Gestion durable et biodiversité des sols forestiers

par Cécile Nivet, XYLOFUTUR
Michaël Aubert et Matthieu Chauvat,
Université de Rouen, Laboratoire ECODIV

Ces deux articles sont issus d'une synthèse publiée en 2018 dans le cadre du programme incitatif de recherche « Biodiversité, gestion forestière et politiques publiques » (BGF) du ministère de la transition écologique et solidaire. Animé par le Groupement d'intérêt public Ecofor et soutenu par le ministère en charge de l'agriculture, il visait à développer les connaissances nécessaires à une prise en compte effective de la biodiversité dans la gestion forestière au sens large, c'est-à-dire de l'exploitation forestière à la gestion d'espaces boisés protégés. Depuis sa création en 1996, il a permis le soutien de 39 projets et généré de nombreuses publications, recueils et synthèses qui contribuent à éclairer les politiques publiques. Retrouvez l'intégralité de cette synthèse ainsi que sa bibliographie sur le site « Biodiversité, gestion forestière et politiques publiques », sous l'onglet "Publications" : http://bgf.gip-ecofor.org/

Biodiversité
Gestion forestière
& Politiques publiques

ECOFOR
ECOSYSTEMES FORESTIERS

Liberté • Égalité • Fraternité
RÉPUBLIQUE FRANÇAISE
MINISTÈRE DE L'AGRICULTURE ET DE L'ALIMENTATION

Liberté • Égalité • Fraternité
RÉPUBLIQUE FRANÇAISE
MINISTÈRE DE LA TRANSITION ÉCOLOGIQUE ET SOLIDAIRE

Première partie

Que sait-on de la biodiversité forestière des sols et de ses rôles ?

Alors qu'elle soutient la production de l'ensemble des biens et des services rendus par les écosystèmes, la biodiversité des sols forestiers reste à ce jour largement méconnue. Cependant, de par l'intérêt croissant qu'on lui porte et grâce aux progrès dans les techniques d'analyse, les écologues et les biologistes des sols se mobilisent pour mieux la caractériser et l'évaluer.

Qu'est-ce que la biodiversité des sols et comment l'appréhender ?

Les sols sont des écosystèmes parmi les plus hétérogènes et les plus diversifiés qui existent sur notre planète mais aussi parmi les plus méconnus du point de vue de la biodiversité qu'ils hébergent. À l'échelle globale, ils renfermeraient environ un quart des espèces décrites alors même que la plupart des organismes qui les peuplent restent à identifier (Figure 1). Ils abritent notamment une multitude de microorganismes – un gramme de sol abriterait près d'un milliard de bactéries ou encore cent mille champignons (individus) – et de petits animaux, principalement des invertébrés comme des vers de terre, des insectes, des araignées... La biodiversité des sols forestiers comprend l'ensemble des organismes vivants dont au moins une partie du cycle biologique se déroule dans les horizons pédologiques enrichis en matière organique : l'horizon organo-minéral (A) et les horizons totalement organiques supérieurs (O). Les animaux vivant en dehors du sol mais creusant des terriers ou s'y abritant (taupes, blaireaux, lapins...) font aussi partie de la faune du sol (Figure 1). Les racines des végétaux sont étroitement associées à la biodiversité des sols avec laquelle elles interagissent de multiples façons, notamment en s'associant à des champignons mycorhiziens[1]. Les espèces peuvent être regroupées selon différentes classifications. La plus traditionnelle, la classification taxonomique, consiste à rassembler les espèces en fonction de leurs liens de parenté. Mais de nombreux regroupements complémentaires sont possibles selon la taille, le régime alimentaire ou bien encore le rôle fonctionnel des organismes du sol.

