

Biodiversité animale du sol et gestion forestière

PONGE Jean-François

Muséum National d'Histoire Naturelle, CNRS UMR 7179, 4 avenue du Petit-Château, 91800 Brunoy

E-mail: ponge@mnhn.fr

Introduction

La faune du sol c'est banal, pas spectaculaire pour un sou, nettement moins que les récifs de coraux et autres merveilles de la nature! «Vu du ciel», passez muscade, y'a rien à voir! Et pourtant... Sous nos pieds grouille un univers riche de plusieurs centaines d'espèces animales (au décimètre carré), dont l'importance est fondamentale pour le maintien de la vie sur notre planète: recyclage de la matière organique, création de la structure du sol, régulation, dissémination et stimulation des communautés microbiennes (bactéries, champignons), telles sont les fonctions principales dévolues aux invertébrés du sol, toutes essentielles pour le maintien de la fertilité du sol et donc... de la biodiversité! Mais qu'arrive-t-il lorsque cette faune régresse en nombre et diversité? L'écosystème ne se transforme-t-il pas alors en colosse aux pieds d'argile?

Vous pourrez découvrir dans ce dossier comment on explique la coexistence d'un aussi grand nombre d'espèces dans le sol, comment matière et énergie y circulent le long de réseaux trophiques, pourquoi la biodiversité animale du sol explique la bonne santé de nos forêts, et comment on peut en tirer des leçons pour les gérer durablement.

La dimension fractale du sol

Tout d'abord il est nécessaire de comprendre comment un aussi grand nombre d'espèces cohabitent dans un espace aussi réduit, bravant ainsi certaines des «lois» de la nature, qui établissent des limites strictes à la coexistence des espèces. Cette propriété n'est pas propre au sol. On la retrouve, bien qu'à un moindre degré, dans la canopée des forêts tropicales et dans les récifs coralliens, pour ne citer que ces exemples fameux, en fait partout où des organismes érigent des structures complexes, ramifiées, développant une énorme surface par unité de biomasse: ce sont les véritables «**hot spots**» de biodiversité!

La dimension fractale du sol est un paramètre essentiel à envisager. Le sol est un milieu infiniment fragmenté, qui reproduit à différentes échelles un partage tridimensionnel de l'espace. De ce fait, la surface accessible aux organismes est sans commune mesure avec celle que l'œil humain perçoit: lorsqu'on observe «vue d'en haut» une surface de sol d'un décimètre carré, ce sont en fait plusieurs mètres carrés qui se déroulent dans cet univers infiniment «froncé», un territoire immense mis à la disposition des organismes en fonction de leur taille et de leur mobilité, les plus petits s'insinuant à l'intérieur du territoire des plus grands. C'est la dimension spatiale du sol, qu'aucune caméra, aussi cachée soit-elle, ne peut saisir pour nous la faire partager. Il faut, pour la «sentir», imaginer qu'on se met à la taille de ses habitants et utiliser des moyens directs ou indirects d'observation: effriter du sol ou de la litière, l'étaler dans une boîte de Pétri, en monter au microscope les divers éléments repérables à l'œil ou à la loupe binoculaire, en discerner d'autres à leur tour, et ainsi de suite. Chacune des structures ainsi observées a sa stabilité, son «enveloppe», et résulte de processus avant tout biologiques: chaque élément de structure isolable provient de l'action de transformation d'un organisme. La Figure 1 nous montre un zoom effectué dans une litière de nos forêts, depuis ce qui est observable à l'œil jusqu'aux plus petits organismes que le microscope photonique nous permet de discerner: les bactéries.

