

GESTION DURABLE ET BIODIVERSITÉ DES SOLS FORESTIERS

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

Qu'est-ce que la biodiversité des sols et comment l'appréhender ?	page 2
Quelles fonctions écologiques la biodiversité des sols assure-t-elle au sein de l'écosystème ?	page 6
Quels services rendus à l'Homme et au forestier ?	page 7
Quelle évaluation de la biodiversité des sols forestiers ?	page 7
Quelle réponse de la biodiversité à des facteurs environnementaux ?	page 8

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

Quelle est l'influence de la dynamique forestière ?	page 10
Quelle est l'influence de la sylviculture ?	page 11
Quelle est l'influence des opérations de gestion et d'exploitation ?	page 13

3 Est-il possible d'« utiliser » la biodiversité des sols forestiers ?

Peut-on se baser sur la biodiversité pour renseigner certaines propriétés du sol ?	page 15
Peut-on améliorer le fonctionnement des sols forestiers en modifiant la biodiversité des sols ?	page 15

Le programme BIODIVERSITE, GESTION FORESTIERE ET POLITIQUES PUBLIQUES (BGF) en quelques mots

Animé par le Groupement d'intérêt public Ecofor et soutenu par le ministère en charge de l'agriculture, le programme incitatif de recherche « Biodiversité, gestion forestière et politiques publiques » (BGF) du ministère de la transition écologique et solidaire a pour objectif de 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, le programme a soutenu 39 projets et généré de nombreuses publications, recueils et synthèses qui contribuent à éclairer les politiques publiques.



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

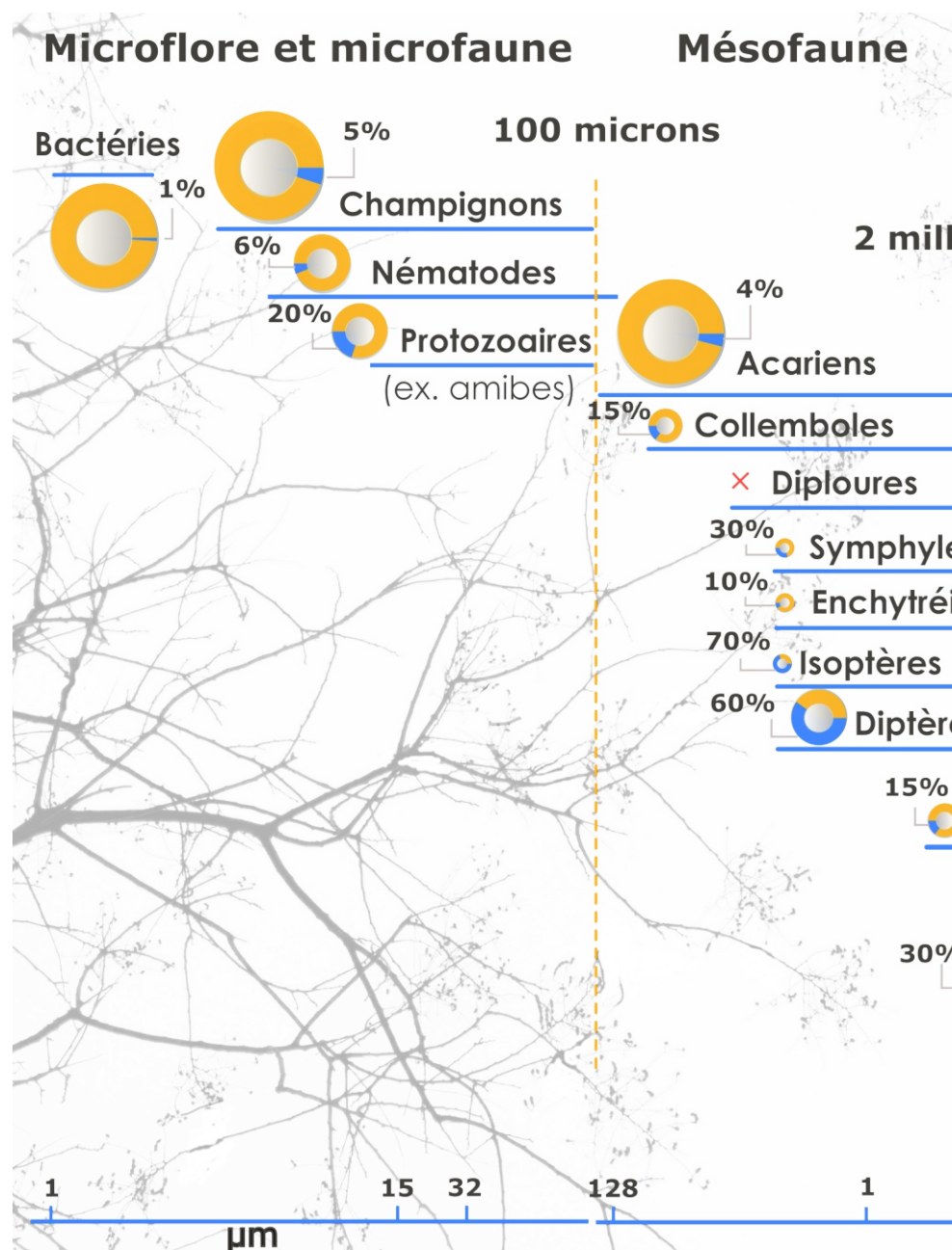
□ Qu'est-ce que la biodiversité des sols et comment l'appréhender ?

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 (illustration 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

Illustration 1 : principaux groupes d'organismes des sols

richesse spécifique (nombre d'espèces) et de la proportion
Adaptée de Swift (1974) et enrichie d'après Decaëns.



