



HAL
open science

Etude de la relation entre la diversité des macro-invertébrés et la dynamique de la matière organique des sols limoneux de Haute-Normandie

Mickael Hedde

► **To cite this version:**

Mickael Hedde. Etude de la relation entre la diversité des macro-invertébrés et la dynamique de la matière organique des sols limoneux de Haute-Normandie. Ecologie, Environnement. Université de Rouen, 2006. Français. NNT: . tel-00543169

HAL Id: tel-00543169

<https://theses.hal.science/tel-00543169>

Submitted on 6 Dec 2010

HAL is a multi-disciplinary open access archive for the deposit and dissemination of scientific research documents, whether they are published or not. The documents may come from teaching and research institutions in France or abroad, or from public or private research centers.

L'archive ouverte pluridisciplinaire **HAL**, est destinée au dépôt et à la diffusion de documents scientifiques de niveau recherche, publiés ou non, émanant des établissements d'enseignement et de recherche français ou étrangers, des laboratoires publics ou privés.

THESE
Présentée à l'Université de Rouen

Pour obtenir le
DOCTORAT DE L'UNIVERSITE DE ROUEN

Discipline : Biologie
Spécialité : Ecologie

Par
Mickaël HEDDE

Etude de la relation entre la diversité des macro-invertébrés
et la dynamique de la matière organique des sols limoneux
de Haute-Normandie

Equipe d'accueil : Laboratoire d'Ecologie, groupe ECODIV, UPRES EA 1293, Université de Rouen
Ecole doctorale : Ecole Doctorale Normande Chimie-Biologie

Présentée le 27 novembre 2006 devant le jury composé de :

Pr Thibaud DECAENS	Université de Rouen <i>Directeur</i>
Dr Fabrice BUREAU	Université de Rouen <i>Co-directeur</i>
Pr Patrick LAVELLE	IRD Bondy <i>Rapporteur</i>
Pr Claire CHENU	INRA Paris-Grignon <i>Rapporteur</i>
Pr Jean-François PONGE	Muséum d'Histoire Naturelle de Paris <i>Examineur</i>
Pr Jean-Michel GOBAT	Université de Neuchâtel (Suisse) <i>Examineur</i>

THESE
Présentée à l'Université de Rouen

Pour obtenir le
DOCTORAT DE L'UNIVERSITE DE ROUEN

Discipline : Biologie
Spécialité : Ecologie

Par
Mickaël HEDDE

Etude de la relation entre la diversité des macro-invertébrés
et la dynamique de la matière organique des sols limoneux
de Haute-Normandie

Equipe d'accueil : Laboratoire d'Ecologie, groupe ECODIV, UPRES EA 1293, Université de Rouen
Ecole doctorale : Ecole Doctorale Normande Chimie-Biologie

Présentée le 27 novembre 2006 devant le jury composé de :

Pr Thibaud DECAENS	Université de Rouen <i>Directeur</i>
Dr Fabrice BUREAU	Université de Rouen <i>Co-directeur</i>
Pr Patrick LAVELLE	IRD Bondy <i>Rapporteur</i>
Pr Claire CHENU	INRA Paris-Grignon <i>Rapporteur</i>
Pr Jean-François PONGE	Muséum d'Histoire Naturelle de Paris <i>Examineur</i>
Pr Jean-Michel GOBAT	Université de Neuchâtel (Suisse) <i>Examineur</i>

A Valérye et Maxence

Résumé

L'objectif de ce travail est d'étudier les relations entre la diversité des macro-invertébrés détritivores et la dynamique de la matière organique (MO) dans les sols limoneux des plateaux de Haute-Normandie. Ce travail vise à répondre à deux hypothèses : (H1) la biodiversité et les MO du sol sont influencées par les modifications environnementales induites par les gestions agricole et forestière et (H2) les assemblages de macro-détritivores influencent la dynamique de la MO du sol. Les systèmes étudiés incluent une culture intensive et des prairies d'âge croissant (0,5 à 33 ans), ainsi que des parcelles gérées en futaie régulière de hêtre (30 à 200 ans). La relation a été étudiée à l'échelle de la parcelle ainsi que dans des microcosmes réalisés au laboratoire.

Dans les sols forestiers, la diversité spécifique des macro-détritivores diminue avec l'âge du peuplement. Les stocks de C dans le sol ne varient pas au cours de la rotation forestière, alors qu'ils augmentent dans l'épisolum humifère jusqu'à 120-140 ans avant de se stabiliser. Si ces résultats empiriques ne permettent d'établir un lien entre diversité des macro-détritivores et stocks de C, une relation apparaît toutefois avec certaines fractions des horizons holorganiques. L'impact des macro-détritivores sur la biodégradation des feuilles de hêtre a donc été testé en conditions expérimentales. Les résultats expérimentaux permettent de classer les macro-détritivores en groupes distincts à partir de leurs effets spécifiques sur la biodégradation des feuilles. En faisant varier le nombre d'espèces dans les assemblages expérimentaux, nous mettons en évidence que la biodégradation est davantage liée à la diversité fonctionnelle (mesurée ici par la dissimilitude morphologique) qu'à la diversité spécifique. Les assemblages sont plus performants lorsqu'ils présentent une similarité morphologique intermédiaire. Ce niveau optimal de similarité pourrait correspondre à un point d'équilibre entre interactions compétitives et complémentarité au sein des assemblages.

Dans les sols agricoles, il existe une augmentation simultanée de la diversité spécifique des vers de terre, des stocks de C et de la stabilité de la structure du sol dans les premières années de prairie. Cependant, dans les prairies plus âgées, le stock de C et la stabilité de la structure continuent d'augmenter alors que la diversité des lombriciens reste stable. Il n'y a donc pas de lien net entre la diversité des lombriciens et les stocks de C ou la stabilité structurale.

Les résultats obtenus en conditions contrôlées montrent que les effets des vers de terre sur le dégagement de C-CO₂, la teneur en MO et la stabilité structurale des gros macro-agrégats dépendent de l'espèce impliquée et du taux de MO initial du sol. De plus, dans un sol pauvre en MO (sol de culture intensive), l'augmentation de la diversité spécifique des lombriciens stabilise la minéralisation du C et augmente la stabilité structurale et la teneur en MO des agrégats. Ce résultat peut être expliqué par l'augmentation de la protection physique de la MO dans des agrégats stables avec la diversité spécifique des vers.

D'une façon générale, les résultats obtenus au champ montrent que la richesse spécifique des macro-détritivores est plus influencée par le type d'occupation du sol que par la dynamique des systèmes, réfutant ainsi en partie l'hypothèse H1. D'autre part, les stocks de C dans les sols ne varient pas avec l'âge du peuplement de hêtre alors qu'ils augmentent avec l'âge des prairies, réfutant ainsi en partie l'hypothèse H1. D'autre part, les résultats des expérimentations en microcosmes permettent de classer les espèces en fonction de leurs effets sur la dynamique de la MO. En outre, la dynamique de la MO est modifiée lorsque la diversité des macro-détritivores change, confirmant donc l'hypothèse H2. Les recherches futures devront maintenant se pencher sur les relations complexes qui relient : les traits fonctionnels des macro-détritivores, les interactions entre ces espèces et les processus écologiques dans le système sol.

Mots Clefs : biodiversité, fonctionnement des écosystèmes terrestres, pédofaune, dynamique de la matière organique du sol, forêts, agro-écosystèmes, episolum humifère, stockage du carbone, agrégats, écologie des communautés.

Abstract

This work aims at studying the relationships between detritivorous macro-invertebrate (macro-detritivore) diversity and organic matter (OM) dynamics in loamy soils located in Haute-Normandie (France). Two hypotheses were tested: firstly (H1) macro-detritivore diversity and soil OM are influenced by environmental changes induced by agricultural and silvicultural managements and secondly (H2) macro-detritivore assemblages influence soil OM dynamics. Study sites include intensive crop, pasture stands of increasing ages (0.5 to 33 years) and even-aged beech stands (30 to 200 years). Relationships were investigated at stand scale and in laboratory microcosms.

In forest soils, macro-detritivore species diversity decreased with stand age. Soil C stocks did not significantly vary throughout the forest rotation but nevertheless increased to reach a plateau at 120-140 years in humic epipedon. Although no relationship between macro-detritivore diversity and C stocks appeared from these empirical results, it arose that macro-detritivore diversity and some holorganic fractions are linked.

Results from experimental manipulations show that macro-detritivore effects on beech leaf biodegradation can be split into distinct effect groups. Furthermore, functional diversity, assessed through morphological dissimilarity, rather than species diversity better explains assemblage performances. Assemblages with intermediate morphological dissimilarity outperform the other assemblages. This optimal level of assemblage morphological structure may correspond to an equilibrium point between competitive and complementary species interactions.

In agricultural soils, earthworm species diversity, soil C stocks and aggregate structural stability increase during the first pasture years. In older pastures, while soil C stocks and aggregate structural stability still increase, earthworm species diversity stabilizes. Thus, no link appears between these parameters.

Regarding laboratory experiments results, earthworm effects on C-CO₂ release and soil aggregate OM content and stability depend on species identity and initial soil OM. Furthermore, in low OM soil, increasing earthworm species diversity stabilizes C mineralisation and but led to an increase of both aggregate OM content and stability. This result may be explained by an “improved” OM physical protection in stable aggregate along with the increase of earthworm species diversity.

In conclusion, field results show that macro-detritivore species diversity is driven by soil occupancy rather than by system dynamics, thus refuting (H1) hypothesis. Furthermore, soil C stock do not vary during forest rotation while it increases with pasture age, refuting and validating the (H1) hypothesis, respectively. On the other hand, microcosm experiments show that macro-detritivores have species-specific effects and that macro-detritivores diversity influences soil OM dynamics, validating (H2) hypothesis. Future studies have to be dedicated to the relationships between soil ecological processes and both macro-detritivore functional traits and species interactions.

Key words: biodiversity, terrestrial ecosystem functioning, soil fauna, soil organic matter dynamics, forest, agro-systems, humic epipedon, C storage, aggregate, community ecology.

Remerciements

Voilà, voilà, voilà c'est presque terminé. J'en arrive au dernier exercice de ce long travail, le plus agréable puisqu'il s'agit de remercier tous ceux grâce à qui cette thèse s'est déroulée dans les meilleures conditions.

Je tiens avant tout à témoigner ma plus vive reconnaissance à Thibaud Decaëns et Fabrice Bureau, mes deux directeurs de thèse. Merci à vous pour la confiance que vous avez eu au moment de me confier ce sujet de thèse, pour votre disponibilité et pour les heures de relecture sur les différents articles qui composent ce manuscrit. Merci à toi Fabrice de m'avoir transmis ta rigueur de travail et de m'avoir initié aux arcanes de la matière organique. Un grand merci à toi Thibaud pour nos nombreuses discussions en général, et sur l'écologie des communautés en particulier, mais aussi pour toutes celles dont le sujet était plus trivial (l'OL va gagner la Champions Ligue cette année !).

Un immense merci à Patrick Lavelle et Claire Chenu d'avoir accepté la tâche de rapporteur, ainsi qu'à Jean-Michel Gobat et Jean-François Ponge pour avoir bien voulu participer au jury de cette thèse. Je tiens également à remercier Patrick Lavelle de m'avoir permis de réaliser un stage de DEA très enrichissant et formateur au sein de l'UMR BIOSOL.

Merci également au Conseil régional de Haute-Normandie qui, par la bourse de thèse qui m'a été accordée, m'a permis de travailler sereinement pendant trois ans. Merci aussi à M. Guérout et à la division ONF de Rouen de nous avoir autorisé à faire des prélèvements dans leurs parcelles.

J'aimerais remercier ensuite toute l'équipe du laboratoire d'Ecologie pour leur soutien. Merci à Michael Aubert qui m'a mis le pied à l'étrier lors de mon stage de longue durée réalisé au sein d'ECODIV. Tu m'as appris à me lever tôt, à avoir froid, à rester des heures au même endroit à décrire des formes d'humus, etc... En bref tu m'as transmis ta passion de la forêt et des campagnes de terrain. Merci aussi pour tous tes conseils. Merci également à Pierre Margerie pour sa disponibilité et les réponses toujours précises à mes questions et à Estelle Langlois pour nos discussions sur les analyses univariées et ses réponses à mes questions administratives. Un grand merci à Matthieu Chauvat pour ses conseils et nos discussions durant cette dernière année de thèse et pour sa contribution à l'amélioration d'un de mes articles. Je tiens également à témoigner ma gratitude à Marthe Akpa pour ses conseils sur les élevages d'invertébrés et à Ana Ferreira qui a facilité toutes mes démarches administratives. Et enfin Philippe Deporte.... Phil, ma reconnaissance ne sera jamais à la hauteur du travail que tu as fourni pour ma thèse. Je souhaite à tous les thésards d'avoir un technicien aussi compétent et impliqué que toi pour les aider. J'espère que tu accepteras mes excuses pour toutes ces journées de terrain hivernales... J'aimerais enfin remercier les enseignants-chercheurs du laboratoire pour les enseignements clef en main qu'ils m'ont transmis, me laissant ainsi plus de temps à consacrer à ma thèse.

Je n'oublie pas les étudiants que j'ai encadré lors de leur stage et qui ont apporté leur pierre à

l'édifice, Dolores Rodriguez Hernandez, Itbirene Lofti, François Mainnemaire, Gaylord Dujardin, Philippe Chuffart, Clément Baron et Bruce Motte. Je pense aussi à Jean Trap avec qui j'ai partagé le bureau des thésards durant ces derniers mois. Je te souhaite toute la réussite possible pour ta thèse qui débute. Merci aussi à tous mes amis qui m'ont soutenu pendant ces dernières années et particulièrement Juan, Zozo et Guillaume qui m'ont accompagné sur le terrain et à Céline « m'man » pour nos longues conversations téléphoniques. Merci à Valérye d'avoir relu entièrement cette thèse à la recherche de toutes les fautes et coquilles.

Je tiens à remercier mes parents qui ont toujours été présents et qui par l'éducation qu'ils m'ont donné m'ont permis d'arriver jusque là. Enfin, cette thèse n'aurait jamais pu aller à son terme sans la présence de Valérye et de notre fils Maxence à mes côtés.

Table des matières

Introduction générale	1
Contexte scientifique général	1
Contexte local et objets d'étude	3
Echelles spatio-temporelles considérées	4
Objectifs et hypothèses	5
Organisation du manuscrit	7
I.1. Etat des connaissances	9
I.1.1. Biodiversité et fonctionnement des écosystèmes	9
I.1.1.1. La biodiversité	9
I.1.1.2. Les relations entre diversité et fonctions dans l'écosystème	11
I.1.2. La place du sol dans les recherches sur la relation biodiversité-fonction	14
I.1.2.1. La diversité des organismes du sol	14
I.1.2.2. Les classifications de la faune du sol	15
I.1.2.3. La matière organique : un élément incontournable du fonctionnement des sols tempérés	16
I.1.2.4. Des biostructures aux services écosystémiques	18
I.1.2.5. Rôle de la biodiversité dans les processus du sol	19
I.2. Sites d'études	19
I.2.1. Choix des sites d'étude	19
I.2.2. Présentation des sites et des parcelles	20
I.2.2.1. Situation pédoclimatique	20
I.2.2.2. Parcelles de la forêt Domaniale d'Eawy	21
I.2.2.3. Parcelles du Lycée Agricole d'Yvetot	23
II.1. Diversité des macro-détritivores et dynamique de la MOS, études au terrain	27
II.1.1. Les assemblages de macro-invertébrés détritivores des sols d'une rotation forestière gérée en futaie régulière de hêtre	27
II.1.1.1. Introduction	27
II.1.1.2. Material and methods	28
II.1.1.3. Results	32
II.1.1.4. Discussion	36
II.1.2. Dynamique de la matière organique du sol dans une chronoséquence de hêtraies gérées en futaies régulières sur sol acide	41
II.1.2.1. Introduction	41
II.1.2.2. Material and methods	42
II.1.2.3. Results	47
II.1.2.4. Discussion	50
II.1.2.5. Conclusion	53
II.1.3. Synthèse des résultats obtenus sur le terrain	54
II.2. Relations entre la diversité des macro-détritivores et la biodégradation des feuilles de hêtre, études expérimentales	55
II.2.1. Effets des macro-détritivores sur la dégradation de la litière de hêtre	55
II.2.1.1. Introduction	55
II.2.1.2. Materials and Methods	56
II.2.1.3. Results	58
II.2.1.4. Discussion	63
II.2.2. Effets de la diversité des macro-détritivores sur la dégradation de la litière de hêtre	68
II.2.2.1. Introduction	68
II.2.2.2. Material and Methods	69
II.2.2.3. Results	73
II.2.2.4. Discussion	75
II.2.2.5. Conclusions	78
II.2.3. Principaux résultats obtenus sur le sol de la rotation forestière d'Eawy	79

III. Relations entre la diversité des lombriciens et la dynamique des matières organiques du sol de parcelles agricoles; le cas des sols du LEGTA d'Yvetot.....	82
III.1. Diversité des lombriciens et dynamique de la MOS, études au terrain	83
III.1.1. Les assemblages d'espèces dans les sols agricoles d'Yvetot.....	83
III.1.1.1. Introduction.....	83
III.1.1.2. Material and methods.....	84
III.1.1.3. Results.....	90
III.1.1.4. Discussion	93
III.1.1.5. Conclusion	98
III.1.2. Influence de l'alternance culture-prairie sur l'évolution des réserves organiques et la stabilité structurale des sols limoneux de Haute-Normandie.....	99
III.1.2.1. Introduction.....	99
III.1.2.2. Matériel et méthodes	102
III.1.2.3. Résultats	107
III.1.2.4. Discussion	118
III.1.2.5. Conclusion	122
III.1.3. Synthèse des résultats obtenus sur le terrain.....	124
III.2. Relations entre la diversité des lombriciens et la dynamique de la matière organique, études expérimentales	125
III.2.1. Effets spécifiques de 5 espèces de vers de terre sur la dynamique de la MO dans 3 sols représentant un gradient d'enrichissement en MO	125
III.2.1.1. Introduction.....	125
III.2.1.2. Matériel et méthodes	125
III.2.1.3. Résultats	129
III.2.1.4. Discussion	134
III.2.1.5. Conclusions.....	137
III.2.2. Effets de la diversité des lombriciens sur la respiration et la stabilité structurale du sol	139
III.2.2.1. Introduction.....	139
III.2.2.2. Matériel et méthodes	140
III.2.2.3. Résultats	141
III.2.2.4. Discussion	145
III.2.2.5. Conclusions.....	147
III.2.3. Principaux résultats obtenus sur les sols du LEGTA d'Yvetot.....	148
IV. Conclusions générales et perspectives.....	152
IV.1. Conclusions générales.....	153
IV.1.1. Validations des hypothèses initiales	154
IV.1.1.1. La biodiversité et les matières organiques du sol sont influencées par les modifications environnementales induites par la gestion forestière et agricole.	154
IV.1.1.2. Les communautés de macro-détritivores influencent la dynamique des MOS	159
IV.2. Perspectives.....	162
Références bibliographiques	164
Annexes.....	195
Annexe 1	196
Annexe 2	197

Introduction générale

Contexte scientifique général

Lors de la Conférence des Nations Unies sur l'Environnement et le Développement (Rio de Janeiro, 1992), l'érosion de la biodiversité a été qualifiée de « problème environnemental oublié » (Convention pour la Diversité Biologique). Ainsi, depuis que l'effet de l'action de l'Homme sur la dynamique des écosystèmes a été constaté (augmentation de la démographie humaine, modification de l'occupation des sols, augmentation de la teneur en CO₂ atmosphérique, etc; Figure 1), la perte de diversité biologique (biodiversité) de la Terre, des échelles les plus fines aux plus importantes, est devenue un sujet de préoccupation et un enjeu environnemental majeurs (Schulze et Mooney, 1992; Ricklefs, 2004; Hooper *et al.*, 2005). L'un des problèmes de l'estimation de l'érosion de la biodiversité est qu'un nombre inconnu mais certainement important d'espèces disparaît avant d'avoir été décrites et n'entre donc pas en compte dans les bilans d'extinctions.

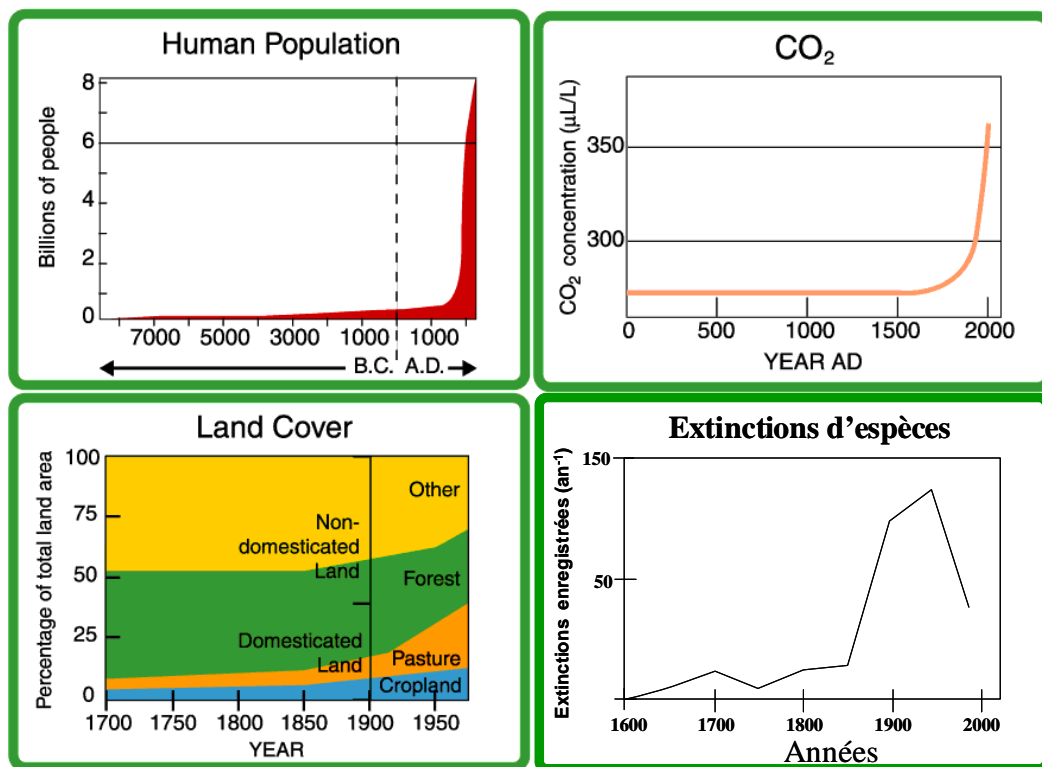


Figure 1 : comparaison entre l'augmentation de la population humaine (A), la modification de l'occupation des sols (B), la concentration en CO₂ atmosphérique (C) et l'érosion de la biodiversité (D), les graphiques ont été réalisés à l'aide de différentes sources (Klein Goldewijk et Battjes, 1997; Gaston et Spicer, 1998).

Au sein des écosystèmes terrestres, le sol est probablement l'un des compartiments biologiques les plus riches en espèces et donc potentiellement l'un des plus vulnérables à cette érosion (Wolters, 2001; Decaëns *et al.*, in press). Le nombre estimé d'espèce d'arthropodes dans la litière et dans le sol dépasserait considérablement celui proposé par Erwin (1983) pour les canopées (30 millions d'espèces) et ferait du sol la troisième frontière biologique (André *et al.*, 1994; André *et al.*, 2002). Dès le milieu des années 1970, Anderson (1975) soulève l'existence d'une « énigme de la diversité

du sol ». Pourquoi les mécanismes biologiques qui réduisent habituellement la diversité biologique (par exemple l'exclusion compétitive) autorisent-ils un nombre aussi important d'espèces dans les sols ? (Wardle, 2002; Maraun *et al.*, 2003). Parmi les réponses potentielles apparaissent: la partition de niche et la ségrégation spatiale et temporelle entre espèces, la forte diversité des micro-habitats ainsi que la nature même du milieu (forte variabilité, structure en 3-dimensions, gradients verticaux et horizontaux, etc...) (Decaëns *et al.*, in press). Toutefois, malgré cette contribution importante à la biodiversité globale, la taxonomie des principaux groupes de la faune du sol a été peu étudiée (Figure 2). C'est pourquoi les communautés édaphiques ont été qualifiées de « Poor man's rainforest » (Giller, 1996).

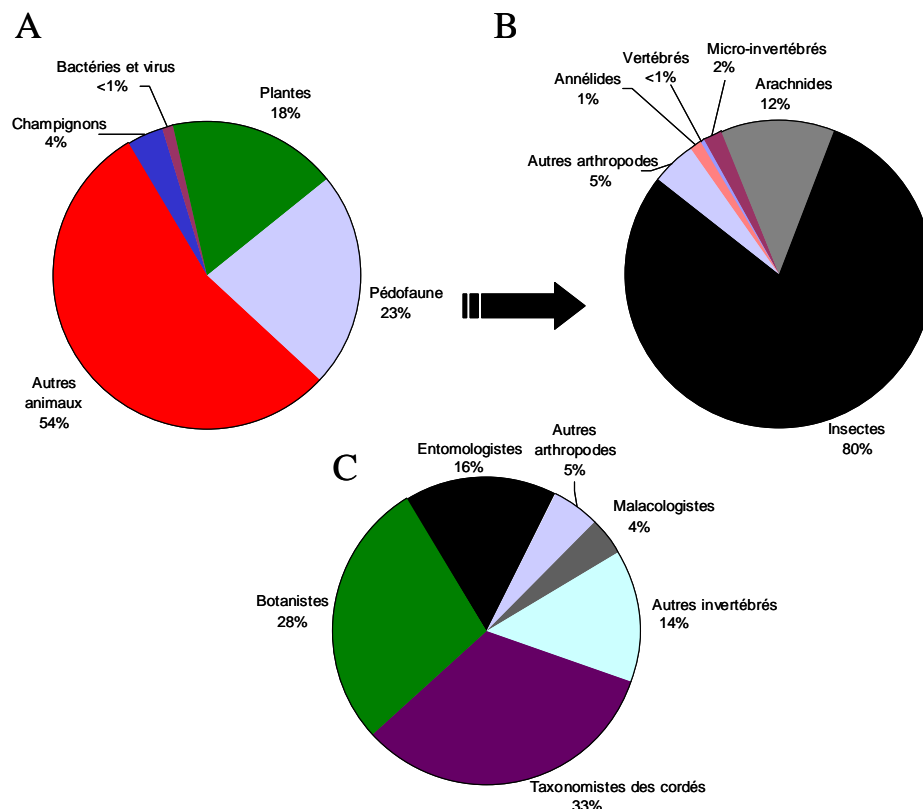


Figure 2 : Comparaison entre le nombre relatif d'espèces identifiées dans la pédofaune et les groupes taxonomiques (A), le nombre relatif d'espèces dans chaque grand groupe taxonomique de la pédofaune (B) et le nombre de taxonomistes spécialisés dans ces groupes (C) (Decaëns, 2005).

Les changements environnementaux ont modifié la structure et de la composition des communautés biologiques, que ce soit par perte ou introduction d'espèces. Au cours des dernières années, la communauté scientifique a reconnu l'importance de la faune édaphique dans le fonctionnement du sol (Lavelle, 1997; Hunt et Wall, 2002; Scheu *et al.*, 2002; Fitter, 2005). Depuis quelques années de nombreux travaux ont été menés afin de répondre à la question suivante : quel est l'effet de la modification de la biodiversité sur le fonctionnement des écosystèmes, tels que la productivité ou le recyclage de la matière organique (Loreau *et al.*, 2001; Hector, 2002; Hooper *et al.*, 2005; Postma-Blaauw *et al.*, 2005; van Ruijven et Berendse, 2005; Deacon *et al.*, 2006). La question sous-jacente est : quelles sont les conséquences des modifications de la biodiversité sur les services écologiques

rendus par les écosystèmes (services écosystémiques) ? (Hooper *et al.*, 2005). S'il existe une bibliographie de plus en plus importante sur la relation entre diversité et fonctionnement des écosystèmes, ce savoir reste fragmentaire car peu de données sont disponibles sur la biologie et sur l'impact fonctionnel des espèces (Schulze et Mooney, 1992), notamment pour la pédofaune.