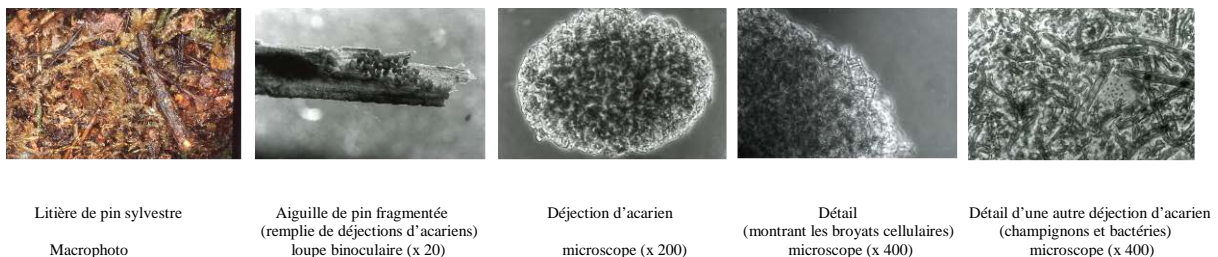


Figure 1: Un zoom à travers la litière d'une forêt de pin

Mobilité et réseaux trophiques

La mobilité des animaux du sol est la seconde propriété qui explique l'abondance des espèces. Telle la Reine Rouge de Lewis Carroll, qui se déplaçait de manière incessante pour arriver à rester sur place alors que tout bougeait autour d'elle, les mouvements quasi incessants des animaux du sol (en dehors des périodes de mue ou des stades immobiles comme les œufs) autorisent une circulation de l'énergie et des nutriments qui assure la stabilité du tout. Regardons encore une fois la déjection d'acarien de la Figure 1. La Figure 2 nous la montre (bien entendu, ce n'est pas la même!) dans le tube digestif d'un enchytréide (petit ver annélide oligochète transparent de quelques millimètres de longueur), qui va bien entendu l'intégrer à ses propres excréments et donc la faire «disparaître», à première vue du moins. Si elle disparaît en tant que déjection d'acarien, elle ne disparaît cependant pas en tant que matière: elle est seulement transformée, et perd au passage, bien entendu, un peu de sa matière, qui a servi à l'alimentation du ver.

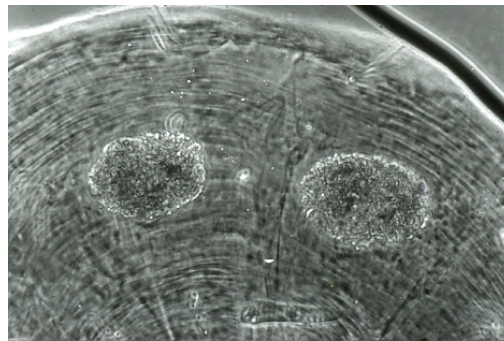


Figure 2: Deux déjections d'acariens à l'intérieur du tube digestif d'un enchytréide (x 200)

Les animaux circulent donc, mais également la matière (et l'énergie), le long de ce que l'on appelle les réseaux trophiques du sol (en gros, «qui mange quoi»). Phénomène paradoxal: plus ces réseaux sont complexes (et donc partagés entre un grand nombre d'organismes assurant des fonctions diverses et complémentaires), plus l'énergie et la matière circulent vite. On a donc un lien évident entre biodiversité et recyclage des nutriments (azote, phosphore, potassium, calcium...), et donc entre biodiversité et productivité.

