le bilan hydrique par rapport aux peuplements purs, le dispositif a été installé sur trois zones (Tableau 4): un bouquet pur chêne, un bouquet pur pin, et un bouquet mélangé chêne (*Quercus petraea*)/pin (*Pinus sylvestris*) dans une proportion 40 à 60 %. Les mesures de ces sondes ont été suivies pendant plus de deux ans et nous ont permis de faire les observations présentées dans ce rapport.

Tableau 4 : Principales caractéristiques dendrométriques (toutes les tiges dépassant 150 cm de haut et mesurées sur un rayon de 20 m) des peuplements retenus pour les mesures de teneur en eau. A noter qu'il peut y avoir de fortes densités d'espèces non cibles, mais représentant que de faibles surfaces terrières (G).

	Densité pin (N ha ⁻¹)	Densité chêne (N ha ⁻¹)	Densité autres (N ha ⁻¹)	G pin (m ² ha ⁻¹)	G chêne (m ² ha ⁻¹)	G autres (m ² ha ⁻¹)	G total (m ² ha ⁻¹)
Bouquet de pin	278	197	134	26.1	6.5	1.2	33.8
Bouquet de chêne	106	754	19	7.8	18.1	0.2	26.1
Bouquet mélangé	163	379	88	12.3	12.1	1.1	25.5

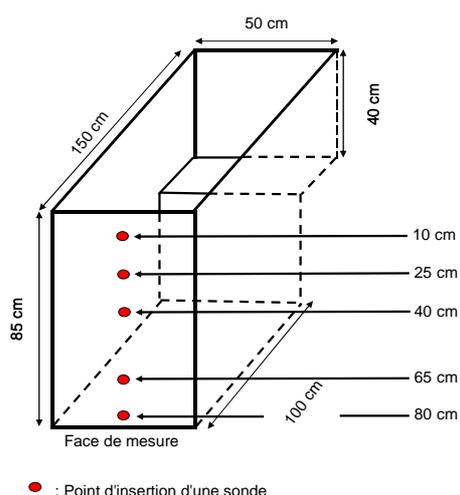


Figure 7 : Présentation des zones d'insertion des sondes d'humidité dans une fosse type, et photos du câblage (photos V. Seigner).

Evolution de la teneur en eau

L'évolution globale de la teneur en eau volumique du sol est logique et cohérente avec les épisodes de pluie ou de sécheresse. Les horizons superficiels sont toujours plus secs que les horizons profonds, même juste après une pluie. Ce résultat était attendu compte tenu de la texture de ces horizons : horizons sableux en surface donc drainant et avec peu de réserve utile, et horizons plus argileux et denses en profondeur donc avec une réserve utile supérieure. D'ailleurs, le maximum de teneur en eau enregistré, souvent sous forme de plateau hivernal, et que l'on peut en première approche assimiler à la capacité maximale de stockage de l'horizon considéré, peut être très différent d'un horizon à un autre et d'une fosse à une autre. Il varie selon l'horizon d'environ 30 à 40% dans le chêne, de 30 à 50% dans le mélange et de 30 à plus de 60% dans le pin, mais ces chiffres bruts sont à prendre avec réserves car ils sont issus que d'un essai méthodologique.

Par suite, les comparaisons directes des valeurs brutes de teneur en eau d'une fosse à une autre ou d'un horizon à un autre doivent s'interpréter avec prudence et il est d'ailleurs préférable de raisonner, soit en termes de variation du stock d'eau au cours du temps, soit en termes d'évolution relative de la teneur en eau rapportée à la valeur maximale (W_t/W_{max}). Dans la suite du document, nous ne présentons que des valeurs relatives, c'est-à-dire rapportées à la teneur en eau maximale, afin d'éliminer cet éventuel effet de teneurs en eau volumique maximale différentes.

Comparaison de la teneur en eau des différents horizons

La comparaison des teneurs en eau des différents horizons pour un même site montre des mesures semblables pour les horizons de surface, 10 cm et 25 cm, ainsi que pour les horizons en profondeur, 60 cm et 80 cm (Figure 8). En revanche, les données entre les horizons 40 et 65 cm sont suffisamment différents pour conserver les deux niveaux afin de mieux comprendre les flux hydriques dans le sol. Trois sondes par fosse sont donc suffisantes pour avoir une bonne représentation des teneurs en eau dans le profil de sol, et c'est ce qui sera installé dans les parcelles d'OPTMix.