Le sol est un système biologique sur lequel reposent beaucoup de services écosystémiques, dont, par exemple le cycle des éléments nutritifs, la production primaire (services de support de la vie), ainsi que l'agriculture et la production de carburant verts (services d'approvisionnement) (Wall, 2004). Aussi, la matière organique (MO) est un élément clé du fonctionnement des sols puisqu'elle participe à leurs propriétés chimiques (re-largage d'éléments nutritifs lors des processus de minéralisation), physiques (participation à la création et à la stabilité des agrégats) et biologiques (ressource trophique). Si la décomposition de la MO est essentiellement due aux micro-organismes (bactéries et champignons) (Sparling, 1997), les invertébrés détritvires de la macro-faune du sol (macro-détritivores du sol), principalement les vers de terre, cloportes et diplopodes, influencent directement ou indirectement la biodégradation de la MO par l'intermédiaire d'un grand nombre de mécanismes (Lavelle et Spain, 2001). Ces mécanismes incluent par exemple la dégradation physique des feuilles mortes, les modifications biochimiques de la MO intervenant au cours du transit digestif, le mélange de la MO ingérée et de particules minérales, la régulation de l'activité microbienne ou encore la création de structures organo-minérales (Anderson, 1988; Maraun et Scheu, 1996; Coûteaux *et al.*, 2002; Marhan et Scheu, 2005; Zimmer *et al.*, 2005).

La matière organique des sols (MOS) comprend des pools labiles, facilement biodégradables, par opposition à des pools stables, qui le sont plus difficilement. De plus, ces pools ne sont pas distribués aléatoirement dans le sol. Par exemple, certaines fractions de MO sont physiquement protégées au sein d'agrégats très stables, augmentant ainsi le temps moyen de résidence du C dans les sols (Beare *et al.*, 1994; Blanchart *et al.*, 1997; Jiménez et Lal, 2006). La relation entre la MO et la stabilité structurale des agrégats du sol est donc un paramètre dont il faut tenir compte (Jiménez et Lal, 2006). En augmentant la teneur et le temps de résidence du C dans le sol par une modification de l'occupation des sols ou des pratiques, il est alors possible d'accroître le rôle de « puits de C » que joue le sol qui permet de lutter contre l'augmentation de la concentration atmosphérique en gaz à effet de serre (MIES, 2001). Toutefois, il n'existe pas de bilan suffisamment précis sur ces pratiques dans le cadre français et notamment très peu de données existent sur la dynamique temporelle des pools de MOS au sein d'un type d'occupation du sol (Balesdent 1996a; Arrouays *et al.*, 2002).

Contexte local et objets d'étude

Dans le Bassin Parisien, les sols profonds développés sur limons sont très propices à une production végétale élevée. Un système forestier et un système agricole (cultures intensives et prairies de différents âges) ont été choisis pour étudier le rôle fonctionnel des macro-détritivores sur la

dynamique de la MO des sols limoneux des plateaux de Haute-Normandie. Ces deux systèmes gérés intensivement par l'Homme présentent des communautés de macro-détritivores et une dynamique de la MOS très contrastés. Ils diffèrent fondamentalement par l'origine, la nature et le mode d'incorporation des MO fraîches au sol. Les principales sources de MO fraîches sont les retombées de litières en forêt et les racines en prairie. Cette différence conditionne le mode d'incorporation de la MO au sol en influençant la nature et l'organisation des communautés de la macrofaune entre faune épigée et endogée. De plus, ils diffèrent en terme de périodicité des pratiques : cycle d'exploitation forestière de l'ordre de 150 ans, durée des prairies temporaires inférieure à 10 ans. Cependant, malgré ces différences fondamentales et parmi les écosystèmes tempérés gérés, les prairies et les forêts sont les systèmes sont considérés comme les systèmes les plus performants en terme de stockage de C alors que les cultures intensives représentent les sols les plus dégradés (Arrouays *et al.*, 2002).

Les futaies régulières de Haute-Normandie localisées sur des plateaux limoneux font partie des « futaies cathédrales » les plus productives et ont donc un fort potentiel de stockage du C atmosphérique. Ces futaies régulières représentent des modèles « simplifiés » où la stratification verticale et la composition des arbres sont réduites à leur plus simple expression. Les pratiques sylvicoles utilisées (plantations, préparations des sites avec pesticides et parfois travail du sol) sont de plus en plus remises en cause, même s'il existe toujours un débat sur leur effet sur la dynamique du carbone du sol (Yanai *et al.*, 2003; Lal, 2005). En ce sens, la forêt Domaniale d'Eawy est un exemple intéressant de futaie régulière mono-spécifique (Brêthes, 1984).

L'agriculture intensive pratiquée dans le Pays de Caux, caractérisée par de faibles apports organiques au sol et un travail du sol énergique et fréquent, s'est accompagnée d'une décroissance de la perte de diversité et de la teneur en carbone des sols (Balesdent, 1996a). Corrélativement les propriétés physiques se sont dégradées, et particulièrement leur stabilité structurale (Le Bissonnais et Arrouays, 1997; Tessier *et al.*, 1998). La stabilité structurale ou la permanence de celle-ci sous différents facteurs de dégradation (tassement, pluie) est un aspect important de la qualité des sols. La mise en place de pratiques agricoles « alternatives » (travail superficiel du sol, semis direct, non-travail du sol, prairie temporaire) permet dans certains cas de corriger les évolutions négatives décrites précédemment (Guo et Gifford, 2002; Lal, 2004). Parmi celles-ci, l'implantation de prairies temporaires ou permanentes présente un potentiel important (Arrouays *et al.*, 2002). Cette pratique a été mise en place sur certaines parcelles du Lycée d'Enseignement Général et Technique Agricole d'Yvetot.

Echelles spatio-temporelles considérées

La complexité des systèmes naturels est telle que l'effet la biodiversité d'une communauté sur les processus du sol serait impossible à étudier si l'on ne prenait soin de réduire l'étude à un nombre limité de processus. Dans ce travail, je me suis concentré sur deux processus écologiques qui

contrôlent la mise à disposition de services écosystémiques clefs :

- 1) La dynamique de la MO, qui définit le statut organique et les propriétés chimiques du sol. Les services émergents liés à ce processus sont multiples et incluent, entre autre, la décomposition des déchets organiques, le maintien de la productivité primaire et le stockage de carbone.
- 2) La dynamique de la structure du sol, qui détermine pour une grande part les propriétés physiques du sol. Ces propriétés sont elles-mêmes primordiales dans le sens où elles définissent les aptitudes des sols à servir, entre autres, de support physique à la productivité primaire et à assurer la dynamique des fluides (eau et air) dans le sol.

Les processus écologiques qui régissent le fonctionnement d'un écosystème peuvent être étudiés à différents niveaux spatio-temporels d'organisation (Allen et Starr, 1982). Chacun de ces niveaux rend compte du processus à une des multiple échelles spatio-temporelle auxquelles il s'exprime. L'échelle est elle-même fixée par l'observateur (niveau d'observation) en fonction de l'acteur (régulateur du processus) qu'il a choisi d'étudier (Allen et Hoekstra, 1991). Dans le cadre de la relation entre la biodiversité des macro-détritivores et la dynamique des MOS, deux niveaux d'observation reflétant deux niveaux d'organisation ont été utilisés :

- 1) La parcelle forestière ou agricole reflétant l'écosystème. Ce niveau est le plus approprié pour mettre en évidence l'effet des pratiques de gestion sur la dynamique de la MOS et les communautés de macro-détritivores. La notion de communauté est étroitement dépendante du groupe biologique étudié. Si l'on peut ainsi parler de communauté faunistique édaphique pour l'ensemble des espèces animales du sol, dans ce travail les communautés de macro-détritivores regroupent les vers de terre, les isopodes et les diplopodes. Ces deux derniers groupes sont considérés uniquement dans les sols forestiers du fait de leur faible représentativité en système agricole.
- 2) Le microcosme reflétant le domaine fonctionnel. C'est à cette échelle que les mécanismes au travers desquels les espèces modulent les processus écologiques peuvent être mis en évidence, permettant ainsi l'identification de leurs attributs fonctionnels. A ce niveau d'observation, je m'intéresserais aux effets spécifiques et de la diversité des espèces les plus représentées au sein des écosystèmes prairiaux et forestiers par le prisme de structures (déjections) qu'elles produisent.

Objectifs et hypothèses

Dans le cadre de cette étude sur les sols limoneux des plateaux de Seine-Maritime, les objectifs de mon travail présentent trois aspects principaux.

- Quantifier la diversité des macro-invertébrés détritviores et décrire les facteurs de contrôle environnementaux (biotiques et abiotiques) selon de type d'occupation du sol.

- Quantifier les réserves organiques, leur dynamique et leur rôle dans la stabilité des agrégats dans les mêmes sols.
- Etablir un lien entre la diversité des macro-détritivores et la dynamique de la matière organique de ces sols.

Ce travail est structuré autour de deux hypothèses et des différentes questions qui en découlent :

H1. La biodiversité (BD) et les matières organiques du sol sont influencées par les modifications environnementales induites par la gestion agricole et forestière.

- *Question 1.1.* Quelle est la dynamique de la BD des communautés de macro-détritivores dans les sols limoneux forestiers et agricoles ?
- *Question 1.2.* Est-il possible d'identifier les filtres environnementaux (biotiques et abiotiques) qui régulent la BD des communautés de macro-détritivores ?
- *Question 1.3.* A quelles échelles opèrent ces filtres (écosystème, parcelle, points) ?
- *Question 1.4.* Quel est le niveau actuel des réserves organiques dans ces sols ?
- *Question 1.5.* Quelle est la dynamique des réserves organiques dans ces sols ?

H2. Les assemblages de macro-détritivores influencent la dynamique de la matière organique des sols.

H2.1. Les macro-détritivores présentent des différences spécifiques dans leurs rôles dans la dynamique des MOS.

- *Question 2.1.1.* Quel est l'impact des macro-détritivores sur la dégradation de la litière de hêtre ?
- *Question 2.1.2.* Quelles sont les propriétés des déjections de ces macro-détritivores ?
- *Question 2.1.3.* Quel est l'impact des vers de terre sur la minéralisation du C et la stabilité structurale des sols agricoles ?
- *Question 2.1.4.* L'importance fonctionnelle des agrégats dus à la présence des vers de terre est-elle dépendante de la teneur en MO initiale du sol ?

H2.2. La BD des assemblages de macro-détritivores influence la dynamique des MOS.

- *Question 2.2.1.* Est-il possible de mettre en relation la dynamique des MOS et la diversité des macro-détritivores à partir de résultats empiriques ?
- *Question 2.2.2.* A l'échelle de l'assemblage d'espèces, existe-t-il une relation entre la BD des communautés de macro-détritivores et la dégradation des feuilles de hêtre ?
- *Question 2.2.3.* A l'échelle de l'assemblage d'espèces, existe-t-il une relation entre la BD des communautés de vers de terre et la minéralisation du C ainsi que l'agrégation des sols agricoles ?

Organisation du manuscrit

Le manuscrit est structuré en quatre parties. Après une introduction générale, la **première partie** replace l'étude dans le contexte scientifique général et décrit les sites d'étude. Dans un premier temps, je présente l'état de nos connaissances sur la diversité biologique et sa relation avec le fonctionnement des écosystèmes en général (I.1.1), puis la place du sol dans les recherches sur la relation biodiversité-fonction (I.1.2). Enfin, je présente les sites d'études sur lesquels nous avons travaillé (I.2).

La **seconde partie** s'attache à l'étude du rôle fonctionnel de la macrofaune détritivore sur la dynamique des MOS dans une sylvo-séquence de la Forêt Domaniale d'Eawy (Chap II.1). Dans un premier temps, je décris les patrons de variation des communautés de macro-détritivore (Chap II.1.1), des réserves de C organique, de leur dynamique et de la fragmentation de l'épisolum humifère (Chap II.1.2) au cours du cycle sylvicole de la hêtraie pure. Dans un deuxième temps, je me suis intéressé à l'effet des macro-détritivores sur la dégradation de la litière en conditions contrôlées (microcosmes) (Chap II.2). A l'aide d'expérimentations au laboratoire, j'ai testé l'influence spécifique de huit espèces de macro-invertébrés détritivores sur la dégradation de la litière (Chap. II.2.1) ainsi que l'effet des assemblages de macro-détritivores (Chap. II.2.2). Enfin, dans le chapitre II.3, je résume les résultats obtenus à partir des approches empirique et expérimentale.

La **troisième partie** s'attache à l'étude du rôle fonctionnel des lombriciens sur la dynamique des MOS dans les différentes occupations du sol de l'agro-écosystème du Lycée d'Enseignement Général et Technique Agricole d'Yvetot (culture intensive, prairies temporaires d'âges différents et prairie permanente) (Chap III.1). Dans un premier temps, j'y décris les patrons de variation des communautés de vers de terre (Chap III.1.1), des stocks de C organique, des fractions physiques de la MOS et de la stabilité structurale dans les premiers centimètres du sol (Chap II.1.2) des différents systèmes. Dans un deuxième temps, j'ai réalisé des expérimentations en conditions contrôlées au laboratoire (microcosmes) dans le but de comparer (i) l'effet spécifique de cinq espèces de vers de terre (Chap III.2.1) puis (ii) l'influence de la diversité des lombriciens sur la dynamique de la MOS (Chap III.2.2). Enfin, dans la partie III.3, je résume les résultats obtenus à partir des approches empirique et expérimentale.

La **quatrième partie** est consacrée à la synthèse des résultats obtenus dans les parties II et III. L'ensemble des résultats des différentes parties est repris et discuté dans les conclusions générales afin de valider ou réfuter les hypothèses de ce travail. De nouvelles perspectives de recherche sont proposées à la fin de cette partie.

I. Etat des connaissances et présentation des sites d'étude

Ce travail s'inscrit dans les problématiques récentes ayant trait à l'étude des modifications globales de l'environnement induites par les activités humaines. Il s'appuie sur des notions relevant de l'écologie des communautés (structure, composition, organisation et diversités des communautés ainsi que les mécanismes d'assemblages et de co-existence des espèces), de la science du sol (dynamique et stockage des matières organiques du sol, agrégation) et de l'écologie fonctionnelle (questionnements actuels sur les relations entre la diversité des communautés et le fonctionnement de l'écosystème). L'objectif général est de déterminer le rôle de la biodiversité des communautés de macro-invertébrés détritviores sur la dynamique de la MOS du sol. Dans cette partie, je présente l'état de nos connaissances sur la diversité biologique et sa relation avec le fonctionnement des écosystèmes en général (I.1.1), puis la place du sol dans les recherches sur la relation biodiversité-fonction (I.1.2). Enfin, je présente les sites d'études sur lesquels nous avons travaillé (I.2).

I.1. Etat des connaissances

I.1.1. Biodiversité et fonctionnement des écosystèmes

I.1.1.1. La biodiversité

I.1.1.1.a. Définir la biodiversité

D'une façon générale, la diversité biologique (ou biodiversité) peut être définie comme la variété des formes vivantes, quelles que soient les échelles spatiales et temporelles étudiées. Plusieurs dizaines de définitions ont été proposées afin d'appréhender la diversité biologique (DeLong, 1996), la plus communément utilisée étant celle retenue par la Convention pour la Diversité Biologique (article 2), signée le 5 juin 1992 lors de la Conférence des Nations Unies sur l'Environnement et le Développement qui eut lieu à Rio de Janeiro (Brésil):

“ ‘Biological diversity’ means the variability among living organisms from all sources including, *inter alia*, terrestrial, marine and other aquatic ecosystems and the ecological complexes of which there are part; this includes diversity within species, between species and of ecosystems”.

La biodiversité ne correspond donc pas à un concept ou une ressource, mais à un ensemble d'attributs des systèmes d'organisation biologique, plus ou moins facilement mesurables à différents niveaux d'organisation, du gène à la biosphère en passant par l'espèces, la communauté et le paysage (Solbrig, 1994).

I.1.1.1.b. Quantifier la biodiversité

La biodiversité, même sur une unité spatiale restreinte, est trop complexe pour être mesurée ou quantifiée dans son intégralité, l'utilisation d'indicateurs est donc impérative (Duelli et Obrist, 2003). De plus, il est impossible de réduire la mesure de la biodiversité d'un système biologique à une seule valeur, il s'agit fondamentalement d'un attribut écologique multidimensionnel (Noss,

1990; Purvis et Hector, 2000). Elle peut être mesurée et exprimée en différentes unités telles que les gènes, les individus, les populations, les espèces, les communautés, les écosystèmes et les paysages (Boyle et Boonchoob, 1995; UNEP, 1995; Gaston, 1996). En pratique, dans la plupart des travaux, « l'unité de base » de la biodiversité est l'espèce, même si ce choix reste controversé (Gaston, 1996; Claridge *et al.*, 1997). Partant du constat que toutes les espèces ne sont pas équivalentes d'un point de vue fonctionnel (Grime, 1974; Tillman, 1997), trois principales dimensions de la biodiversité ont été proposées (Noss, 1990) :

- 1) **la dimension structurelle** (ou informationnelle) renseigne sur la présence/absence des espèces. Elle peut être mesurée simplement comme le nombre d'espèce, souvent d'un groupe défini d'organismes (végétaux, papillons, lézards, champignons...), ou être combinée à des indices tels que l'équirépartition de la distribution de l'abondance des espèces, l'indice de Shannon ou l'indice de Simpson (Pielou, 1975) ;
- 2) **la dimension fonctionnelle** de la biodiversité considère les traits de vie des organismes (écologiques, morphologiques, physiologiques) (Lavorel et Garnier, 2002; Petchey et Gaston, 2002). Elle suppose (i) l'identification d'attributs biologiques liés à une fonction dans le système d'organisation biologique et (ii) la définition d'unités regroupant des espèces qui agissent de façon similaire sur le système biologique en se basant sur un jeu d'attributs communs (Gitay et Noble, 1997; Lavorel *et al.*, 1997) ;
- 3) **la dimension compositionnelle** basée sur la composition en espèces (Scheiner, 1992). Deux systèmes biologiques peuvent avoir un nombre d'espèces identique sans pour autant présenter la même composition spécifique. Les mesures de cette dimension sont couramment basées sur des indices de similarité ou d'affinité (Scheiner, 1992; Aubert *et al.*, 2003a).

I.1.1.1.c. Prévoir le nombre d'espèce ?

En 1975, Diamond décrit pour la première fois des principes généraux (règles d'assemblages) permettant de prédire de quelle façon les espèces composant une communauté sont sélectionnées à partir d'un pool d'espèce régional (Diamond, 1975; Belyea et Lancaster, 1999; Weiher et Keddy, 1999). Cependant, cette approche reste aujourd'hui encore controversée, certains auteurs considérant que les patrons observés peuvent aussi découler de phénomènes stochastiques (Ulrich, 2004). Deux types principaux de contraintes sur l'assemblage des communautés ont été proposés (Kelt *et al.*, 1995; Belyea et Lancaster, 1999):

- 1) Les contraintes externes correspondent aux facteurs environnementaux qui agissent comme des filtres à différentes échelles spatiales et temporelles. Ces filtres sélectionnent les espèces selon qu'ils possèdent ou non les traits requis. Les facteurs biogéographiques influencent la composition du pool d'espèces régional (regional species pool, RSP), alors que les contraintes de dispersion et d'habitat définissent respectivement le pool d'espèces géographique (geographical

species pool, GSP) et le pool d'espèce d'habitat (habitat species pool, HSP) (Kelt *et al.*, 1995) (Figure I.1). Le chevauchement du HSP et du GSP définit le pool d'espèces écologique (ecological species pool, ESP), qui correspond à la sous partie du pool régional qui peut potentiellement être présente dans une communauté donnée (Figure I.1).

2) Les interactions biotiques à l'échelle de la communauté génèrent des contraintes impliquées dans l'auto-organisation des communautés et définissent le pool effectif d'espèce (actual species pool, ASP), qui est la sous-partie du ESP contraint par la dynamique interne et qui constitue la communauté observable (Kelt *et al.*, 1995) (Figure I.1). Les règles opérant à ce niveau sont appelées règles d'assemblages internes (Keddy, 1992). Elles ont principalement été décrites sous l'angle de la compétition, les interactions positives ayant été très peu considérées jusqu'à présent. Elles aboutissent à deux prédictions de base : (i) dans un set de communautés donné, la co-occurrence des espèces est plus faible que celle simplement due au hasard, car certaines associations sont rendues impossibles par l'exclusion compétitive ; (ii) dans une communauté donnée, les espèces présentent un recouvrement de niche plus faible que celui lié au hasard, ce qui se traduit par différents patrons reflétant la ségrégation écologique sur les différentes dimensions de la niche (limitation de la similarité, ségrégation spatiale, temporelle, etc) (Weiher et Keddy, 1999; Gotelli et Ellison, 2002).

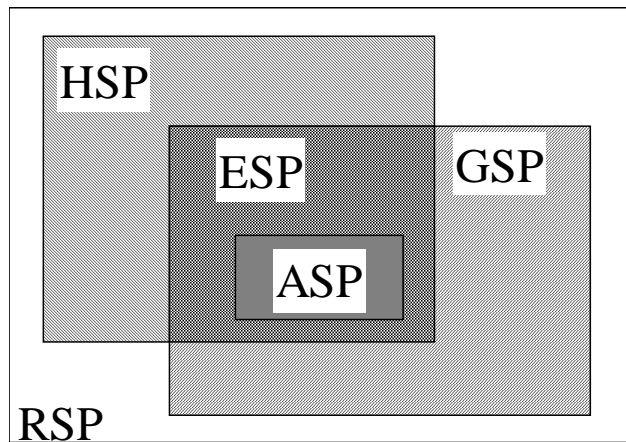


Figure I.1: les différents sous-parties du pool d'espèces régional. RSP = Regional Species Pool, HSP = Habitat Species Pool, GSP = Geographical Species Pool, ESP = Ecological Species Pool et ASP = Actual Species Pool (d'après Kelt, *et al.*, 1995; Belyea et Lancaster, 1999)

I.1.1.2. Les relations entre diversité et fonctions dans l'écosystème

I.1.1.2.a. Les hypothèses

Bien que l'idée qu'une plus grande diversité d'espèces végétales permet une production de biomasse plus importante date de Darwin (McNaughton, 1994), ce n'est que récemment que l'écologie expérimentale et théorique s'est intéressée intensivement aux effets de la diversité biologique sur le fonctionnement des écosystèmes (Loreau, 2000). Plusieurs hypothèses ont été proposées pour expliquer l'incidence du nombre d'espèce ou du nombre de groupes fonctionnels

sur les fonctions et processus écologiques (Figure I.2). Elles peuvent être regroupées en trois grandes classes.

1) Les espèces ont des effets globalement redondants, les espèces sont donc, au moins partiellement, substituables.

L'hypothèse nulle (Vitousek et Hooper, 1993) considère un processus donné au sein de l'écosystème comme insensible aux délétions ou ajouts d'espèces. Toutes les espèces sont redondantes, il suffit d'une seule espèce pour maintenir le processus et l'ajout d'espèces n'a pas d'impact sur le processus.

L'hypothèse de la redondance fonctionnelle (Ehrlich et Ehrlich, 1981; Walker, 1992) postule que certaines espèces peuvent disparaître sans impact notable sur le fonctionnement de l'écosystème tant que d'autres espèces compensent ces disparitions. Cela suppose donc qu'une partie des espèces est redondante au sein de la communauté (Gitay *et al.*, 1996).

L'hypothèse des rivets (Ehrlich et Ehrlich, 1981) assimile les espèces à des rivets permettant de maintenir l'intégrité d'un avion. Le retrait d'un nombre réduit de rivet a un effet faible mais significatif, cependant il existe un nombre maximum de suppressions au-delà duquel l'impact est de plus en plus fort, conduisant *in fine* à la chute de l'avion. De la même façon, chaque espèce assume un petit rôle dans le fonctionnement global du système, et une diminution progressive de la diversité spécifique n'a de conséquences importantes que lorsqu'un seuil critique est dépassé.

2) L'effet des espèces est globalement singulier, la contribution de chaque espèce à un processus donné est particulière.

L'hypothèse de l'espèce clef de voûte (Naeem *et al.*, 2002) considère que la présence d'une seule espèce conditionne l'efficacité de la biodiversité sur un processus écologique donné.

L'hypothèse additive postule que l'effet d'un niveau de diversité est égal à la somme de ses parties. La perte d'une espèce entraîne la perte de sa contribution au maintien du processus car aucune compensation n'est possible.

3) L'effet des espèces est dépendant du contexte, et donc idiosyncrasique ou non-prédictible.

L'hypothèse idiosyncrasique (Lawton et Brown, 1994) suppose qu'il existe une relation indéterminée entre la composition en espèce et les processus au sein de l'écosystème et suggère que les processus sont modifiés lorsque la diversité change, mais que la direction et la magnitude de ces modifications sont imprévisibles car la séquence d'ajout ou de délétion des espèces détermine la réponse.

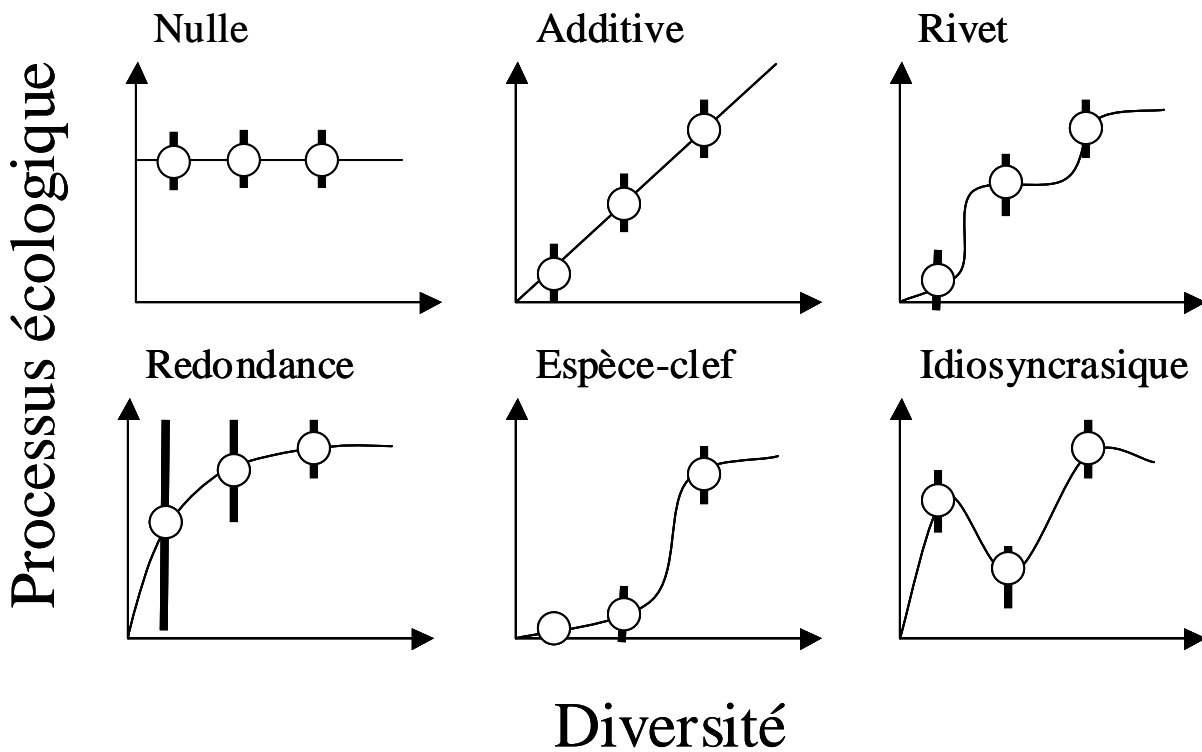


Figure I.2 : représentations graphiques des différentes hypothèses de relations entre la biodiversité et les processus écologiques (Naeem *et al.*, 2002).

I.1.1.2.b. Des résultats controversés

Au cours des années 1990, plusieurs études de grandes ampleurs se sont intéressées à la relation biodiversité-fonction, et notamment à la relation entre la diversité végétale et la productivité (Hooper et Vitousek, 1997b; Huston, 1997; Tilman *et al.*, 1997; Hector, 1998). Les résultats de ces expériences ont fait l'objet d'une controverse, et différents mécanismes ont été proposés pour les interpréter (Hector *et al.*, 2000; Huston *et al.*, 2000) :

- 1) Les processus déterministes locaux, c'est à dire la complémentarité entre espèces, tels que la différenciation de niche ou la facilitation, accroissent les performances des communautés au delà de la simple somme des effets individuels des espèces. Ce mécanisme a été qualifié de « *complementarity effect* » dans la littérature (Hector, 1998; Hooper, 1998).
- 2) La présence d'espèces très performantes peut aboutir à une augmentation des performances moyennes avec la diversité. En effet, plus le nombre d'espèces constituant un assemblage expérimental augmente, plus la probabilité qu'il contienne des espèces très performantes augmente. Ce mécanisme a été défini dans la littérature sous le terme de « *chance, sampling* ou *selection effect* » (Tilman, 1997; Aarssen *et al.*, 2003). La nature même de cet effet a été débattu, certains auteurs le considérant comme un mécanisme authentique (et donc susceptible d'intervenir dans l'assemblage des communautés écologiques), d'autres comme un artefact expérimental (Fridley, 2001; Aarssen *et al.*, 2003; Hooper *et al.*, 2005).