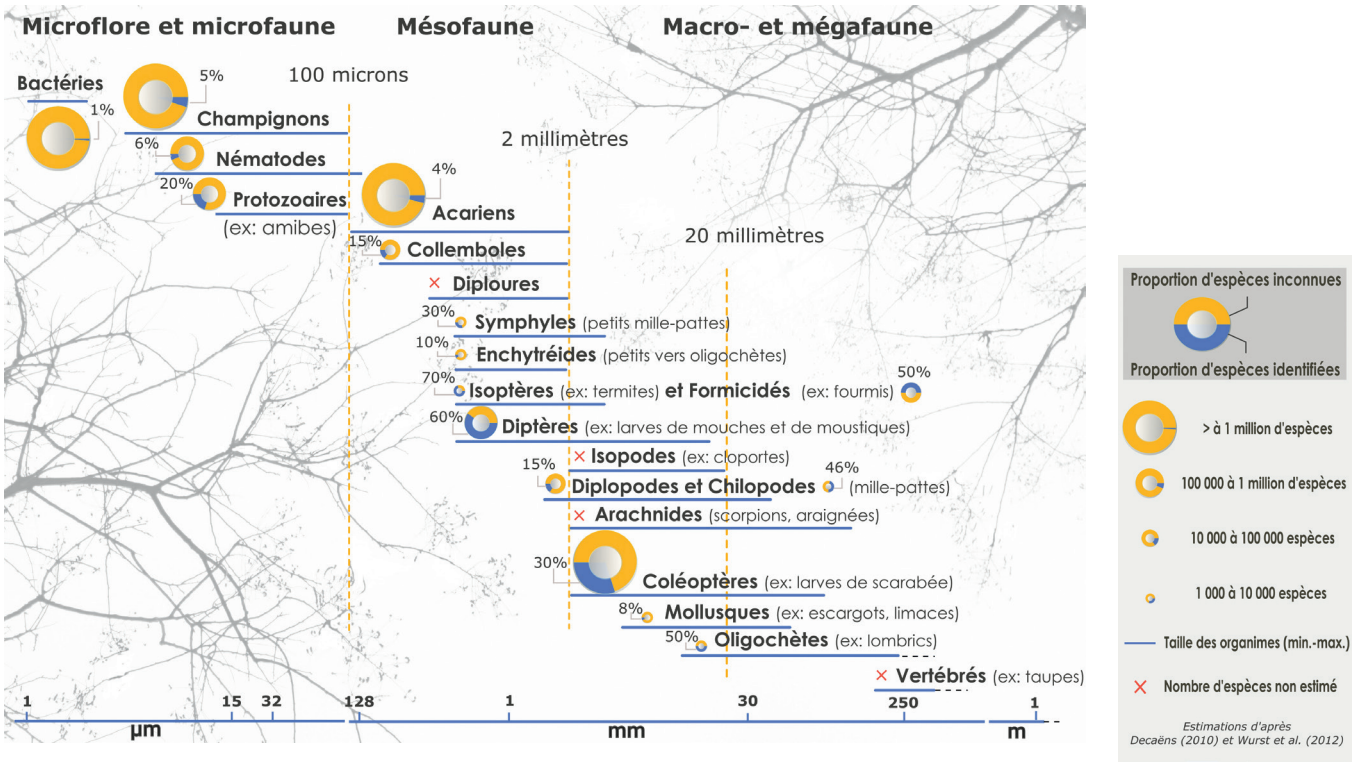
[1] De leur nom issu des termes grec *myco*, « champignon » et *rhiza*, « racine », ces champignons vivent en symbiose avec certaines plantes en colonisant leurs racines grâce à leur mycélium (partie du champignon en fins filaments).

La biodiversité est un concept complexe qui revêt plusieurs dimensions (composition, structure, fonction) et s'applique à plusieurs niveaux (gène, espèce, écosystème) en interaction. Quel que soit le système de classification adopté, la biodiversité peut être appréhendée par différentes mesures ou indices. Au niveau de l'espèce, c'est la richesse spécifique qui est la plus souvent utilisée. Elle consiste à évaluer le nombre total d'espèces observées (Figure 1). Cependant, elle ne tient pas compte des différences entre espèces, qu'il s'agisse de leurs exigences (écologiques, trophiques) ou de leurs fonctions dans l'écosystème. C'est pourquoi il est conseillé de l'associer au minimum à des mesures d'abondance (nombre d'individus, biomasse) pour chaque espèce. Mieux encore, elle peut être évaluée à l'intérieur de différents groupes écologiques ou trophiques (Figure 2). Ces informations sont de plus en plus souvent associées à des mesures de caractéristiques biologiques (taille des pattes, capacité de dispersion, taille des appendices buccaux) mesurées sur les individus afin de faire émerger les liens directs entre la composition des assemblages d'espèces et le fonctionnement du sol. Très prometteuses, ces approches sont néanmoins lourdes à mettre en œuvre car elles nécessitent une identification visuelle de la morphologie des espèces dans la mesure où les nouvelles techniques de séquençage de l'ADN environnemental[2] ne permettent généralement pas de mesurer ces caractéristiques biologiques.

[2] ADN environnemental : est défini comme l'ADN pouvant être extrait à partir d'échantillons environnementaux, tels que l'eau, le sol ou les fèces, sans avoir besoin d'isoler au préalable des organismes cibles.

Figure 1 - Principaux groupes d'organismes des sols forestiers en fonction de leur taille, de leur richesse spécifique (nombre d'espèces) et de la proportion d'espèces connues à l'échelle globale

Adaptée de Swift (1974) et enrichie d'après Decaëns (2010) et Wurst *et al.* (2012)



Parmi tous ces groupes d'espèces, les microorganismes sont de loin les plus nombreux et les plus divers. La microflore (bactéries, champignons) et la microfaune (nématodes, protozoaires) représenteraient environ 70 % de l'activité biologique (respiratoire) des sols forestiers, loin devant la méso- et la macrofaune (30 % au plus de l'activité).

Quelles fonctions écologiques la biodiversité des sols assure-t-elle au sein de l'écosystème forestier ?

La biodiversité des sols est essentielle au fonctionnement de l'écosystème forestier. Elle intervient en particulier dans les processus biogéochimiques, notamment les cycles du carbone et des nutriments comme l'azote et le phosphore. Elle contribue aussi de façon importante à la structuration des sols, en modifiant leur porosité, grâce aux vers de terre par exemple, et leur cohésion, grâce aux champignons mycorhiziens par exemple. Les multiples rôles que l'on peut attribuer aux organismes des sols et à leurs assemblages peuvent être regroupés en trois catégories principales de fonctions complémentaires qui s'exercent en interaction les unes avec les autres, tantôt en synergie, tantôt en opposition.