Comparaison de la teneur en eau des sols des trois peuplements

La teneur en eau relative dans l'horizon -25 cm est systématiquement plus forte sous pins que sous chênes ou sous le mélange. A -40 cm, les teneurs en eau relatives sont plus élevées pour le peuplement pur pin que pour le mélange, elles mêmes plus élevées que celles du chêne (Figure 9). Nous observons donc une **gradation de teneur en eau relative pin > mélange > chêne**, alors même que le peuplement de pin a une surface terrière beaucoup plus élevée que celle du peuplement de chêne ou du mélange (Tableau 4) et donc que l'on s'attendrait à une consommation en eau plus importante du pin. Le peuplement de pin présente un étage dominant de pin mais avec la présence d'un sous-étage assez abondant de chêne. La surface terrière totale de ce peuplement est de $33,8 \text{ m}^2 \text{ ha}^{-1}$, ce qui est assez important. Le peuplement de chêne est composé principalement de petits brins avec quelques plus gros pins. La surface terrière de ce peuplement est plus faible, $26,1 \text{ m}^2 \text{ ha}^{-1}$, que la précédente. Le peuplement mélangé est assez équilibré entre les deux espèces en terme de surface terrière, avec un total de $25,5 \text{ m}^2 \text{ ha}^{-1}$.

Il faut également remarquer que la diminution de la teneur en eau dans l'horizon -10 cm, donc proche de la surface, est particulièrement précoce, dès janvier pour certaines fosses, y compris pour le peuplement de chêne qui est supposé n'avoir aucune activité biologique à cette époque. Cette diminution de la teneur en eau dans cet horizon serait donc plus caractéristique de phénomène d'évaporation ou de descente de nappe que d'absorption par les racines. Toutefois, la perméabilité

du plancher argileux et l'importance de l'absorption par les herbacées pourraient avoir un rôle important dans cette dynamique observée, et devront donc être étudiés dans les études suivantes. Assez paradoxalement, ce phénomène est plus tardif dans les placettes de pin, avec une décroissance qui démarre environ 1 mois après celle du peuplement de chêne. Même dans l'horizon à -25 cm et - 40 cm (Figure 9), la diminution de la teneur en eau n'intervient pas de façon significative avant le mois de mars, ce qui semble opposé à l'hypothèse d'une reprise d'activité précoce du pin avec une absorption d'eau significative au printemps.

Conclusion

Les résultats de cette étude prospective sont très encourageants et donnent d'ores et déjà des pistes de réflexion.

Au niveau méthodologique, cette étude a permis de mettre en évidence la fiabilité de ce type d'installation (sondes, centrale d'acquisition, etc.), la qualité des données recueillies, mais aussi des précautions à prendre pour l'installation de nouvelles sondes (rapport ONF). Les résultats obtenus sur l'évolution hydrique des sols ont donné des pistes sur le fonctionnement des espèces et du mélange. Ces mesures qui n'ont porté que sur une seule parcelle semblent montrer **qu'ils y a de nettes différences de consommation en eau entre peuplements avec une consommation bien moindre du peuplement de pin pur** présentant pourtant la surface terrière la plus élevée. **Le peuplement mélangé a un profil d'humidité du sol intermédiaire** entre les peuplements purs de pins et de chênes. Par contre **le rôle de pompe à eau du pin au printemps pour réduire plus précocement l'hydromorphie n'a pas été confirmé.**

Des mesures complémentaires avec des répétitions sont nécessaires pour affiner ces tendances et mieux comprendre le fonctionnement hydrique de ces peuplements. Ce sera un des objectifs du dispositif OPTMix, pour lequel les placettes seront équipées de sondes au printemps 2013 (placettes en pur chêne, pur pin et en mélange sur deux sites du massif de Lorris-Les Bordes).

Ces premiers résultats ont fait l'objet d'une présentation sous forme de poster au colloque international de Tours⁵.