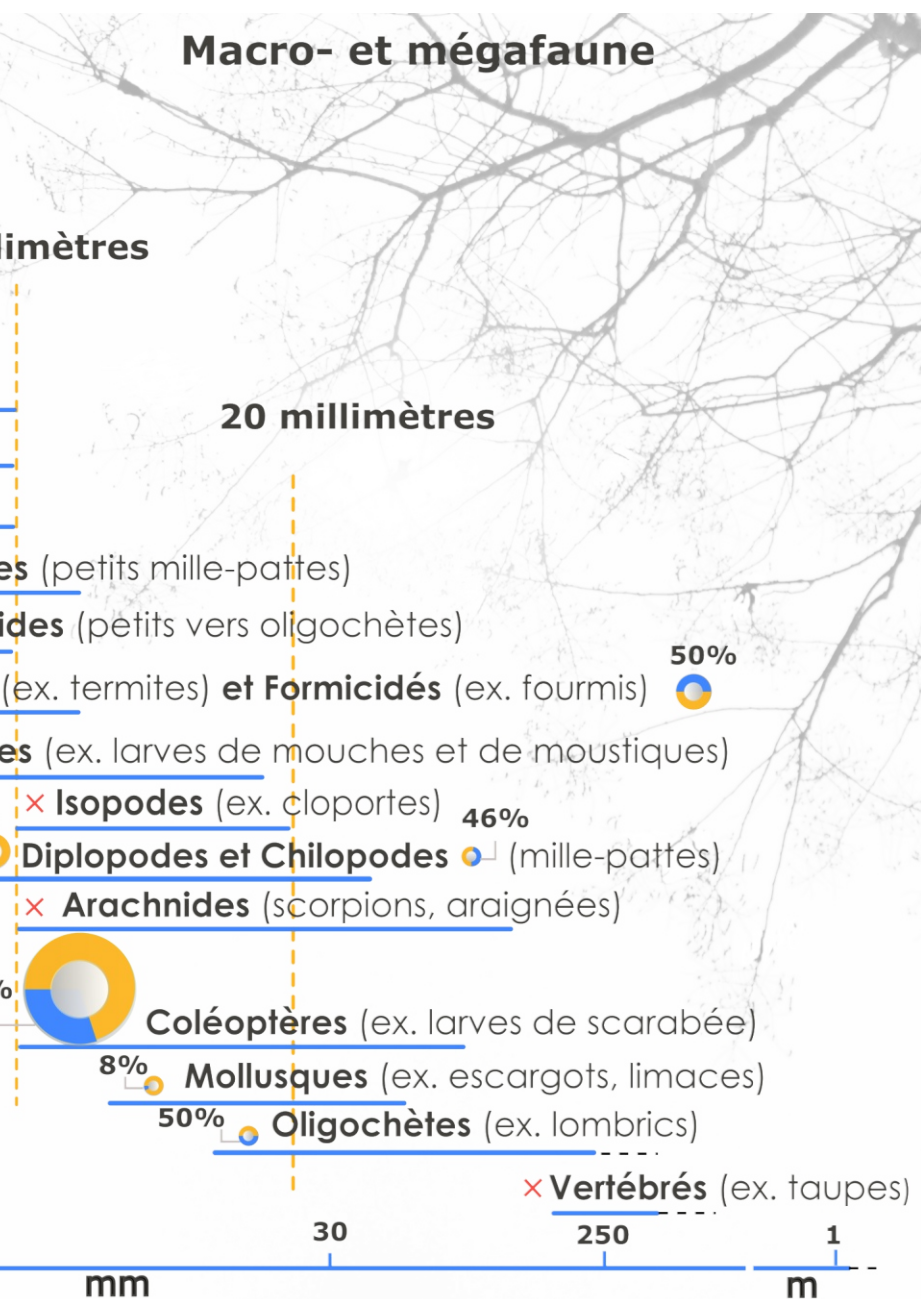
forestiers comprend l'ensemble des organismes vivants dont au moins une partie du cycle biologique se déroule dans les horizons pédologiques enrichis en matière organique. Cela comprend l'horizon organo-minéral (A) et les horizons totalement organiques supérieurs (O). Les animaux vivant en dehors du sol mais creusant des terriers ou s'y abritant (taupes, blaireaux, lapins...) font aussi partie de la faune du sol (illustration 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.

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 existent qui se réfèrent notamment à :

- **la taille des organismes** : ce type de regroupement va en général des catégories d'espèces les plus grandes, la mégafaune (vertébrés) et la macrofaune (vers de terre, fourmis, carabes, escargots, araignées...), aux catégories d'espèces intermédiaires que l'on regroupe sous l'appellation mésofaune (acariens, collemboles...), jusqu'aux catégories d'espèces les plus petites de type microfaune (protozoaires, nématodes...) et microorganismes (champignons, bactéries et archaebactéries) ;

forestiers en fonction de leur taille, de leur
d'espèces connues à l'échelle globale.
s (2010) et Wurst et al. (2012)



- **leurs ressources alimentaires** : les espèces sont parfois classées en fonction de ce qu'elles mangent. On distingue souvent les espèces prédatrices (certains acariens, nématodes, carabes, chilopodes...) et les consommateurs de racines (larves d'insectes, certains collemboles...), de champignons (collemboles, nématodes...), de bactéries (protozoaires, nématodes...) ou bien encore de détritits (cloportes, diplopodes...) ;

- **leur rôle fonctionnel** : ici, les espèces sont regroupées lorsqu'elles exercent une action comparable sur un processus déterminé (groupes « d'effet ») ou bien lorsqu'elles réagissent de manière similaire à une même perturbation (groupes de « réponse »). Ces approches fonctionnelles, qui mettent ainsi en relation les espèces avec leur milieu, sont elles-mêmes à l'origine de nombreuses classifications recoupant parfois les précédentes, notamment celles basées sur les ressources alimentaires. Elles sont souvent utilisées pour prédire la dynamique et le fonctionnement des écosystèmes après une perturbation.

Légende : 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).

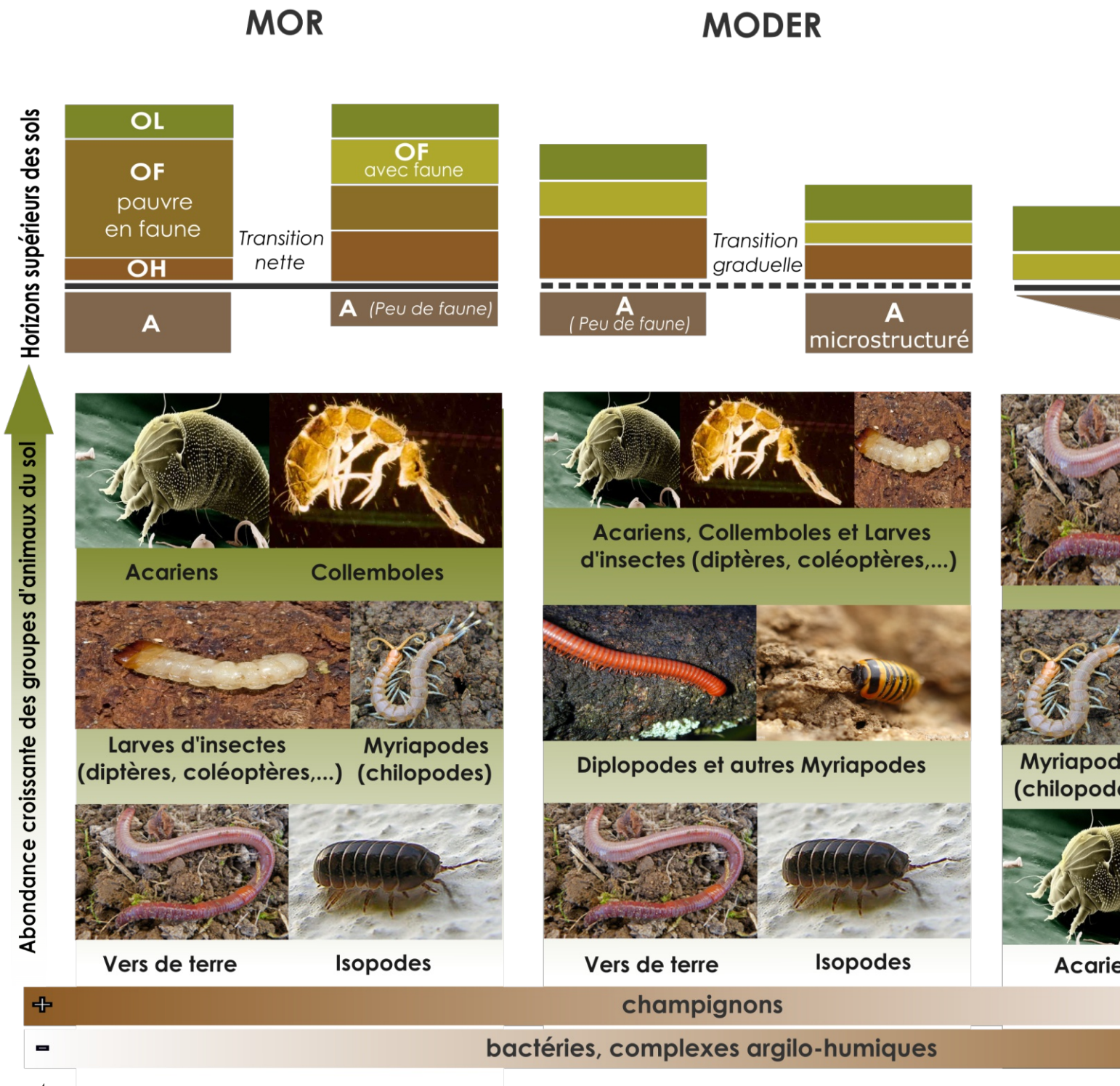
La biodiversité est un concept complexe qui revêt plusieurs dimensions (composition, structure, fonction) et s'applique à plusieurs niveaux (gène, espèce, écosystème) en interaction. Quel que soit le système de classification adopté, la biodiversité peut être appréhendée par différentes mesures ou indices.