- L'entretien et la réhabilitation de l'habitat : par leurs actions mécaniques, les « ingénieurs physiques », des macro-invertébrés pour l'essentiel (cloportes, mille-pattes, vers de terre, termites, fourmis...), ont un impact à long terme sur la structuration des sols (porosité) et la distribution spatiale des ressources en matière organique et en eau. Ce groupe interfère largement avec les deux suivants.

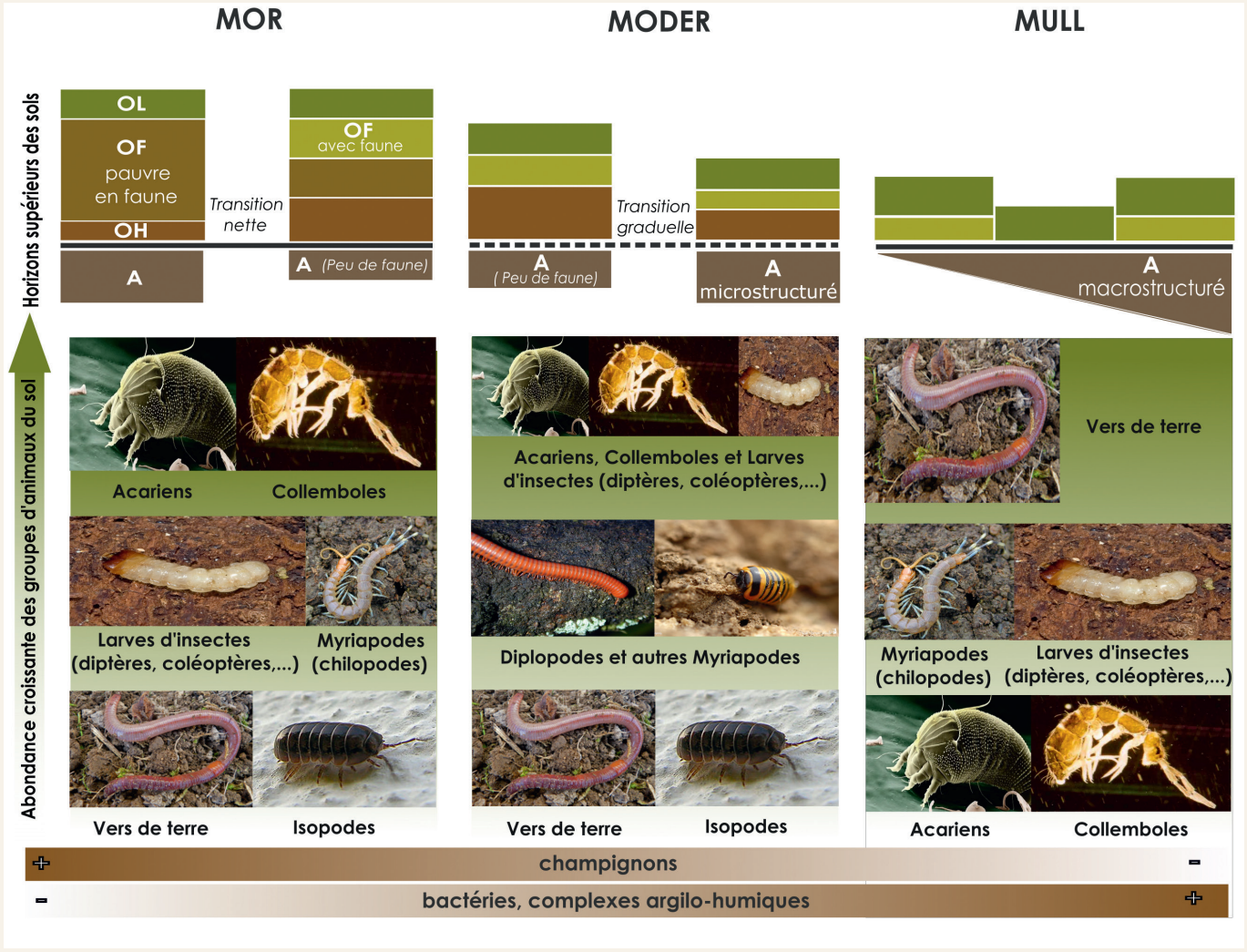
- La transformation chimique des matières organiques et le recyclage des nutriments : les « ingénieurs chimistes » des sols (champignons et bactéries principalement) transforment la matière organique en éléments minéraux ou la recombinent à d'autres molécules (argiles, oxydes) pour aboutir à la formation de molécules complexes plus ou moins stables (complexes argilo-humiques).

- La régulation de la décomposition de la matière organique, des maladies et des parasites : les « régulateurs » sont essentiellement des petits invertébrés (nématodes, collemboles, acariens) qui composent les chaînes alimentaires (micro-réseaux trophiques) et contrôlent la dynamique des populations de microorganismes des sols.