⁵ Tackling climate change: the contribution of forest scientific knowledge, 21-24 May 2012, Tours (France)

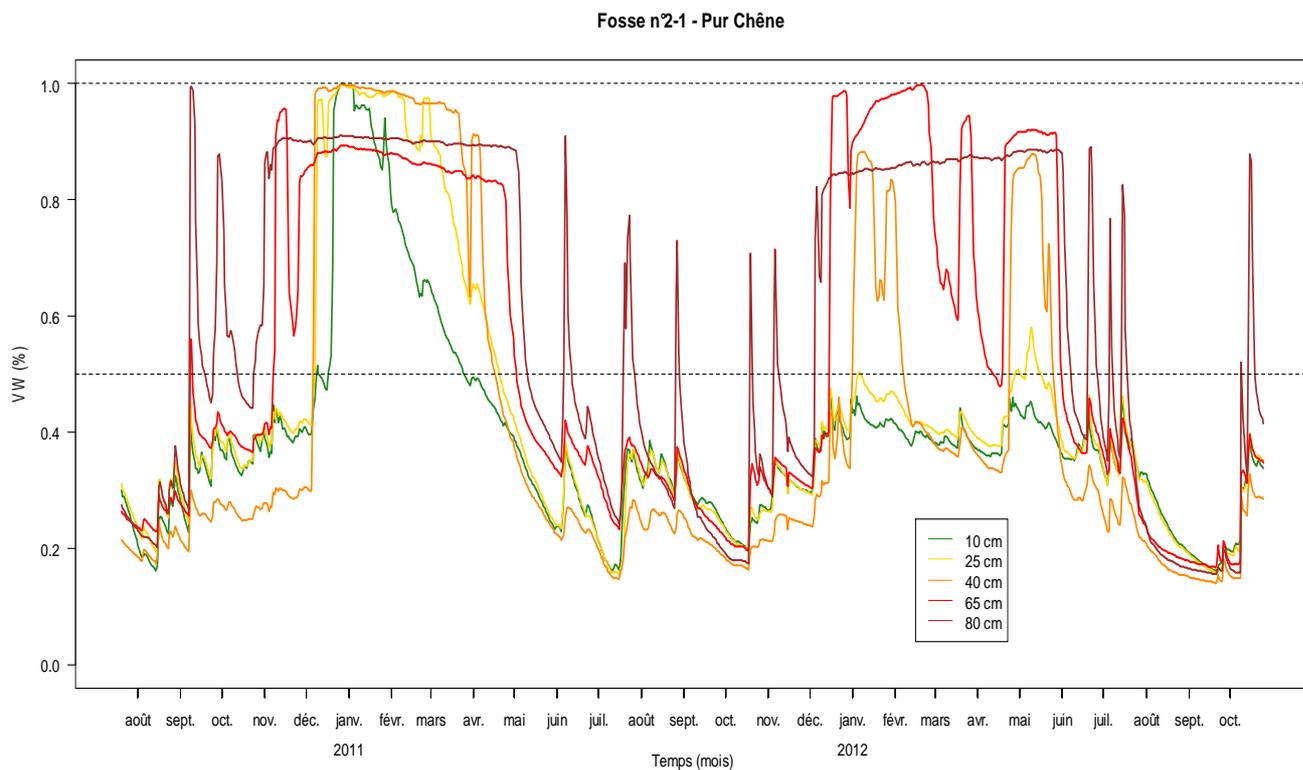


Figure 8 : Evolution des teneurs en eau volumique relative ($teneur_t / teneur_{max}$) dans les 5 horizons de la fosse 1 du peuplement pur chêne.