Au niveau de l'espèce, c'est la richesse spécifique qui est le plus souvent utilisée. Elle consiste à évaluer le nombre total d'espèces observées (illustration 1). Cependant, elle ne tient pas compte des différences entre espèces, qu'il

s'agisse de leurs exigences (écologiques, trophiques) ou de leur fonction 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 (illustration 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

Illustration 2: abondance des groupes d'organismes dans les trois principales formes
Adaptée de Gobat et al. (2010) et Jeffery et al. (2013).



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*** ne permettent généralement pas de mesurer ces caractéristiques biologiques.

d'humus* forestiers.

MULL



A
macrostructuré



Vers de terre



Larves d'insectes
(diptères, coléoptères,...)



Collemboles



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.

Tableau : estimations de l'abondance en forêt de quelques groupes d'espèces à l'échelle internationale, 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
Enchytréides	40 à 1 500
Vers de terre	0 à 2

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.

Légende : 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 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 associées à leur cortège de prédateurs (ex. nématodes). 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 macroarthropodes (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 fortement l'activité de la faune et de la microflore bactérienne (recyclage lent). Les champignons et les micro-arthropodes (collemboles, acariens) restent les plus actifs dans ces formes d'humus.

□ 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.

● **L'entretien et la réhabilitation de l'habitat** : par leurs actions mécaniques, les « ingénieurs physiques » créent, modifient, détruisent ou maintiennent des habitats et ont, de ce fait, un impact à long terme sur les conditions du milieu. Ils jouent notamment un rôle important dans la structuration des sols (porosité) et dans la distribution spatiale des ressources en matière organique et en eau (bioturbation, transfert). Ce groupe fonctionnel qui interfère largement avec les deux suivants comprend essentiellement des macroinvertébrés (cloportes, mille-pattes, vers de terre, termites, fourmis...).

Ces espèces jouent aussi un rôle dans la dispersion des graines végétales et leur germination. Par exemple, plus de 80 familles de plantes ont développé des mécanismes les liant aux fourmis pour la dispersion de leurs graines (myrmécochorie) essentiellement dans les forêts caducifoliées européennes et nord-américaines ainsi que les milieux arides australiens et sud-africains (Fenner et Thompson, 2005). De même, les vers de terre peuvent influencer les assemblages d'espèces végétales en facilitant ou non la germination des graines

après transit dans leur tube digestif (Clause et al., 2016).

● **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 recombinaient à d'autres molécules (argiles, oxydes) pour aboutir à la formation de molécules complexes plus ou moins stables (complexes argilo-humiques). Ces deux processus de décomposition contribuent directement (minéralisation) ou indirectement (humification) à la fourniture d'éléments nutritifs assimilables par les végétaux et au processus d'évolution des sols, respectivement.

● **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 ; mais certains macro-invertébrés que l'on a pour habitude de cantonner à leur rôle d'ingénieur physique comme certains vers de terre ou autres « fragmenteurs » (isopodes, diplopodes) peuvent aussi jouer un rôle de régulateur, par exemple en produisant des substances protectrices contre les parasites, des mucus nutritifs pour la faune microbienne du sol (Ponge, 2016)...

Enfin, n'oublions pas que les espèces pathogènes et les parasites représentent une part non négligeable des organismes du sol. Ces derniers régulent les populations d'autres organismes du sol, par prédation notamment, ainsi que les espèces végétales, dont les arbres. Parmi eux, citons les micro-

organismes des genres *Fusarium*, *Pythium*, *Phytophthora*, *Rhizoctonia*, certaines larves de lépidoptères ou bien encore certains coléoptères s'attaquant aux racines. Dans des conditions particulières, l'abondance de ces organismes peut exploser, allant parfois jusqu'à limiter la croissance des peuplements forestiers.

Ainsi, les **fonctions écologiques** structurent et entretiennent l'habitat, elles recyclent les nutriments, régulent la décomposition de la matière organique, les maladies et les parasites. Elles **s'exercent en interaction les unes avec les autres, tantôt en synergie, tantôt en opposition**.



Jérôme Rosa, CRPF Ile de France-Centre © CNPF

Légende : en forêt, le système racinaire d'un arbre est colonisé par plusieurs dizaines d'espèces de champignons et de bactéries. L'instar de ces jeunes chênes qui s'associent avec le bolet (A), la russule (B) ou le laccaire améthyste (C).

□ Quels services rendus à l'Homme et au forestier ?

L'utilisation de ces fonctions écologiques par les humains est couramment appréhendée à travers le concept de **service écosystémique***.

En forêt, la biodiversité des sols contribue à la production de multiples services. Elle intervient notamment dans la productivité des arbres, en contribuant à la formation des sols, à la production primaire ou encore au recyclage des éléments nutritifs ; elle intervient encore dans la régulation de l'eau (réduction des crues, auto-épuration...) ou de l'érosion (restructuration, stabilisation du sol...) ; elle contribue également au stockage d'une grande quantité de carbone dans les sols forestiers sous forme

stable pour l'essentiel (à long terme), participant ainsi à la régulation du climat global.

Actuellement, la majorité des services rendus par les forêts et leur biodiversité ne fait l'objet d'aucune valorisation économique, d'aucune commercialisation et par conséquent d'aucune rétribution pour les propriétaires forestiers.

La quantification des services écosystémiques, en particulier non marchands, est pourtant encouragée par les pouvoirs publics depuis plusieurs années et les évaluations économiques se multiplient. Menées le plus souvent afin de sensibiliser la société aux enjeux de préservation des écosystèmes et de leur biodiversité, elles rendent

compte du fort niveau de dépendance des populations vis-à-vis de la nature (Beyou *et al.*, 2016).

De même que pour les fonctions écologiques, il s'avère impossible de bénéficier simultanément de tous les services générés par la biodiversité des sols au niveau le plus élevé de chacun d'entre eux.

Cette prise de conscience progressive des intractions positives et négatives entre services invite à repenser la multifonctionnalité et la gestion des sols forestiers pour trouver des compromis qui permettront au mieux de satisfaire les attentes de la société tout en assurant le fonctionnement biologique et l'intégrité des sols à long terme.



Un arbre peut héberger
des ectomycorhiziens, à
multifonctionnalité avec
le sol (C).

□ 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. Or, le point de départ pour préserver la biodiversité des sols et la gérer est d'acquérir des connaissances suffisantes sur son niveau actuel, sa distribution spatiale et temporelle (Jeffery *et al.*, 2013).

En théorie, la biodiversité peut être évaluée directement, en échantillonnant les espèces dans les sols, mais aussi indirectement, en mesurant certains paramètres physiques ou chimiques supposément liés à cette biodiversité. En réalité, vu l'état des connaissances actuelles, seuls les **suivis**

écologiques* directs permettent aujourd'hui d'appréhender la biodiversité des sols, sa composition, sa structure. Mais ils s'avèrent coûteux, complexes à mettre en place et nécessitent souvent un niveau d'expertise élevé lors des phases d'acquisition de données sur le terrain ou d'analyse en laboratoire.

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 fait progressivement 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. Deux réseaux méritent ici d'être cités.