Forme d'humus et productivité forestière

La notion de feed-back ou boucle de rétroaction (une notion provenant de la cybernétique) permet de mieux comprendre la relation existant entre biodiversité et productivité. La mise à disposition rapide des nutriments issus de la décomposition de la litière permet aux arbres de pousser plus vite (et plus haut), mais en retour la meilleure qualité de leur litière (plus il y a de nutriments à leur disposition, plus les feuilles sont riches en ces nutriments) favorise leur décomposition en autorisant la coexistence d'un grand nombre d'organismes, en particulier les plus exigeants sur le plan nutritionnel tels que vers de terre et bactéries. Cette conception des relations entre sol et végétation est illustrée par la distribution des formes d'humus dans les forêts tempérées. Les formes d'humus présentes sur les sols les plus fertiles (les plus productifs) sont de type mull (en gros, les sols forestiers à litière mince): on y trouve la plus grande variété possible d'organismes assurant des fonctions variées, la forêt est une forêt multi-strates (existence d'un ou plusieurs sous-étages arbustifs), avec une litière améliorante (à décomposition rapide) et de grands arbres (forte productivité). Sur les sols plus pauvres, la forme d'humus dominante est le moder (en gros, les sols forestiers à litière épaisse): la faune et la microflore y sont moins diversifiées (les vers de terre se raréfient, la microflore est dominée par les champignons), de même en ce qui concerne la végétation, qui s'appauvrit en espèces, la litière est récalcitrante (elle se décompose moins vite), la forêt est mono-strate (pas de sous-étage) et «pousse» moins bien (faible productivité).

La Figure 3 nous montre deux profils de sol, réalisés l'un dans un humus de forme mull, l'autre dans un humus de forme moder. Le mull montre une litière très mince, restant moins d'un an à la surface du sol, au-dessus d'un horizon grumeleux montrant un mélange intime de matière organique et de matière minérale: ce travail d'incorporation est réalisé principalement par les vers de terre. Le moder montre une litière épaisse, se fragmentant progressivement et faisant place à un horizon organique de couleur sombre, fait des crottes invisibles des très petits animaux qui ont consommé la litière, surtout acariens et enchytréides.



Figure 3: Comparaison entre mull (à gauche) et moder (à droite)

Les facteurs contrôlant la biodiversité animale dans les sols

Quels sont les facteurs qui contrôlent la diversité zoologique du sol, c'est-à-dire le nombre de groupes animaux qui cohabitent dans un volume donné de sol? En premier lieu, la qualité de leur nourriture, c'est-à-dire en milieu forestier la qualité nutritionnelle de la litière, sa richesse en acides aminés et calcium notamment. Cette qualité nutritionnelle va dépendre de la diversité des arbres, arbustes et herbes présents, la variété du régime alimentaire étant également un gage de «qualité» pour la nourriture de nos petites bêtes. Nous avons vu que cette diversité était elle-même conditionnée par la complexité des réseaux trophiques du sol, et ainsi de suite, mais qu'est-ce qui contrôle le tout? Géologie et climat sont en fait les facteurs distaux, c'est-à-dire ceux vis-à-vis desquels la biologie n'a pas son mot à dire, en tout cas pas à la même échelle de temps ni d'espace. Ces deux facteurs agissent à la fois sur la végétation et sur les organismes du sol, en accélérant (chaleur) ou au contraire en ralentissant (froid) les fonctions biologiques (essentiellement les réactions enzymatiques) au sein de l'écosystème, et en agissant sur la disponibilité en nutriments. En milieu de montagne, l'altitude combine souvent ces deux aspects, les bas de pente s'enrichissant en nutriments au détriment des hauts de pente (sous l'action de la gravité), et bien entendu la température diminuant avec l'altitude. La Figure 4 nous montre l'effet dépressif de l'altitude sur la richesse zoologique du sol (nombre de groupes zoologiques présents sur un décimètre carré) dans 13 hêtraies de l'Ardenne belge.