De nouveaux progrès théoriques ont permis d'envisager la résolution de cette controverse. Premièrement, la complémentarité et l'effet de sélection ne sont pas des mécanismes qui s'excluent mutuellement. La théorie des filtres environnementaux qui abouti à la dominance d'espèces à traits particuliers et la complémentarité entre espèces à traits différents peuvent en effet être utilisés de façon complémentaire pour expliquer comment la diversité phénotypique influence les processus fonctionnels (Loreau, 2000). Deuxièmement, il est actuellement acquis que le calcul de l'*overyielding* d'un assemblage d'espèce est un outil d'analyse efficace pour appréhender l'effet de sélection et la magnitude de l'effet des interactions interspécifiques sur le processus étudié (Hector, 2002; Drake, 2003; Hooper et Dukes, 2004; Loreau, 2004). S'il existe plusieurs calculs de l'*overyielding*, il s'agit globalement, pour un assemblage d'espèces donné, de comparer l'effet observé à l'effet attendu, ce dernier correspondant à la somme des effets spécifiques des espèces composant l'assemblage.

Comme le suppose l'hypothèse idiosyncrasique, la composition spécifique peut avoir un effet au moins aussi important que le nombre d'espèce sur les processus de l'écosystème. Des recherches récentes sur la relation diversité-fonctionnement en milieu terrestre ou aquatique ont démontré que la forte variabilité d'un processus écologique pour un niveau de diversité donné (spécifique ou fonctionnelle) peut être expliquée en partie par des différences en terme de composition spécifique ou de traits fonctionnels (Hooper et Vitousek, 1997a; Tillman, 1997; Hector, 1998; Hooper, 1998; Symstad *et al.*, 1998; Wardle *et al.*, 1999; Spehn *et al.*, 2000; Hector, 2002).

I.1.2. La place du sol dans les recherches sur la relation biodiversité-fonction

I.1.2.1. La diversité des organismes du sol

La canopée des forêts tropicales et les fonds sous-marins ont été définis comme des frontières biologiques ('*biotic frontier*'), des écosystèmes très riches dont un grand nombre n'ont pas été décrites. Le nombre estimé d'espèce d'arthropodes dans la litière et dans le sol dépasserait considérablement celui proposé par Erwin (1983) pour les canopées (30 millions d'espèces) et ferait du sol la troisième frontière biologique (André *et al.*, 1994; André *et al.*, 2002). Dès le milieu des années 1970, « l'énigme de la diversité du sol » est soulevée (Anderson, 1975). Pourquoi les mécanismes biologiques qui réduisent habituellement la diversité (par exemple l'exclusion compétitive) autorisent-ils un nombre aussi important d'espèces dans ce système biologique ? (Wardle, 2002; Maraun *et al.*, 2003). Parmi les réponses potentielles apparaissent: la partition de niche et la ségrégation spatiale et temporelle entre espèces, la forte diversité des micro-habitats ainsi que la nature même du milieu (forte variabilité, structure en 3-dimensions, gradients verticaux et horizontaux, etc) (Decaëns *et al.*, in press).

I.1.2.2. Les classifications de la faune du sol

La grande diversité et la complexité taxonomique des organismes du sol ont conduit les chercheurs à classer la pédofaune en différentes catégories. Depuis l'ancienne classification de Jacot (*in* Wallwork, 1970), répartissant les animaux du sol selon leur présence plus ou moins continue dans le sol, différentes classifications ont été utilisées:

- 1) La classification morphométrique différencie la micro- (< 0,2 mm), la méso- (0,2-2 mm) et la macro-faune (> 2 mm). Cette classification est couramment utilisée mais soulève des problèmes de définition des limites entre catégories. Certains taxons ont en effet des représentants dans plusieurs catégories, et certaines espèces passent également d'une catégorie à l'autre au cours de leur développement (diptères, cloportes). Cette classification est cependant très utile car elle reflète les exigences matérielles d'extraction de la pédofaune qui diffèrent considérablement d'une classe de taille à l'autre.
- 2) Les classifications écomorphologiques prennent en compte de façon simultanée les traits biométriques et écologiques des organismes. Elles ont été notamment développées pour les collemboles (épédaphique, hémi-édaphique ou eu-édaphique; Gisin, 1943; Petersen, 2002) et les vers de terre (épigés, endogés et anéciques ; Bouché, 1972). Ces catégories sont souvent considérées comme des groupes fonctionnels *ad hoc*.
- 3) Les classifications trophiques classent les invertébrés du sol selon leurs préférences trophiques (herbivores, prédateurs, saprophages, parasites, polyphages, mycophages, rhizophages, nécrophages, xylophages, etc) (Gobat *et al.*, 1998). Des classifications très poussées ont été établies notamment pour les larves de diptères, les termites, les collemboles ou les acariens (Hövmeyer, 1984; Siepel et De Ruiter-Dijkman, 1993; Amelung *et al.*, 2002; Petersen, 2002).
- 4) Les classifications fonctionnelles sont souvent liées à deux objectifs distincts, l'un étant d'étudier l'effet des espèces sur les propriétés de l'écosystème (groupes fonctionnels d'effets) et l'autre s'intéressant à la réponse des espèces aux contraintes et aux perturbations (groupes fonctionnels de réponse) (Lavorel *et al.*, 1997; Landsberg, 1999).

Parmi les invertébrés du sol, il est aujourd'hui possible de définir trois groupes fonctionnels d'effets: les microprédateurs, les transformateurs de litière et les ingénieurs écologiques (Jones *et al.*, 1994; Lavelle, 1997). Ces trois groupes se définissent principalement par la nature de leurs interactions avec la microflore du sol et leur capacité à créer des biostructures :

- 1) les micro-prédateurs (protozoaires et nématodes), ils ne créent pas de structures spécifiques mais régulent les activités microbiennes par leur prédation;
- 2) les transformateurs de litière comprennent les invertébrés qui dégradent physiquement les litières et créent des structures purement organiques (pelotes fécales) au sein desquelles les microorganismes trouvent des conditions favorables à leur développement (digestion externe);

3) *les ingénieurs écologiques* regroupent les invertébrés qui créent des structures organo-minérales durables, qui interagissent avec les microorganismes directement au niveau de leur tube digestif (digestion interne) et dans les structures qu'ils créent. Ces structures correspondent à des déjections, des galeries, des dômes, etc (Decaëns *et al.*, 2001).

En milieu tempéré, les ingénieurs écologiques du sol correspondent principalement aux lombriciens dont l'écologie et la biologie sont aujourd'hui bien documentées (Bouché, 1972; Sims et Gerard, 1985; Edwards et Shipitalo, 1998). Ces organismes occupent une position clé puisqu'ils influencent la diversité et l'activité des autres groupes fonctionnels et des microorganismes, et donc le recyclage des nutriments. Parmi le groupe des transformateurs de litière (mille-pattes, cloportes, acariens, collemboles), on peut citer le fort caractère indicateur des collemboles vis-à-vis du fonctionnement des formes d'humus forestières (Ponge, 1993; Chamberlain *et al.*, in press). Les enchytréides sont plus difficiles à positionner dans un groupe bien que leur rôle soit important dans le fonctionnement de l'épisolium humifère des sols acides (Didden, 1993). Selon les auteurs, ils se classent parmi les transformateurs de litière ou les organismes ingénieurs; ceci s'explique par le manque de connaissances sur l'écologie de ces vers oligochètes notamment sur leur capacité à ingérer des particules minérales.

I.1.2.3. La matière organique : un élément incontournable du fonctionnement des sols tempérés

La matière organique (MO) est un élément clé du fonctionnement des sols puisqu'elle participe à leurs propriétés chimiques (re-largage d'éléments nutritifs lors des processus de minéralisation), physiques (participation à la création et à la stabilité des agrégats) et biologiques (ressource trophique) (Duchaufour, 1997). La matière organique des sols (MOS) est composée de MO vivante (pédofaune, racine, micro-organismes) et de MO morte (résidus d'organismes vivants à différentes étapes de dégradation) (Gobat *et al.*, 1998). Les MOS mortes comprennent des pools labiles facilement biodégradables par opposition à des pools stables, qui le sont plus difficilement. Le C des matières organiques particulières (MOP), le C soluble et le C potentiellement minéralisable sont considérés comme des pools labiles. Le pool stable correspond aux matières organiques humifiées. Ces distinctions reviennent à compartimenter les MOS en fonctions de leur temps de résidence dans le sol. Par exemple, dans le cas de l'horizon travaillé de sols limoneux sous cultures céréalières, (Balesdent, 1996a) propose une répartition du C en quatre compartiments : l'un, très labile, est biodégradé dans l'année, sa quantité est minime mais il accueille 75% des apports annuels. Le reste peut être réparti en trois compartiments d'âges moyens respectifs 4 ans, 40 ans et plus de 1000 ans. Les MOS sont donc formées par un ensemble de fractions qui diffèrent par leur composition. Une étude approfondie de la dynamique des MOS passe ainsi par leur séparation en différentes fractions physiques et/ou chimiques par flottation, tamisage ou dispersion (Six *et al.*, 2002a; Balabane et

Plante, 2004; Degryze *et al.*, 2004). L'utilisation du fractionnement physique dans les travaux s'intéressant au turn-over de la MOS a fortement augmenté durant les deux dernières décades (Christensen, 2001). Le fractionnement physique de la MOS en différentes tailles et l'analyse chimique, biologique et/ou physique de ces fractions sont maintenant reconnus comme des outils efficaces dans les études sur les processus liés à la MOS (Christensen, 1992; Mathers, 2000). Par exemple, les MOP sont de bons indicateurs de l'effet de la modification des pratiques culturales sur la dynamique de la MOS (Six *et al.*, 2002a; Degryze *et al.*, 2004).

Les voies d'incorporation du C de la biomasse dans le sol sont principalement constituées par (i) l'action de différents organismes du sol et (ii) par le C exsudé par les racines (Jiménez et Lal, 2006). Le C de la biomasse entre dans le sol par les processus de décomposition, la minéralisation et l'humification. La minéralisation est le processus par lequel les molécules organiques sont transformées en formes inorganiques assimilables par les plantes, l'humification est un processus par lequel les niveaux de MOS sont maintenus. Les problématiques actuelles relatives aux changements globaux ont motivé un effort conséquent pour l'étude des facteurs affectant la décomposition (immobilisation/minéralisation) biologique de la MO (Zech *et al.*, 1997; Bond-Lamberty *et al.*, 2004; Kolari *et al.*, 2004).

Le carbone organique du sol est ainsi un réservoir en équilibre dynamique entre les entrées et les pertes. Si la majorité de ce carbone est présent sous une forme stable, des changements dans les flux d'assimilation et de minéralisation de ce système peuvent avoir d'importants impacts sur le cycle global du carbone. Dans un contexte global, un réservoir de cette magnitude est un tampon biogéochimique conséquent entre la terre et l'atmosphère (Bardget *et al.*, 2005). A cette échelle, et d'un point de vue humain, le stockage du C dans les sols est important dans l'optique d'une réduction de la teneur en C-CO₂ atmosphérique. La séquestration du CO₂ atmosphérique dans les sols implique le stockage du C, assimilé dans la biomasse, dans des pools de MOS résistants à la biodégradation pour de longues durées. Le sol correspond à un réservoir de carbone d'environ 2500 gigatonnes de C, dont 1550 gigatonnes de C organique et 950 gigatonnes de C inorganique (Lal, 2004). A des échelles plus fines, les interactions de la faune du sol avec les MOS ont des rôles cruciaux, par exemple dans la régulation de la fertilité des sols ou la création et la maintenance de la structure des sols (agrégation du sol et stabilité structurale des agrégats créés).

Les mécanismes de stabilisation des agrégats dépendent de leur nature, biologique ou physico-chimique. Dans les biostructures créées par la pédofaune, les polysaccharides produits par les micro-organismes collent les particules ensemble dans les agrégats (Cheshire, 1979; Tisdall et Oades, 1982; Gijssman et Thomas, 1995). La présence d'un cortex autour des bio-structures contribue aussi fortement à leur stabilité structurale, créant des conditions anaérobiques qui réduisent la minéralisation à l'intérieur des bio-structures (Elliot *et al.*, 1990). Ainsi, le C organique du sol est protégé de la décomposition et la production de bio-structures peut contribuer à la

formation d'un pool de C physiquement protégé même s'il reste actif (Martin, 1991; Lavelle et Martin, 1992; Guggenberger *et al.*, 1996).

Le bien-être et l'économie humaine reposent sur un grand nombre de « services » et de « bienfaits » prodigués par les écosystèmes (MEA, 2003; Pimentel, 1997). Beaucoup de services écologiques reposent sur la MOS, dont, par exemple le cycle des nutriments, la production primaire, la provision d'habitat et de ressources (services de support de la vie), la régulation de l'eau et du climat, la détoxification (services de régulation), ainsi que l'agriculture et la production de carburant verts (services d'approvisionnement). Dans le cadre de ce travail, je me suis intéressé à trois services écologiques liés à la dynamique de la MOS: (a) le stockage du C dans le sol qui relève d'une importance capitale de la cadre de la lutte contre la concentration atmosphérique en C-CO₂, (b) la biodégradation des MO fraîches arrivant au sol et leur incorporation dans la détritosphère et (c) le maintien la stabilité de la structure du sol qui permet une réduction des risques d'érosion.

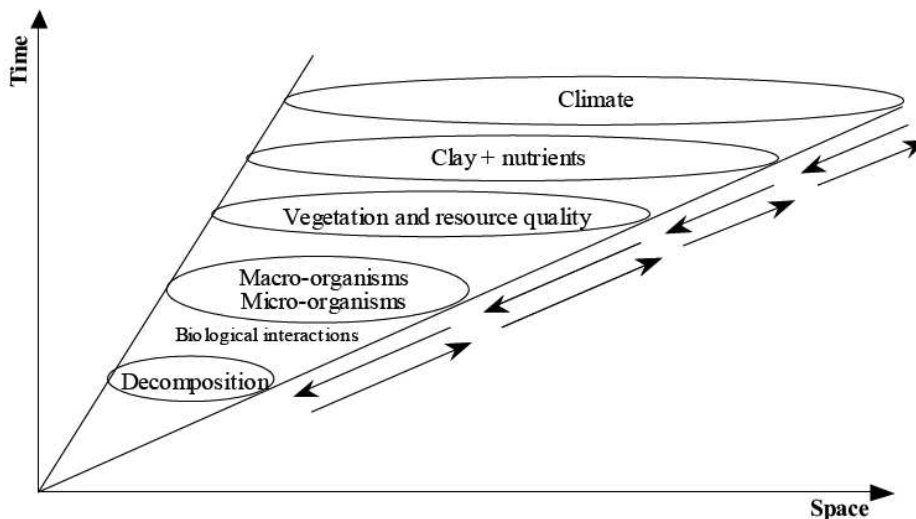


Figure I.3 Modèle hiérarchique des facteurs contrôlant les processus de décomposition de la matière organique au sein des écosystèmes terrestres (Lavelle *et al.*, 1993).

I.1.2.4. Des biostructures aux services écosystémiques

La régulation des processus écologiques du sol se fait à des échelles spatio-temporelles variables (Decaens, 2004; Lavelle *et al.*, 2004) (Figure I.3). Ainsi, la décomposition de la MO dans les écosystèmes terrestres est déterminée par des facteurs organisés hiérarchiquement, qui régulent l'activité des micro-organismes à des échelles décroissantes de temps et d'espace : (i) climat, (ii) minéralogie des argiles + les éléments nutritifs, (iii) la végétation + la qualité de la ressource et (iv) organismes du sol (Lavelle *et al.*, 1993).

La régulation de la dynamique de la MOS est donc influencée par la nature et la persistance dans le temps des structures fabriquées par les invertébrés qui influencent directement la minéralisation et l'humification (Lavelle, 1997; Decaens, 2004) (Figure I.4). Un nombre croissant d'études sur ces structures biogéniques est publié depuis une décennie (Blanchart *et al.*, 1997; Binet *et al.*, 1998;

Topoliantz *et al.*, 2000). De plus de récentes études ont montré la spécificité des structures produites par chaque espèce (Decaëns, *et al.*, 2001; Hedde *et al.*, 2005; Mora *et al.*, 2005).

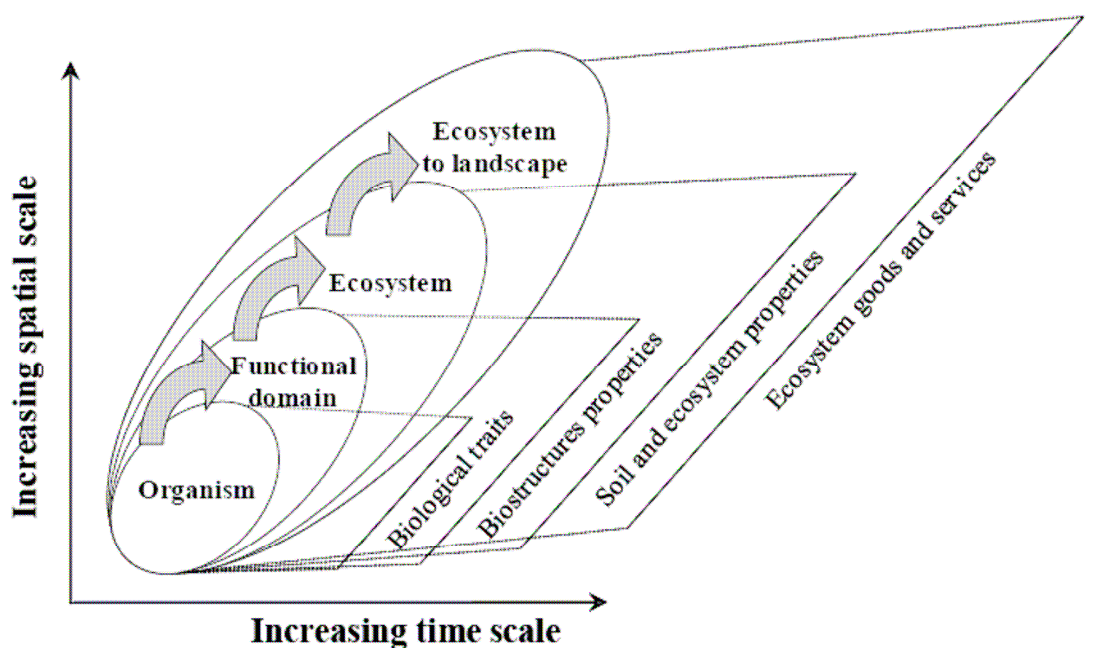


Figure I.4 Modèle hiérarchique de la production de services écologiques par la faune du sol (Decaëns, 2005)

I.1.2.5. Rôle de la biodiversité dans les processus du sol.

Actuellement, il existe peu d'études s'intéressant à l'effet de la diversité biologique sur le fonctionnement du sol. Les processus écologiques du sol semblent plus dépendre de la présence de certaines espèces dominantes que de la richesse spécifique elle-même. La décomposition et la dynamique des MOS, par exemple, sont plus fortement influencées par les traits fonctionnels des espèces végétales dominantes (phénologie ou composition biochimique des feuilles) que par la richesse spécifique elle-même (Hooper et Vitousek, 1997a; Bardgett et Shine, 1999; Hector *et al.*, 2000; Korthals *et al.*, 2001). Cependant, beaucoup moins de travaux se sont intéressés à l'influence de la diversité de la pédofaune sur les taux de décomposition et le turn-over des éléments (Smit et Van Aarde, 2001; Mikola *et al.*, 2002). Des études expérimentales basées sur des réseaux trophiques reconstitués ont mis en avant l'influence de la composition plutôt que la diversité des organismes au sein d'un niveau trophique sur les processus de décomposition (Mikola et Setälä, 1998) et la productivité primaire (Laasko et Setälä, 1999).

I.2. Sites d'études

I.2.1. Choix des sites d'étude

Le choix des sites d'étude s'est porté sur des parcelles agricoles et forestières de Haute Normandie développées sur limons de plateau. Compte tenu des objectifs de mon travail, les placettes d'étude choisies devaient différer entre elles par l'occupation du sol et présenter des caractéristiques pédo-climatiques proches. La maîtrise totale de ces facteurs (par exemple édaphiques ou historiques)

I.2.2.2. Parcelles de la forêt Domaniale d'Eawy

La Forêt Domaniale d'Eawy est située dans le nord-est du Pays de Caux (Figure I.5). Propriété des Ducs de Normandie jusqu'en 1200, elle appartient par la suite à la Couronne de France excepté de 1415 à 1443, durant l'occupation de la Normandie par les Anglais, où elle est en possession de la famille Douglas (Figure I.6). En 1789, elle obtient son statut actuel de forêt domaniale. C'est au début du XIX^{ème} siècle, avec la création de l'école de Nancy, que les conversions de taillis sous futaie en futaie se multiplièrent (Boullard, 1994). En 1830, la forêt régulière selon la méthode Duchaufour (révolution de 150 ans et amélioration de période 20 ans) et la priorité faite au hêtre (ONF, 1948, 1989) sont instaurées dans le massif d'Eawy.



Figure I.6 Forêt d'Eawy aux 17^{ème} et 18^{ème} siècles (Cassini de Thury, 1759). Les contours de la forêt ont peu changé depuis le 18^{ème} siècle.

Les forêts de Haute-Normandie couvrent actuellement 227 136 ha, soit 18,4% de la superficie régionale (figure I.5). Du point de vue de la propriété, elles sont globalement représentatives des forêts françaises avec trois-quarts de forêts privées et un quart de forêts publiques. Le type de peuplement le plus largement représenté est le mélange futaie feuillue/taillis avec 125 000 ha soit 57% de la surface totale. Cependant, les futaies de hêtre, d'une surface de 35 330 ha, correspondent au type de peuplement dominant dans les forêts domaniales (58%) (M.A.P., 1999).

La forêt d'Eawy a été choisie car (1) elle présente un éventail de parcelles d'âge différent (jusqu'à 200 ans), (2) la gestion des parcelles se conforme à la norme normande du hêtre, (3) les parcelles sont toutes situées sur des sols issus de limons éoliens (i.e. loess). Les quinze parcelles sélectionnées font partie du jeu de vingt parcelles étudiées par M. Aubert lors de sa thèse dédiée à la biodiversité végétale et fonctionnement de l'épisolum humifère (Aubert, 2003). La distance entre ces parcelles est faible (moins de 7 km entre les deux parcelles les plus éloignées).

Chaque parcelle sélectionnée présente une épaisseur de limon supérieure à 80 cm. Le sol de la plupart des parcelles présente quelques signes d'hydromorphie (2 à 15% de la surface visible). La

profondeur moyenne d'apparition de ces traces d'hydromorphie est $50,3 \pm 0,3$ cm. Dans la parcelle utilisée par M. Aubert pour l'analyse de la variabilité stationnelle de l'épisolum humifère (parcelle 466), l'horizon E (2,5-40 cm) a une texture moyenne (13,5% d'argile, 69,5% de limons et 17% de sables) (Jamagnes, 1967) qui peut être définie comme limon moyen. Les sols de toutes les parcelles sélectionnées sont des NEO-LUVISOLS ou des LUVISOLS (AFES, 1995)

Les parcelles sélectionnées sont gérées en futaies régulières mono-spécifiques de hêtre, selon la norme normande d'exploitation (Lanier, 1994). Lorsqu'une nouvelle génération de hêtre apparaît, un cloisonnement d'organisation est réalisé. C'est un ensemble de lignes d'accès, souvent rectilignes, parallèles et équidistantes. Le peuplement cloisonné comporte ainsi en moyenne un kilomètre de lignes de 1,2m de largeur à l'hectare. A l'intérieur des bandes ainsi délimitées, les opérations de dégagements des semis et fourrés, puis le nettoyage dans les gaulis (10-30 ans). Dans certains cas, des pesticides chimiques (glyphosate, fosamine ammonium ou asulame) sont employés pour lutter contre la prolifération d'herbacées qui pourraient mettre en péril la survie des jeunes pousses de hêtre (par exemple, la ronce ou les fougères). Ce cloisonnement est ensuite entretenu et permet au stade des éclaircies de repérer les « tiges d'avenir » susceptibles de participer au peuplement final. D'une façon générale, il s'agit, en partant de 8000-10000 tiges à l'hectare à 10-15 ans de réduire la population totale à 3500-4000 tiges à 30-40 ans. Les nettoisements qui interviennent lors du stade gaulis sélectionnent les « tiges d'avenir », qu'elles soient déjà dominantes dans le peuplement ou « oppressées » par des individus de moindre qualité. Ce traitement est important car à partir de 50 ans, la hiérarchie au sein du peuplement est immuable, quelles que soient les interventions ultérieures (un arbre « oppressé » jusque là ne se développera pas de façon intéressante si le ou les « oppresseurs » sont coupés tardivement).

A 90 ans, le peuplement compte en moyenne 300-500 tiges à l'hectare, soit par élimination naturelle soit par prélèvement sous forme de coupes d'éclaircie et d'hygiène. Ces coupes consistent à rechercher, au sein des « tiges d'avenir » pré-sélectionnées 80-120 tiges pour former le peuplement optimal d'exploitation. Les caractères recherchés sont :

- une vigueur satisfaisante et l'absence de tares (fourches basses, chancres, mauvais élagage, pourriture, etc),
- la présence de critères qualitatifs (rectitude du fût, faible conicité, branches fines à insertion horizontale, etc),
- espacement aussi régulier que possible entre les fûts, pour obtenir une distance moyenne d'environ 9-10 m avec une fourchette d'espacement de 7-12 m.

Les éclaircies suivantes sont des coupes d'hygiène et de récolte qui consistent en (i) l'enlèvement des arbres dépérissants, tarés ou mal conformés et gênant la croissance des arbres de bonne qualité et (ii) la récolte des arbres à cime étriquée. L'exploitation du peuplement « objectif » se fait à partir

de 100 ans et se poursuit pendant la préparation du peuplement à la régénération (à partir de 150 ans). Si la régénération artificielle (coupe de fin de rotation et plantation de semis) était la norme, la tendance actuelle est à la régénération naturelle ou naturelle assistée. Il s'agit de sélectionner les individus présentant les phénotypes les plus intéressants et de les conserver. Lors d'une coupe d'ensemencement, juste après une fainée importante, le peuplement est encore éclairci. La coupe définitive intervient 10-15 après la coupe d'ensemencement.

I.2.2.3. Parcelles du Lycée Agricole d'Yvetot

Détaché de l'hommage au Duc de Normandie, le bourg d'Yvetot fut érigé, de 1370 à 1392, en principauté relevant du Roi de France. La prospérité de la ville était liée à un commerce très développé dès le XVII^{ème} siècle et à des filatures de coton en plein essor après 1794. Au XIX^{ème} siècle, la ville développe l'industrie du coton. Pratiquement rasée en 1940, la ville est reconstruite et reprend de l'ampleur au milieu du XX^{ème} siècle avec le développement de l'agriculture moderne. La surface agricole utile (SAU) représente 56% de la surface du territoire français et 91% (8 229 ha) de la surface du canton d'Yvetot. Environ 60% de la SAU de ce canton est dédié aux grandes cultures (céréalières ou industrielles) et 27% sont des prairies.

Ce site a été choisi car (1) il présente un éventail de parcelles en rotation de culture, en rotation culture/prairie ou en prairie permanente, certaines d'entre elles ont été cultivées pendant plusieurs années et sont actuellement en cours de conversion en rotation culture/prairie, (2) l'historique cultural des parcelles est bien maîtrisé sur une durée de 20 ans, (3) les parcelles sont toutes situées sur des sols issus de limons éoliens (i.e. loess), (4) la distance entre les parcelles est faible. Six parcelles d'historique cultural connu (Annexes 1 et 2) ont été retenues sur l'exploitation du lycée agricole:

- une parcelle en culture continue avec labour conventionnel a été considérée comme référence grande culture intensive (RC);
- une parcelle en prairie permanente (PP), implantée en 1968, a été considérée comme référence non labourée et à couverture permanente ;
- quatre parcelles alternant prairies et cultures et que nous avons classées en 2 catégories pour rendre compte de différences d'historique parcellaire:
 - deux parcelles de « prairies temporaires » (PT) caractérisées par des alternances de mise en culture pendant 2 années (rotation maïs/blé) suivie par 4 à 8 ans de mise en prairie (III et IV selon l'assolement);
 - deux parcelles de « prairies de restauration » (PR) caractérisées par l'implantation d'une prairie après un précédent d'au moins 8 années de culture (I et II selon l'assolement).

Une caractérisation pédologique basée sur une approche morphologique classique nous a permis d'appréhender la variabilité des sols à l'échelle parcellaire (i.e. épaisseur de limons, hydromorphie)

et de vérifier l'homogénéité de la couverture pédologique (Blanchard, 2001). Les principales conclusions mettent en avant la distinction entre :

- les NEOLUVISOL-LUVISOL (AFES, 1995) issus de limons épais (> 100 cm) non hydromorphe des 5 parcelles localisées en position de plateau (parcelles I, II, III, IV et RC) ;
- un NEOLUVISOL issu de limons peu épais (i.e. 50 à 60 cm) sur argile à silex légèrement hydromorphe de la parcelle localisée en rebord de plateau (parcelle en PP).

