



OUTILS POUR UNE GESTION
RÉSILIENTE DES ESPACES NATURELS

Tiré à part de la revue **Forêt.Nature**

La reproduction ou la mise en ligne totale ou partielle des textes
et des illustrations est soumise à l'autorisation de la rédaction

foretnature.be

Rédaction : Rue de la Plaine 9, B-6900 Marche. info@foretnature.be. T +32 (0)84 22 35 70

Abonnement à la revue Forêt.Nature :
librairie.foretnature.be

Abonnez-vous gratuitement à Forêt.Mail et Forest.News :
foretnature.be

Retrouvez les anciens articles de la revue
et d'autres ressources : **foretnature.be**



Gestion forestière et biodiversité des sols

Réponses de la recherche pour une gestion durable

Cécile Nivet¹ | Michaël Aubert² | Matthieu Chauvat²

¹ GIP ECOFOR

² Université de Rouen

Les sols sont le fondement de la forêt et de toute la vie qui s'y trouve. Par ses pratiques, le forestier peut avoir un impact sur sa préservation ou sa restauration. Petit tour d'horizon de l'état des connaissances dans ce domaine avec une synthèse réalisée par le GIP ECOFOR dans le cadre du programme Biodiversité, gestion forestière et politiques publiques.

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

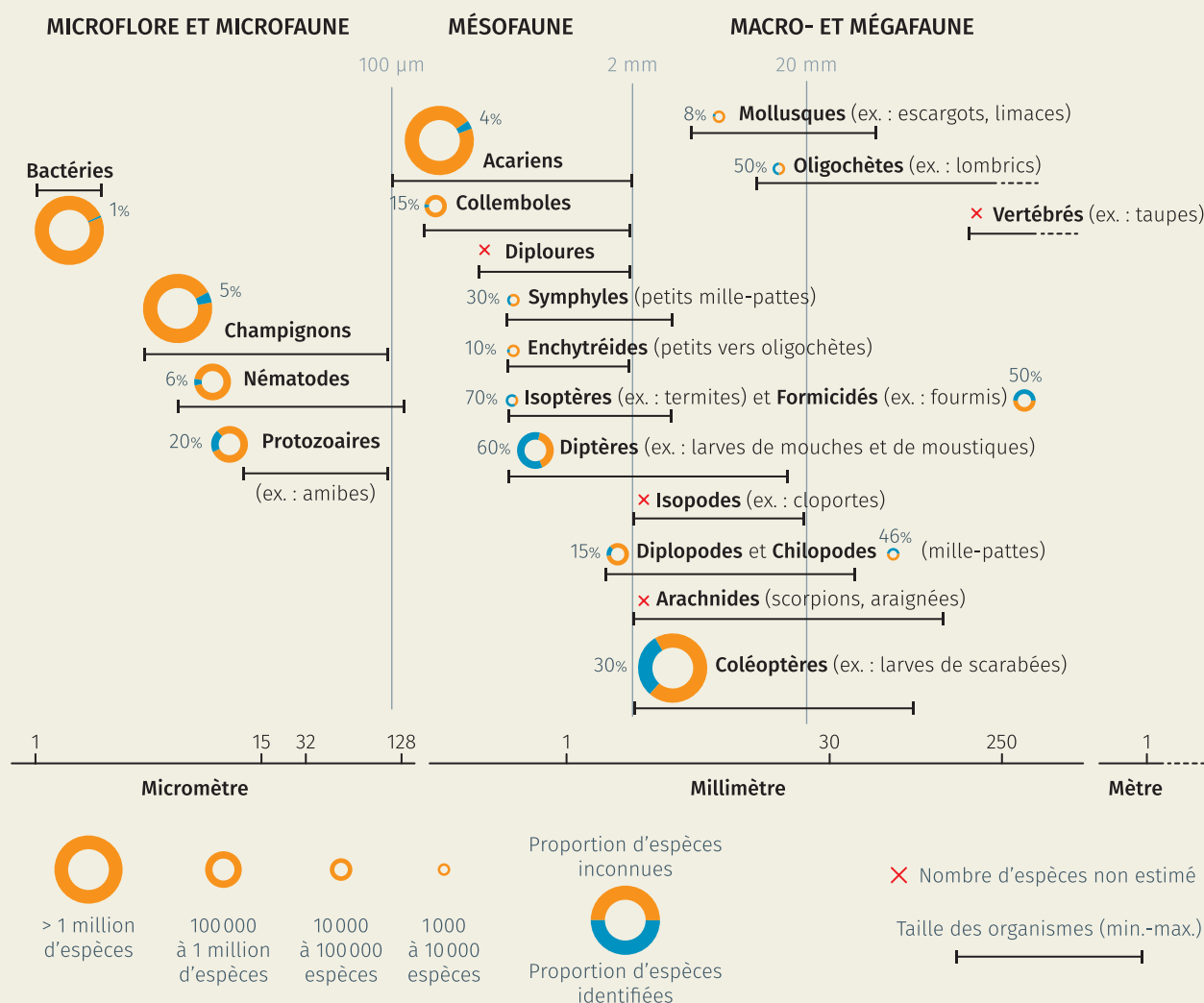
Qu'est-ce que la biodiversité des sols et comment l'appréhender ?