● Le Réseau national de mesure de la qualité des sols (RMQS)

La fraction microbienne des sols (bactéries, champignons) est une des multiples facettes

de la biodiversité totale des sols. Une campagne de mesures effectuées entre 2000 et 2009 au sein de ce réseau non spécifiquement forestier a permis d'évaluer l'abondance de ces microorganismes dans 2 000 échantillons de sols environ (certains situés en forêt, d'autres non), à partir de l'extraction de leur ADN (cf. encadré). Leur biomasse apparaît plus faible dans les peuplements résineux que dans les peuplements mixtes (abondance intermédiaire) et feuillus. Ces résultats sont néanmoins difficilement exploitables du fait de l'utilisation d'un protocole standard multi-milieux mal adapté à la spécificité structurale des sols forestiers, c'est-à-dire n'ayant pas permis d'échantillonner les espèces (pourtant très nombreuses) situées dans les horizons supérieurs organiques de ces sols et conduisant de ce fait à sous-estimer très largement la quantité d'ADN microbien.

● Le Réseau national de suivi à long terme des écosystèmes forestiers (RENECOFOR)

Des résultats similaires ont été obtenus au sein du réseau RENECOFOR, cette fois à travers l'étude de la composition des communautés de basidiomycètes, couramment appelés les « champignons à chapeau ». Basé sur l'inventaire du nombre de carpophores*, ce suivi répété (55 placettes ont fait l'objet d'au moins 12 relevés répartis sur 3 ans) met également en évidence l'influence principale du type de peuplement sur la diversité de ces communautés (Richard *et al.*, 2014). Des tests montrent cependant qu'il est difficile, à un endroit donné, d'inventorier la biodiversité en place de façon exhaustive : un cinquième des espèces manquent en moyenne du fait de la variabilité entre les observations (effet observateur) et de la brièveté du phénomène de fructification des champignons (effet de la saisonnalité et variabilité interannuelle) (Suz *et al.*, 2015).

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) et de caractériser la biodiversité totale d'un échantillon de sol (approche par séquençage environnemental).

Le projet GENOSOIL, achevé en 2014, a permis de constituer une bibliothèque de **code-barres d'ADN*** de référence couvrant 21 groupes taxonomiques, soit environ 500 espèces d'invertébrés des sols prairiaux et forestiers ainsi que des espèces dont les larves se développent dans ces compartiments. De nouvelles espèces jusque-là ignorées et confondues avec d'autres déjà décrites ont ainsi pu être identifiées. L'approche par séquençage environnemental a quant à elle permis d'obtenir des informations sur la composition relative des communautés présentes dans trois grands types d'habitats de Haute-Normandie, deux forestiers et un prairial.

Au-delà des résultats scientifiques obtenus, ce projet a permis de faire sauter un certain nombre de verrous techniques et méthodologiques. 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 détecter la présence d'éléments invasifs dans les communautés des sols. Plus largement, elle pourrait favoriser la mise en place de suivis de la biodiversité des sols à grande échelle et l'élaboration de **bio-indicateurs***.

La persistance de l'ADN dans le sol une fois qu'une espèce est morte pourrait néanmoins limiter la pertinence de ces nouvelles techniques. En milieu prairial par exemple, on a pu détecter l'ADN d'une espèce végétale 50 ans après qu'elle a disparu (Levy-Booth *et al.*, 2007). Ces techniques permettent ainsi pour l'instant de savoir quels organismes sont présents et l'ont été dans le sol mais ne donnent pas encore d'indications sur leur abondance réelle, ni sur la variabilité de leurs caractéristiques biologiques, des mesures pourtant nécessaires pour mieux appréhender le fonctionnement des sols. Les approches traditionnelles restent de ce fait incontournables pour lier biologie et fonctionnement.

□ Quelle réponse de la biodiversité à des facteurs environnementaux ?

La géomorphologie (matériau parental, altitude...) et le climat (température, humidité...) sont des facteurs abiotiques qui agissent à large échelle (Aubert *et al.*, 2005) sur la végétation et les organismes du sol, en accélérant ou au contraire en

ralentissant les fonctions biologiques (Ponge, 2011) au sein de l'écosystème et en agissant sur la disponibilité en nutriments.

Face au changement climatique, l'augmentation de la redondance

fonctionnelle* serait le gage d'une meilleure résistance* et résilience* des peuplements et des écosystèmes (Yachi et Loreau, 1999). Partant de cette hypothèse, la biodiversité spécifique des sols apparaît comme un objet d'étude

intéressant pour prédire la réponse des écosystèmes à des changements environnementaux.

Les méthodes d'étude consistent concrètement à mesurer des caractères morphologiques, physiologiques ou phénologiques qui ont une valeur adaptative, c'est-à-dire qui sont liés à un environnement ou à une fonction donnés et donc susceptibles d'évoluer en même temps que l'écosystème (ex. sous l'effet des changements climatiques, des pratiques de gestion...).

La plupart de ces études utilisent des indices d'abondance d'espèces, notamment à l'échelle microbienne où les mesures de biomasse et d'activité enzymatique sont privilégiées. Associées à des mesures de richesse (nombre d'espèces), elles peuvent alors donner un éclairage sur le niveau de résilience de l'éco-

système, à condition que toutes les espèces n'aient pas la même tolérance (amplitude écologique) vis-à-vis d'un facteur changeant.

De nombreuses données sur les caractéristiques fonctionnelles des espèces restent à acquérir pour pouvoir utiliser ce type d'approches. Dans cette optique, le projet de recherche BETSI financé par la Fondation pour la recherche sur la biodiversité (FRB) a récemment permis d'initier la constitution d'une base de données sur les caractéristiques biologiques et écologiques des invertébrés des sols qui couvre un large spectre d'organismes de la macro- et de la mésofaune des sols.

À l'échelle locale et du paysage, le projet TRACE (programme GESSOL, 2011-2014) a permis d'étudier l'influence de plusieurs facteurs environnementaux (microclimats, types de

sols) sur la nature des assemblages locaux d'espèces de la faune du sol (invertébrés détritivores). Les résultats montrent tout d'abord que les espèces forestières sont généralement intolérantes vis-à-vis de la sécheresse et que leur maintien dépend essentiellement de facteurs abiotiques comme la température (relativement faible et tamponnée en forêt) et l'humidité du sol (relativement élevée en forêt). Certaines espèces forestières s'avèrent en même temps sensibles au niveau d'acidité (pH du sol) et à l'abondance des ressources alimentaires : elles montrent parfois une préférence marquée pour d'autres d'habitats tels que les pâturages. Enfin, l'influence négative du microclimat agricole sur l'abondance des espèces forestières est presque toujours observée alors que le microclimat forestier semble convenir à la plupart des espèces agricoles et généralistes (Lavorel, 2014).



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

□ Quelle est l'influence de la dynamique forestière ?

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 du sol et donc la forme d'humus, reflet de cette activité.

Au niveau de la microflore (bactéries, champignons), les résultats varient selon les études et les types de peuplements étudiés. 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 clairement dans les travaux de Chauvat *et al.* (2003) menés en forêt d'épicéa.