Enfin, n'oublions pas que les espèces pathogènes et les parasites représentent une part non négligeable des organismes du sol. Dans des conditions particulières, l'abondance de

Figure 2 - Abondance des groupes d'organismes dans les trois principales formes d'humus[3] forestiers

Adaptée de Gobat *et al.* (2010) et Jeffery *et al.* (2013)



Couches organiques	OL	Horizon fait de feuilles ou d'aiguilles mortes, entières et parfaitement reconnaissables (litière).
	OF	Horizon fait de feuilles ou d'aiguilles mortes, fragmentées ou fortement attaquées par les champignons, mais encore reconnaissables, plus ou moins parsemées de déjections animales.
	OF	
	OH	Horizon fait de matière organique non reconnaissable (agglomérat de débris végétaux microscopiques, déjections animales de forme cylindrique ou ovoïde).
Couche organo-minérale	A	Horizon fait de matière organique mélangée à de la matière minérale : dans les Mull, la matière organique est intimement liée à la matière minérale sous l'action des vers de terre alors qu'elle est davantage juxtaposée à la matière minérale dans les Moder. Dans les Mor, cet horizon est assez pauvre en matière organique du fait de la faible présence de la faune.

Le fonctionnement biologique des sols est parfois appréhendé par l'appartenance à l'une des trois formes principales d'humus, MULL, MODER, MOR. Toute modification de l'environnement se traduit en effet par une évolution de la forme d'humus, via des changements dans l'abondance et la composition des communautés animales et microbiennes du sol.

Les formes d'humus de type mull sont généralement observées dans les sols neutres à moyennement acides correspondant d'ordinaire aux phases de régénération et de maturité avancée des peuplements forestiers. La matière organique est rapidement incorporée à la matière minérale sous l'action des vers de terre et en grande partie recyclée par les bactéries et leurs cortèges de consommateurs (ex. nématodes, amibes).

Les formes d'humus de type moder s'observent généralement dans les stades de développement intermédiaires. Elles se caractérisent par un recyclage en surface (incorporation à la matière minérale moins importante) sous l'action de la mésofaune (ex. acariens, collemboles), des macro-arthropodes (ex. myriapodes) associés à l'activité plus importante des champignons.

Les formes d'humus de type mor apparaissent quant à elles sous fortes contraintes édaphiques (acidité du sol) ou climatiques (froid) limitant quasi totalement l'activité de la faune et très fortement celle de la microflore bactérienne (recyclage lent). Les champignons et les micro-arthropodes (collemboles, acariens) restent les plus actifs dans ces formes d'humus.

[3] désigne l'ensemble des matières organiques du sol transformées par voie biologique et chimique (Thaer, 1809). La morphologie et la succession des horizons supérieurs du sol dont l'organisation est sous l'influence essentielle de l'activité biologique permettent de définir une « forme d'humus » (Müller, 1887) qui inclut les résidus d'origine végétale peu transformés (ex. litière) et incomplètement incorporés à la fraction minérale du sol. L'humus contribue à la fertilité et à la conservation des sols forestiers : il constitue un réservoir nutritionnel important pour les plantes (potassium, ammonium, magnésium, calcium), permet de stabiliser la structure des sols, régule leur humidité.

Tableau 1 - Estimations de l'abondance en forêt de quelques groupes d'espèces à l'échelle mondiale, d'après Coleman *et al.* (2004) et Yeates (2007)

	Abondance (nombre d'individus par m²) (x 100)
Nématodes	10 000 à 80 000
Acariens	500 à 3 000
Collemboles	70 à 7 000
Enchytréïdes	40 à 1 500
Vers de terre	0 à 2

ces organismes peut exploser, allant parfois jusqu'à limiter, voire menacer la croissance des peuplements forestiers. L'utilisation de ces fonctions écologiques par les humains est couramment appréhendée à travers le concept de service écosystémique (Cf. synthèse étendue[4] pour aller plus loin).

Quelle évaluation de la biodiversité des sols forestiers

Alors que la biodiversité des sols soutient la production de l'ensemble des biens et des services rendus par les écosystèmes, elle est rarement évaluée, à la fois du fait de son ampleur et de sa complexité. De plus, l'écologie et la biologie des sols étant des disciplines relativement nouvelles, les données historiques sur les organismes des sols sont encore limitées. À l'échelle nationale, aucun réseau n'est spécifiquement dédié à l'évaluation et au suivi de la biodiversité des sols forestiers. Néanmoins, cette composante des sols a fait son entrée dans les réseaux nationaux dédiés, de par l'intérêt croissant qu'on lui porte et à mesure que les techniques d'analyse évoluent. Centrés sur la fraction microbienne des sols (bactéries, champignons), les premiers suivis issus de ces réseaux[5] mettent en évidence l'influence principale du type de peuplement (résineux, mixte, feuillu) sur l'abondance des communautés d'espèces. Les résultats issus de ces suivis nécessitent cependant d'être consolidés.

Comment varie l'abondance des espèces dans les sols forestiers ?

L'abondance des espèces dépend de nombreux facteurs tels que la nature du matériau parental, le type de peuplement ou encore la fertilité chimique des sols (Coleman *et al.* 2004 ; Yeates 2007 ; Decaëns *et al.* 2006, 2008). Les estimations d'abondance varient aussi largement du fait de la diversité des pratiques d'échantillonnage : le prélèvement d'espèces peut tantôt se concentrer sur l'horizon organo-minéral (A) du sol, tantôt s'étendre à l'ensemble des formes d'humus (horizons O et A). Elles varient aussi en fonction de la nature des données recueillies, tantôt en biomasse ou en nombre d'individus par mètre carré de sol, tantôt en masse d'ADN ou de carbone par gramme de sol. Enfin, rares sont les études qui échantillonnent tous les groupes taxonomiques sur les mêmes sites, ce qui complique l'estimation de leur abondance relative.