Cependant, les caractéristiques des horizons superficiels (0-30 cm) de l'ensemble des parcelles sont proches. La texture moyenne (15% d'argiles, 65% de limons, 20% de sables) peut ainsi être définie comme limon moyen sableux ou limon à limon sablo-argileux (Jamagnes, 1967) : les teneurs en argile varient de 13% (parcelle RC) à 15% (parcelle PP).

En conclusion, les parcelles I, II, III, IV et RC sont situées sur des sols lessivés issus de limons épais non hydromorphes. La PP est quant à elle localisée sur un sol de limons moins épais et plus hydromorphe du fait de sa localisation en bordure de plateau. Cependant, il est très difficile voire impossible de trouver un exploitant qui maintienne une prairie permanente sur un sol lessivé issu de limons épais non hydromorphe depuis 1968 du fait de la forte productivité de ces sols. On peut donc considérer pour la suite que cette PP constitue un choix pertinent de référence non labourée et à couverture permanente dans le cadre du dispositif d'Yvetot compte tenu de sa proximité avec les autres parcelles et de sa gestion réalisée par le même exploitant.

La référence culture (RC) est gérée de manière intensive (labour, fertilisation). Elle est implantée en blé en alternance avec du maïs, du lin ou de la betterave. La référence prairie permanente (PP) est implantée en prairie depuis 1968, sans rotation de cultures ; elle est pâturée. Les prairies du dispositif (PT et PR) sont pâturées et fauchées. Selon la typologie établie par Arrouays *et al.* (2002) en croissant nature de la prairie et degré d'intensification, il est possible de rattacher ces prairies aux prairies intensifiées à dominante de graminée en pâturage ($> 1,5$ UGB.ha⁻¹). Ce rattachement est justifié par les caractéristiques de gestion des prairies suivantes.

Les prairies sont implantées à l'automne afin d'éviter un désherbage en période de végétation. Avant l'ensemencement, un apport de fumier (50 t ha⁻¹, soit 125 kg ha⁻¹ de P₂O₅ organique, 350 kg ha⁻¹ de K₂O organique, et 125 kg ha⁻¹ d'N organique) est enfoui à l'aide d'un néo-déchaumeur dans les 5 premiers centimètres du sol. La préparation du sol s'effectue ensuite fin août par le passage successif de la charrue et de la herse rotative. Par la suite, la semence (mélange trèfle blanc, ray gras anglais, fétuque élevée et fléole; dose : 21 kg ha⁻¹) est placée dans le premier centimètre par le passage du combiné herse alternative/semoir. Les prairies ne sont pas conduites dans l'objectif de pérenniser le mélange graminée-légumineuse ce qui aboutit à une prédominance des graminées dans les prairies les plus âgées.

Une fois la prairie implantée, les seules interventions sont liées à la fertilisation azotée. La dose

minérale totale est de $180 \text{ U d'N ha}^{-1} \text{ an}^{-1}$, fractionnée en 3 apports équitables de 60 U d'N ha^{-1} (courant février, courant mai et fin juin). Le pâturage des prairies ne concerne que la production laitière de l'exploitation (70 % de Prime Holsteins, 30 % de Normandes). Le chargement des prairies varie de 2 à 5 UGB (Unité Gros Bovin) par hectare selon la saison, pour une moyenne de 3 UGB ha^{-1} . Les vaches sont mises à l'herbe à partir de mi-mars avec une durée de pâturage progressive (3 heures par jour jusqu'à 3 jours-nuits fin avril/début mai). Le temps de repos pour une parcelle est de 2 à 5 semaines selon la pousse d'herbe. Les vaches sont mises en stabulation dès mi-septembre mais continuent de pâturer l'après-midi pendant un mois. Après 4 à 9 ans, les prairies sont retournées afin de préparer l'implantation d'une culture de maïs qui sera ensuite suivi par l'implantation d'une culture de blé nécessitant également un labour de préparation du sol avant ensemencement. Lors d'une rotation culture-prairie complète, une parcelle subit donc au total 3 labours de préparation (1 pour la culture de maïs, 1 pour la culture de blé et 1 avant l'ensemencement de la prairie).

II. Relation entre la diversité des macro-détritivores et la dynamique des matières organiques du sol d'une hêtraie gérée en futaie régulière; le cas des sols de la rotation forestière d'Eawy.

Ce chapitre est divisé en 5 parties. La première partie (II.1.1) décrit la diversité des macro-détritivores du sol et les facteurs contrôlant la structure de leurs communautés dans 15 parcelles représentant une rotation de futaie mono-spécifique de hêtre en forêt domaniale d'Eawy. Les stocks de C et la dynamique de la MOS de cette même rotation sont décrits dans la seconde partie (II.1.2). La troisième et la quatrième partie présentent les résultats d'expérimentations en microcosmes dont l'objectif est d'étudier l'effet spécifique de 8 espèces de macro-invertébrés détritvires (II.2.1) et l'effet de la diversité d'assemblages expérimentaux de 4 de ces espèces sur la biodégradation des feuilles de hêtre (II.2.2). Enfin, la cinquième partie résume les résultats obtenus dans les approches empiriques et expérimentales.

II.1. Diversité des macro-détritivores et dynamique de la MOS, études au terrain

II.1.1. Les assemblages de macro-invertébrés détritvires des sols d'une rotation forestière gérée en futaie régulière de hêtre

Soil detritivore macro-invertebrate assemblages throughout a managed beech rotation
 Mickaël Hedde, Michaël Aubert, Fabrice Bureau, Pierre Margerie, Thibaud Decaëns
 Annals of forest Science, in press

II.1.1.1. Introduction

Soil invertebrates are recognized as having a high functional importance in soil processes and being responsible for the provision of ecosystem goods and services such as organic matter decomposition, water cycling or primary productivity (Lavelle and Spain, 2001). These organisms are highly sensitive to natural disturbances and human practices (Lavelle and Spain, 2001). Inadequate land use may dramatically decrease their level of activity and/or their community diversity, leading in some extreme cases to major soil dysfunctioning and ecosystem degradation (Chauvel *et al.*, 2000). In forest ecosystems, soil detritvires are considered an important group of organisms, involved in the comminution of fresh dead leaves and the stimulation of decomposer microflora, with consecutive impacts on organic matter mineralisation and humic epipedon functioning (Ponge *et al.*, 1998).

Based on observations in semi-natural forests (Ponge *et al.*, 1998) described the natural silvigenetic cycle as a two-step trajectory shifting from (i) an autotrophic functional phase toward (ii) a heterotrophic one which markedly influences the availability of nutrients. In terms of ecosystem functioning, the autotrophic phase is characterised by a great influence of tree activity (photosynthesis, nutrient absorption) leading to the accumulation of organic matter on the forest floor (*i.e.* development of moder humus forms). The heterotrophic phase is characterized by an increase in soil-dwelling macro-invertebrate activity which promotes the rapid disappearance of fresh litter (*i.e.* development of mull humus forms). In mountain semi-natural spruce forests,

parallel changes occur in vegetation, humus profiles and soil fauna communities (Bernier and Ponge, 1993; Bernier and Ponge, 1994), *e.g.* in young stands, soil macro-invertebrate communities are dominated by epigeous taxa (many species of woodlouse and millipedes) while old stands host numerous populations of earthworms. In the beech integral biological reserve of Fontainebleau forest (France), (Arpin *et al.*, 1998) described similar patterns and showed successional changes in humus, earthworm, nematode and vegetation communities as the result of forest dynamics.

The recent awareness of a global biodiversity crisis has underscored the urgent necessity of maintaining ecosystem integrity and functioning (Franklin, 1993). In forest ecosystems the conservation of biological diversity has been identified as a major goal of sustainable silvicultural management (Lindenmayer, 2000). Intensively managed forests (*e.g.* planted, mono-specific, even-aged) are interesting models where vertical stratification of vegetation and tree composition are reduced to their simplest expression, making them about the most simplified forest. In such systems, much attention has been paid to plant community diversity (Bengtsson *et al.*, 2000; Aubert *et al.*, 2003a), and most works on soil detritivore invertebrates in forest ecosystems were description of species composition (David, 1987; David, 1989; Branquart *et al.*, 1995) or comparative studies of communities across humus types (Arpin *et al.*, 1986; Schaefer et Schauer mann, 1990; Scheu and Falca, 1999). To date, only few authors addressed successional pathways during forest rotation (Deleporte, 2001; Sohlenius, 2002; Chauvat, 2004).

Hence, to identify sustainable management practices, it is now urgent to understand how soil invertebrate communities are assembled and how species assemblage diversity responds to human activities in intensively managed forests. In this context, the present paper aims at describing community patterns of detritivore macro-invertebrates (earthworms, woodlice and diplopods) in an even-aged beech forest rotation developed on loamy soil. Our research hypothesis was that changes in detritivore community occur and reflect the expected shift from autotrophic to heterotrophic functional phases. We addressed several aspects of community ecology: (i) patterns of variation in density and biomass, (ii) several dimensions of community diversity (structure, composition and organization) and (iii) relationships between species and environmental factors throughout this silvicultural cycle.

II.1.1.2. Material and methods

II.1.1.2.a. Study sites

The study was carried out in even-aged pure beech stands of the “Forêt Domaniale d'Eawy” (Haute-Normandie, France). The climate is temperate oceanic with a mean annual temperature of +10 °C and a mean annual precipitation of 800 mm (Brêthes, 1984). All stands were located on a plateau with more than 80 cm of loess as parent material. Soils are LUVISOLS, according to the “Référentiel pédologique” (AFES, 1995) and equivalent to LUVISOLS in the world reference base

(FAO, 1998). Stands were managed by the French forestry service (ONF), essentially for beech timber harvesting.

Table II.1 Description of the fifteen selected stands reconstituting a silvicultural rotation by the SFTS procedure.

Stand age (years)	Last cut year	Wood uptake ($\text{m}^3 \cdot \text{ha}^{-1}$ since 1980)	Silvicultural phase
28	1997	127.3	First thinning
28	1998	191.8	First thinning
30	1996	235.1	First thinning
61	1997	105.0	Refining
61	1997	112.6	Refining
65	1998	128.4	Refining
118	1998	138.7	Amelioration
127	1995	149.0	Amelioration
136	1995	162.4	Amelioration
147	1993	167.7	Amelioration
177	1996	255.3	Regeneration
179	1991	93.4	Regeneration
182	1998	127.1	Regeneration
197	1997	193.6	Regeneration
197	1997	115.8	Regeneration

In order to represent all phases of a silvicultural cycle, we used a space-for-time substitution procedure. Fifteen stands were chosen encompassing the following silvicultural phases: first thinning, refining, amelioration and regeneration (Table II.1, mean ages are 29, 63, 132, and 186 years, respectively). The number of plot replicates per beech growth phase ranged from 3 to 5 and was a function of the specific duration of each phase (Table II.1). This set of stands was assumed to reconstitute the theoretical chronosequence that characterises a silvicultural cycle in the Eawy forest. The silvicultural phase was described by (Aubert, 2003).

II.1.1.2.b. *Macro-invertebrate sampling*

In April 2003, three samples were taken in each selected stand. Sampling points were 10 m apart from each other, and were located away from vehicle tracks and as far as possible from tree trunks to avoid any acidification due to organic matter accumulation (Beniamino *et al.*, 1991). The macrofauna was sampled at each point on a 1 m² area, the methodology comprised a combination of hand sorting and chemical extraction:

- 1) First, the holorganic layer was removed and brought to the laboratory to extract invertebrates by hand sorting after washing;
- 2) Then, 30 l of 4% formaldehyde were applied to the same area at the rate of 10 l every 15 min (Decaëns *et al.*, 2003).

3) Afterwards, a soil monolith of 25x25x30 cm was dug out in the middle of the area and hand sorted in the field. This was done to sample species or individuals less sensitive to formaldehyde and to calibrate the density and biomass data if necessary (Makeschin, 1997).

All extracted invertebrates were stored in 4% formaldehyde. Lumbricida, Isopoda and Diplopoda were identified to species level (Bouché, 1972; Demange, 1981; Hopkins, 1991). Invertebrates were counted and weighed to calculate species density and biomass at each sampling point. In this paper, litter invertebrates will refer to individuals sampled in holorganic layers and soil invertebrates to those found in the organo-mineral layer.

II.1.1.2.c. Descriptive variables of community

For each silvicultural phase, we calculated mean density, biomass and structural, compositional and organizational diversity indices. This enabled us to provide a model of variation pattern and to identify the main mechanisms of species co-existence throughout the silvicultural rotation (Balent, 1991; Alard and Poudevigne, 2000). Four indices of diversity were calculated for each silvicultural phase:

- 1) SR, the mean species richness per sample, i.e. the mean number of species identified per sampled area (Palmer, 1990)
- 2) J' , the mean Shannon Evenness index, a structural index which reflects the species dominance level (Smith and Wilson, 1996):

$$J' = \frac{H'}{H'_{\max}}$$

- 3) WPS, the mean Within-Phase Similarity, a measure of compositional diversity which estimates pairwise similarity among all records of a silvicultural phase. It was computed using the Sørensen index (Sørensen, 1948)

$$\text{Sørensen index} = \frac{2c}{2c + a + b}$$

where a is the number of species found in sample A, b the number of species found in sample B and c the number of species that occur in both samples.

- 4) FD, the conditional variance of records on the first two axes of Correspondence Analysis, see details in the statistical analysis section (Chessel *et al.*, 1982; Thioulouse and Chessel, 1992):

$$FD = \sum_{j=1}^i p_{j/i} [C_k(j) - L_k^{(c)}(i)]^2$$

where $p_{j/i}$ is the conditional relative frequency of sample i for species j, $L_k^{(c)}(i)$ the sample ordination on gradient by averaging, $C_k(j)$ the species ordination on gradient by weighted averaging. It assesses the degree of community organization by measuring species dispersion along correspondence analysis axes and thus reflects the coherence of species assemblages with

reference to ecological gradients. As an example, high FD values indicate high species dispersion along the ecological gradient, i.e. low ecological coherence of species assemblages.

Table II.2 : coding for the fourteen environmental variables used in co-inertia analysis

Environmental variable	Code	Environmental variable	Code
Total humus depth	Humusd	Total humus weight	Humusw
Minimum OL depth	minLd	Beechnut weight	BNw
Maximum OL depth	maxLd	Beech leaves litter weight	BLw
[OL]/[total humus]depth ratio	%Ld	Deadwood weight	DWw
Minimum OF+OH depth	maxFHd	Herbaceous layer litter weight	HLw
Maximum OF+OH depth	minFHd	Herbaceous layer biomass	HLb
[OF+OH]/[total humus]depth ratio	%FHd	Soil pH	Soil pH

II.1.1.2.d. Description of environmental variables

Humus was described according to the French nomenclature at each sampling point before invertebrate extraction (AFES 1998). We thus distinguished mull (mesomull + oligomull), moder (eumoder + dysmoder) and intermediate mull-moder forms (dysmull + hemimoder). Fourteen parameters were also described at each point and used as environmental variables (Table II.2). Herbaceous vegetation biomass was sampled on 1 m² quadrats, oven-dried (40°C) and weighed. Four soil cores (5 cm depth, 10 cm diameter) were sampled on the corners of the square meter and used to assess soil pH (1:2.5 soil/liquid mixture). After litter-invertebrate sampling by washing-sieving in the laboratory, remaining litter components (beechnuts, herbaceous litter, beech litter, dead wood) were separated, oven-dried at 40°C and weighed.

II.1.1.2.e. Statistical analyses

Mean differences in density, biomass and diversity were tested using Tukey (HSD) test at the significant level of $p = 0.05$. Prior to analysis, data normality was tested using the Wilk-Shapiro test at the significance level of $p = 0.05$ and a logarithmic transformation was used to homogenize variances if necessary. These analyses were performed with R Software (R Development Core Team, 2004).

Density data were analysed by Correspondence Analysis (CA) to identify community gradients (Chessel *et al.*, 1982; Thioulouse and Chessel, 1992). Species occurring in less than 3% of the sampling points were removed from the data set, so the final matrix consisted of 45 lines (sampling points) and 14 columns (identified species retained after matrix screening). 'Species habitat amplitudes', *i.e.* the dispersion of records in which the considered species occurs, were calculated for each species on each interpretable CA axis .

A co-inertia analysis, CoIA (Dolédec and Chessel, 1994), was performed to explore co-variation patterns between community and environmental data. This statistical tool is described as the best

way to couple two data tables (records x species and records x environmental variables) (Dolédec and Chessel, 1994). Environmental data were previously analysed with a principal component analysis (PCA) of a matrix containing 45 lines [sampling points] x 14 columns [environmental variables]. The co-inertia analysis was then run on the CA of faunal data and the PCA of environmental variables to (i) isolate new axes in both multidimensional spaces and (ii) create a factorial plane which distorts as little as possible the structure of each initial data set and enables their simultaneous ordination. The CoIA was validated by a Monte-Carlo permutation test (n=1000, $p < 0.05$). Multivariate analyses and corresponding charts were performed using ade4 package for R (R Development Core Team, 2004; Thioulouse *et al.*, 2004).

Table II.3: List of detritivore macro-invertebrate species identified in the Eawy Forest rotation and their corresponding code.

Phylogenetic group	List of taxa	Code
Oligochaeta (Lumbricidae)	<i>Dendrodrilus rubidus</i> (Savigny, 1826)	Drub
	<i>Dendrobaena octaedra</i> (Savigny, 1826)	Doct
	<i>Lumbricus rubellus</i> Hoffmeister, 1843	Lrub
	<i>Lumbricus eiseni</i> Levinsen, 1884	Leis
	<i>Lumbricus castaneus</i> (Savigny, 1826)	Lcas
	<i>Octolasion cyaneum</i> (Savigny, 1826)	Ocy
Isopoda	<i>Trichoniscus pusillus</i> Brandt, 1883	Tpus
	<i>Oniscus asellus</i> Linnaeus, 1758	Oase
	<i>Philoscia muscorum</i> (Scopoli, 1763)	Pmus
	<i>Porcellio scaber</i> Latreille, 1804	P sca
	<i>Porcellio dilatatus</i> Brandt, 1833	Pdil
	<i>Trachelipus rathkei</i> (Brandt, 1833)	Trat
Diplopoda	<i>Glomeris marginata</i> (Villiers, 1789)	Gmar
	<i>Chordeuma sylvestre</i> C.L. Koch, 1847	Csyl
	<i>Polydesmus</i> sp Latreille, 1802	Poly
	<i>Iulus scandinavicus</i> Latzel, 1884	Isca
	<i>Tachypodoiulus albipes</i> (C.L. Koch, 1838)	Talb
	<i>Cylindroiulus latestriatus</i> (Curtis, 1844)	Clate
	<i>Cylindroiulus nitidus</i> Verhoeff, 1891	Cnit

II.1.1.3. Results

II.1.1.3.a. Density and biomass patterns

A total of 19 species belonging to the investigated groups of detritivore macro-invertebrates were found in the whole sample set, including 6 earthworm, 6 woodlouse and 7 millipede species (Table II.3). Six species were sampled only in holorganic layers (*T. pusillus*, *T. rathkei*, *P. scaber*, *C. latestriatus*, *C. nitidus* and *T. albipes*). No anecic earthworm species were sampled in these superficial layers and only one individual of endogeic earthworm species (*O. cyaneum*) was found.

All other species were found in both holorganic and organo-mineral layers. Total density and biomass did not present significant differences between silvicultural phases. Density and biomass of litter-dwelling communities significantly decreased from first thinning (Ft) to regeneration (Rg) stages (Figure II.1). Density and biomass of soil-dwelling communities (i.e. invertebrates sampled in organo-mineral layers) remained constant throughout the rotation. Density and biomass were significantly higher for litter-dwelling than for soil-dwelling species in Ft and Rf phases while no differences were found in Rg phase (Figure II.1).

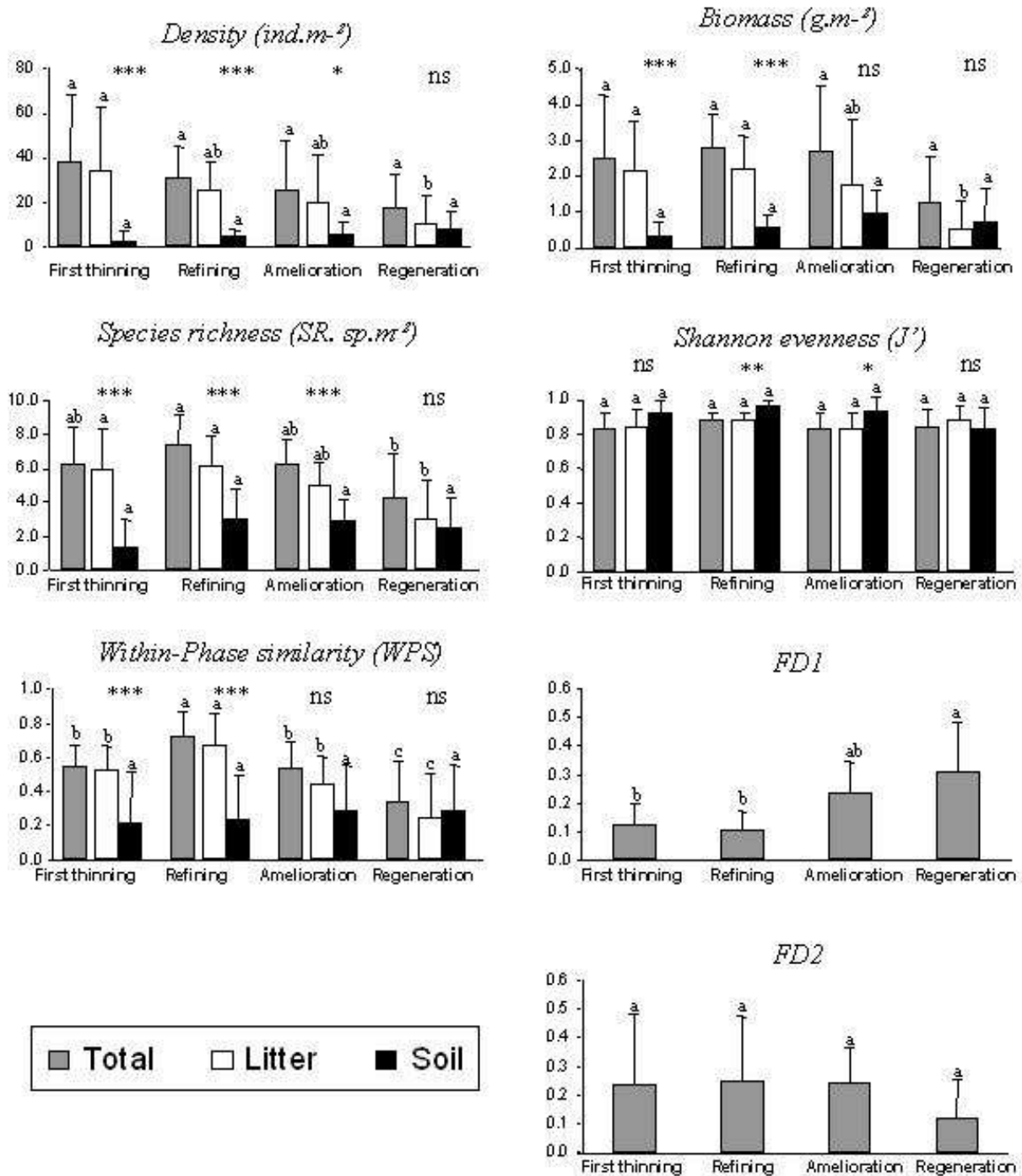


Figure II.1: Mean values of community descriptors (bars are standard deviations) for total, litter- and soil-dwelling detritivore macro-invertebrate assemblages at each silvicultural phase. Different letters indicate significant differences at $p < 0.05$ (Tukey HSD test) between silvicultural stages. Asterisks indicate statistical differences between soil- and holorganic layer-dwelling species assemblages (*ns* not significant, * $p < 0.05$, ** $p < 0.01$, *** $p < 0.001$)

II.1.1.3.b. *Diversity patterns*

Except for *D. octaedra* which was not present in the amelioration phase, all species occurred at all silvicultural stages. This indicates that there was no species turn-over throughout the studied rotation. Mean *SR* of total and litter communities were lower in Rg phase when compared to other phases while no significant changes were observed for soil-inhabiting invertebrates (Figure II.1). Except for the regeneration phase, mean *SR* was also significantly higher for litter-dwelling invertebrates than for soil-dwelling invertebrates. Mean *J'* was very high (> 0.80) and did not differ between silvicultural phases whatever the layer considered (Figure II.1) although it was higher in litter than in soil communities in refining and amelioration phases. Mean *WPS* of the total litter-dwelling communities was higher in Rf stage and lower in Rg stage, while it remained constant for soil-dwelling invertebrates (Figure II.1). It was also higher for litter-dwelling than for soil-dwelling species in first thinning and refining phases (Figure II.1). The organizational dimension of diversity, measured by the mean *FD* of each phase, significantly increased from Ft and Rf to Rg along CA1. No differences appeared between stages for *FD* on CA2 (Figure II.1).

II.1.1.3.c. *Correspondence Analysis on total detritivore invertebrate densities*

The first two axes of CA accounted for 48.4% of the total variance, with 29.5% and 18.9% for the first (CA1) and the second axis (CA2), respectively. The next axes displayed small eigenvalues and were not considered for the interpretation (Figure II.2a).

CA1 ordinate sampling points according to a gradient from Ft to Rg stands (Figure II.2b). Sampling points with negative scores on CA1 were mainly mull-moder and moder humus whilst those with positive scores were dominated by mull humus (Table II.4). Species ordination and species 'habitat amplitudes' opposed: (a) a group of species with negative scores (*i.e.* *P. muscorum*, *G. marginata* and *I. scandinavicus*); to (b) two species with high positive scores (*i.e.* *L. eiseni* and *D. octaedra*) (Figures II.2c and II.2d). Most of the other taxa (*e.g.* *C. sylvestre*; *O. asellus*; *D. rubidus*) were close to the origin, meaning that their contribution to this axis was low (Figure II.2c and II.2d). This axis was interpreted as the response of macro-invertebrate communities to the gradient of forest maturation.

Table II.4: Percentage of mull, mull-moder and moder humus forms in groups of points defined by their coordinates on the two first CA axes

Points with:	Mull (%)	Mull-moder (%)	Moder (%)
Positive score on CA1	15.4	46.2	38.5
Negative score on CA1	73.7	10.5	15.8
Positive score on CA2	25.0	25.0	50.0
Negative score on CA2	57.1	38.1	4.2

Sampling point ordination along CA2 did not follow a simple and easily interpretable scheme as for CA1. Instead, samples with positive and negative coordinates on this axis were found in all of the four silvicultural stages of the study (Figure II.2b). Sampling points with negative values on CA2 were mainly mull humus while those with positive values were preferentially moder humus (Table II.4). Species ordination and species 'habitat amplitude' opposed 3 earthworms species with high negative values (*L. rubellus*, *L. eiseni* and *D. octaedra*) to other species with low positive or negative coordinates, while *L. castaneus* and *I. scandinavicus* had intermediate negative scores (Figure II.2c and II.2d). This axis was assumed to reflect the effect of humus spatial variability on the presence of some earthworms species.