Dans le cas des communautés mycorhiziennes (champignons symbiotiques), les processus en jeu sont complexes mais vraisemblablement très dépendants de la qualité des litières (composés phénoliques, calcium...). Selon Dighton et Mason (1985), la richesse et la diversité de ces champignons augmentent au cours des successions végétales jusqu'à la fermeture de la canopée. En début de succession, les plantes pionnières qui recolonisent un site après une perturbation majeure ne dépendent généralement pas de la symbiose mycorhizienne et les champignons qui prédominent sont plutôt généralistes. Ensuite,

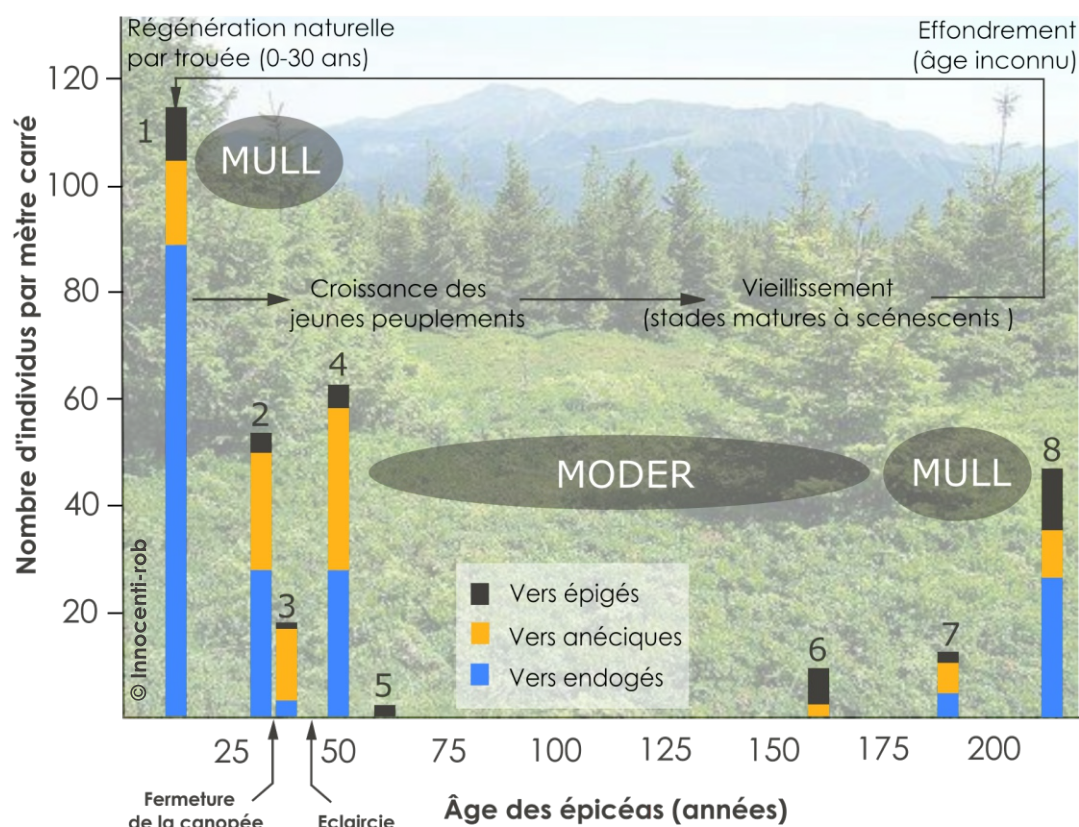
dans les stades de succession plus avancés où la quasi-totalité des espèces végétales est mycorhizée, la diversité mycorhizienne se stabilise et les espèces spécialistes dominent.

Pour augmenter la diversité mycorhizienne, Peter et al. (2013) recommandent aux gestionnaires d'éviter les coupes rases, de conserver quelques arbres âgés lors des coupes d'éclaircie et de régénération pour améliorer l'établissement des semis et leur nutrition (Trap et al. 2016), d'augmenter la diversité des essences et des

Illustration 3 : dynamique des vers de terre épigés, anéciques et endogés* au cours d'une révolution forestière, en forêt d'épicéa.

Forêt communale de Mâcot-La Plagne, Savoie, altitude comprise entre 1535 et 1575 mètres.

Source : Bernier & Ponge (1994).



classes d'âge ou encore de minimiser la fertilisation azotée. Les branches de bois mort favoriseraient également le développement d'espèces fongiques rares.

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 successional mais les liens entre matière organique et biodiversité sont complexes et varient selon la présence de certaines espèces végétales. Des travaux tels que ceux de Ponge *et al.* (2011) ou Salmon *et al.* (2008 ; 2011) menés en forêt d'épicéa, mettent pourtant en évidence l'effet du stade de développement des peuplements sur les formes d'humus et les communautés d'espèces associées (vers de terre, mésofaune, macro-arthropodes). 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. De même, les travaux de Arpin *et al.* (1998) en Forêt de Fontainebleau montrent l'influence de la forme d'humus sur la faune du sol (vers de terre et nématodes) et la sylvigénèse du hêtre. Ces schémas se retrouvent également en forêt gérée : certains auteurs montrent en effet l'influence des différents stades de développement forestiers sur l'abondance de certaines espèces (Hedde *et al.* 2007, Chauvat *et al.* 2011).

Si ces travaux offrent des résultats contrastés, ils incitent néanmoins à bien faire attention à la longueur des cycles forestiers qui a une influence sur la vitesse de recyclage des matières organiques, avec des phases d'accélération et de décélération (illustration 3).



□ 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 (cf. encadré et illustration 4). 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 composition des peuplements et la biodiversité de plusieurs groupes taxonomiques du sol (vers de terre, collembolles 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. **De plus, l'introduction d'essences feuillues dans des peuplements de résineux améliore les conditions édaphiques – souvent en contrecarrant l'effet acidifiant des résineux –, ce qui conduit à une augmentation de la biodiversité.**

Légende de l'illustration 3 (ci-contre) : ces travaux ont été menés à partir d'une chrono-séquence de peuplements forestiers semi-naturels d'épicéa. Les espèces de vers de terre ont été regroupées ici en trois catégories, épigées, anéciques et endogées. Les auteurs montrent que la composition des communautés de vers varie fortement au cours d'une révolution forestière et que cela se traduit par une dynamique cyclique de la forme d'humus. En phase de croissance intense (stades 2, 3, 4 et 5), les propriétés acidifiantes des peuplements de conifères (par l'intermédiaire de la litière) orientent progressivement l'humus vers des formes de type moder (ou mor). L'abondance des vers anéciques et endogés augmente temporairement après une éclaircie (4) puis diminue à mesure que la canopée se referme et que l'acidité augmente (s'agissant d'une étude dont les stades de développement sont observés sur différents sites forestiers, l'effondrement très brutal que l'on observe entre la phase 4 et 5 ne reflète cependant pas la réalité d'une révolution forestière). Dans les phases de maturité avancée (6,7,8), l'ouverture du milieu par auto-élagage contrebalance le phénomène d'acidification induit par les épicéas. On observe alors un retour progressif des populations de vers anéciques et endogés, suivi de celles des vers épigés. Cela se traduisant par le retour progressif de l'humus vers une forme de type mull.*

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 disponible 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 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 effectivement une influence fondamentale sur les organismes du sol et leurs réponses ;