Quelles nouvelles techniques pour étudier la biodiversité totale des sols ?

Des techniques moléculaires qui utilisent des fragments d'ADN permettent désormais aux chercheurs d'identifier des spécimens (approche par code-barres d'ADN[6]) et de caractériser la biodiversité totale d'un échantillon de sol (approche par séquençage environnemental). L'approche par séquençage environnemental est progressivement utilisée, par exemple, pour mieux comprendre l'effet de certaines perturbations comme le tassement sur la composante biologique des sols (Frey *et al.*, 2011) ou pour y détecter la présence d'éléments invasifs. Ces techniques permettent pour l'instant de savoir quels organismes sont présents mais ne donnent pas encore d'indications sur leur abondance réelle – l'ADN persiste parfois longtemps dans le sol une fois qu'une espèce est morte –, ni sur la variabilité de leurs caractéristiques biologiques. Les approches traditionnelles restent de ce fait incontournables pour lier biologie et fonctionnement. ■

[4] Consultable à l'adresse électronique suivante : http://bgf.gip-ecofor.org/index.php?sujet=produits

[5] Le Réseau national de Mesure de la Qualité des Sols (RMQS) et le REseau Nationale de suivi à long terme des ECOsystèmes FORestiers (RENECOFOR).

[6] On parle aussi de code-barres génétique ou code-barres moléculaire. L'approche consiste à utiliser un fragment standard du génome comme marqueur génétique pour identifier les espèces.

Résumé
Un quart des espèces décrites à la surface du globe habite les sols et pourtant cette diversité du vivant est encore mal connue. Elle est pourtant essentielle puisque les sols soutiennent la production de l'ensemble des biens et des services rendus par les écosystèmes. De l'infiniment petit avec les bactéries aux plus grands êtres vivants avec les vertébrés, un gramme de sol peut abriter jusqu'à 1 milliard d'individus différents ! Décrire cette diversité est une tâche complexe pour laquelle les nouvelles technologies d'analyse moléculaire ouvrent des perspectives.

Mots-clés : recherche, sols forestiers, biodiversité, évaluation, fonctionnement

Deuxième partie

Comment la gestion forestière agit-elle sur la biodiversité des sols forestiers ?

par Cécile Nivet, XYLOFUTUR
Michaël Aubert et Matthieu Chauvat, Université de Rouen, Laboratoire ECODIV

La sylviculture peut influencer la biodiversité des sols de multiples manières, à travers le choix des essences, la densité du peuplement ou bien encore la longueur des cycles. Il en va de même des opérations de gestion et d'exploitation dont la nature et l'intensité varient largement selon les contextes sylvicoles, pédologiques et climatiques… En y ajoutant la méconnaissance actuelle que nous avons de la biodiversité des sols forestiers et de leur fonctionnement (Cf. article précédent), toute tentative de généralisation apparaît difficile, de même que la formulation concrète de recommandations pour les gestionnaires. Des travaux de recherche ont cependant été réalisés ces dernières années, lesquels permettent de se forger un premier avis sur la question.

Jérôme Rosa © CNPF

En forêt, le système racinaire d'un arbre peut héberger plusieurs dizaines d'espèces de champignons ectomycorhiziens, à l'instar de ces jeunes chênes qui s'associent simultanément avec le bolet (A), la russule (B) ou le laccaire améthyste (C). Plus généralement, les processus en jeu au niveau des communautés mycorhiziennes[1] sont complexes et vraisemblablement placés sous la dépendance forte de la litière (composés phénoliques, calcium...). En début de succession, les plantes pionnières qui recolonisent un site après une perturbation majeure ne dépendent généralement pas de la symbiose mycorhizienne. De ce fait, les champignons qui prédominent sont plutôt généralistes. Ensuite, dans les stades de succession plus avancés où la quasi-totalité des espèces végétales est mycorhizée, la diversité mycorhizienne se stabilise et les espèces spécialistes dominent.

Quelle est l'influence de la dynamique forestière sur la biodiversité des sols ?

La dynamique forestière résulte de processus tels que la croissance, la mortalité et la régénération des végétaux qui modifient les conditions du milieu (quantité de lumière, aération du sol) et des ressources (qualité et quantité de litière...). Ces processus influencent à leur tour l'activité des biocénoses[2] du sol et donc la forme d'humus, reflet de cette activité. Il n'est pas possible de conclure quant aux effets complexes de ces dynamiques sur la biodiversité des sols en général. Quelques travaux relatifs notamment à la microflore (bactéries, champignons) et à la faune des sols fournissent quelques pistes de réflexion.

- En ce qui concerne la microflore, les résultats varient selon les études et les types de peuplements. En forêt de hêtre par exemple, Trap *et al.* (2011) observent globalement qu'une augmentation de la diversité fonctionnelle de la microflore accompagne la maturation des peuplements avec, en parallèle, une diminution progressive de la biomasse des bactéries et une augmentation de celle des champignons. Cependant, cette relation entre la diversité fonctionnelle et l'âge des peuplements n'apparaît pas toujours (Chauvat *et al.*, 2003).