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 (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. 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 (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.

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.

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 (figure 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 (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 ne permettent généralement pas de mesurer ces caractéristiques biologiques.

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 « ingé-

Biodiversité Gestion forestière & Politiques publiques

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 trente-neuf 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 » :

bgf.gip-ecofor.org 



nieurs 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).

- 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 ces organismes peut exploser, allant parfois jusqu'à limiter la croissance des peuplements forestiers.

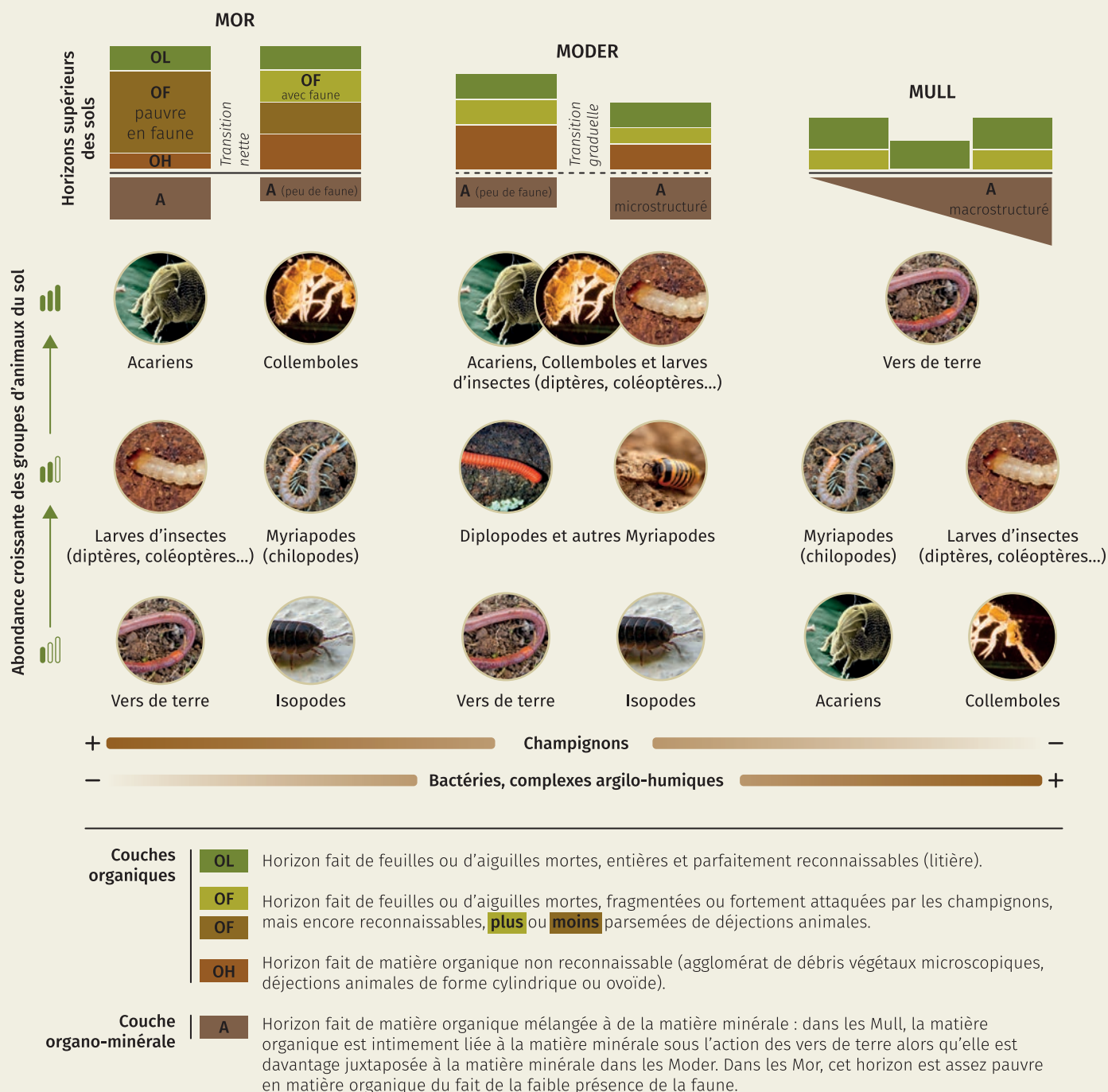


Figure 2. Abondance des groupes d'organismes dans les trois principales formes d'humus forestiers.

Le fonctionnement biologique des sols est parfois appréhendé par l'appartenance à l'une des trois formes principales d'humus (mull, moder et 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 (nématodes, par exemple). 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 (acariens, collemboles...), des macro-ar-

thropodes (comme les 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.