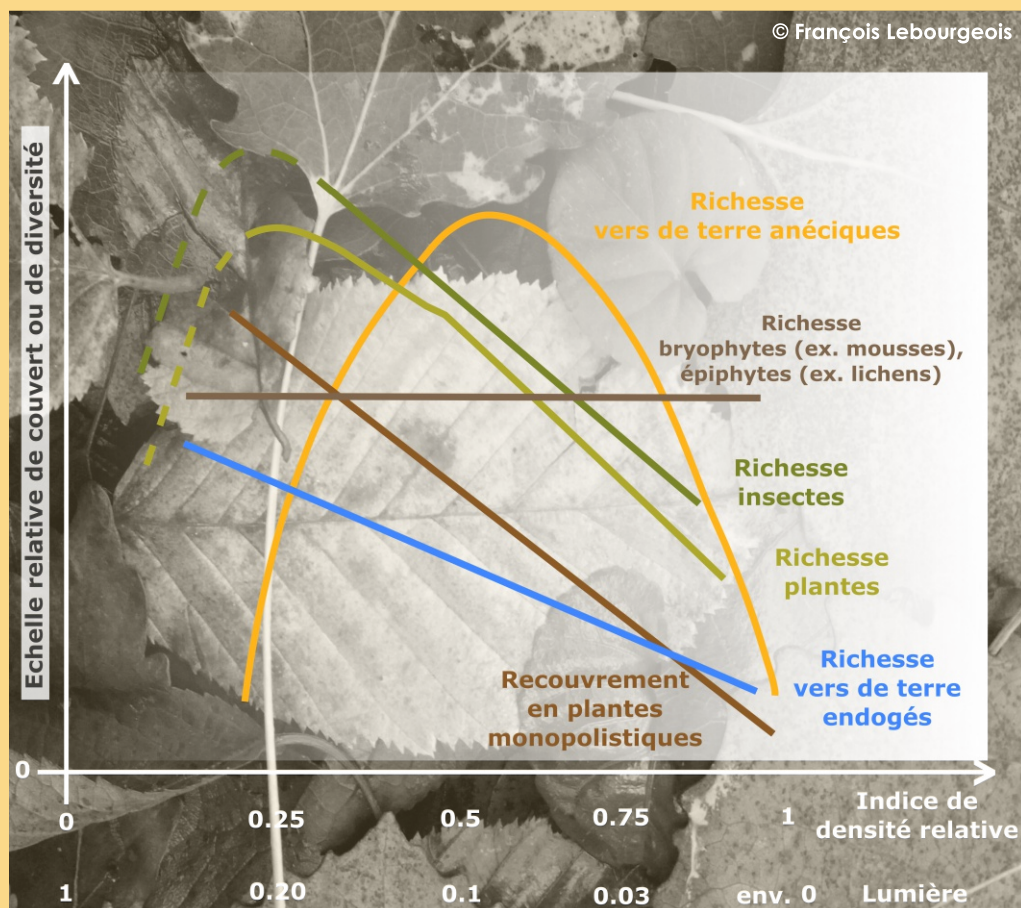
► le couvert végétal de sous-bois a une importance clé pour la faune du sol : ce compartiment intermédiaire entre les arbres et le sol a une influence sur les conditions microclimatiques (température et humidité locales), ce qui

modifie les assemblages biologiques. La diversité de cette strate intermédiaire est également source de ressources alimentaires diversifiées et sous-estimées jusqu'alors ; ces résultats confirment ceux de Salmon *et al.* (2008) menés en forêts d'épicéa qui montrent une corrélation linéaire positive entre la diversité des communautés d'arthropodes du sol (collemboles, chilopodes, symphyles, protoures et araignées) et la richesse spécifique des plantes herbacées ;

► 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.

Illustration 4 : réponse de plusieurs groupes taxonomiques à la modification de la densité, dans des peuplements réguliers de chêne d'âges variés.

Projet IMPREBIO (coordination : Philippe Balandier)



Légende : 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 du Lerfob. Selon le contexte pédoclimatique 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.

□ Quelle est l'influence des opérations de gestion et d'exploitation ?

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). 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.

Par ailleurs, si les effets liés à l'exportation des résidus ligneux sur les cortèges bactériens et fongiques ont très peu été étudiés (Bouget *et al.*, 2012), l'opération inverse qui consiste à incorporer dans les sols des rémanents d'exploitation semble induire une forte augmentation de la

biomasse microbienne (Laëticia Citeau *et al.*, 2008 ; Landmann *et al.*, 2009).

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 à l'extraction des grumes en forêt, sur différents groupes de la faune du sol. Mais à nouveau, leurs résultats ne permettent pas de généraliser.

En ce qui concerne spécifiquement la fraction microbienne du sol, les travaux de Ranger *et al.* (2008) montrent que le tassement (à l'instar de la 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.

L'avènement du séquençage environnemental a récemment permis de mettre en évidence une 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

Des travaux de thèse réalisés en forêt vosgienne acidifiée ont récemment permis d'étudier l'effet d'amendements calco-magnésiens à moyen terme (après 4 ans) et à long terme (après 20 ans) sur les communautés de macroinvertébrés du sol (Auclerc, 2012).



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

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 détritvres (isopodes, diplopodes, vers épigés...) et ingénieuses (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, l'une négative et l'autre positive :

- 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 faune était déjà peu abondante ;
- de l'autre, l'amendement calco-magnésien favorise certaines espèces ingénieuses et détritvres, 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.

Effet des changements d'usage du sol et de la continuité temporelle de l'état boisé

Dans le domaine forestier, un changement d'usage survient lors du boisement d'une terre à vocation non sylvicole ou inversement, en cas de défrichement. **Les changements d'usage des sols se traduisent le plus souvent par une réduction de biodiversité car ils interviennent généralement de façon brusque, ne laissant pas suffisamment de temps aux organismes des sols pour se déplacer ou s'adapter à leur nouvel environnement** (cf. programme GESSOL). Cependant, très peu d'études permettent d'apprécier ces effets dans le temps. L'une d'elles, réalisée dans le cadre du projet FORGECO (De Morogues *et al.*, 2012), éclaire ce phénomène de façon très partielle et indirecte, en s'intéressant notamment à l'effet des usages anciens sur la fraction micro-

bienne des sols forestiers du Vercors. Elle montre en particulier que le passé prairial d'un sol stimule l'abondance fongique et bactérienne des futures forêts alors qu'un passé culturel la diminue.

Des études montrent par ailleurs l'effet de l'ancienneté de l'état boisé sur la diversité végétale herbacée (Dupouey *et al.*, 2002). Les forêts établies sur un sol dont la continuité forestière a été maintenue pendant plusieurs siècles (forêts anciennes) présentent en effet des caractéristiques physico-chimiques différentes des forêts plus récentes installées sur d'anciennes terres agricoles : leur litière est généralement plus épaisse, leur pH plus acide, cela se traduisant par une flore et des assemblages particuliers (Dupouey *et al.*, 2002 ; Bergès *et al.*, 2013), constitués notamment d'espèces forestières à faible pouvoir de dispersion ou présentant des exigences environnementales spécifiques.

Mais l'existence de liens avérés entre l'ancienneté de l'état boisé et la biodiversité des sols forestiers français n'a pas encore été démontrée.

Quels liens entre le bois mort et la biodiversité des sols ?

Le bois mort est une annexe du sol que certains auteurs comme Ponge (1998) assimilent à une forme d'humus de type mull, et ce malgré leur différence de composition chimique. Comme le mull, le bois mort contribue au maintien de la fertilité des sols forestiers. Dans les forêts de production, les volumes de bois mort au sol sont faibles, de l'ordre de 16,8 m³ par hectare (Maaf-IGN, 2016). Le projet Resobio (2012-2013) sur la gestion des rémanents s'est intéressé aux relations entre la biodiversité du sol et les bois morts ; une analyse de 90 articles scientifiques montre notamment que :

- ▶ le bois mort constitue un habitat, voire une ressource pour de nombreuses espèces saproxyliques dont la diversité dépend de celle des pièces de bois mort (diamètre, essence, stade de décomposition...) et non uniquement du volume total (Bouget *et al.* 2012) ;
- ▶ le bois mort au sol retient l'humidité, stocke l'azote et le phosphore et augmente le carbone organique ; il constitue un habitat pour de nombreux microorganismes fongiques (cortèges des décomposeurs mais aussi des champignons ectomycorhiziens) et bactériens (Walker *et al.*, 2012) ;
- ▶ le bois mort offre enfin un abri temporaire à divers arthropodes rampants, rongeurs (Ecke *et al.* 2002), reptiles et amphibiens (Greenberg, 2001) ; il exerce un effet de paillis (Deconchat et Balent, 2002) et permet le maintien de certaines espèces forestières telles que des bryophytes terricoles grâce aux conditions microclimatiques qu'il engendre.