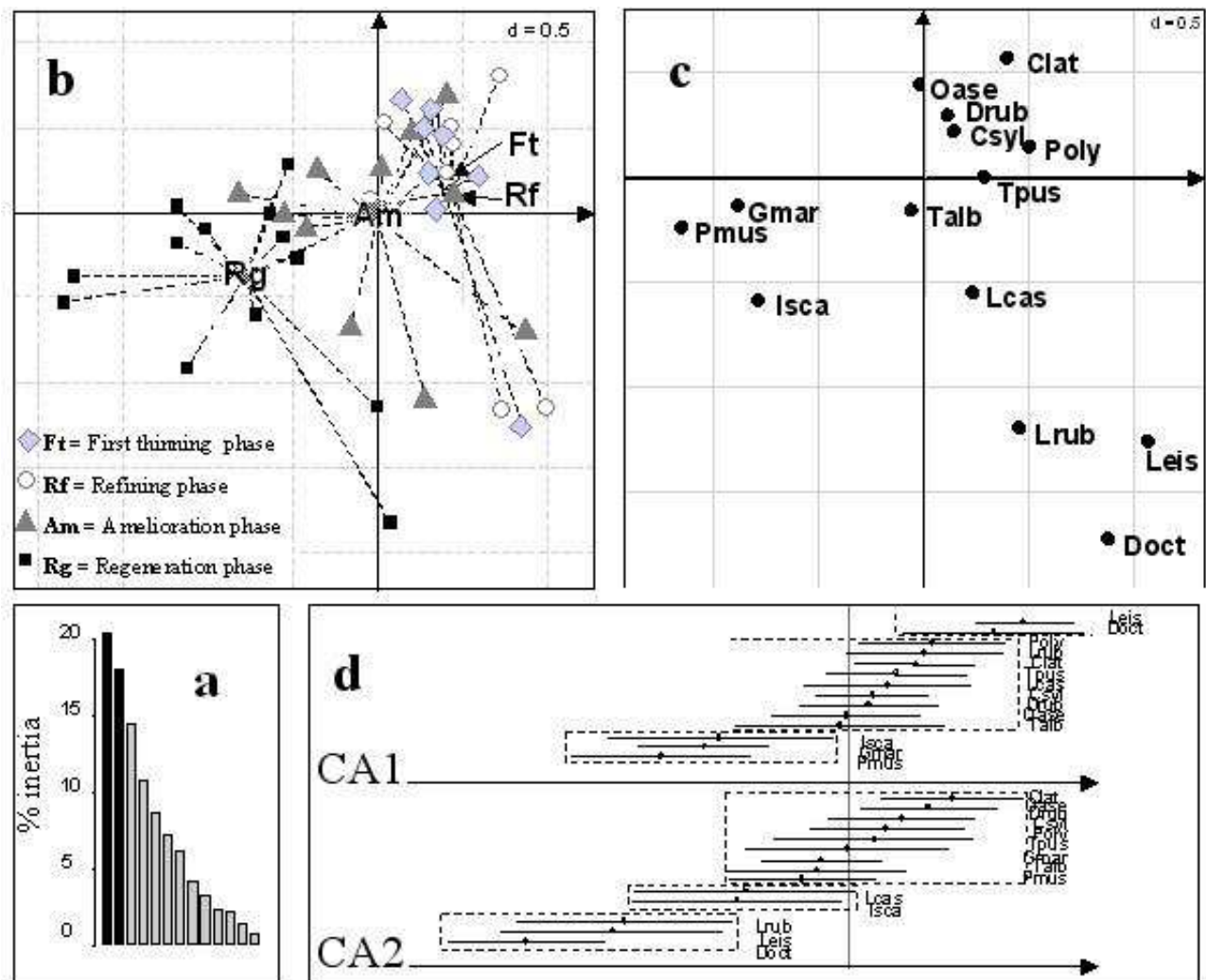


Figure II.2: Results of Correspondence Analysis carried out on the matrix of detritivore macrofauna density (first factorial plane): (a) eigenvalue diagram; (b) site ordination with representation of the barycentres for each silvicultural phase; (c) species ordination; (d) species 'habitat amplitude' on the first two axis of the CA. Coding for species is given in table II.3.

II.1.1.3.d. Species-environment relationships

The first two axes of the CoIA (CoIA1 and CoIA2), accounted for 60.6% and 18.1% of the total covariance, respectively (Figure II.3a). The first axes of both CA and PCA were highly correlated to

the first CoIA1 while the second ones were opposed on CoIA2 .

CoIA1 was interpreted as the effect of forest ageing on environmental parameters and detritivore macro-invertebrate communities. It opposed deadwood weight, beech litter weight and total humus depth and weight to herbaceous layer biomass and litter weight, soil pH and beechnut weight (Figure II.3b). Species such as *P. muscorum*, *G. marginata*, *I. scandinavicus* had strong negative contribution to this axis while most other species displayed low positive or negative coordinates (Figure II.3c).

CoIA2 was identified as the result of humus spatial variability. Minimum and maximum OL depth, total humus depth and OL/total humus depth ratio were opposed to total and beech litter weight, minimum OF+OH depth and OF+OH/total humus depth ratio (Figure II.3b). This axis opposed the woodlice *P. muscorum* (negative score) to a group of species with positive scores, mainly *L. eiseni*, *T. albipes*, *G. marginata* and *D. octaedra* (Figure II.3c).

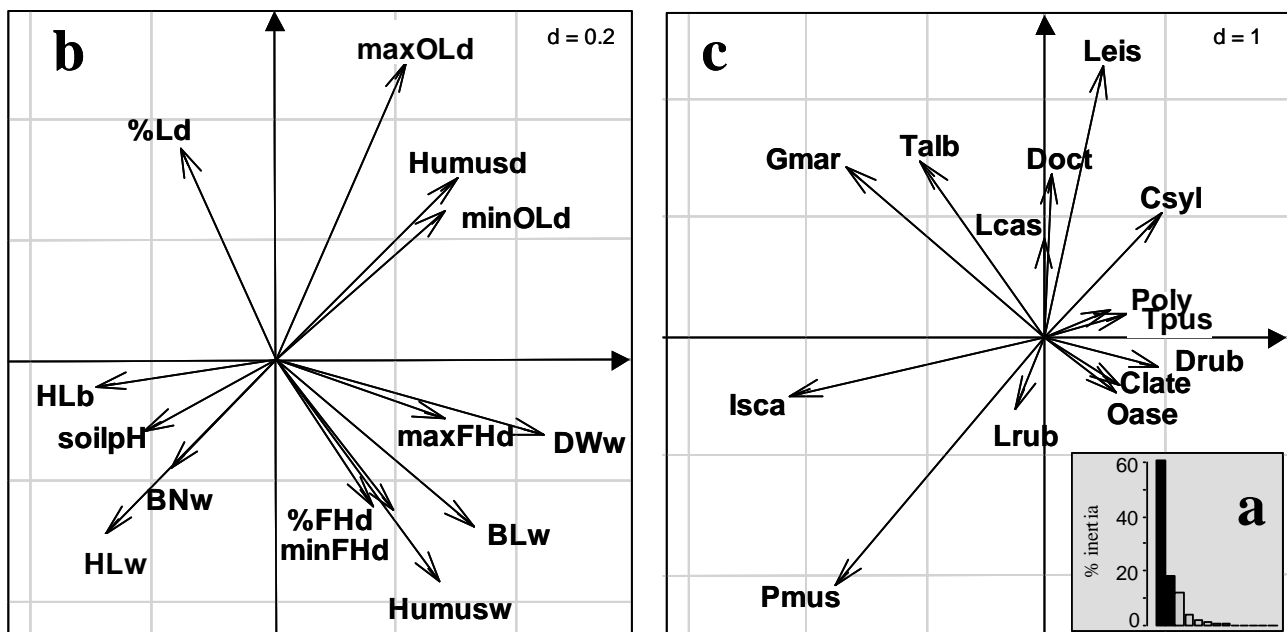


Figure II.3: Results of Co-Inertia Analysis between density and environmental data sets (first factorial plane): (a) eigenvalue diagram; (b) environmental variable distribution ; (c) species distribution. Coding for environmental variables is given in table II.2, coding for species is given in table II.3.

II.1.1.4. Discussion

II.1.1.4.a. Invertebrate-environment relationships

Multivariate analysis highlights the impact of forest stand ageing through modifications in the vertical and horizontal distribution of the resources of soil fauna (Aubert *et al.*, 2003b). Management practices may result in high environmental variability through *e.g.* local use of pesticides, canopy opening or soil disturbance (Ballard, 2000). Local natural events such as storms may also be of importance (Falinski, 1986). Coupling correspondence analysis with the co-inertia interpretation allows us to discriminate three groups of species with specific environmental

requirements:

- 1) The millipedes *C. sylvestre*, *C. latestriatus* and *Polydesmus sp.*, the isopods *T. pusillus* and *O. asellus* and the earthworm *D. rubidus* dominated in young stands. These species were associated with deep OF+OH layers and abundant deadwood and beech leaf mass (Figure II.3). They were preferentially found in moder humus with moist, cool and buffered microclimates (Blower, 1955; Vandel, 1960), which dominated Eawy's closed-canopy stands (Table II.3).
- 2) The millipedes *I. scandinavicus*, *T. albipes* and *G. marginata* and the woodlouse *P. muscorum* had the highest relative densities in old stands dominated by mull humus and were linked to high herbaceous biomass and litter weight even though these species differ in horizon preference. While *P. muscorum* needed the development of OF layers, *G. marginata* and *I. scandinavicus* appeared to prefer mull-like humus (high OL/total depth ratio). These latter species are characterized by their ability to roll up and/or to burrow and by their exoskeleton impermeability, which confer them a high resistance to dry conditions. They are therefore particularly adapted to mull-like conditions with lower litter thickness, higher light intensity and higher soil dryness (Edney, 1954; Blower, 1955).
- 3) The earthworms *L. eiseni* and *D. octaedra* were opposed to other detritivore species. This may be due to their strong preference for mull-like humus with deep OL layer whatever the silvicultural phase. On the other hand, *L. castaneus* and *L. rubellus*, presented weak relationships with environmental variables, even though they were preferentially located in mull-like conditions.

II.1.1.4.b. Factors that control detritivore invertebrate communities

The lack of change in species composition throughout the Eawy rotation may reflect the combined effect of some silvicultural practices which may have dramatic impacts on burrowing earthworms, e.g. the mono-culture of a soil-acidifying tree species on acidic soil, or the superficial tillage sometimes used to assist natural regeneration (Ballard, 2000). Moreover, there was a lack of pioneer and post-pioneer tree species (e.g. *Salix sp.*, *Betula sp.*, *Carpinus betulus*) at the junction between old and new beech generations (Aubert *et al.*, 2003a). These litter-improving species favourably influence the quality of resources for detritivore invertebrates (Augusto *et al.*, 1998). Hence, the composition of detritivore macro-invertebrate assemblages of Eawy forest rotation may be explained by a few habitat constraints linked to forest management.

On the other hand, the species richness was low, as reported by several authors in Western European forests (Table II.2). The species number of both woodlice and litter-dwelling earthworms is roughly about *c.a.* 4-5 species, while soil-dwelling earthworm and millipede species richness appears to be more variable. Species richness limitation in epigeic earthworm and woodlice suggests non-linear relationships between local and regional richness, a trend which is rarely observed in natural communities where local richness is usually determined by the size of the

regional pool. This suggests that competition may reduce the number of coexisting species (Caley et Schluter, 1997; Weiher and Keddy, 1999). More research is now needed to define how external factors and species interactions account for the observed community patterns. This will require larger data sets and the use of relevant statistical tools like e.g. null model analysis.

Table II.5: species richness of earthworms (litter- and soil-dwelling), woodlice and millipedes in different western European forests.

Forest, Country	Parent rock	Authors	Management	Main tree species	Litter-dwelling earthworm	Species richness		
						Soil-dwelling earthworm	Isopoda	Diplopoda
Ardennes, Bel	Limestone	(Ponge and Delhay, 1995)	Semi-natural	Beech	5	5	-	-
Ardennes, Bel	Limestone	(Branquart <i>et al.</i> , 1995)	Not described	Oak & beech	-	-	5	11
Ardennes, Bel	Schists & sandstones	(David <i>et al.</i> , 1993)	Not described	Beech	4	2	4	6
Eawy, Fr	Loess	This work	Even-age	Beech	5	1	6	8
Eawy, Fr	Loess	(Aubert <i>et al.</i> , 2003b)	Even-age	Beech	4	0	4	9
Fontainebleau, Fr	Schists & sandstones	(Molfetas, 1982)	Coppice with standard	Oak	-	-	5	-
Fougère, Fr	Vire granite	(Deleporte, 2001)	Even-age	Beech	4	1	-	-
Lyons, Fr	Loess	(Aubert <i>et al.</i> , 2003b)	Even-age	Beech & hornbeam	5	0	4	9
Orléans, Fr	Sandstones	(David, 1987)	Not described	Oak	2	4	-	15
Orléans, Fr	Sandstones	(David, 1989)	Not described	Oak & beech	-	-	-	13
Orléans, Fr	Sandstones	(Arpin <i>et al.</i> , 1986)	Not described	Oak	-	-	-	6
Ardennes, Bel	Limestone	(Ponge and Delhay, 1995)	Semi-natural	Beech	5	5	-	-

II.1.1.4.c. Mechanisms of community assembly

The patterns of community diversity described herein are relevant to exemplify assembly rules of detritivore macro-invertebrate communities (Diamond, 1975; Balent, 1991; Alard and Poudevigne, 2000). These rules may be related either to factors external to the community (*i.e.* deletion rules associated with habitat constraints acting as environmental filters) or to the internal community dynamics itself (*i.e.* internal rules associated with interspecific relationship constraints) (Weiher and Keddy, 1999). Thus, species of detritivore macro-invertebrates may co-occur thanks to spatial segregation (*i.e.* without interspecific interactions) or coexist through niche partitioning (*e.g.* variability in resources use) (Schnitzer and Carson, 2000). Three main stages of community assembly are highlighted by our results:

- 1) **First thinning and refining phases** exhibited very similar high values of density, biomass and *SR*, except for *WPS* which was greater in Rf. The low *FD* with regard to the forest maturation gradient (CA1) indicated a high ecological coherence of these species assemblages. This may

reflect *niche complementarity* in equilibrium conditions with regard to resource utilization. The low ecological coherence on CA2 emphasizes the role of spatial variability of humus forms in community assembly. However, our results do not allow us to clearly separate the two underlying mechanisms: co-occurrence of species under *micro-heterogeneity* or co-existence after ecological organization by *niche partitioning* (e.g. species specialization for a given litter horizon or a given organic particle size).

- 2) **Amelioration phase** represented a transition between the first stage and regeneration. Although not always statistically significant, this phase was characterized by a decrease in all community indices but evenness and *FD*. A reasonable hypothesis is that past and current management locally (*i.e.* at the community scale) led to assemblages which contain species selected by habitat constraints (lower mean *SR*), whereas the humus variability at the silvicultural phase scale allowed a high number of species to occur. These results thus suggest that, in amelioration phase, many species co-occur because a mosaic of different humus forms results in a high spatial variability of resources and allows a high level of *species spatial segregation*.
- 3) In **regeneration phase**, low values of community indices are probably due to changes in trophic and habitat resources caused by the shelterwood cut (Marshall, 2000). Low values of *WPS* and low ecological coherence in species assemblages reveal important variability in species assemblage composition in non-equilibrium conditions. Number of processes involved in regeneration practices present different spatio-temporal extent which may overlap leading to high spatial variability. This may explain why all species found in the whole rotation were present in this phase, each of them founding adequate environmental conditions for survival. We thus assumed species to co-occur under *spatial segregation*.

II.1.1.4.d. *Implication for humic epipedon functioning and management practices*

From a functional view-point, our results refute the hypothesis of (Ponge *et al.*, 1998) which predicts community changes during forest rotations. In fact, no species turn-over was observed and no burrowing earthworms colonized the soil in the older stands of the rotation. Furthermore, detritivore invertebrate density and biomass decreased with stand ageing, conversely to the theory pattern. This forest rotation doesn't encompass any shift from litter-dweller-dominated community in young and mature stands (autotrophic phase), towards soil-dwelling-dominated communities in regeneration stands (heterotrophic phase). These results are important features as far as the implications for sustainable management are concerned. Eawy intensive beech rotation favours the detritivore species richness and composition similarity to the detriment of the expected shift in functional phases.

On the other hand, mull humus occurred in the old stands despite the absence of (i) soil-dwelling

earthworms and (ii) early successional, litter-ameliorant tree species (Aubert *et al.*, 2003a). This result is of particular importance from a management view-point as changes in humus profile are considered a key factor of tree renewal patterns in beech regeneration (Ponge and Delhayé, 1995; Chollet, 1997). Soil-dwelling earthworm activities enhance microbial decomposer activity (decomposition and mineralization of organic matter, see *e.g.* Scheu *et al.*, 2002) and lead to a “functional” mull humus (Bernier and Ponge, 1994; Ponge *et al.*, 1998). The presence of mull humus devoid of anecic earthworms suggests that forest management practices (mainly canopy opening and soil disturbance) may (i) decrease the litterfall and (ii) activate organic matter mineralisation. These processes lead to the formation of a “practices-induced mull humus” with quite different functional features when compared to a “true functional mull humus”. For instance, the bio-macro-structured soil surface produced by earthworm activities that favours the establishment of tree seedlings in the regeneration phase was lacking in Eawy’s regeneration stands. Further researches should now investigate if future stands coming from currently assisted natural regeneration will follow similar successional trends than stands coming from artificial plantations such as these used in our sampling design.

II.1.2. Dynamique de la matière organique du sol dans une chronoséquence de hêtraies gérées en futaies régulières sur sol acide

Dynamics of soil organic matter in a managed beechwood chronosequence on acidic soil

Mickaël Hedde, Michaël Aubert, Thibaud Decaëns and Fabrice Bureau

Forest Ecology and Management (soumis)

II.1.2.1. Introduction

With the focus on the increasing levels of atmospheric CO₂ and the potential for global climate change, there is an urgent need to assess the feasibility of managing ecosystems to store carbon. The articles 3.3 and 3.4 of the Kyoto Protocol request industrialised countries to estimate with transparent and verifiable methods the amount of C stored in ecosystems in different pools (Annex B countries) and its temporal dynamics. Forests play a major role in the global C cycle (Hagedorn *et al.*, 2001). Carbon stored in forest ecosystems represents a substantial part of the global C stock. Worldwide, forests contain ~70% of all plant C and ~20% of all soil C. Furthermore, the average C content of forest soils is relatively large: 120 tons of C ha⁻¹, whereas the mean value of all ecosystem soils is of 79 tons of C ha⁻¹ (Amthor, 1998). Because the forest floor comprises the most dynamic part of soil organic carbon (SOC) stock, understanding the mechanisms and factors that govern SOC dynamics in forest soils is important to predict the effects of forest ecosystem management on SOC stock (Yanai *et al.*, 2003; Lal, 2004).

There is debate about whether harvesting forests affected soil and forest floor carbon content (Covington, 1981; Mattson et Smith, 1993; Brais *et al.*, 1995; Seely *et al.*, 2002), or has no effect at all (Johnson, 1992; Johnson et Curtis, 2001; Yanai *et al.*, 2003). Substantial losses of C from vegetation and soils can be caused by harvesting (Houghton, 2003). Soil C storage may initially decline after clearcutting, because inputs from plants are too low to counteract losses by soil respiration. Intensive forest management may also lead to long term decreases in soil organic matter (SOM) content (Harmon *et al.*, 1990). On the other hand, regenerating forests and plantations may represent important C sinks as a result of storage in both plant biomass and soils (IPPC, 2000). In addition, this debate is funded by the fact that forest ecosystems were rarely studied from the angle of their temporal dynamics while it has been demonstrated, by the mean of humic epipedon morphological description, that changes in SOM dynamics occur with forest ageing (Aubert *et al.*, 2004).

In general, mechanistic C sequestration studies correspond to: (1) studies that search for correlations between total SOM accumulation and ecosystem driving variables (e.g. soil texture,

soil structure, annual rainfall, temperature), or (2) studies that compare SOM fractions among treatments (Degryze *et al.*, 2004). Fractionation implies the separation of the total SOM into different pools that are thought to be functionally homogeneous with respect to physicochemical properties and turnover rate. It can be carried out by physical or chemical means like e.g. sieving, flotation or dispersion. The use of physical fractionation in studies of SOM turnover has increased steadily over the past two decades (Christensen, 2001). Physical fractionation of soil according to particle size supported by chemical, biological, and physical analyses of the fractions obtained has proven to be a useful tool in process-oriented SOM research (Christensen, 1992; Mathers, 2000).

In order to estimate the effect of silvicultural rotation on SOM, we assessed the quantity and the quality of SOM during a temperate managed beechwood rotation. Our objectives were (i) to report patterns in SOC stocks, and (ii) to quantify SOC dynamics in humic epipedon throughout a managed intensive beechwood rotation.

II.1.2.2. Material and methods

II.1.2.2.a. Study site

The study was carried out in even-aged pure beech stands of the “Forêt Domaniale d'Eawy” (Haute-Normandie, France). The climate is temperate oceanic with a mean annual temperature of +10 °C and a mean annual precipitation of 800 mm (Brêthes, 1984). All stands were located on a plateau with more than 80 cm of loess as parent material. Soils are LUVISOLS, according to the “Référentiel pédologique” (AFES, 1995) and equivalent to LUVISOLS in the world reference base (FAO, 1998). Stands were managed by the French forestry service (ONF), essentially for beech timber harvesting. All the selected stands were grown from artificial plantation.

Chronosequences are false time series, which integrate independent forest stands with their distinct history into one unit, thus, substituting space for time. In order to minimize the resulting variability, stands within a chronosequence should be as identical as possible in their stand characteristics (Cole and Van Miegroet, 1989; Klinger and Short, 1996). We thus selected fifteen stands, taking maximal care to minimize stand characteristic differences by choosing neighbouring stands in the same altitude, on the same bedrock and with a similar topography. This stand set encompassed the following silvicultural phases: first thinning, refining, amelioration and regeneration (Table II.6, mean age were 29, 63, 132, and 186 years-old, respectively). The definition of these silvicultural phases followed the description provided by (Aubert *et al.*, 2003a). First thinning stands chosen for this work corresponded to the older stands of Aubert *et al.*'s (2003) cleaning phase. Because of the progressive abandonment of artificial plantation by the managers these two last decades, regeneration phase now corresponds to an assisted natural regeneration within which beech saplings were planted after site preparation only if natural beech renewal has failed.

II.1.2.2.b. Sampling

Soil and humic epipedon were sampled simultaneously during March and April 2005, within a sampling area of 40m x 20m established in each selected stand. Both soil and humic epipedon samplings (further described) were chosen based on some excluding criteria. Extreme locations such as pits and mounds caused by treefall or tractor tracks were avoided and samplings were situated as far as possible from tree trunks (at least 2m) to avoid organic matter accumulation and acidification (Beniamino *et al.*, 1991).

*II.1.2.2.c. SOC stocks in Ce depth*Estimation of SOC stocks

According to the acidic context of Eawy soil (Table II.6), SOC is equivalent to total soil carbon. Currently, SOC stock for a given soil strata is estimated by extrapolating a SOC content per soil mass to SOC pool per soil volume, multiplying SOC by soil bulk density and soil layer depth. However, this approach does not take into account that soil bulk density is not conservative between soils (Balesdent, 1996a). This may be the source of some error when soils with very different bulk densities are compared. We thus chose to investigate SOC stock of a given mass of soil rather than of a depth of soil. The mass of 0-30 cm layer ($422 \pm 19 \text{ kg m}^{-2}$) of an annual crop plot located on the same soil was used as baseline for comparison (Bureau *et al.*, chap. III.1.2). This cropped soil was chosen since it represents the most intensive land use system available in the study region, thus allowing useful comparison of land-use effects on SOC stocks.

Table II.6: Description of the fifteen selected stands reconstituting a silvicultural rotation by the SFTS procedure.

Stand age (years)	Silvicultural phase	Last cut year	Wood uptake ($\text{m}^3 \text{ ha}^{-1}$ since 1980)	pH _{eau}
28	First thinning	1997	127.3	3.82
28	First thinning	1998	191.8	3.78
30	First thinning	1996	235.1	3.82
61	Refining	1997	105.0	3.79
61	Refining	1997	112.6	3.97
65	Refining	1998	128.4	3.86
118	Amelioration	1998	138.7	3.91
127	Amelioration	1995	149.0	3.88
136	Amelioration	1995	162.4	3.96
147	Amelioration	1993	167.7	3.94
177	Regeneration	1996	255.3	3.97
179	Regeneration	1991	93.4	3.83
182	Regeneration	1998	127.1	4.03
197	Regeneration	1997	193.6	4.21
197	Regeneration	1997	115.8	4.12

Soil bulk density calculation

Soil bulk density of each sampling area was determined to calculate the depth at which $422 \pm 19 \text{ kg m}^{-2}$ was reached, *i.e.* the crop equivalent-mass depth (0-Ce). In each sampling area, five soil cores (corners + centre) were taken to a depth of 40 cm with a 5 cm-diameter, 5 cm-height soil corer (Eijkelkamp Agrisearch Equipment, Giesbeek, the Netherlands). Samples were dried at 40 °C at laboratory to constant weight. When present, stones and roots (>1 mm) were picked out from 'fine' soil, their volume and mass were determined separately. Bulk density (g cm^{-3}) was calculated as the dry weight of sample (minus root and stones mass) per unit of soil volume (minus root and stones volume). After calculation, we found that crop equivalent depths in Eawy forest rotation soils ranged from 32.5 to 39.4 cm (median: $35.5 \pm 0.5 \text{ cm}$).

Soil sampling and SOC content determination

The sampling area was then subdivided into 3 stripes (a, b and c), and 20 elementary square-meters were identified in each of them. In each stripe, 4 elementary square-meters were randomly selected. Thereafter, one soil core of 0-Ce depth was sampled in each elemental square-meter, and then pooled and mixed per stripe. We thus obtained three mixed soil samples per sampling area, which were dried at 40 °C to constant weight, sieved at 2 mm and cleaned from large roots and stones. SOC concentrations were determined by gas chromatography with a CHN pyrolysis micro-analyser.

*II.1.2.2.d. SOC quality and quantity in humic epipedon*Humic epipedon sampling

Humic epipedon was described according to a sequence of holorganic horizons (forest floor or O horizons) and organo-mineral horizon (A horizon) (AFES, 1995). Macroscopic morphological characteristics allowed to separate humic epipedon onto OL, OF, OH and A horizons. This horizon nomenclature corresponds to USDA nomenclature as follows: OL equals Oi; OF equals Oe and OH equals Oa. Humic epipedon was assessed by five points per stand (corners + centre of the sampling area) on a 26cm x 26cm quadrat. On each point, we first assessed mean horizon depth (OL, OF+OH and A) by calculating the average of ten individual measures. Afterwards, horizons were sampled on the delimited surface, stored in plastic bags and weighed after air-drying to constant weight in the laboratory.

SOC content, C-to-N ratio and SOC stocks

Organic carbon and total nitrogen concentrations were determined in OL, OF+OH and A horizons by gas chromatography with a CHN pyrolysis micro-analyser, and C:N ratio were calculated. Horizon bulk density (g cm^{-3}) was calculated as horizon mass per volume unit (quadrat depth \times surface). SOC stocks were estimated in OL, OF+OH and organo-mineral horizons, according to their SOC content, bulk density and depth.

Physical fractionations

Physical fractionation of OF+OH and A horizons were performed to test whether the size distribution of beech leaf litter varied with Eawy silvicultural phases (Figure II.4). Two different methods were used according to the nature of the horizons.

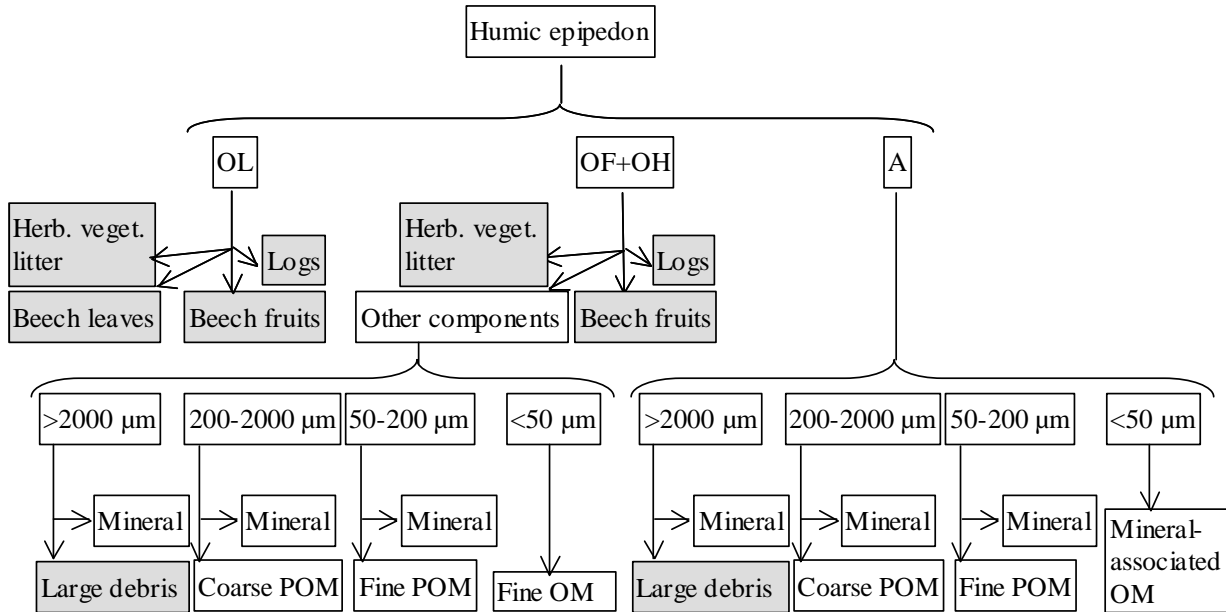


Figure II.4 Graphical representation of the used litter fractionation. OL, OF, OH and A refer to the different horizons of the humic epipedon; POM = particular organic matter; OM = organic matter; Herb. veget. = herbaceous vegetation.