- En ce qui concerne la faune du sol, il est encore plus difficile de conclure. Globalement, la quantité et la complexité des matières organiques augmentent le long du gradient successionnel[3] ; mais les liens entre matière organique et biodiversité s'avèrent complexes et variables selon la présence de certaines

[1] Dans le cas des ectomycorhizes, les filaments du champignon ne rentrent pas à l'intérieur des cellules racinaires.
[2] Ensemble de tous les êtres vivants qui colonisent un même milieu (biotope).
[3] Selon la succession des différents stades de maturité d'un peuplement.

Le projet IMPREBIO : impact de la densité des peuplements sur la biodiversité des sols

En intensifiant le régime d'éclaircie de son peuplement, le gestionnaire modifie la structure de toutes les strates de la végétation : il induit notamment une augmentation de la quantité d'eau et de lumière disponibles pour les strates arbustives et herbacée qui provoque en retour une augmentation de la biomasse végétale du sous-bois.

Dans le cadre du projet de recherche IMPREBIO soutenu par le ministère en charge de l'Écologie (programme BGF, tranche 2010-2013), l'influence de ces changements de végétation sur la composition et l'activité des communautés d'organismes des sols a été étudiée en futaies régulières de chênes à travers deux réseaux d'expérimentation d'envergure nationale[4] couvrant un large gradient de densité et d'âge des peuplements (excluant néanmoins les phases de vieillissement avancé et de régénération). Les résultats de ce projet permettent notamment de formuler les messages suivants :

- la forme d'humus a une influence fondamentale sur les organismes du sol et leurs réponses ;
- le couvert végétal de sous-bois a une influence sur les conditions microclimatiques locales (température et humidité), ce qui modifie les assemblages biologiques. La diversité de cette strate intermédiaire entre l'arbre et le sol est également source de ressources alimentaires diversifiées et sous-estimées jusqu'alors ;
- la qualité de la litière, qui résulte notamment de la composition du peuplement et de sa densité, se traduit également par une variabilité des réponses des organismes du sol.

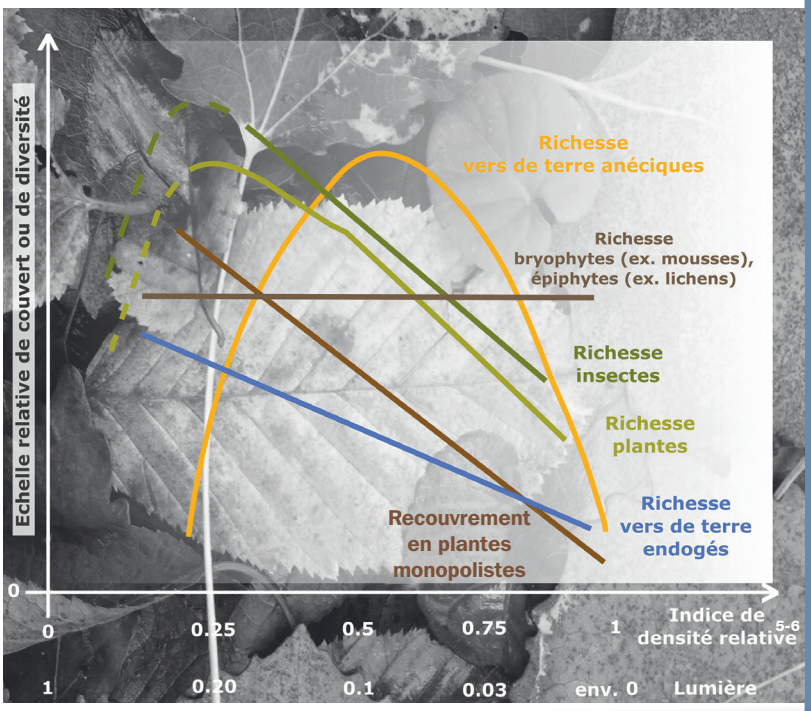
[4] Réseaux du Gis coopérative de données chêne et de l'ex unité mixte de recherche (UMR) Laboratoire d'Etude des Ressources Forêt – Bois (LERFoB)

espèces végétales au sein du peuplement. Des travaux mettent pourtant en évidence l'effet du stade de développement de certaines forêts gérées d'épicéas (Salmon *et al.*, 2008, 2011) ou de hêtres (Arpin *et al.*, 1998 ; Hedde *et al.*, 2007 ; Chauvat *et al.*, 2011) sur les formes d'humus et les communautés d'espèces associées. Ils observent en particulier que les phases de forte croissance des peuplements s'accompagnent généralement du développement de formes d'humus de type moder tandis que les phases de régénération s'accompagnent de formes d'humus de type mull. Ces travaux incitent à ce stade à faire attention à la longueur des cycles forestiers, ces derniers ayant une influence sur la vitesse de recyclage des matières organiques, avec des phases d'accélération et de décélération.

Quelle est l'influence de la sylviculture ?