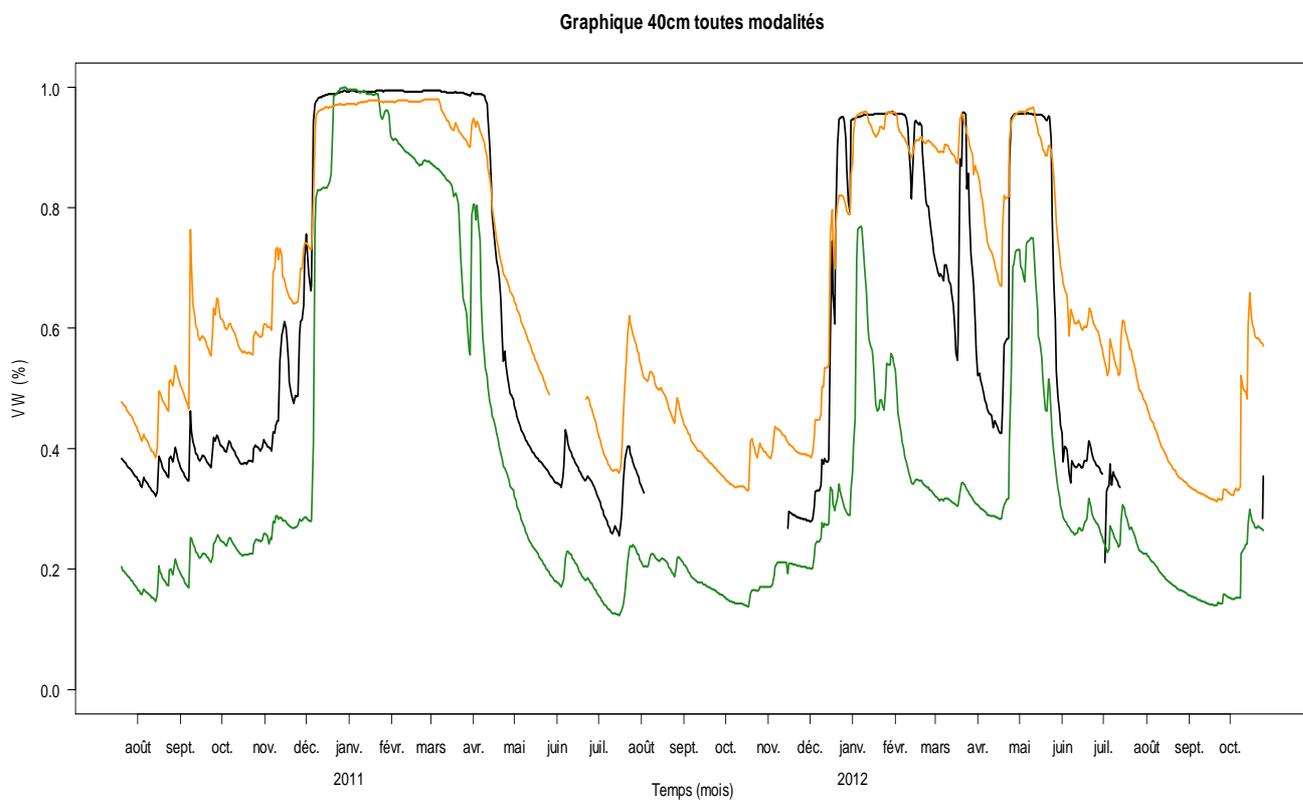


Figure 9: Evolution de la teneur en eau relative ($teneur_t / teneur_{max}$) dans l'horizon -40 cm, moyenne des différentes fosses du pin (en orange), du mélange (en noir), et du chêne (en vert).

Forest water budget is affected by stand composition and tree density

Korboulewsky N., Balandier P., Seigner V., Philippe G., Dumas Y., Gobin R., Ginisty C.

Context

In temperate areas, climate change is gradually leading to:

- more frequent summer drought and rise in T°
- increase in winter rainfalls

How to improve forest water balance :

- introducing species that consume less water or at different periods,
- reducing the number of trees per hectare.

Forest managers face increasing flooding periods followed by pronounced drought episodes.

Study sites

Temperate pure and mixed stands of sessile oak – Scots pine (*Quercus petraea*, *Pinus sylvestris*) in the French plain, on poor hydromorphic sandy soils on clay floor with a temporary perched water table but with low soil water storage capacity. Consequence: (i) flooding in winter and (ii) summer water deficit.



Water soil sensors (Campbell, TDR technology) installed from 10 to 80 cm depth in soil and connected to data loggers (total of 75 sensors).



Calluna vulgaris



Pteridium aquilinum



Molinia caerulea



Mixed stand (*Quercus petraea* – *Pinus sylvestris*)



Study site with low oak density and dense understorey vegetation

Mixed vs pure stand

Relative soil volumetric water contents (VWC/VWCmaximum, Fig.1) were higher in: pure pine > mixed stand > pure oak stand whatever soil depth and stand characteristics (Fig. 2).