In OF+OH samples, logs, herbaceous vegetation litter and beech fruits (masts + nuts) were separated from beech leaf material and weighed. Then, the quantitative size distribution of the remaining litter material was assessed by wet sieving using a vibratory sieve shaker (analysette 3 PRO, Fritsch GmbH Laborgerätebau, Idar-Oberstein), fitted with three sieves (2000 µm, 250 µm and 50 µm mesh). Five gram of air-dried beech leaf litter were moistened in deionised water (100 ml) during 17 hours and deposited on the top sieve. Litter material was then sieved during 5 min (amplitude: 0.6 mm, debit: 1L min⁻¹). The resulting fractions were decaying beech leaves (>2000 µm), coarse particular organic matter (cPOM, 200-2000µm), fine particular organic matter (fPOM, 50-200µm) and fine OM (fOM, <50µm). Fractions >50 µm were subjected to the flotation-panning in water to separate a light fraction consisting of OM from a heavy fraction consisting mainly of inorganic material (Balesdent *et al.*, 1991; Balabane and Balesdent, 1995). Fractions were oven-dried (40 °C during 48 hours) and weighed. The mass of fOM fraction was estimated and fraction mass was extrapolated to the horizon scale.

Subsamples of air-dried A horizons were submitted to physical dispersion of particle prior to fractionation (Balesdent *et al.*, 1991). Soil samples (30 g) were shaken with glass beads on an end-over-end shaker for 16 hours. The dispersed fractions were then separated at 2000, 200 and 50 µm by wet sieving. In each of these fractions, light particulate organic matter was separated from the heavier minerals by flotation-sedimentation in water. The <50 µm suspension was flocculated with

CaCl (1 g L^{-1}) (Balesdent *et al.*, 1991). The fractions were oven-dried ($40 \text{ }^{\circ}\text{C}$ during 48 hours) and weighed. We obtained large organic debris ($>2000\mu\text{m}$), cPOM ($250\text{-}2000 \mu\text{m}$), fPOM ($50\text{-}200\mu\text{m}$) and MaOM ($>50\mu\text{m}$). Mass was extrapolated to horizon scale.

Fractions $>50 \mu\text{m}$ are labile OM pools, while fractions $<50 \mu\text{m}$ correspond to humified OM pools (Balesdent, 1996a). Excepted for fOM of OF+OH horizons and large debris of A horizons, SOC and total N contents were determined for organic material (light fractions) of each size fraction by gas chromatography with a CHN pyrolysis micro-analyser and C-to-N ratio were calculated.

II.1.2.2.e. Statistics

Means and standard errors were calculated for each horizon (total and fractions) depth and mass, SOC stocks and C-to-N. We tested whether these variables varied with silvicultural phases using analyses of variance (ANOVA) and the significance of the differences observed was tested with Tukey HSD post-hoc tests ($\alpha = 0.05$). When normality or homoscedasticity condition was refuted, non-parametric tests (Kruskal-Wallis rank sum test and paired Kolmogorov-Smirnov, respectively) were preferred. Statistical tests were performed using R software (R Development Core Team, 2004).

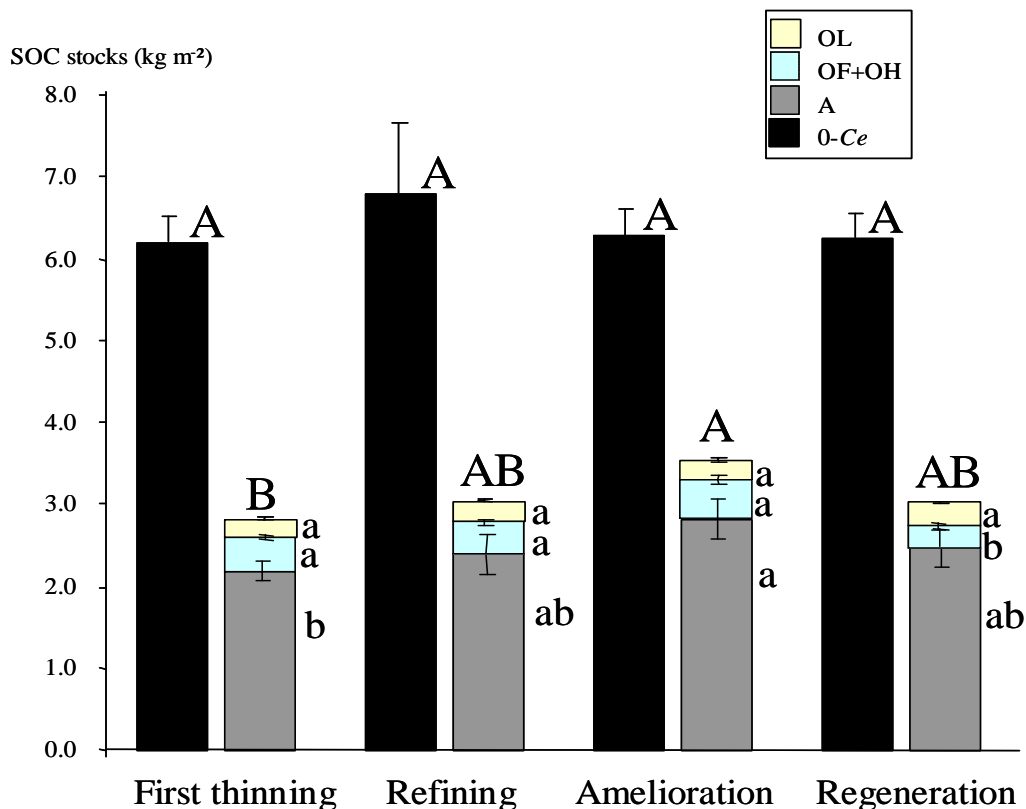


Figure II.5. Soil organic C (SOC) stocks (mean and standard error) in holorganic (OL, OF+OH), organo-mineral (A) and 0-Ce horizons (0-Ce) in Eawy silvicultural phases. Different upper case letters indicate significant within-phase differences between 0-Ce and total humic epipedon stocks, or significant between-phase differences in these stock values; different lower case letters indicate significant between-phase differences in humic epipedon horizon stocks (paired Kolmogorov-Smirnov test after Kruskal-Wallis rank sum test or Tukey HSD test after ANOVA, $\alpha = 0.05$).

II.1.2.3. Results

II.1.2.3.a. SOC stocks

The SOC stocks in 0-Ce depth did not shown statistical variation throughout the Eawy forest rotation, ranging from 6.21 to 6.80 kg m⁻² (Figure II.5). SOC stocks in humic epipedon represented between 40% and 50% of the 0-Ce stocks, ranging from 2.82 to 3.03 kg m⁻² in first thinning and amelioration phases, respectively (Figure II.5). In OL horizons, SOC stocks did not vary significantly between phases (average of 0.25 kg m⁻²). Conversely, in OF+OH horizons, SOC stocks were statistically lower in regeneration phase (0.26 kg m⁻²) than in other (0.40 to 0.49 kg m⁻² for first thinning and amelioration phases, respectively) (Figure II.5). In organo-mineral horizons (A), significant differences appeared, SOC stocks were the lowest in first thinning phase and the highest in amelioration phase (2.19 kg m⁻² and 2.83 kg m⁻², respectively) (Figure II.5).

II.1.2.3.b. Humic epipedon characteristics

Humic epipedon depth and mass

The depth of holorganic layers did not varied significantly between silvicultural phases, and ranged from 3.4 to 4.0 cm in the first thinning and the regeneration phases, respectively. Conversely, organo-mineral horizon depth was significantly lower in the first thinning than in the other phases (Table II.7).

Table II.7. Mean and standard error (se) of the depth (cm) and mass (kg m⁻²) of humic epipedon horizons in the silvicultural rotation in Eawy silvicultural phases. Different letters indicate significant differences between silvicultural phases for a given horizon (Tukey HSD, $\alpha = 0.05$).

Variable	Horizon	First thinning		Refining		Amelioration		Regeneration					
		mean	se	mean	se	mean	se	mean	se				
Depth	Total	4.49	0.19	a	5.09	0.21	a	5.29	0.22	a	5.44	0.26	a
	O	3.36	0.11	a	3.76	0.10	a	3.57	0.11	a	3.97	0.23	a
	OL	2.03	0.05	a	2.25	0.07	a	2.23	0.06	a	2.24	0.12	a
	OF+OH	1.70	0.08	a	1.61	0.08	a	1.73	0.09	a	1.79	0.17	a
	A	0.76	0.29	b	1.23	0.30	a	1.33	0.25	a	1.41	0.18	a
Mass	Total	9.21	0.33	b	15.71	0.43	a	15.8	0.59	a	15.23	0.63	a
	O	1.72	0.05	a	1.85	0.12	a	1.80	0.06	a	1.62	0.11	a
	OL	0.51	0.05	a	0.55	0.12	a	0.53	0.06	a	0.64	0.11	a
	OF+OH	1.22	0.04	a	1.30	0.11	a	1.32	0.06	a	0.97	0.10	a
	A	7.49	0.29	b	13.85	0.44	a	13.99	0.56	a	13.60	0.57	a

Mean humic epipedon mass ranged from 9.21 to 15.8 kg m⁻² in the first thinning and the amelioration phases, respectively, and was significantly lower in the first thinning than in the other phases (Table II.7). Mean O horizons mass did not varied significantly between phases and ranged from 1.63 to 1.86 kg m⁻² in the regeneration and the refining phases, respectively. Strong evidence of mass changes across silvicultural phases appeared for the A horizons (Table II.7).

Fraction mass

In O horizons, differences were recorded for log and fruit mass, which reached their respective maximal value in the first thinning and amelioration phases (0.27 and 0.37 kg m⁻², respectively). Herbaceous vegetation litter peaked in the amelioration phase but still represented a relatively low mass (0.03 kg m⁻²) (Table II.8). While decaying beech leaf litter mass was not significantly affected by forest rotation (0.92-1.00 kg m⁻²), the mass of cPOM was significantly lower in the regeneration phase (0.22 kg m⁻²) than in first thinning and refining phases (0.33-0.34 kg m⁻²). Both fPOM and fOM masses accounted for values lower than 0.10 kg m⁻², but while fPOM remained statistically unchanged, fOM mass differed between first thinning and regeneration phases (0.10 and 0.07 kg m⁻², respectively) (Table II.8). The ratios of POM and fOM mass to total O horizons mass decreased with forest ageing.

Table II.8 Mean and standard error (se) of the mass (kg m⁻²) of soil organic matter fractions in O and A humic epipedon horizons in Eawy silvicultural phases. Different letters indicate significant differences between silvicultural phases for a given fraction (Tukey HSD, $\alpha = 0.05$); £ indicate that non-parametric tests were used (paired Kolmogorov-Smirnov test after Kruskal-Wallis rank sum test, $\alpha = 0.05$). Herb. vegetation litter = herbaceous vegetation litter

Horizon	Fraction	First thinning		Refining		Amelioration		Regeneration		
		mean	se	mean	se	mean	se	mean	se	
O	Logs	0.26	0.01	a	0.21	0.01	ab	0.11	0.01	b
	Beech fruits	0.01	0.01	c	0.11	0.01	bc	0.36	0.01	a
	Herb. vegetation litter	0.01	0.01	ab	<0.01	<0.01	bc	0.02	0.01	a
	Beech leaf	0.94	0.05	a	0.99	0.07	a	0.91	0.05	a
	cPOM (200-2000 µm)£	0.32	0.04	a	0.34	0.10	a	0.27	0.04	ab
	fPOM (50-200 µm)	0.05	0.01	a	0.09	0.06	a	0.06	0.01	a
	fOM (<50 µm) £	0.10	0.01	a	0.08	0.01	ab	0.08	0.01	ab
	POM-to-total ratio	0.22	0.08	a	0.18	0.11	a	0.17	0.07	ab
fOM-to-total ratio	0.05	0.01	a	0.03	0.02	b	0.03	0.01	b	
A	Large debris (> 2000 µm)	0.02	0.01	b	0.03	0.01	b	0.16	0.04	a
	cPOM (200-2000 µm)	0.33	0.05	c	1.17	0.12	b	1.74	0.24	a
	fPOM (50-200 µm)	0.80	0.08	c	1.79	0.09	ab	1.82	0.16	a
	MaOM (<50 µm)	5.21	0.26	b	9.07	0.29	a	8.27	0.38	a
	POM-to-total ratio	0.15	0.01	b	0.21	0.01	ab	0.25	0.01	a
	MaOM-to-total ratio	0.69	0.02	a	0.65	0.01	ab	0.59	0.01	b

In organo-mineral horizons, fractions mass differed according to silvicultural phases (Table II.8). The mass of large organic debris, cPOM, fPOM and the POM-to-total horizon mass ratio peaked in the amelioration phase and had their lowest value in the first thinning phase. MaOM mass was significantly lower in the first thinning than in the other phases (5.22 and 8.28-9.25 kg m⁻², respectively). The lowest value of the MaOM-to-total horizon mass ratio was recorded in amelioration phase and the highest in the first thinning and regeneration ones (Table II.8).

SOC-fraction

SOC content of OL horizons was significantly higher in the amelioration than in the other phases (470 and 455-465 g kg⁻¹, respectively), whilst no significant between-phase differences were recorded in OF+OH and A horizons (383-413 g kg⁻¹ and 44-56 g kg⁻¹, respectively) (data not

shown). In OF+OH horizons, the SOC content of large debris, cPOM and fPOM did not vary significantly between silvicultural phases and significantly decreased with decreasing size (412-427 g kg⁻¹, 349-360 g kg⁻¹ and 300-333 g kg⁻¹, respectively). In A horizons, SOC content of cPOM remained statistically constant (340-380 g kg⁻¹) but fPOM and MaOM had significantly higher SOC contents in the amelioration phase (308 g kg⁻¹ and 75 g kg⁻¹, respectively) than in the first thinning phase (216 g kg⁻¹ and 49 g kg⁻¹, respectively).

In OF+OH horizons, most of SOC (>60%) was contained in large debris, and POM (cPOM+fPOM) accounted from 30-39% while fOM represented the smallest pool (Table II.9). No significant between-phases difference was recorded in the SOC amount in fractions. In A horizons, the main SOC pool was MaOM (33 to 45%), excepted in the amelioration phase where cPOM dominated. cPOM and fPOM represented 21-34% and 29-32% of the total SOC, respectively. Few SOC was associated to large debris (less than 5%) and low values were obtained for first thinning and refining phases while the highest were recorded for amelioration and regeneration phases (Table II.9). C-POM (i.e. cPOM + fPOM) and MaOM increased from the first thinning to the amelioration phases, C-POM decreased from the amelioration to the regeneration phases, while MaOM did not vary significantly between these two phases (Table II.9).

Table II.9 Mean and standard error (se) of C-mass (g m⁻²) in soil organic matter fractions in humic epipedon horizons (OF+OH and A) in Eawy silvicultural phases. Different letters indicate significant differences between silvicultural phases for a given fraction (Tukey HSD, $\alpha = 0.05$); £ indicate that non-parametric tests were used (paired Kolmogorov-Smirnov test after Kruskal-Wallis rank sum test, $\alpha = 0.05$).

Horizon	Fraction	First thinning		Refining		Amelioration		Regeneration					
		mean	se	mean	se	mean	se	mean	se				
OF+OH	Large debris (> 2000 µm)	246	25	a	235	23	a	217	22	a	212	35	a
	cPOM (200-2000 µm)	115	16	a	126	39	a	101	16	a	75	21	a
	fPOM (50-200 µm)	17	3	a	31	20	a	19	4	a	14	4	a
	MaOM (<50 µm)£	2	1	a	2	1	a	1	0	a	1	1	a
A	Large debris (> 2000 µm) £	9	2	b	13	3	b	78	27	a	44	8	a
	cPOM (200-2000 µm)	119	20	c	396	44	b	632	81	a	338	43	b
	fPOM (50-200 µm)	179	24	c	399	43	ab	549	47	a	360	47	bc
	MaOM (<50 µm)	248	16	c	448	46	bc	612	43	a	499	34	ab

C-to-N ratios

No significant differences in C-to-N ratio appeared among Eawy silvicultural phases for total horizons, C-to-N ratio ranged from 26.6 to 27.3 in OL horizons, from 20.2 to 21.1 in OF+OH horizons and from 15.8 to 17.0 in A horizons (Table II.10). In OF+OH horizons, the C-to-N ratio of large debris and cPOM were greater in the regeneration than in the refining phase (24.5 to 23.2 and 20.5 to 18.7, respectively). fPOM C-to-N ratio in the first thinning and refining phases (18.6-18.3) were significantly higher than those recorded in the amelioration and regeneration phases (15.6-16.7). While no differences appeared among phases for A cPOM, C-to-N ratio in fPOM and MaOM were the lower in the first thinning phase and the higher in the amelioration and regeneration

phases. Total N content slightly increased from large to small fractions, but differences were not significant (data not shown), thus the decrease of C-to-N ratio was due to an important SOC content decrease.

Table II.10 Mean and standard error (se) of C-to-N ratio of humic epipedon horizons and organic matter fractions in Eawy silvicultural phases. Different letters indicate significant differences between silvicultural phases for a given horizon or fraction (Tukey HSD, $\alpha = 0.05$).

Horizon	Fraction	First thinning		Refining		Amelioration		Regeneration					
		mean	se	mean	se	mean	se	mean	se				
OL	Horizon	26.6	0.6	a	27.3	0.5	a	27.1	0.6	a	26.7	0.5	a
OF+OH	Horizon	20.8	0.3	a	20.5	0.4	a	20.2	0.2	a	21.1	0.3	a
	Beech leaf (> 2000 μm)	23.6	0.4	ab	23.2	0.4	b	23.2	0.2	b	24.5	0.4	a
	cPOM (200-2000 μm)	20.2	0.3	a	18.7	0.4	b	20.1	0.2	a	20.5	0.4	a
	fPOM (50-200 μm)	18.6	0.3	a	18.3	0.3	a	15.6	0.5	b	16.7	0.7	b
A	Horizon	15.8	0.3	a	17,0	0.3	a	16.3	0.4	a	16.6	0.2	a
	cPOM (200-2000 μm)	22.4	0.7	a	22,0	0.7	a	20.7	0.6	a	22.4	0.9	a
	fPOM (50-200 μm)	15.1	0.4	b	16.4	0.4	a	16.4	0.8	a	16.2	0.4	a
	MaOM (<50 μm)	14.1	0.3	b	14.9	0.3	ab	15.3	0.4	a	15,0	0.3	a

II.1.2.4. Discussion

II.1.2.4.a. SOC stocks in Eawy forest rotation

The SOC stocks found in the studied silvicultural rotation for the 0-Ce layer are consistent with the estimation of (Arrouays *et al.*, 2002) who considered French forest soils to contain about 7 kg m^{-2} in the 0-30 cm soil layer. Most of works assessing potential C sequestration in forest soils focussed on changes after afforestation of crop or pastures (Rasmussen, 1998; Six *et al.*, 2002a; Deckmyn *et al.*, 2004). Comparatively few data were provided on the impacts of silvicultural rotation on hardwood (Yanai *et al.*, 2000; Sun *et al.*, 2004; Martin *et al.*, 2005). In a long-term view point, such works on forest chronosequences give information on rotation C balance. Hence, in Eawy soils which are known to be forested for at least 500 years (Cassini map), no changes in SOC stocks (0-Ce depth) were recorded.

That SOC stocks in humic epipedon varied between silvicultural phases concurs with other studies that shown changes in C storage with stand development to be greater in organic than in mineral layers (Boone *et al.*, 1988; Grigal and Ohmann, 1992; Davis *et al.*, 2003). The values of SOC stocks calculated herein (i.e. $0.55\text{-}0.73 \text{ kg m}^{-2}$ and $2.19\text{-}2.83 \text{ kg m}^{-2}$ in O and A horizons, respectively) are also consistent with current literature (Davis *et al.*, 2003; Pregitzer and Euskirchen, 2004; Sun *et al.*, 2004; Martin *et al.*, 2005). In a recent review of holorganic horizons of USA temperate forests, SOC stocks were found to vary between 0.15 and 4.75 kg m^{-2} (Pregitzer and Euskirchen, 2004). In a 113 yrs-old even aged beech stand, the SOC stocks were 0.4 kg m^{-2} and 3.0 kg m^{-2} in the O horizons and the 0-12 cm layer, respectively (Schöning and Kögel-Knabner, in press), and the SOC stock in the 0-7 cm soil layer of a native Michigan deciduous forest and a poplar forest to 2.29 and 1.26 kg m^{-2} , respectively (Degryze *et al.*, 2004).

The observed pattern of variation of humic epipedon stocks allows us to distinguish two different functional parts during the Eawy forest rotation. During the first one, from the first thinning to the amelioration phases, humic epipedon accumulated SOC (+ 0.74 kg m⁻²). The accumulation rate in organo-mineral horizons is of about 6.21 g m⁻² yr⁻¹, which concurs with the increase rate of c.a. 8.71 g m⁻² yr⁻¹ found in the 0-10 cm layer during the first 150 years of mountain beech chronosequence (Davis *et al.*, 2003). The low values of all C-fractions in the first thinning phase are suspected to result from the site preparation experienced by this stand before tree plantation. The second functional part, from amelioration to regeneration phases, was characterised by a slight decrease of SOC stocks (- 0.54 kg m⁻²). The whole rotation balance in Eawy forest humic epipedon was an increase of 0.2 kg m⁻² of SOC in the humic epipedon. This general pattern agrees with the findings of (Aubert *et al.*, 2004), who interpreted simultaneous changes in humus form and vegetation composition throughout the Eawy forest rotation as the results of a shift from (i) moder humus development and SOM accumulation until amelioration phase to (ii) mull humus development and fast SOM turnover in regeneration phase. This latter increase of SOM turn-over has been suspected to result from litter fall decrease rather than from higher biological activity.

II.1.2.4.b. OM dynamics in humic epipedon

Our results shown that the forest floor mass and depth only slightly varied with beech development (Chauvat, 2004). Nevertheless, the use of physical fractionation allows us to discuss different aspects of quantitative and qualitative modifications that occurred in humic epipedon during the silvicultural rotation.

As documented by many authors (Gloagen and Touffet, 1974; Williams-Linera and Tolome, 1996), our results highlight how beech development induces changes in the relative proportion of leaf litter, fruit and log in O horizons and of organic debris in A horizons. Changes in humic epipedon composition may be attributed to the life-history traits of mature trees which are more oriented towards reproduction, whereas young tree favour vegetative growth (Thiebaut and Vernet, 1981). High amount of logs in young stands could be explained by a phenomenon of 'auto clear-cut' which may result from high tree density and by silvicultural selective cut (Lebret *et al.*, 2001). High fruit mass in aged stand obviously reflected beech maturation. The change in POM mass in A horizons may result from the development of root system, which biomass is known to increase with stand ageing (Mund *et al.*, 2002; Huet, 2004).

The increase of SOC amount in A horizons meanwhile O horizons mass remains constant suggests a translocation of SOM from the latter to the first. This may occur through mass flow or through direct transport by soil fauna (Chamberlain *et al.*, in press). Soil faunal communities in these acidic stands are characterised by a lack of soil-dwelling earthworms and a low biomass of the detritivore macrofauna in the whole rotation (Hedde *et al.*, in press). On the other hand, strong variations in the

density of detritivore mesofauna (enchytraeides, oribatid mites and springtails) were recorded between the different phases (Hedde, unpublished data), suggesting that this group may be implicated in SOM vertical transport. Whereas anecic earthworms are frequently described as the main soil bioturbators, some works also highlighted the role of small invertebrate groups such as elaterid larvae, enchytraeids or springtails in mixing leaf debris and soil (van Vliet *et al.*, 2004; Wolters, 2004; Chamberlain *et al.*, in press).

While very few differences between phases were found with regards to SOC content or SOC-fractions in O horizons, SOC content clearly decreased with decreasing fraction size. These changes may be explained by a loss of C-based secondary compounds (e.g. phenolics, carbohydrates) by leaching or microbial decomposition (Schofield *et al.*, 1998). This agrees with the fact that POM fractions are characterised by higher turnover rates than for bulk SOM, and thus belong to a more labile carbon pool in soil (Buyanovsky *et al.*, 1994).

The C-POM levels in A horizons reported herein are very high when compared with other studies. POM makes up 38% of total C (0-7 cm) in a native oak-hickory forest (Degryze *et al.*, 2004), POM comprised 18–24% of total soil C in a riparian buffer planted with poplar (Marquez *et al.*, 1999) total light POM fraction could constitute as much as 40% of total C capital following afforestation (Cromack *et al.*, 1999). Nevertheless, Marquez *et al.*'s (1999) and Cromack *et al.*'s (1999) studies were performed in young forest systems, i.e. less than 10 yrs-old, and Degryze *et al.* (2004) did not give detail on the age of the forest they studied. Our results thus suggest that C-POM can reach very high values in A horizons of older managed forests (68% of C in regeneration phase). That C-POM and C-large debris decreased in regeneration phase while C-MaOM did not significantly change reveals the resistance of humified fraction (MaOM) to logging and regeneration practices.

In forest floor, C-to-N ratio varied in a wide range of values, depending on tree species, humic epipedon horizon or soil climate (Duchaufour, 1997). The C-to-N ratio found in our study in OL and OF+OH (27 and 20.5, respectively) are in agreement with currently published results (Baize and Girard, 1995). Bonneau (1995) stated that once the products of litter degradation had a C-to-N ratio lower than 25, nitrate and ammonium release overrides N re-organization and thus provide available N for vegetation nutrition. Furthermore, changes in C-to-N ratio result from a decrease of SOC content rather than from changes in total N content. This indicates that in Eawy rotation, nitrogen was probably not a limiting factor to litter degradation and explains our findings that OM did not accumulate in O horizons (Berg and McClaugherty, 2003). In addition, in Eawy organo-mineral horizons, C-to-N ratio ranged between 15.8 and 17.0, which corresponds to the upper limit between mull and moder humus (Duchaufour, 1997).

A noticeable result was that changes in C-to-N ratio were recorded in physical fractions but not in total OF+OH or A horizons. This points out that horizon level is a less relevant scale than physical fractions to study changes of litter chemistry during decomposition process. On the other hand,

some differences were recorded in the degradation processes of the OF+OH organic physical fractions. Changes in soil biota activity during forest cycle may be responsible for such modification in degradation processes.

II.1.2.4.c. *Influence of silvicultural practices on SOC dynamics*

According to our results SOC stocks did not vary in the 0-Ce soil layer and, while POM decreased in the regeneration phase, the humified C-pool remained unchanged. This tends to confirm that forest harvesting and regeneration practices may have few effects on SOC stocks (Johnson, 1992; Johnson and Curtis, 2001; Yanai *et al.*, 2003). Yanai *et al.* (2003) demonstrated how the short and long-term effects of harvesting on soil C can be complex, as it may imply mechanisms with opposite effects, like C decrease through enhanced soil respiration or C increment via enhanced post-harvest inputs of detritus. Harvesting operations often cause drastic soil disturbance mixing the humic epipedon into the mineral soils (Nyland, 2001). The exposure of the soil to rainfall also exacerbates losses due to soil erosion and leaching of dissolved organic carbon (Kalbitz *et al.*, 2000). In Eawy forest rotation, the activation of organic matter mineralization was more likely the result of canopy thinning rather than of macro-invertebrate activity (Duchaufour, 1997; Hedde *et al.*, in press). As Arrouays and Pelissier (1994) who found that the rapid decrease in C during the first years after clearcutting was related to a decrease in free light POM, the loss of cPOM mass in regeneration phase reflected the influence of management activities on the labile fraction of the SOC stock (Ellert and Gregorich, 1995).

II.1.2.5. Conclusion

Our work provides a concise framework for the SOC stocks and OM dynamics throughout a managed beech chronosequence. SOC stocks (0-Ce depth) did not differ significantly among silvicultural phases, and were consistent with other studies that did not find difference in soil carbon between harvested and unharvested stands (Yanai *et al.*, 2003). Nevertheless, we found that, despite SOC loss occurred in regeneration phase, Eawy forest floor accumulated c.a. 0.2 kg m⁻² during the whole rotation.

Establishing baseline of SOC stocks among silvicultural rotation, as that of Eawy forest, is important because these forests are more susceptible to greater losses of soil C than other forests due to their greater soil C reserves. Additional chronosequence studies, pre- and post-harvest C inventory studies, are required for a wide range of forest types and climates before a definitive answer can be provided on the magnitude of the impacts of harvesting on soil C reserves. Case studies, such as this study, provide the necessary data for future meta-analyses (Johnson and Curtis, 2001; Guo and Gifford, 2002).