Les études qui abordent cette problématique sont encore peu nombreuses au regard des multiples manières dont la sylviculture peut impacter la diversité des sols : choix d'essence, densité, longueur des cycles, manière d'exploiter les peuplements… En outre, les études qui existent se concentrent sur un nombre limité d'espèces, le plus souvent sur des taxons, groupes trophiques ou groupes fonctionnels facilement identifiables, une pratique limitant toute tentative de généralisation. Sur le choix d'essence par exemple, les études permettent rarement de comparer les types de peuplements purs (résineux, feuillus) et mélangés. Pour les écosystèmes forestiers tempérés, une méta-analyse de Korboulewsky *et al.* (2016) recensant une trentaine de publications scientifiques établit toutefois des liens entre la

Figure 2 - Réponse de plusieurs groupes taxonomiques à la modification de la densité, dans des peuplements réguliers de chêne d'âges variés



Représentation schématique et synthétique issue du projet de recherche IMPREBIO. Le consortium scientifique a travaillé sur les sites des réseaux du Gis coopérative de données chêne et de l'UMR Silva. Selon le contexte de sol et de climat des sites, les optimums obtenus peuvent se décaler à droite ou à gauche, voire montrer des schémas de réponses opposés en fonction des groupes fonctionnels considérés. Cette illustration peut néanmoins servir de base de réflexion pour l'élaboration d'itinéraires sylvicoles privilégiant telle ou telle dimension de la biodiversité du sol. Elle montre clairement qu'il n'existe pas de densité de peuplement (Indice de densité relative sur l'axe des abscisses) qui favoriserait l'ensemble des groupes, suggérant ainsi le développement d'une vision intégrée de ces résultats à l'échelle du paysage.

Les vers épigés vivent en surface et transforment sur place la litière dont ils se nourrissent ;

les vers anéciques se nourrissent aussi de la litière mais l'enfouissent dans le sol en creusant des galeries verticales (ce sont les grands « ingénieurs » des sols) ;

les vers endogés vivent en profondeur dans le sol et assurent le brassage intime des matières organique et minérale en se nourrissant de terre et de racines (Bouché, 1972).

[5] Indice de densité relative, le RDI (Reineke Density Index) représente la situation d'un peuplement par rapport à un peuplement sans intervention, dit « au maximum biologique », il varie de 0 pour un peuplement hors concurrence à 1 pour un peuplement sans intervention.

[6] Monopoliste : se dit d'une végétation ayant une capacité à accaparer l'espace et les ressources du milieu.

composition des peuplements et la biodiversité de plusieurs groupes taxonomiques du sol (vers de terre, collemboles et acariens). Globalement, le mélange d'essences est favorable à la faune du sol. Toutefois, l'identité des essences d'un peuplement joue plus que leur nombre. Malheureusement, trop peu d'études scientifiques ont été menées jusqu'à présent à grande échelle sur ce dernier point. On observe également que l'introduction d'essences feuillues dans des peuplements de résineux améliore les conditions édaphiques – souvent en améliorant la qualité (ou palatabilité[7]) de la litière –, ce qui conduit à une augmentation de la biodiversité (richesse taxonomique).

[7] La palatabilité est la caractéristique de la texture des aliments agréables au palais. Elle se traduit ici par l'appétence différenciée des espèces de la litière vis-à-vis des éléments qui la composent.

Quelle est l'influence des travaux forestiers ?

Effet de la récolte des rémanents

À l'échelle d'une parcelle forestière, la localisation des résidus d'exploitation forestière (rémanents) est un des principaux facteurs influençant la distribution spatiale de la faune du sol et de ses ressources (Aubert *et al.*, 2005 ; 2006). Cependant, les effets relatifs à l'exportation de ces rémanents sur les organismes du sol, notamment ceux impliqués dans le recyclage de la matière organique (les détritivores), ont été jusqu'ici très peu étudiés en France au regard d'autres groupes taxonomiques tels que les espèces associées aux bois morts (saproxyliques). En Suède, une étude multi-espèces menée en forêts de pins (Bengtsson *et al.*, 1997 ; 1998) montre que l'exportation de ces résidus conduit à une modification quantitative plutôt que qualitative des assemblages d'espèces : l'abondance des collemboles chute de même que celles des acariens, des insectes prédateurs et des diptères au stade larvaires et ce, sans renouvellement d'espèces. Depuis ces travaux, les études restent très fragmentaires et très fortement concentrées sur des forêts de résineux nord-européennes et nord-américaines difficilement transposables au contexte français. Une des rares études menées en forêt caducifoliée tempérée met en évidence une chute de l'abondance de deux espèces de vers de terre épigées en réponse à l'augmentation de l'exportation de biomasse (Jordan *et al.*, 2000), cela ne présageant cependant pas de la réponse d'autres groupes d'espèces tels que les vers anéciques et endogés.

Effets du tassement

Le tassement peut avoir des conséquences importantes sur l'activité biologique des sols car il induit une diminution de la quantité d'air (notamment d'oxygène), d'eau et d'espace disponibles pour les racines et les organismes du sol. Plusieurs auteurs (Battignelli *et al.*, 2004 ; Eaton *et al.*, 2004 ; Nawaz *et al.*, 2013) ont étudié les effets conjugués du tassement et de la perte de matière organique, deux phénomènes liés aux travaux d'exploitation forestière, sur différents groupes de la faune du sol. Mais là aussi, leurs résultats ne permettent pas de généraliser.