Dans des zones climatiques difficiles avec des sols marqués par de faibles taux de saturation (type zone subalpine ou boréale), il est ainsi recommandé aux gestionnaires de maintenir une grande quantité de bois morts au sol comme des troncs d'arbre.



© François Lebourgeois

Légende : en France métropolitaine, les volumes moyens de bois mort au sol sont significativement plus importants dans les peuplements mixtes (21,9 m³/ha) que dans les peuplements majoritairement feuillus (15,8 m³/ha) ou résineux (17,8 m³/ha) (Maaf-IGN, 2016).

Est-il possible d'« utiliser » la biodiversité des sols forestiers ?

□ Peut-on se baser sur la biodiversité pour renseigner certaines propriétés du sol (bio-indication*) ?

La biodiversité est probablement un excellent indicateur de la capacité d'un écosystème à résister aux perturbations externes : l'hypothèse de la redondance fonctionnelle plaide en ce sens pour une augmentation de la biodiversité des sols forestiers. Concernant les sols forestiers, on a déjà observé que certains taxons répondaient clairement à des facteurs de changement externes tels que le tassement, la densité du couvert, le stade de développement sylvicole ou encore la qualité de la litière.

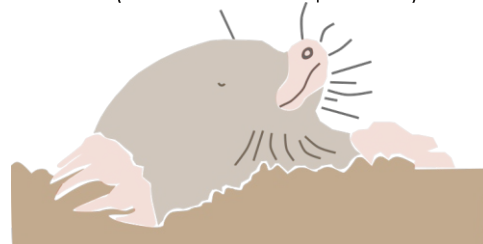
Cependant, les travaux de recherche permettant actuellement de faire un lien explicite entre la richesse spécifique par exemple (mesure la plus fréquente de la biodiversité) et le fonctionnement des sols sont très peu nombreux. Ceci explique qu'aucun indicateur

basé sur la biodiversité du sol ne permette aujourd'hui d'évaluer le niveau de leur fonctionnement ou même certaines de leurs propriétés.

Plus généralement, des connaissances manquent sur la taxonomie, la biologie (traits fonctionnels) et l'écologie des organismes des sols, ce qui constitue un frein majeur au développement de bio-indicateurs. Actuellement, l'option la plus réaliste sur le plan économique et la plus intuitive consisterait à recourir à des indicateurs basés sur les caractéristiques physico-chimiques ou sur l'activité des organismes du sol (la forme d'humus) plutôt que sur des caractéristiques strictement biologiques ou taxonomiques. Si elles se développaient, ces approches indirectes pourraient s'avérer utiles à un instant t ; en revanche, elles ne permettraient pas d'évaluer la capa-

cité des écosystèmes à faire face aux changements globaux.

Pour conclure, **en attendant que la recherche avance, la forme d'humus constitue actuellement le meilleur indicateur disponible pour évaluer la fertilité et le fonctionnement des sols forestiers**. Un ouvrage collectif en trois volumes sur la classification européenne des formes d'humus est en cours de publication : réunissant plus d'une centaine d'auteurs à travers le monde, cet ouvrage a l'ambition de lier la morphologie, la biologie et le fonctionnement des humus (Zanella *et al.*, à paraître).



□ Peut-on améliorer le fonctionnement des sols forestiers en modifiant la biodiversité des sols ?

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 tech-**

nique 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 tech-

niques et à la manipulation de la biocénose des sols (Berthelin et Munch, 2015).

Cela pose en outre de nombreuses questions d'ordre scientifique, économique mais aussi éthique, 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 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).

Quel que soit le niveau de fonctionnement d'un sol, ces techniques d'ingénierie ne s'avèrent pas toujours souhaitables, ne serait-ce que parce qu'il est impossible de maximiser toutes les fonctions à la fois. Elles sont donc à envisager au cas par cas, en fonction des objectifs du gestionnaire ou du propriétaire forestier.

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).

Enfin, il est avant tout nécessaire de s'interroger sur les objectifs poursuivis en termes d'amélioration du fonctionnement : s'agit-il d'augmenter la performance globale

d'une fonction (ex. le recyclage de la matière organique), d'un service (ex. préserver la ressource en eau, la stabilité du sol sur un versant...), d'augmenter la résilience globale de l'écosystème ou d'une fonction donnée ?

Certaines espèces partent lorsque les conditions ne leur conviennent plus : aussi, avant d'envisager d'agir sur la biodiversité du sol, il apparaît essentiel d'identifier la cause du changement.

Auteurs : Cécile Nivet (Gip Ecofor), Michaël Aubert (Université de Rouen) et Matthieu Chauvat (Université de Rouen).

Nos remerciements vont avant tout aux référents scientifiques de cette synthèse, Daniel Épron (Université de Lorraine), membre du Conseil scientifique du programme BGF et Claire Chenu (AgroParisTech), présidente du Conseil scientifique du programme GESSOL. Ils vont ensuite à l'ensemble des membres du Conseil scientifique BGF qui ont suscité cette initiative et en ont orienté le contenu : la présidente Mériem Fournier (AgroParisTech), Marieke Blondet (AgroParisTech), Thomas Cordonnier (Irstea), Serge Garcia (Inra), Frédéric Gosselin (Irstea), Hervé Jactel (Inra), Laurent Larrieu (CNPF), François Lefèvre (Inra), Myriam Legay (ONF), Roselyne Lumaret (CNRS), Xavier Morin (CNRS), Marie-Dominique Ribereau-Gayon (CNRS) et Thierry Tatoni (Université Aix-Marseille). Merci également aux relecteurs Thibaud Decaëns (CEFE/CNRS) et du Gip Ecofor : Annabelle Amm, Viviane Appora, Julie Dorioz et Anaïs Jallais. Merci plus généralement aux contributeurs qui ont, de diverses manières, facilité ce travail (entretiens téléphoniques, photos, mise en contact, bibliographie, diffusion...) : Marc Buée (INRA), Anne-Laure Mésenge (Gip Ecofor), Manuel Nicolas (ONF), Claude Plassard (Inra), Jean-François Ponge (retraité du MNHN), Laurent Saint-André (Inra/Gip Ecofor), Hélène Soubelet (MTES), Coralie Zettor (Gip Ecofor). Nous remercions également chaleureusement François Lebourgeois pour ses talents de photographe ainsi que les agents de l'ONF et du CNPF qui nous ont permis d'améliorer significativement ce document et d'adapter son niveau de langage : Yann Clément (CNPF), Aurélien Colas (CNPF), Céline Emberger (CNPF), Claire Godel (ONF), Pascal Mathieu (CNPF), Christine Micheneau (ONF), Armelle Noé (ONF), Alexandre Pétroff (CNPF), Grégory Philippe (CNPF). Enfin, merci aux directeurs du Gip Ecofor, Jean-Luc Peyron et Guy Landmann.

Citation recommandée :

Nivet C., Aubert M. et Chauvat M., 2018. Gestion durable et biodiversité des sols forestiers. Paris, GIP Ecofor, 20 pages.

Retrouvez l'ensemble de la bibliographie sur le site BGF, sous l'onglet "Publications" : <http://bgf.gip-ecofor.org/>

Contact (Gip Ecofor) : cecile.nivet@gip-ecofor.org

Conception et réalisation de la maquette : Cécile Nivet, Gip Ecofor.
Document publié à Paris, en février 2018.