II.1.3. Synthèse des résultats obtenus sur le terrain

Les résultats présentés dans les deux chapitres précédents ne permettent pas de mettre en évidence une relation de cause à effet entre la diversité des macro-détritivores et les stocks de C. En effet, les stocks de C sont principalement modifiés dans l'horizon A alors que les communautés de macro-détritivores échantillonnées dans le sol sont faibles et peu diversifiées. De plus, dans les horizons holorganiques, la diversité spécifique et la similarité de composition (intra-stade) sont élevées dans les stades de plantation et de croissance (âges moyens 31 et 63 ans, respectivement) et diminuent ensuite pour atteindre les valeurs les plus faibles dans le stade régénération (âge moyen 186 ans) alors que les stocks de C sont maximum dans le stade d'amélioration (âge moyen 132 ans). Nous avons par contre montré que les grosses matières organiques particulières ($> 200 \mu\text{m}$, cPOM) des horizons holorganiques présentent un patron de variation similaire à celui de la diversité des macro-détritivores (Figure II.6). Cependant, alors que le poids de cPOM varie en fonction des stades sylvicoles, le poids de la fraction de taille inférieure, les POM fines ($50\text{-}200 \mu\text{m}$), demeure stable au cours du cycle. On peut supposer une relation entre la diversité des macro-détritivores et la bio-dégradation des feuilles de hêtres (hypothèse H2) se déclinant en deux sous-hypothèses :

(H2.1) Les macro-détritivores présentent des différences spécifiques dans leurs rôles dans la dynamique des MOS

(H2.2) La BD des assemblages de macro-détritivores influence la dynamique des MOS

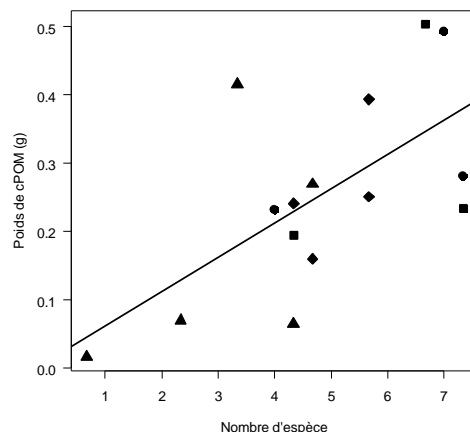


Figure II.6. Relation entre la masse de cPOM et la diversité des macro-détritivores, les cercles représentent les parcelles en phase de plantation (~31 ans), les carrés les parcelles en phase de croissance (~63 ans), les losanges les parcelles en phase d'amélioration (~132 ans) et les triangles les parcelles en phase de régénération (~186 ans). La ligne représente la droite de corrélation entre les deux variables ($R=0,799$, $p=0,010$).

Afin de tester cette hypothèse, j'ai mesuré l'effet spécifique de 8 espèces sur la biodégradation des feuilles entières de l'horizon OL et des feuilles partiellement décomposées de l'horizon OF (partie II.2.1.). Les espèces choisies sont celles qui dominaient les communautés échantillonnées en terme de densité/biomasse. Puis dans la partie II.2.2, j'ai déterminé l'effet de la diversité de quatre de ces espèces de macro-détritivores sur le processus de bio-dégradation des POM.

II.2. Relations entre la diversité des macro-détritivores et la biodégradation des feuilles de hêtre, études expérimentales

II.2.1. Effets des macro-détritivores sur la dégradation de la litière de hêtre

*Beech leaf degradation in laboratory experiments:
effects of eight detritivorous invertebrate species*
M. Hedde, F. Bureau, M. Akpa-Vinceslas, M. Aubert, T. Decaëns
Applied Soil Ecology (in press)

II.2.1.1. Introduction

Soil macrofauna plays an essential role in the initial comminution and degradation of organic matter entering the soil environment (Lavelle and Spain, 2001). Detritivorous macro-invertebrates have both direct and indirect impacts on litter degradation, through e.g. mechanical breakdown of dead leaves, biochemical modifications of OM during gut transit, mixing of organic and mineral particles, enhancement of microbial activity by increasing the available surface for microbial growth, physical disruption and/or dissemination of mycelial hyphae, etc (Irmeler, 2000; Hättenschwiler and Bretscher, 2001; Zimmer *et al.*, 2003; Zimmer *et al.*, 2005). These effects correspond to different mechanisms that take place at specific temporal scales (Lavelle, 1997): (i) the gut transit itself at the scale of a few hours; (ii) the enhancement of microbial activity in fresh faecal materials, which results in the release of labile nutrients at the scale of a few days; (iii) the sequestration and protection of undegraded OM in ageing bio-structures (e.g. faeces or constructions) at the scale of a few weeks to months; and (iv) the modification of OM turnover which results from particle redistribution in the soil profile at scales ranging from years to decade.

At even higher temporal scales, litter decomposition significantly affects the provision of key ecosystem services. Soil OM is currently estimated to comprise a world wide carbon reservoir of *ca.* 2500 PgC (Lal, 2004). Although most of this stock occurs in a stable form, changes in assimilation and mineralisation fluxes may have important implications for the global carbon cycle. For example, soil respiration, and the consecutive emission of CO₂ from soil to atmosphere, is one of the fundamental flows in the terrestrial carbon cycle and is estimated to be 50-60 PgC y⁻¹ (Schimel, 1995). Current concerns about climate change have conferred an increased impetus to research on the factors affecting the biological immobilisation/mineralization of soil OM (Zech *et al.*, 1997; Bond-Lamberty *et al.*, 2004; Kolari *et al.*, 2004).

Current literature dedicated to the impact of soil fauna on litter breakdown and decomposition provides a broad comparison of the influence of individual species on OM dynamics (Hättenschwiler and Bretscher, 2001; Zimmer *et al.*, 2003; Zimmer *et al.*, 2005). However, differences in experimental design, e.g. invertebrate species or litter type, mean that our knowledge still remains fragmentary. Therefore, despite the importance of these animals for terrestrial carbon fluxes, there is still a dearth of quantitative and qualitative comparisons of the effects of

detritivorous invertebrates on dead leaf degradation.

This study aims at quantifying and comparing the impacts of eight macro-invertebrates on beech leaf degradation in a laboratory experiment. We hypothesize that although soil biota present a continuum of roles for tree litter degradation and decomposition, detritivorous macro-invertebrates can be clustered into a few functional groups according to their short-term impact (3 weeks) on beech leaf degradation.

Table II.11: List of the detritivorous macro-invertebrate species, the corresponding codes and the mean biomass of each species during the course of the experiments (standard errors in brackets).

Taxonomic group	List of taxa	Code	Mean biomass (mg)
Oligochaeta (Lumbricidae)	<i>Dendrodrilus rubidus</i> (Savigny, 1826)	Drub	115.7 (8.4)
	<i>Lumbricus rubellus</i> Hoffmeister, 1843	Lrub	325.5 (6.5)
	<i>Lumbricus eiseni</i> Levinsen, 1884	Leis	154.0 (33.8)
Isopoda	<i>Oniscus asellus</i> Linnaeus, 1758	Oase	104.2 (19.9)
	<i>Philoscia muscorum</i> (Scopoli, 1763)	Pmus	45.2 (4.9)
Diplopoda	<i>Glomeris marginata</i> (Villiers, 1789)	Gmar	269.3 (16.2)
	<i>Polydesmus</i> sp Latreille, 1802	Poly	63.2 (25.1)
	<i>Cylindroiulus latestriatus</i> (Curtis, 1844)	Clate	55.0 (5.9)

II.2.1.2. Materials and Methods

II.2.1.2.a. Invertebrates and leaf litter collection

Eight macro-invertebrate species were selected within the three main taxonomic groups of temperate detritivorous macrofauna (earthworms, millipedes and woodlice) (Table II.11). All these species belong to the litter transformers, *sensu* (Lavelle, 1997), meaning that they produce short life-span, holorganic structures (faecal pellets) which promote microbial activity on a short time scale. They were the dominant species in terms of density and biomass in even-aged beech stands of the “Forêt Domaniale d’Eawy” (Normandie, France) (Hedde *et al.*, in press). Invertebrates were collected in a 120 year-old beech stand (see Aubert *et al.* (2003a) for a complete description of the stand). They were stored by species and maintained in the laboratory under experimental conditions (see below) for at least 1 week before the onset of experimentation to acclimate and prevent the input of non-experimental ingested material.

Litter was collected in the same beech stand in December 2004. Entire fresh and partially decayed beech leaves (judged by colour and texture) of similar size and decomposition stage were separated from bulk material in the laboratory and gently washed to remove non-leaf material (e.g. invertebrate faeces, wood debris and bud scales). Leaves were then oven-dried at 40°C for three days, homogenised and stored in plastic boxes. Nitrogen and carbon concentrations were

determined by gas chromatography with a CHN pyrolysis micro-analyser, and C:N ratios were computed. Fresh beech leaves contained 456.0 mgC g⁻¹, 16.8 mgN g⁻¹ and had a C:N ratio of 27.6, whereas partially decayed beech leaves contained 416.9 mgC g⁻¹, 18.5 mgN g⁻¹ and had a C:N ratio of 22.6.

II.2.1.2.b. *Microcosm experiment*

Hermetically sealed 200 mL glass jars were used as microcosms. Randomly chosen beech leaves (300 mg of leaves dry mass) were moistened in deionized water at the start of the experiment and added to the microcosms. Three microcosms (replicates) were set up for each species, and one individual was added into each of them. They were then stored for three weeks in climate chambers (10±1°C and a 10h light:14h dark photoperiod). No soil was included in the microcosms as the objective was to study leaf degradation and not leaf degradation + incorporation into the soil. Preliminary experiments indicated that three weeks' incubation resulted in a good survival rate under these conditions.

Initial body-mass differences were minimized by choosing individuals of similar fresh body-mass, and the mean individual mass during the course of the experiment was calculated as the mean of the initial and final mass. Supplementary microcosms were produced to replace those containing dead animals in order to obtain three replicates for each species and each date. Controls were set up in the same way (300 mg of leaf dry mass) but contained no invertebrates. In order to measure atmospheric C-CO₂, microcosms without beech leaf or animal were also set up.

II.2.1.2.c. *Laboratory analyses*

Carbon mineralisation (invertebrate respiration + microbial C mineralisation) was assessed by measurements of CO₂ release using the conductimetry method (Heemsbergen *et al.*, 2004). A 20 ml flask filled with NaOH (0.2 M) was placed in each microcosm, the C mineralisation was defined as mg C released per initial g C in the substrate and was calculated by comparing initial and final soda conductivity after a given incubation period:

$$C_{min_{i \text{ to } j}} = \frac{((Sc_i - Sc_j) - (Sc_{i \text{ atm}} - Sc_{j \text{ atm}})) \times k}{M_{C\text{-leaves}}}$$

where i and j are the incubation time (in days), Sc_i and Sc_j are the NaOH conductivities after i and j incubation days (mS cm⁻¹), Sc_{i atm} and Sc_{j atm} are the NaOH conductivities in microcosms without leaves or invertebrates after i and j incubation days (mS cm⁻¹), k is a constant determined by standard curves (mg C mS⁻¹ cm) and M_{C-leaves} is the initial amount of C in beech leaves (gC) at the beginning of the experiment. Carbon release was estimated for incubation periods of 0-2, 2-9, 9-16 and 16-22 days and cumulative curves were drawn to compare the C mineralisation kinetics induced by the presence of invertebrates.

Leaf mass loss (mg d⁻¹) was calculated from the difference between leaf initial dry mass and leaf

remnant dry mass at the end of the experiments. Faeces were collected after three weeks, oven-dried at 40°C and weighed to calculate their production rate (mg d⁻¹). Their organic carbon and total nitrogen contents were measured as described for litter leaves. They were finally segregated into four particle size classes by dry sieving (2-1 mm, 1-0.5 mm, 0.5-0.2 mm and 0.2-0.1 mm). Each particle size class was weighed to calculate the mean weighed particle size (MWPS):

$$\text{MWPS} = \frac{(1.5 \times M_{[2-1\text{mm}]} + 0.75 \times M_{[1-0.5\text{mm}]} + 0.35 \times M_{[0.5-0.2\text{mm}]} + 0.15 \times M_{[0.2-0.1\text{mm}]})}{100}$$

where $M_{[x-y\text{mm}]}$ is the mass of the particle size class x - y mm.

II.2.1.2.d. Data analysis

Means and standard errors were calculated for CO₂ release, leaf mass loss, faeces production, MWPS, organic C content, total N content and C:N ratio. ANOVA for repeated measures was used to test for differences between treatments on C-CO₂ release with “incubation times” as repeated measures, the invertebrate biomass in the microcosms was included as a covariate in the analysis. ANOVA and Tukey HSD *post-hoc* tests ($\alpha = 0.05$) were carried out to elucidate differences between treatment effects for each leaf degradation variable. When necessary, data were log-transformed to achieve homoscedasticity prior to ANOVA. Linear regressions were tested to investigate potential relationships between animal biomass and beech leaf degradation. ANOVA were performed using R Software (R Development Core Team, 2004).

To identify groups of homogeneous species with regards to their impacts on leaf degradation, a Hierarchical Clustering (HC) was performed using Ward’s method, on the observation data matrix, which contained 24 lines (objects = microcosms; 8 species x 3 replicates) and 7 columns (variables = leaf degradation parameters) (Ward, 1963; Roux, 1991). Leaf degradation parameters were “leaf mass loss”, “faeces amount”, “C-CO₂ release”, “faeces C content”, “faeces N content”, “faeces C-to-N ratio”, “faeces MWPS”.

A Principal Component Analysis (PCA) was performed on the same matrix to investigate the relationships between leaf degradation variables. Statistical analyses were performed with “ade4” package for R Software (R Development Core Team, 2004; Thioulouse *et al.*, 2004).

II.2.1.3. Results

Invertebrate mortality was higher (more than 60%) when fresh leaves were used than with partially decayed leaves (15%). Thus, the results presented hereafter are restricted to the impact of detritivorous species on partially decayed beech leaves. Arthropods which were alive at the end of the experiment had small body-mass change (less than 5%) and earthworms lost between 16% and 50% of their body-mass (for *Dendrodrilus rubidus* and *Lumbricus rubellus*, respectively).

II.2.1.3.a. C mineralisation in microcosms

C-CO₂ release was markedly influenced by microcosm treatments during the course of the study (Table II.12). Except in the early days of the experiment, the presence of earthworms increased C-CO₂ release compared with the controls, whereas no significant difference was observed in the case of arthropod species (Figure II.7). As early as 16 days after the begin of incubation, the C-CO₂ release induced by the presence of earthworms was two- to three-fold higher ($p < 0.05$) than in the case of arthropod species (Figure II.7). C mineralization in the presence of earthworms ranged from 3.07 to 3.59 ‰ of leaf C d⁻¹ for *D. rubidus* and *Lumbricus eiseni*, respectively. These values were significantly higher than those observed in the controls, *c.a.* 1.52‰ of leaf C d⁻¹ (Figure II.8a). Conversely, C mineralization in the presence of arthropods varied between 1.33 and 1.72‰ of leaf C d⁻¹ for *Cylindroiulus latestriatus* and *Glomeris marginata*, respectively, and did not differ significantly from the controls (Figure II.8a). Invertebrate biomass did not affect C-CO₂ release ($R^2 = 0.159$, $p > 0.05$).

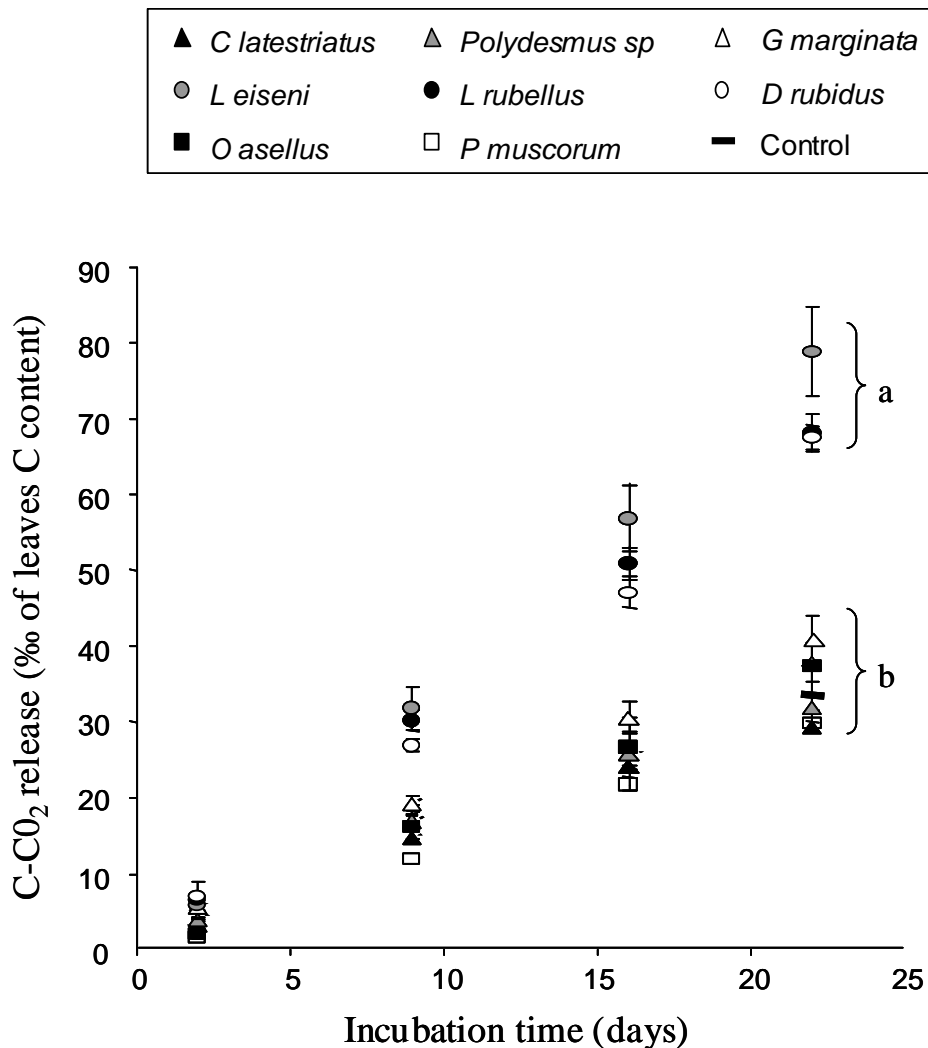


Figure II.7. Cumulated time course of C mineralisation in microcosms containing different detritivorous macro-invertebrate species and in control microcosms, vertical bars correspond to standard errors. Different letters indicate significant differences ($p < 0.05$, Tukey HSD test) in cumulated C-CO₂ release at the end of the experiment.

Table II.12: ANOVA for repeated measures of the effect of invertebrate species [8 species and controls] on C-CO₂ release in microcosms. Invertebrate biomass was a covariate.

Between treatments - Source	df	F-value	P
Treatment	8	54.40	<0.001
Invertebrate biomass	1	0.16	0.6891
Error	17		
Within treatments across repeated measures - Source			
Incubation time (repeated measure)	3	373.49	<0.001
Treatment x Incubation time	24	14.09	<0.001
Error	54		

II.2.1.3.b. Physical breakdown of partially decayed beech leaves

Leaf mass loss, faeces amount and MWPS were markedly affected by the experimental treatments ($F_{8,18}= 23.10$, $p<0.001$; $F_{7,19}= 6.71$, $p=0.001$ and $F_{7,19}= 3.65$, $p=0.001$; respectively). Beech litter breakdown was significantly stimulated in microcosms with earthworms or diplopods, while the presence of woodlice did not result in any significant change when compared with the controls (Figure II.8b). Microcosms containing *C. latestriatus* or *Lumbricus rubellus* had the highest values, c.a. 4.68 and 5.34 mg d⁻¹, respectively (Figure II.8b). The faeces production rate was lower for woodlice (0.56 and 0.38 mg d⁻¹ for *Oniscus asellus* and *Philoscia muscorum*, respectively) and highest for *C. latestriatus* (3.15 mg d⁻¹), whereas other species presented intermediate values (Figure II.8c). The faeces produced by diplopods had the highest MWPS and the lowest value was observed for *D. rubidus* (Figure II.8d). Invertebrate body-mass influenced leaf mass loss and faeces production ($R^2=0.321$, $p<0.005$ and $R^2=0.230$, $p<0.05$, respectively) while no relationships appeared with MWPS ($R^2=0.016$, $p>0.05$).

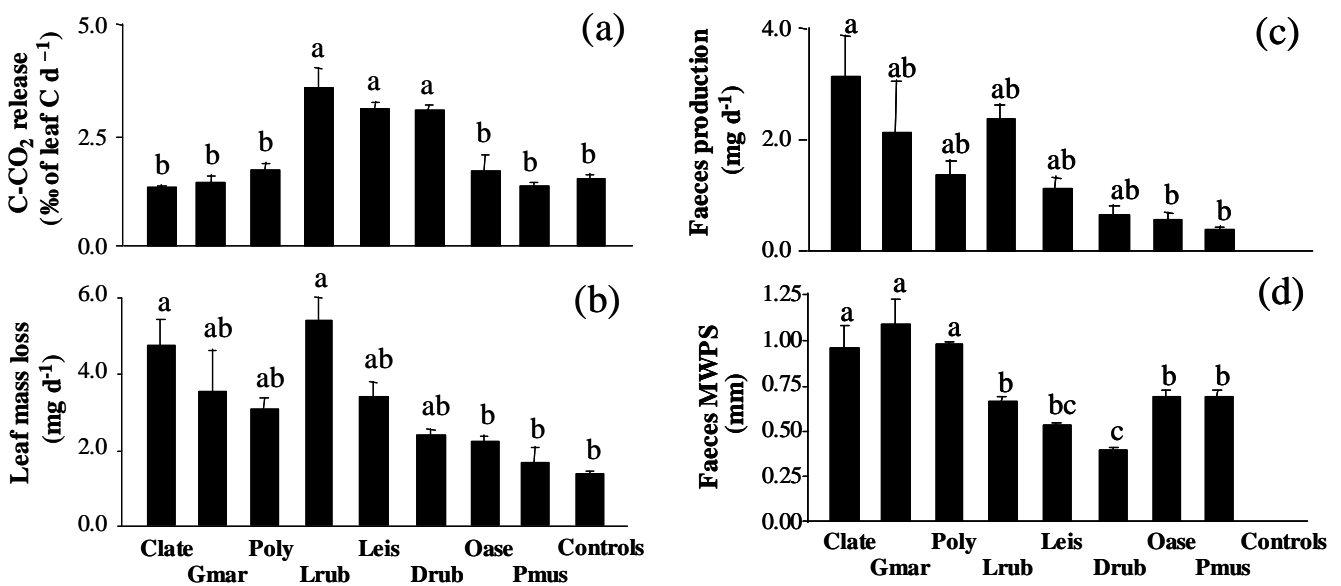


Fig. II.8. C-CO₂ release (a), beech leaf mass loss (b), faeces production (c) and faeces fragmentation (d) in microcosms containing different detritivorous macro-invertebrate species and in control microcosms. Bars represent the standard error; different letters indicate significant differences at $p<0.05$ (Tukey HSD test); species codes as in Table II.11.

II.2.1.3.c. *Organic matter modification in faeces*

The results of analysis of variance on the change in organic C, total N and C:N ratio of faeces indicated differences between treatments ($F_{8,18}= 29.56$, $p<0.001$; $F_{8,18}= 16.47$, $p=0.001$ and $F_{8,18}= 39.31$, $p=0.001$; respectively). While in most cases, organic C and total N contents in faeces did not differ from controls, significantly higher organic C content was observed in *G. marginata* and *C. latestriatus* faecal pellets while the contrary occurred for *L. eiseni* casts (Figures II.9a et II.9b). Faeces of *D. rubidus*, *L. rubellus* and *Polydesmus* sp. had a higher total N content than the original substrate (Figure II.9b). The C:N ratio in *Polydesmus* sp. and earthworm faeces was significantly lower than in the beech leaves they fed on (Figure II.9c).

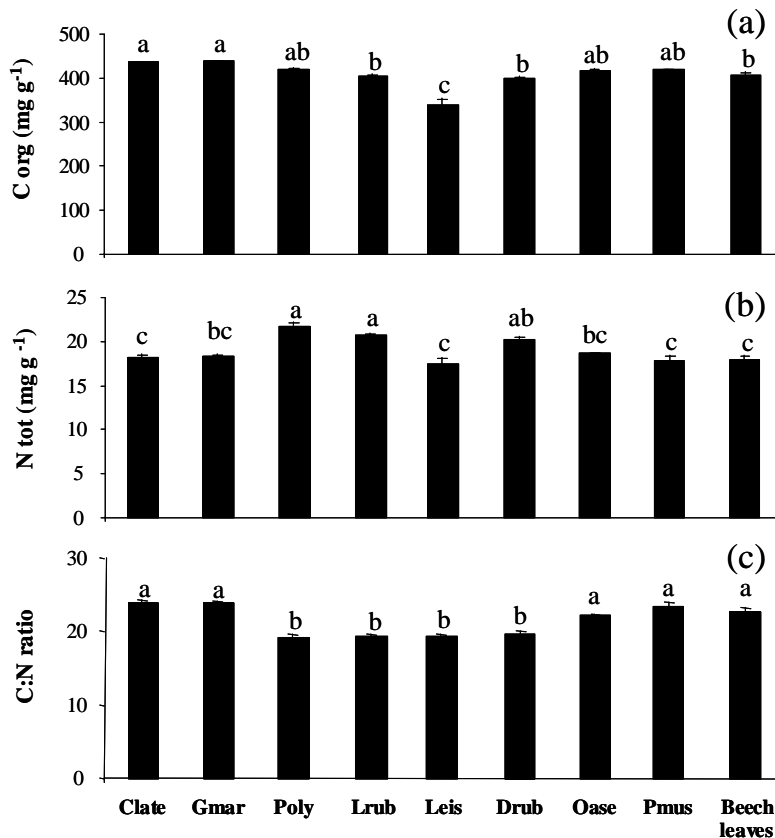


Figure II.9. Carbon (a) and Nitrogen (b) content, and C:N ratio (c) in the faeces of eight detritivorous macro-invertebrate species and in the litter substrate. Bars represent the standard error; different letters indicate significant differences at $p<0.05$ (Tukey HSD test); species codes as in Table II.11.

II.2.1.3.d. *Hierarchical clustering*

Hierarchical clustering strongly segregated earthworms and *Polydesmus* sp. from other arthropods (Fig. 4a). At the bottom of the dendrogram, observations were grouped by species (Figure II.10a). We chose to split observations into three clusters which were assumed to correspond to functional groups (*L. eiseni* and *D. rubidus*; *L. rubellus* and *Polydesmus* sp., *C. latestriatus*, *G. marginata*, *O. asellus* and *P. muscorum*).

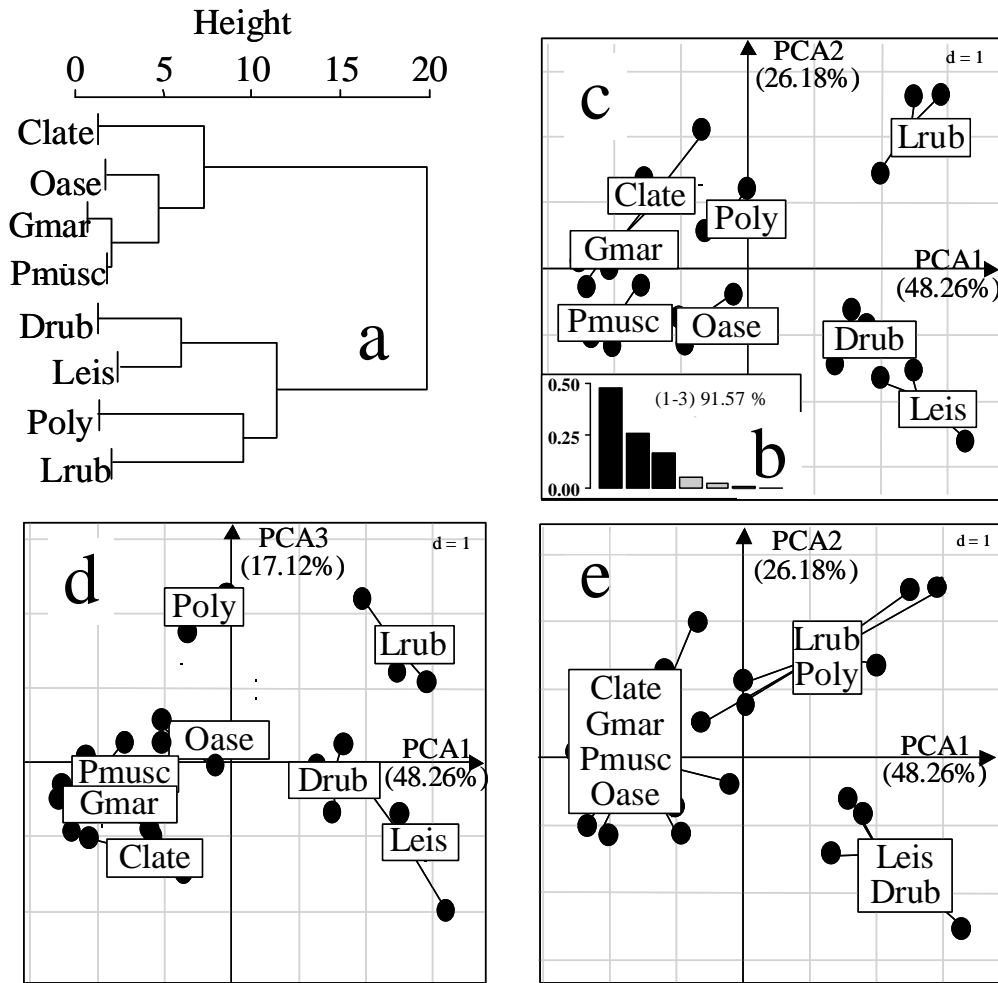


Figure II.10. Results of the Hierarchical Clustering (HC) and the Principal Component Analysis (PCA): HC dendrogram (a); PCA eigenvalue diagram (b); objects (microcosms) ordination on PCA1-PCA2 factorial plan with projections of the species barycentre (c); same representation on PCA1-PCA3 factorial plan (d); projection of the groups identified by the hierarchical clustering on PCA1- PCA2 (e); species codes as in Table II.11.