En ce qui concerne la fraction microbienne du sol, les travaux de Ranger *et al.* (2008) montrent que le tassement (ici combiné avec une coupe rase), entraîne une réponse très rapide des communautés présentes dans les sols forestiers. L'enlèvement du couvert forestier associé à une perturbation mécanique du sol par les engins conduit en particulier à une diminution importante de la biomasse microbienne dans les premiers centimètres du sol, avec un déplacement des activités biologiques vers la profondeur. En outre, l'avènement du séquençage environnemental a récemment permis de mettre en évidence l'augmentation des communautés bactériennes méthanogènes sous l'effet du tassement et la relative rémanence des effets mesurés, du moins à court terme (environ un an) (Frey *et al.*, 2011).

Effet des amendements calco-magnésiens

Des travaux de thèse réalisés en forêt vosgienne acidifiée ont récemment permis d'étudier l'effet d'amendements calco-magnésiens[8] à moyen terme (après 4 ans) et à long terme (après 20 ans) sur les communautés de macroinvertébrés du sol (Auclerc, 2012). Les résultats montrent que ces amendements ne modifient pas le nombre total d'espèces mais qu'ils induisent une diminution de l'abondance totale, avec une régression des espèces acidophiles et prédatrices (notamment de certaines espèces de chilopodes, araignées...) au profit d'espèces détritivores (isopodes, diplopodes, vers épigés...) et ingénieures (vers anéciques, fourmis...). La stabilité du nombre total d'espèces s'accompagne de surcroît d'une modification profonde de la composition des communautés, avec moins de 50 % des espèces communes entre les sites amendés et les sites témoins. Ce travail met ainsi en évidence deux tendances contrastées :

- d'un côté, l'amendement apparaît néfaste puisqu'il induit une perte d'abondance globale avec remplacement d'espèces acidophiles par des espèces peut-être plus opportunistes et ce, dans des sols où la

[8] Ce type d'amendement consiste à rétablir un équilibre de fertilité du sol et à limiter l'acidification. Il ne doit pas être confondu avec les fertilisants, dont l'usage induit des risques de pollutions diffuses.

© Cf.BL Coopérative Forestière

Epandage calco-magnésien mécanisé dans une pessière adulte, dans le Morvan, réalisé à partir des cloisonnements d'exploitation (chantier de la Coopérative Forestière Bourgogne Limousin).

faune était déjà peu abondante ;
- de l'autre, l'amendement calco-magnésien favorise certaines espèces ingénieures et détritivores, notamment une espèce de ver endémique (*Aporrectodea velox*).

D'un point de vue fonctionnel et dans la perspective de production de bois, l'amendement s'avère globalement favorable à moyen et long terme.

Et à l'inverse, est-il possible d'améliorer le fonctionnement des sols forestiers en modifiant leur biodiversité ?

Les opérations consistant à intervenir directement sur la biodiversité des sols forestiers pour améliorer leur fonctionnement (bio-ingénierie) sont rares. À l'heure actuelle, seuls les champignons, les vers de terre et les bactéries peuvent être manipulés et gérés dans cette perspective.

Quelques applications bien maîtrisées consistent actuellement à inoculer des organismes édaphiques, tantôt directement dans les sols afin de les dépolluer (bio-dégradation), tantôt en pépinières afin d'améliorer la reprise des plants en forêt. Si l'inoculation contrôlée est une technique relativement bien maîtrisée, celle qui lui succède, la transplantation, l'est beaucoup moins car les paramètres qui déterminent les processus en jeu sont mal connus. Le fonctionnement d'une essence ectomycorhizée par exemple ne correspond généralement pas à l'addition des propriétés des deux partenaires (essence-champignon) mais à un nouveau fonctionnement résultant du dialogue instauré entre eux. À cela s'ajoutent les effets de compétition qui influencent largement le comportement du partenaire fongique. Cela constitue actuellement un frein énorme à l'essor de ces techniques et à la manipulation de la biocénose des sols (Berthelin et Munch, 2015).

Cela pose en outre d'autres questions, en particulier à l'heure où se multiplient les cas d'invasions biologiques : placée dans des conditions pédoclimatiques inédites, une espèce introduite, y compris native, peut en effet s'avérer néfaste pour l'écosystème. Ce phénomène a par exemple été mis en évidence dans le cas de l'introduction du ver de terre commun (Lumbricus terrestris) dans les forêts décidues d'Amérique du Nord (Eisenhauer *et al.*, 2006). L'entrée à privilégier pour améliorer le fonctionnement des sols reste actuellement celle de la gestion, à commencer par le choix des essences, voire par le recours ponctuel à des amendements de type chaulage (Deleporte et Tillier, 1999 ; Forey *et al.*, 2015). Pour finir, certaines espèces disparaissent d'un milieu lorsque les conditions ne leur conviennent plus : aussi, avant même d'envisager d'agir sur la biodiversité du sol, il apparaît essentiel d'identifier la cause du changement. ■

Résumé
Influence des stades de maturité d'un peuplement, de la sylviculture, des travaux forestiers : les recherches en cours ouvrent des perspectives pour mieux comprendre les liens entre gestion forestière et biodiversité des sols. Les principales limites sont le faible nombre d'études au regard de la complexité du sujet et les difficultés pour analyser simultanément les différents compartiments de la biodiversité. En l'état actuel des connaissances, il n'a pas été possible de formuler des recommandations générales aux gestionnaires dans le cadre de ce travail de synthèse.

Mots-clés : recherche, sols, biodiversité, gestion forestière