Lexique

Assemblage d'espèces

expression utilisée pour décrire un ensemble d'espèces composant une communauté d'organismes vivant dans un habitat ou en un lieu donné.

Biodiversité

la Convention sur la diversité biologique définit la biodiversité comme la "variabilité des organismes vivants de toute origine y compris, entre autres, les écosystèmes terrestres, marins et autres écosystèmes aquatiques et les complexes écologiques dont ils font partie. Cela comprend la diversité au sein des espèces et entre espèces, ainsi que celle des écosystèmes. Cette diversité renvoie ainsi à de multiples dimensions : taxonomique (nombre d'espèces), écologique (nombre d'écosystèmes, nombre de stades dynamiques pour un même type d'écosystème), génétique (nombre de phéno-types...), fonctionnelle (nombre de groupes trophiques...).

Bio-indicateur

organisme vivant (animal ou végétal) dont la présence, la fréquence, le comportement, l'état sanitaire ou les modifications phénotypiques sont l'indice précoce de modifications biotiques, abiotiques et/ou fonctionnelles, naturelles ou anthropiques de l'environnement. Il permet d'évaluer, de mesurer ou de suivre les évolutions dans le temps de certains paramètres environnementaux (d'après Bastien et Gauberville, 2011).

Bio-indiquer

fournir des données sur l'état ou l'évolution de paramètres environnementaux. Ces données sont obtenues à partir d'observations réalisées sur un organisme ou une communauté d'espèces et des corrélations sont établies avec les divers facteurs écologiques (d'après Bastien et Gauberville, 2011).

Carpophore (ou sporophore)

structure massive formée par la fructification du mycélium d'un champignon dont elle est souvent la seule partie visible. En langage courant, on le nomme « champignon ».

Chrono-séquence

en sciences forestières, une chrono-séquence est un ensemble de sites forestiers qui partagent des attributs similaires mais qui sont d'âges différents. Etant donné la longueur des processus écologiques en forêt, cette approche est couramment utilisée par les chercheurs pour étudier divers phénomènes forestiers liés au temps, par exemple pour étudier des changements dans les communautés végétales (succession écologique). Les données de terrain associées à une chrono-séquence peuvent en effet être collectées sur une courte période de temps.

Code-barres d'ADN (Barcoding)

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. Le fragment choisi est un morceau de gène mitochondrial facile à séquencer et qui évolue suffisamment rapidement (mutations fréquentes) pour différencier les espèces et les sous-espèces entre elles. Ces séquences ADN sont référencées dans une bibliothèque qui permet à un chercheur ou à un enquêteur dénué de compétences en systématique d'identifier un organisme pour lui inconnu. Cette approche est accessible dès lors que des moyens de séquençage sont disponibles. Elle présente des limites concernant le nombre d'organismes pouvant être analysés. Le séquençage environnemental permet au contraire d'obtenir des séquences à partir d'un grand nombre d'individus mélangés (d'après Decaëns *et al.*, 2013).

Fonction écologique

phénomène propre à un écosystème qui se déroule avec ou sans la présence de l'Homme et qui résulte de son état, ses structures et ses processus écologiques. L'état d'un écosystème désigne sa condition physique, chimique et biologique à un moment donné. Sa structure correspond à la nature des entités biotiques et abiotiques qui le composent ainsi que les relations qui existent entre ces entités. Un processus écologique désigne une suite d'opérations ou d'événements ayant lieu au sein d'un écosystème (CGDD, 2016). Le fonctionnement global du sol fait ainsi intervenir de très nombreux paramètres d'ordre physique, chimique et biologique qui agissent en interaction.

Humus

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... Les trois principales formes d'humus, mull, moder et mor, se caractérisent par une participation différente des organismes du sol (d'après Jeffery *et al.*, 2013).

Redondance fonctionnelle

formulée par Walker (1992), l'Hypothèse de la redondance fonctionnelle postule que beaucoup d'espèces possèdent un rôle similaire au sein de l'écosystème et qu'au-delà d'un certain seuil, l'augmentation du nombre d'espèces n'a plus d'influence sur les performances de l'écosystème. En revanche, cette redondance serait très précieuse au cas où certaines espèces viendraient à disparaître sous l'effet de changements environnementaux plus ou moins directs tels qu'un changement d'usage du sol, un tassement, une fragmentation, un changement climatique, une pollution... La redondance fonctionnelle rend difficile l'évaluation d'une menace donnée car une fonction peut perdurer même si la diversité des espèces est réduite (Jeffery *et al.*, 2013). Le projet TRACE (*cf.* page 9) montre par exemple qu'une intensification de l'usage du sol ne modifie pas la diversité fonctionnelle mais entraîne une perte d'espèces, fragilisant ainsi la communauté. La redondance fonctionnelle donne ainsi la possibilité aux écosystèmes de maintenir leur niveau de fonctionnement en cas de changements puisqu'elle laisse la possibilité à certaines espèces adaptées aux nouvelles conditions du milieu de palier la disparition d'autres espèces et de pérenniser ainsi l'efficacité des processus écologiques (Lavorel, 2014 ; Yachi et Loreau, 1999).

Résilience

capacité de retour (après une perturbation) d'un écosystème ou d'une partie de ce dernier (sol, communautés végétales ou animales, peuplement forestier...) à un état de référence (non perturbé) par différents processus de dynamique progressive (d'après Balent *et al.*, 1999 ; Bastien et Gauberville, 2011).

Résistance

capacité d'un arbre, d'un peuplement, d'un sol ou tout autre compartiment de l'écosystème à se maintenir en présence d'éléments perturbateurs d'origine biotique (insectes ravageurs, pathogènes...) ou abiotique (tempête, sécheresse, incendies...) (adapté de Bastien et Gauberville, 2011).

Séquençage environnemental (Metabarcoding)

cette approche permet de caractériser la biodiversité d'un échantillon d'eau, de terre, à partir des fragments d'ADN disséminés dans l'environnement, c'est-à-dire après la mort et la décomposition des organismes (et non pas à partir de l'ADN extrait des tissus). Elle peut en particulier se substituer aux relevés botaniques classiquement utilisés, notamment dans les milieux où la diversité est extrêmement élevée comme en forêts tropicales humides. Cette approche connaît un essor grâce à l'utilisation des nouvelles techniques de séquençage haut débit et de la bio-informatique. La constitution de bibliothèques de référence exhaustives est un prérequis nécessaire à l'application de cette méthode (d'après Decaëns *et al.*, 2013).

Service écosystémique

bénéfice que les humains retirent des écosystèmes. Officiellement apparue dans les années 1980, cette notion se situe à l'interface entre les sciences de la nature et les sciences de la société. À chaque type d'écosystème correspond en effet un panel de services. Les tentatives de classification ont été nombreuses et les efforts suivent leur cours. Les travaux publiés en 2005 dans le cadre du programme d'Évaluation des écosystèmes pour le millénaire (*Millennium ecosystem Assessment*) restent une référence en la matière, largement reprise dans la littérature (Dorioz, 2018).

Suivi écologique

un suivi peut être défini comme la mesure répétitive d'un jeu de variables à un ou plusieurs endroits, sur une longue période de temps et selon un programme préétabli dans l'espace et le temps. Pour être efficace, le programme de suivi ne doit pas se limiter à la collecte de données mais s'étendre aux activités qui touchent la présentation des résultats, qu'il s'agisse du format à privilégier ou de l'analyse et de l'interprétation des données. Un suivi dit « écologique » indique que l'objet d'étude du suivi se rapporte à des espèces et à écosystèmes qui impliquent des mesures sur le terrain (d'après Vos, 2000).

Vers épigé, anéciqque, endogé

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).



<http://bgf.gip-ecofor.org/>