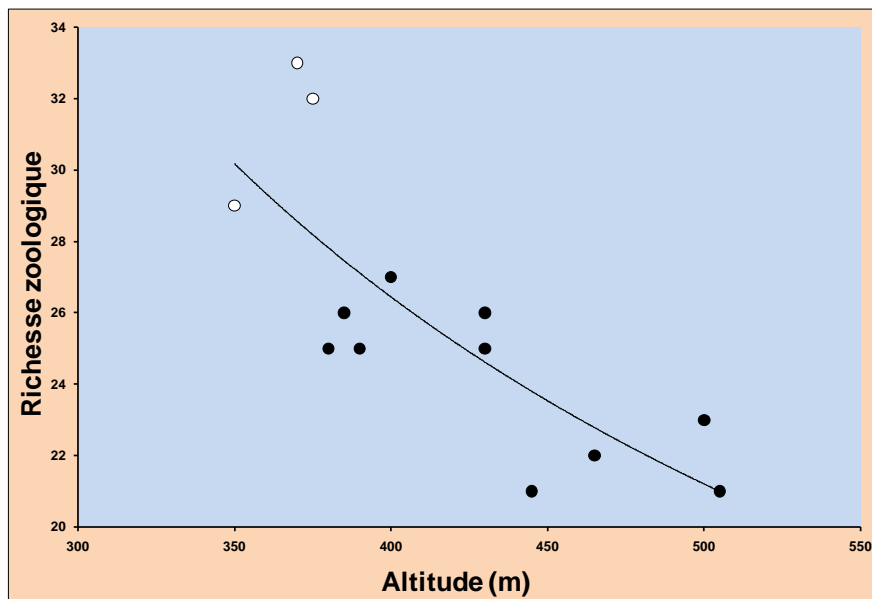


Figure 3: Relation observée entre le nombre de groupes animaux et l'altitude, dans les forêts de hêtre de l'Ardenne belge. Les ronds blancs correspondent au mull, les ronds noirs au moder

La biodiversité animale du sol peut varier au cours du temps. Comme nous l'avons vu, si la qualité de la végétation change, celle des réseaux trophiques du sol va varier aussi. La Figure 4 nous montre l'évolution des communautés de vers de terre au cours de ce que l'on appelle une révolution forestière, c'est-à-dire l'évolution d'un peuplement forestier depuis le moment où les arbres se sont installés jusqu'au moment où ils sont récoltés. Il s'agit ici d'une forêt semi-naturelle d'épicéas, dont les arbres se sèment tout seuls (régénération naturelle) et sont récoltés lorsqu'ils ont atteint un âge d'environ 200ans. Les espèces de vers de terre ont été regroupées en trois catégories, épigés (petits vers rouges vivant dans la litière), anéciques (un terme barbare pour désigner les gros vers qui effectuent des mouvements verticaux importants: ce sont les «laboureurs» de la forêt!) et enfin endogés (petits vers transparents qui vivent en permanence dans le sol). Les épigés transforment la litière sur place, les anéciques l'enfouissent et les endogés réalisent le brassage intime de la matière organique et de la matière minérale. On peut voir que la composition de cette communauté de vers varie fortement au cours d'une révolution forestière, se traduisant par une évolution cyclique de la forme d'humus, en fonction de la croissance des arbres, mais aussi des opérations menées par les sylviculteurs, comme les éclaircies.