Results suggest that **mixed oak-Scots pine stands have a lower water consumption and that water deficit stress could be reduced compared to pure oak stands.** However, the mixture does not seem to help to reduce the period of water flooding, which is a limiting factor to oak growth in spring.

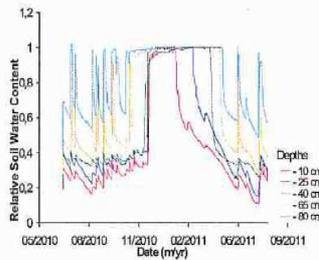


Fig. 1 : Relative water content (WC) over time at 5 levels of depth. WC of sandy top-layers show (i) high variability following rainfall events and (ii) earlier and steeper spring decrease than in the deeper clayish soil (slope of decrease Feb-April).

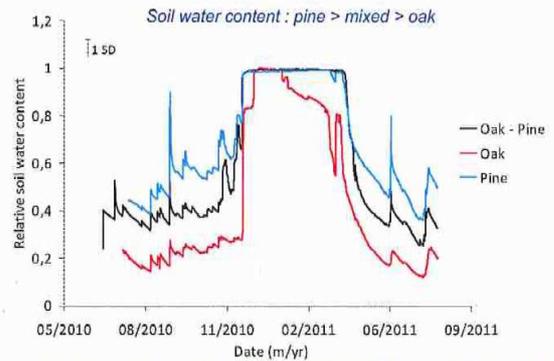


Fig. 2: Trend in relative soil volumetric water content at –40cm in the soil under pure pine, mixed, and pure oak stands (mean of $n=4$, \pm standard deviation).

Tree density and water consumption

Stand basal area (ranging from 25 to 34 $m^2 \cdot ha^{-1}$) was correlated with rate of relative spring and summer VWC decrease (Fig.3), suggesting that water consumption is reduced in low tree density stands. Nevertheless, reducing the stand basal area below 20 m^2/ha , would lead to overdevelopment of understorey plant species which, in turn, can have a high water consumption.

Experiments are in progress to determine the role of different understorey species (*Calluna vulgaris*, *Pteridium aquilinum*, and *Molinia caerulea*) in the global water budget of mixed and pure stands with different structures and different tree densities.

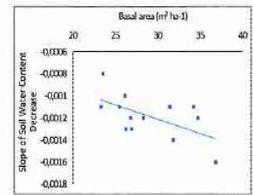


Fig. 3: Relationship between the slope of the exponential decrease of water content between March and June, and stand basal area ($G \ m^2 \cdot ha^{-1}$ in a 20 m radius). $R^2=0.35$, $p=0.034$. Total basal area is the main factor affecting the slope of the decrease.

EPILOGUE

Les résultats de ces études et de leurs suites donneront des éléments d'explication de l'avantage productif des forêts mélangées à base de chêne sessile et de pin sylvestre (Vallet & Perot 2011). Cependant, d'autres processus peuvent également intervenir (activités microbiennes, résorption des nutriments par les arbres, etc.) d'où l'intégration de ce travail dans un projet plus vaste. Ce dernier, nommé "Observatoire du fonctionnement des forêts mélangées dans le contexte des changements globaux", ou OPTMix pour Oak Pine Tree Mixture Experiment, est en cours de lancement et a comme objectifs de tester les deux orientations de conduite des peuplements forestiers, mélange d'essences arborés et baisse de la densité, en les combinant et en prenant en compte d'autres pressions qui pèsent sur la forêt, en particulier la pression des grands ongulés sauvages (cerfs, chevreuils, sangliers). Il permettra d'acquérir des connaissances sur le fonctionnement des forêts mélangées en comparaison aux peuplements purs. Ces avancées scientifiques permettront d'identifier des patrons de réponses de différents compartiments de l'écosystème et d'établir des modèles de dynamique de ces écosystèmes forestiers, notamment sur les aspects de croissance et de régénération du peuplement dans le contexte du changement climatique. Les gestionnaires et acteurs de la filière bénéficieront de ces acquis pour faire évoluer les stratégies de gestion forestière.