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. 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.* 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.
- 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 s'avèrent complexes et variables selon la présence de certaines espèces végétales au sein du peuplement. Plusieurs travaux mettent pourtant en évidence l'effet du stade de développement des forêts d'épicéa 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. Les travaux de ARPIN *et al.* en Forêt de Fontainebleau mettent aussi en évidence l'effet de la forme d'humus sur la faune du sol et la sylvigénèse du hêtre. Des schémas qui s'observent également en forêt gérée. 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 di-

versité 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 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

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 vingt et un groupes taxonomiques, soit environ cinq cents 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.

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 ou pour y détecter la présence d'éléments invasifs. Ces techniques permettent pour l'instant de savoir quels organismes sont présents et l'ont été dans le sol – l'ADN persiste parfois longtemps dans le sol une fois qu'une espèce est morte – mais elles 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.

Quelles recommandations pour augmenter la diversité mycorhizienne ?

En ce qui concerne plus spécifiquement le cas des champignons mycorhiziens, les processus en jeu sont complexes mais 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. Selon DIGHTON et MASON, la richesse et la diversité de ces champignons augmentent au cours des successions végétales jusqu'à la fermeture de la canopée. Dans cette logique, PETER *et al.* recommandent aux gestionnaires, pour

augmenter la diversité mycorhizienne, 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, d'augmenter la diversité des essences et des classes d'âge ou encore de minimiser la fertilisation azotée. Les branches de bois mort favoriseraient également le développement d'espèces fongiques rares.



En forêt, le système racinaire d'un arbre peut héberger plusieurs dizaines d'espèces de champignons ectomycorhiziens tels que le bolet (A), la russule (B) ou le laccaire améthyste (C).

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 contrecarrant l'effet acidifiant des résineux –, ce qui conduit à une augmentation de la biodiversité.

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. 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 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, cela ne présageant cependant pas de la réponse d'autres groupes d'espèces tels que les vers anéciques et endogés.

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 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

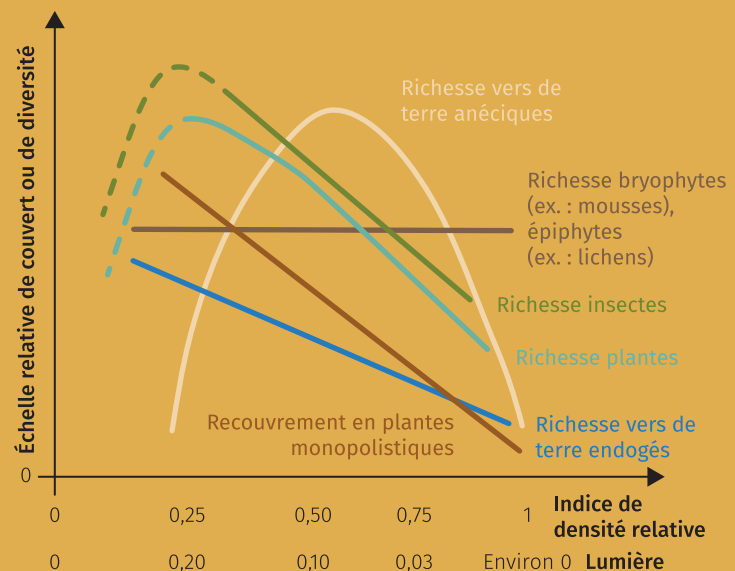
sur la composition et l'activité des communautés d'organismes des sols a été étudiée en futaies régulières de chênes à travers deux réseaux d'expérimentation d'envergure nationale couvrant un large gradient de densité et d'âge des peuplements (excluant néanmoins les phases de vieillissement avancé et 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 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.

Figure 3. 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 du Lerfob. Selon le contexte pédo-climatique 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.

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 ont étudié les effets conjugués du tassement et de la perte de matière organique, deux phénomènes liés à l'ex-

traction 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 la fraction microbienne du sol, les travaux de RANGER *et al.* 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. 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).

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. 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 ingénieurs (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 ingénieurs 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.

Est-il possible d'améliorer le fonctionnement des sols forestiers en modifiant leur biodiversité ?

Tout d'abord, 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'amé-

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).





liorer 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.

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. 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. Pour finir, certaines espèces partent

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. ■

La bibliographie complète est reprise avec le document dont est tiré cet article, disponible sur le site bgf. gip-ecofor.org, sous l'onglet « Publications ». 

Crédit photos.

Forêt.Nature (p. 63, 71),
CFBL (p. 70).

Cécile Nivet¹

Michaël Aubert²

Matthieu Chauvat²

cecile.nivet@gip-ecofor.org

¹ GIP ECOFOR c/o CIRAD

42, rue Scheffer | F-75116 Paris Cedex 16

² Université de Rouen

Place E. Blondel | F-76821 Mont-Saint-Aignan cedex