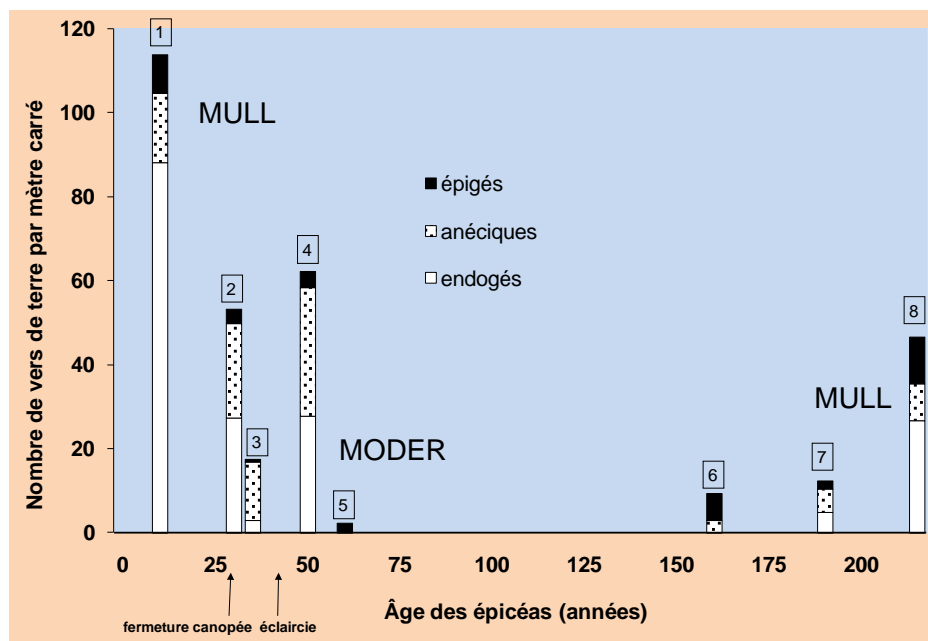


Figure 4: Dynamique des vers de terre au cours d'une révolution forestière en forêt d'épicéa (Forêt communale de Mâcot-La Plagne, Savoie, altitude 1500 m), d'après Bernier & Ponge 1994

Vers une sylviculture durable respectueuse de la faune du sol

Les phénomènes d'évolution cyclique des communautés animales du sol et de la forme d'humus ne s'observent que dans des conditions proches des conditions naturelles. La taille des unités de végétation qui forment la mosaïque forestière est ici fondamentale. Dans l'exemple présenté en Page 6 et sur la Figure 4 l'âge des arbres, qui est le facteur distal réglant les modifications locales de l'écosystème forestier, varie à très courte distance (une ou deux dizaines de mètres environ). On comprend dans ce cas que les vers de terre (pour ne parler que d'eux, mais c'est valable pour tous les organismes mobiles) peuvent trouver à courte distance des «refuges» où ils peuvent attendre que les conditions de leur retour soient rendues à nouveau propices par l'évolution du couvert forestier. Encore un effet de la mobilité des animaux du sol, mais aussi une contrainte importante si l'on veut que la forêt soit gérée durablement!

Une gestion durable de la forêt va donc devoir prendre en compte un certain nombre de spécificités liées à la biodiversité du sol. La régénération naturelle est recherchée dans la mesure du possible car elle seule permet d'assurer le renouvellement des générations au moindre coût. Les «laboureurs du sol» que sont les vers de terre sont un allié efficace dont le sylviculteur peut s'assurer la collaboration, en leur aménageant des refuges. Les résultats présentés dans ce dossier n'ont cependant pas encore trouvé leur débouché dans la façon dont sont conduites nos forêts. En France, la tendance est plutôt au raccourcissement des rotations, si l'on met à part la pratique récente des îlots de vieillissement (surtout aménagés pour favoriser la diversité entomologique), mais l'idée fait son chemin...

Pour en savoir plus

- Bernier N. & Ponge J.F. 1994.- Humus form dynamics during the sylvogenetic cycle in a mountain spruce forest. *Soil Biology and Biochemistry* 26: 183-220.

- Gobat J.M., Aragno N. & Matthey W. 2003.- *Le sol vivant. Bases de pédologie. Biologie des sols*, Presses Polytechniques et Universitaires Romandes, Lausanne.

- Ponge, J.F. 1991.- Food resources and diets of soil animals in a small area of Scots pine litter. *Geoderma* 49: 33-62.

- Ponge J.F. 2003.- Humus forms in terrestrial ecosystems: a framework to biodiversity. *Soil Biology and Biochemistry* 35: 935-945.

- Ponge J.F. 2005.- Emergent properties from organisms to ecosystems: towards a realistic approach. *Biological Reviews* 80: 403-411.

- Ponge J.F., André J., Zackrisson O., Bernier N., Nilsson M.C. & Gallet C. 1998.- The forest regeneration puzzle: biological mechanisms in humus layer and forest vegetation dynamics. *BioScience* 48: 523-530.

- http://www.pixiflore.com/pages/reportages/sol_vivant/sol_vivant.php