II.2.1.3.e. Principal Component Analysis

The first three axes of the PCA accounted for 91.57% of the total inertia. Due to the shape of the eigenvalue diagram, no other axes were retained for interpretation (Figure II.10b). PC1 (48.3%) separated C-CO₂ release (high positive correlation) from faeces org C content, C:N ratio and MWPS (high negative correlation) (Table II.13). The object ordination on PC1 segregated microcosms containing earthworms (positive scores) from those that contained diplopods and isopods (negative scores) (Fig. II.10c, d and e). PC2 (26.2%) separated faeces amount and leaf mass loss (high positive correlation) from C-CO₂ release (negative correlations), and separated *L. rubellus*, *Polydesmus* sp. and *C. latestriatus* (positive scores) from *L. eiseni* (high negative scores) (Table II.13, Fig. II.10c and e). PC3 (17.1%) separated faeces N content (positive correlation) to faeces amount and C:N ratio (negative correlation), and segregated *Polydesmus* sp. and *L. rubellus* (positive coordinates) from *C. latestriatus* and *L. eiseni* (negative scores) (Table II.13, Fig. II.10d).

Table II.13: Correlations between beech leaf degradation parameters and the first three axes of the PCA.

Variables	PCA1 (48.26%)	PCA2 (26.18%)	PCA3 (17.12%)
C-CO ₂ release	0.888	-0.263	-0.201
Leaf mass loss	0.620	0.682	-0.312
Faeces amount	0.405	0.769	-0.448
Faeces MWPS	-0.815	0.297	-0.029
Faeces org C content	-0.754	0.557	0.156
Faeces N content	0.300	0.554	0.773
Faeces C:N ratio	-0.848	0.006	-0.488

II.2.1.4. Discussion

The high mortality of invertebrates observed when using fresh beech leaves as substrate indicates that detritivorous macro-invertebrates require a preliminary transformation prior to consuming their food resource. This agrees with several previous studies. Among others, Beck (1989) found that the soil fauna of a beech forest in Germany accounted for 0% of the litter decomposition in the 1st year and 35 % in both the 2nd and 3rd years. *Armadillium vulgare* (Isopoda) mortality was shown to decrease with litter phenolics leaching (Zimmer and Topp, 2002) and litter palatability to *G. marginata* was found to depend on previous colonisation and decomposition by micro-organisms (Hassall and Rushton, 1984). In a recent review, (Zimmer, 2002) emphasized the role of litter-colonizing and –decomposing microbiota in making plant tissues more digestible through the breakdown of recalcitrant and deterrent compounds.

Table II.14: Broad comparison between the impact of invertebrates on litter mineralization in the present study and results of other published studies.

Invertebrates	Substrates	Influence on mineralisation	Authors
Diplopods			
<i>G. marginata</i>	Fresh oak leaves	↑	Hanlon and Anderson (1980)
<i>G. marginata</i>	Partially decayed beech leaves	↓	this work
Various species	Partially decayed beech leaves	↓	this work
Lumbricidae			
<i>L. rubellus</i>	Fresh oak leaves	↑	Zimmer <i>et al.</i> (2005)
<i>L. rubellus</i>	Partially decayed beech leaves	↑	this work
Various species	Partially decayed beech leaves	↑	this work
Various species	Poplar leaves	↓	Scheu and Parkinson (1994)
Isopods			
<i>O. asellus</i>	Fresh oak leaves	↑	Hanlon and Anderson (1980)
<i>O. asellus</i>	Partially decayed beech leaves	↑	Hattenschwiler and Bretscher (2001)
<i>O. asellus</i>	Decayed beech leaves	↓	this work
<i>P. scaber</i>	Fresh oak leaves	↑	Zimmer <i>et al.</i> (2005)
<i>P. muscorum</i>	<i>Pinus nigra</i> needles	↑	Teuben and Roelofsma (1990)
<i>P. muscorum</i>	Partially decayed beech leaves	↓	this work

In the present work, no significant change in C mineralisation was observed in the presence of macro-arthropods while the presence of earthworms led to an increase of C-CO₂ release when compared with invertebrate-free microcosms. While we do not have direct evidence for enhanced microbial biomass and activity, the increased C-CO₂ release is assumed to greatly reflect this (Maraun and Scheu, 1996), since soil animals contribute only 3-13% of total heterotrophic respiration in deciduous forest soils (Persson, 1989). Most studies investigating the effects of leaf litter processing by saprophagous macro-invertebrates have reported an increase in microbial activity (Hanlon and Anderson, 1980; Hättenschwiler and Bretscher, 2001; Zimmer *et al.*, 2005) (Table II.14). On the other hand, opposite results have also been reported in other works (Van Wemsen *et al.*, 1993; Scheu and Parkinson, 1994) (Table II.14). Maraun and Scheu (1996) suggested that these contrasting results may be caused by differences in the degree of degradation of the litter used in experiments. They asserted that litter processing by saprophagous macro-arthropods increases microbial respiration and biomass in the case of poorly decomposed litter, and that the opposite occurs when litter has been previously attacked by micro-organisms. Our results confirm this pattern for arthropods (woodlice and millipedes species), but it seems that earthworms do not conform to this model.

The observed impacts of invertebrates on the physical breakdown of beech leaves are in the range of previous works. Zimmer *et al.* (2005) found that *L. rubellus* degraded oak leaf litter more rapidly than *P. scaber* (5 mg d⁻¹ versus 1 mg d⁻¹, respectively; re-calculated results), and Coûteaux *et al.* (2002) recorded that *Pinus halepensis* needles were consumed at 4.4 mg.d⁻¹ by *Glomeris hexasticha* (re-calculated results). Nevertheless, Bonkowski *et al.* (1998) observed higher impact on beech litter for *G. marginata* (c.a. 13 mg d⁻¹; re-calculated results), but their experimental design did not eliminate meso-invertebrate species which may have led to an overestimation of leaf mass loss rates.

Our results indicate that the modification of organic C and total N contents from leaves to faeces differed between species. Changes occurred as a result of gut passage and nutrient assimilation. For instance, the N content was increased in the faeces of *Polydemus* sp., *L. rubellus* and *D. rubidus*. In our experiment where no materials other than leaves were available, additional N can only come from a restricted number of sources. Animals can directly excrete NH₄⁺ (Bocock, 1963; Striganova, 1971; Cárcamo *et al.*, 2000) and some of the nitrogen in the faeces may come from digestion of microbial biomass that was stripped from litter (Bignell, 1989; Maraun and Scheu, 1996). Comminution can also cause greater leaching of labile nitrogen from the litter fragments and ruptured cells (Teuben and Roelofsma, 1990).

The first PCA axis clearly demonstrates how C-CO₂ release was negatively correlated with faeces MWPS, C content and C:N ratio. This highlights how litter comminution by invertebrates stimulates C mineralisation through an increase in the leaf surface available for micro-organisms

(Hassall *et al.*, 1987). Furthermore, on the first three PCA axes, C-CO₂ release and faeces C content were negatively correlated, supporting the idea that faeces act as incubators for microbial activity, which in turn induces biochemical modifications of the OM contained in faeces (Lavelle, 1997). Leaf mass loss and faeces amount were positively correlated whatever the PCA axis. Even though it is obvious that faeces production is a function of substrate ingestion, this result also reveals a lack of coprophagy in this short-term experiment. Nevertheless, although coprophagy may occur in natural communities, its exact role and contribution to nutrition is still debated (Kautz *et al.*, 2002). The third axis indicated a negative correlation between faeces N and the C:N ratio. While most studies report that the slight reduction in C:N ratio after leaf litter processing by macro-arthropods is mainly caused by carbon assimilation during gut transit, the decrease in the C:N ratio in fresh faeces may also result from an increase in N content (Cárcamo *et al.*, 2000).

Our findings broadly support current knowledge on litter degradation by macro-invertebrates, and provide comparable data to infer the functional traits of the species studied from the way and the strength with which they degrade beech litter and enhance microbial activity. The three groups identified by the HC highlight the fact that, although taxonomy accounts for inter-individual differences, the objective functional groups identified *a posteriori* by statistical tools are not necessarily related to taxonomy. On the other hand, idiosyncratic impacts of species were observed in each of the identified groups, highlighting how much empirical data are still needed to propose a robust functional classification of litter invertebrates. Recently, for the first time ecosystem engineer species (earthworms, termites and ants of a Colombian savanna) were accurately grouped according to the biochemical and physical properties of the bio-structures they produced (Decaëns *et al.*, 2001; Hedde *et al.*, 2005; Mora *et al.*, 2005). Our results provide evidence that functional groups of “litter transformers” can also be proposed on the basis of their physical impacts on the litter substrate and of the properties of fresh their holorganic faeces. Three functional groups may thus be proposed within our dataset:

- 1) **N accumulators in fresh faeces.** This cross-phylogenetic group includes *L. rubellus* and *Polydesmus* sp. whose fresh faeces had the highest N contents. They also caused a large leaf mass loss, and produced high amounts of faeces with a high C content and low C:N ratio, but significantly differed in faeces MWPS and in their effect on CO₂ release. In a study dedicated to another Polydesmidae (*Harpaphe haydeniana* Wood), Cárcamo *et al.* (2000) also showed that N release was enhanced in fresh faeces. Similarly, high mineral N content in earthworm casts is commonly reported and attributed to excretory products and intestinal mucus as well as increased OM mineralization (Edwards and Bohlen, 1996; Haynes *et al.*, 2003). Direct excretion of ammonium within faeces has been demonstrated in fresh earthworm casts (Parkin and Berry, 1994; Devliegher and Verstraete, 1995) and proposed for *H. haydeniana* (Cárcamo *et al.*, 2000).
- 2) **Leaf grinders.** The presence of the earthworm species *D. rubidus* and *L. eiseni* led to high

physical fractionation of beech leaves that strongly enhanced C mineralisation and chemical modifications of the OM contained in their casts. Impacts were similar between the two species with regards to C mineralisation, leaf mass loss, faeces production and faeces MWPS and C:N ratio, but on the other hand, faeces C and N contents differed significantly. The low C:N ratio observed in *L. eiseni* faeces therefore results from a decrease in C content while it was caused by an increase in N content in the case of *D. rubidus* faeces. The large differences found between the three earthworm species in our study emphasize how important idiosyncratic impacts may be between epigeic species. We therefore need more research dedicated to epigeic impacts on forest litter degradation, a subject that has received little attention (Maraun and Scheu, 1996; Arpin *et al.*, 1998) compared with the study of endogeic and anecic impacts on soil OM dynamics (Parkin and Berry, 1994; Devliegher and Verstraete, 1995).

3) **Coarse debris makers** include the four macro-arthropods species *P. muscorum*, *O. asellus*, *C. latestriatus* and *G. marginata*. These species fragmented leaves into large fragments and had no significant impact on C mineralization and OM transformation. The low C-CO₂ release induced by the presence of these species may first be attributed to the relatively advanced degradation state of the leaves used in our experiment (Maraun and Scheu, 1996). Additionally, microbial community growth was probably not favoured by the large-sized particles that composed arthropod excrements. Finally, we have to consider that the substrate litter was collected in a mature beechwood growing on an acidic soil, pH_{KCl}=3.6, (Aubert *et al.*, 2004) and that this may have favoured fungal activities to the detriment of bacterial ones. Bacterial biomass is known to increase after passage through the millipede and woodlice gut, while the contrary is expected for fungal communities (Anderson and Bignell, 1980; Ineson and Anderson, 1985; Zimmer *et al.*, 2005). Thus, low respiration rates in faeces may be expected if the fungal biomass is depressed and not fully compensated for by bacterial increase over a short time scale.

The weak impacts found for woodlice species represents a surprising result. Among others, Hättenschwiler and Bretscher (2001) found that *O. asellus* increased leaf mass loss, stimulated microbial respiration by 37% and increased nitrate leaching by 50% and Zimmer *et al.* (2005) observed that litter mass loss, soil microbial respiration and the release of various soil elements (C, N, K, Ca, Mg) were increased in the presence of *Porcellio scaber*. However, Hättenschwiler and Bretscher (2001) and Zimmer *et al.* (2005) used 7 and 5 individuals in their experiments, respectively, while we used a single individual per microcosm. When recalculated, their results correspond with individual impacts of 0.71 mg d⁻¹ and 1.19 mg d⁻¹ of leaf mass loss for *O. asellus* and *P. scaber*, respectively. These values are therefore lower than our results (2.18 and 1.62 mg d⁻¹ for *O. asellus* and *P. muscorum*, respectively). Finally, the *O. asellus* and *P. muscorum* consumption rates observed in the present study (25 and 37 mg g⁻¹ d⁻¹, respectively) are in the range of currently published results, i.e. 20-60 mg g⁻¹ d⁻¹ on average for woodlice, depending on species

and food substrate (Zimmer, 2002).

The classification we propose may obviously be considered as tentative, as it is based on the effects of a limited number of species on a single substrate and because the ecological functions of detritivorous macro-invertebrates certainly involve mechanisms that were not taken into account in our study. Differences in the pathways of bio-structure maturation may differ strongly within the identified groups and should be addressed in future comparative microcosm studies. In the present debate on the magnitude of functional redundancy in soil food webs (Andrén and Balandreau, 1999; Laasko and Setälä, 1999; Bradford *et al.*, 2002), our results tend to demonstrate idiosyncratic effects of species. Nevertheless, diversity-ecological function relationships involving macro-détritivores need to be addressed to confirm this hypothesis.

Our results however highlight the possible use of bio-structures (faeces) and litter physical transformations as “hard traits” (Diaz *et al.*, 1999) to propose functional groups of litter dwelling invertebrates, an approach that has been used to date only for soil engineers (Decaëns *et al.*, 2001; Hedde *et al.*, 2005). Attention should now be paid to identifying relevant biological traits that could be used as predictors of species function in the soil and/or litter, thus allowing standardized experiments and comparisons across a higher number of species (Hedde *et al.*, 2005).

II.2.2. Effets de la diversité des macro-détritivores sur la dégradation de la litière de hêtre

Mechanisms responsible for diversity-leaf degradation relationship within litter invertebrate experimental assemblages

M. Hedde, F. Bureau, M. Chauvat, T. Decaëns
soumis à Ecology Letters

II.2.2.1. Introduction

Environmental modifications through human activities from local to global scales and the subsequent biodiversity erosion have led to widespread concerns (Rio, 1992). Biodiversity, *sensu lato*, became a hot research topic in the last decade (Hooper *et al.*, 2005). Among other questions, the effect of biodiversity (BD) on the magnitude of ecosystem functions (EF) (e.g. productivity, carbon storage or nutrient cycling) at short term scale was the focus of an abundant literature which provided evidence of a relationship between diversity levels and the amount of specific ecosystem processes (Loreau, 2000; Hooper *et al.*, 2005).

Two major types of mechanisms have been recognized to explain BD-EF relationships (complementarity and selection effects), leading to different biodiversity effects. The functional niche complementarity (the “complementarity effect”) occurs when competition between inter-specific neighbors is lower than between con-specifics as a result of a differentiation in resource requirements and leads to a more efficient use of resource space (Hooper, 1998; Loreau, 1998). Alternatively, positive relationships between species richness and ecosystem processes may result from a “selection effect”, *i.e.* the increased probability of selecting species with extreme functional traits at higher levels of species richness (Loreau, 2000). Interactions between species have also been proposed as a possible mechanism to explain a positive correlation between species richness and the rates of ecosystem processes (Vandermeer, 1989; Fridley, 2001). The consequences of biotic interactions deserve greater attention if we wish to improve our understanding in the BD-EF relationship (Hooper *et al.*, 2005).

On the other hand, many experiments also suggested that community composition is at least as important as species or functional richness alone to predict ecosystem properties (Tillman, 1997; Symstad *et al.*, 1998; Wardle *et al.*, 1999; Spehn *et al.*, 2000; Hector, 2002). Decomposition, soil organic matter dynamics, nutrient uptake by soil micro-organisms, and nutrient retention, for example, are more strongly influenced by differences in functional traits of the dominant plant species than by community diversity per se (Hooper and Vitousek, 1997a; Wardle *et al.*, 1997; Bardgett and Shine, 1999; Hector *et al.*, 2000; Korthals *et al.*, 2001).

As attention has been concentrated almost exclusively on plants so far, other kinds of communities (animals or microorganisms) may display other biodiversity impacts. This may be, for example, the case when species have impacts mediated by the chemical quality of food and substrates or by

modification of the physical structure of their environment (Jones *et al.*, 1994). Litter-feeding macrofauna have a tremendous impact on decomposition because they process large amounts of litter (Cárcamo *et al.*, 2000; David and Gillon, 2002; Hedde *et al.*, in press) and because of their feedback on performance, activity, and community composition of microbial decomposers and smaller litter and soil fauna (Anderson, 1975; Brown, 1995; Maraun *et al.*, 1999).

In this paper, we explored how two measures of diversity (species and functional trait) in small experimental communities of soil macro-détrivore invertebrates influenced selected indicators of organic matter degradation. Further, to identify the relative impact of selection and complementarity effects, we compared the yields of species mixtures with their expected yields based on the impacts of the same species cultivated in monocultures (Loreau *et al.*, 2001; Hooper *et al.*, 2005).

II.2.2.2. Material and Methods

II.2.2.2.a. Invertebrates and leaf litter

Four detritivore macro-invertebrate species were selected for this study: a woodlouse (*Oniscus asellus* Linnaeus 1758), an earthworm (*Dendrodrilus rubidus* (Savigny, 1826)) and two millipedes (*Glomeris marginata* (Villiers, 1789) and *Cylindroiulus latestriatus* (Curtis, 1844)). Individuals of each species were collected in the litter of the “Forêt Domaniale d’Eawy”, Normandie, France. These species were selected because they were found to dominate detritivore communities in the sampling forest (about 55% of total macro-détrivore biomass, with values > 70% in 63% of the 45 samples, Hedde *et al.* (in press)). At laboratory, invertebrates were maintained under experimental conditions (described below) for at least 1 week before the onset of the experimentation to acclimate and prevent input of non-experimental material.

Litter was collected in a 120-year-old beech stand of the same forest in December 2004 (stand characteristics are given in Aubert *et al.* (2003a)). Partially decayed beech leaves (judged by colour and texture) of similar size and decomposition stage were separated from bulk material at laboratory and gently washed to remove non-leaf material (invertebrate faeces, bud scales, etc). Then, leaves were oven-dried (40 °C) for three days, homogenised and stored in plastic boxes. Nitrogen and carbon concentrations were determined by gas chromatography with a CHN pyrolysis micro-analyser. Decayed beech leaves contained 416.9 (\pm 11.9) mgC g⁻¹, 18.5 (\pm 0.3) mgN g⁻¹ and had a C:N ratio of 22.6 (\pm 0.7).

II.2.2.2.b. Experimental design

Hermetical 200 mL glass jars (8 cm height and 7 cm diameter) were used as microcosms. All possible mixtures from 1 to 4 species were made with *C. latestriatus*, *D. rubidus*, *G. marginata* and *O. asellus*. In each microcosm, we added one individual per invertebrate species and beech leaves previously soaked in deionized water at a constant *per capita* mass (300 mg of dry leaves per

individual). Microcosms were stored for three weeks in climate chambers ($10\pm 1^\circ\text{C}$ and a 11h light:13h dark photoperiod). No soil was included in the microcosms as the objective was to study leaf degradation and not leaf degradation + incorporation into the soil. Preliminary experiments indicated that three weeks' incubation resulted in a good survival rate under these conditions (Hedde, unpublished data).

We chose individuals of similar fresh body-mass to minimize initial invertebrate biomass differences between microcosms. Controls were set up in the same way but contained no invertebrate. In order to measure initial atmospheric C-CO₂, microcosms devoid of beech leaves and animals were made. Three replicates were built for each treatment, giving a total number of 80 microcosms.

II.2.2.2.c. Leaf degradation measurements

Carbon mineralisation (invertebrate respiration + microbial C mineralisation) was assessed by measurements of C-CO₂ release using the conductimetry method (Heemsbergen *et al.*, 2004). A 20 ml flask filled with NaOH (0.2 M) was placed in each microcosm, the C-CO₂ release (mg) was calculated by comparing initial and final soda conductivity after a given incubation period:

$$C_{\text{min}_{i \text{ to } j}} = ((S_{c_i} - S_{c_j}) - (S_{c_{i \text{ atm}}} \text{ and } S_{c_{j \text{ atm}}})) \times k$$

Where $C_{\text{min}_{i \text{ to } j}}$ is the amount of C-CO₂ released (mg) between i and j incubation time (in days), S_{c_i} and S_{c_j} are the NaOH conductivities after i and j incubation days (mS cm^{-1}), $S_{c_{i \text{ atm}}}$ and $S_{c_{j \text{ atm}}}$ are the NaOH conductivities in microcosms without leaves or invertebrates after i and j incubation days (mS cm^{-1}), and k is a constant determined by standard curves ($\text{mg C mS}^{-1} \text{ cm}$). C-CO₂ release was estimated for incubation periods of 0-2, 2-9, 9-16 and 16-22 days and cumulative release after 21 days were used in further analyses.

Leaf mass loss was calculated from the difference between leaf initial dry mass and leaf remnants dry mass at the end of the experiments.

II.2.2.2.d. Morphological traits

In this work, a set of morphological traits related to resource foraging and litter fragmentation were chosen and identified as functional traits. These included body length, body diameter, body length:diameter ratio, body mass and the type of comminution apparatus. Traits were described for each species according to literature (Bouché, 1972; Sims and Gerard, 1985) and categorized when numerical to provide a qualitative matrix (Table II.15). This matrix was used to perform a multiple correspondence analysis (MCA) (Tenenhaus and Young, 1985) which provided a morphological trait space defined by species coordinates in the MCA factorial space. For each experimental species mixture, we assessed (i) the density of species packing in the morphological space by the mean nearest neighbour Euclidean distance (mNND) and the minimum nearest neighbour Euclidean distance (minNND) and (ii) the volume occupied by the assemblage in this morphological space by

the minimum spanning tree (MST), *i.e.* the minimum sum of the lengths of $n-1$ lines segments that connected n points (Ricklefs and Travis, 1980) (Figure II.11).

Table II.15. Coded morphological traits related to substrate feeding

Species	Length (mm)	Width	Mass	Comminution apparatus	Length:width ratio
<i>C. latestriatus</i>	30-50	1-2	< 0.1 g	Mandibule	20-30
<i>G. marginata</i>	5-20	5-8	> 0.1 g	Mandibule	<10
<i>O. asellus</i>	5-20	5-8	< 0.1 g	Mandibule	<10
<i>D. rubellus</i>	30-50	3-4	> 0.1 g	Gizzard	10-20

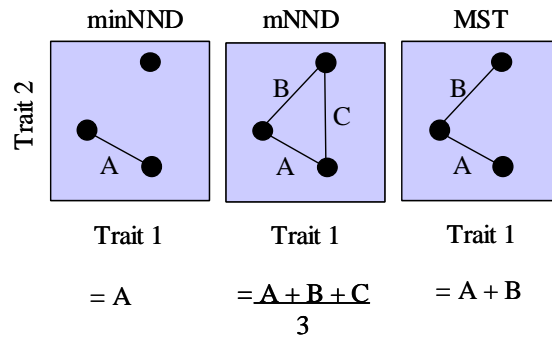


Figure II.11 The different measures of morphological trait structure, illustrated by the position of three hypothetical species in a two-dimensional niche, minimum nearest neighbour in Euclidean distance (minNND), mean nearest neighbour in Euclidean distance (mNND), and minimum spanning tree in Euclidean distance (MST) (Franzén, 2004).

II.2.2.2.e. Mechanisms of assemblage performances

Although some indices allow separating the different mechanisms by which interaction within assemblages may influence ecological processes (Hector, 1998; Loreau *et al.*, 2001), their calculation requires measuring individual species effects in the mixture and thus they cannot be used when soil processes are investigated. A more stringent test is provided by transgressive overyielding, which has been proposed as the “acid test”, because the sampling effect alone cannot give significant positive transgressive overyielding (Loreau, 1998; Huston *et al.*, 2000). It occurs when a mixture outperforms the highest performing “monoculture” and can be calculated as the deviation from the maximum single-species effects (Dmax):

$$D_{max} = [O_t - \max(M_i)] / \max(M_i),$$

where O_t is the observed total effect of a selected assemblage and M_i is the maximum effect in any of the species in the assemblage in single-species experiments.

While transgressive overyielding in C mineralisation can be attributed solely to species complementarity, transgressive overyielding in leaf mass loss should result from facilitation as well as complementary effects. Facilitation involves gain of biomass for at least one of the species in the assemblage (Bruno *et al.*, 2003), we thus propose to calculate the deviation between observed and expected final invertebrate biomass, on the basis of “monocultures” results, (D_b):

$$Db = [Ob - Eb]/Eb ,$$

where Ob is the observed and Eb is the expected final invertebrate biomass of a given experimental assemblage calculated on the basis of “monoculture” results.

II.2.2.2.f. *Statistical analyses*

The effect of species in “monocultures” and species number in mixtures on leaf mass loss and C-CO₂ release were tested by one-way ANOVAs with respectively “species” and “species diversity” as independent factors. The effect of morphological structure of species mixtures on leaf mass loss was tested by one-way ANOVAs with either “minNND”, “mNND” or “MST” as independent factor. Comparisons of means were made using Tukey HSD test ($\alpha = 0.05$). Normality of data distribution was tested with the Shapiro test, and variables were log-transformed prior to analyses to reduced asymmetry in their distribution when necessary. Differences between deviation indices and zero were tested using one-side Student’s t test (95% confidence intervals). All statistical test were performed with R software (R Development Core Team, 2004).

To compare the accuracy of classifying assemblages either by species number or by morphological structure to explain assemblage impacts on leaf mass loss, we used the complement of the relative variance (Webster and Oliver, 1990):

$$RV = 1 - [s^2_w / s^2_t],$$

where s^2_w is the within class variance and s^2_t is the total variance. Thus, RV corresponds to the part of the total variance explained by a given factor, here the classification type.

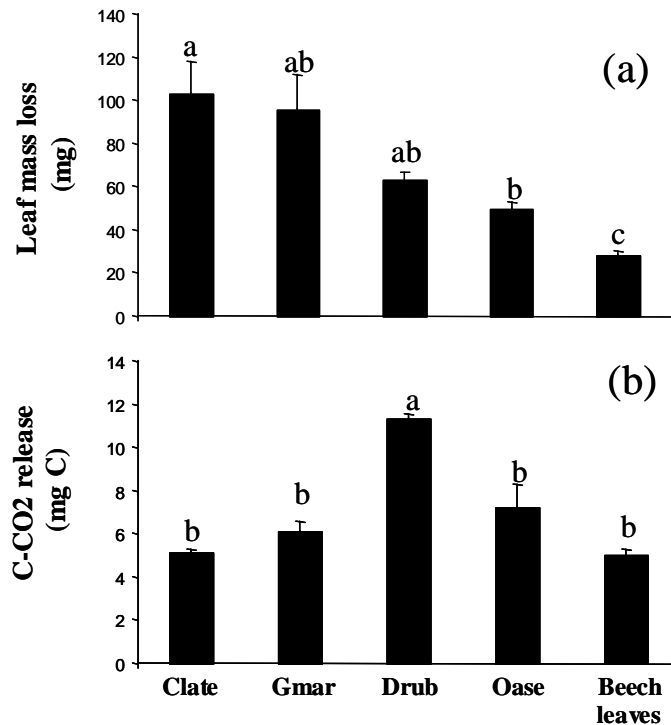


Figure II.12 Mean cumulated (a) beech leaf mass loss and (b) C-CO₂ release during the course of the three-weeks experiment according to treatments. Bars were standard error, different letters indicate mean differences ($p=0.05$).

II.2.2.3. Results

II.2.2.3.a. “Monoculture” experiments

At the end of the experiment, cumulated beech leaf mass loss was significantly increased in treatments with invertebrate whatever the species considered. Furthermore, significant differences between treatments were found, with the lowest value of leaf mass loss observed in presence of *O. asellus* and the highest value in presence of *C. latestriatus*, (Figure II.12a). Except for *D. rubidus*, whose presence increased cumulated C-CO₂ release, no further significant differences in C-CO₂ release were observed between treatments and controls (Figure II.12b).

II.2.2.3.b. Species number effect on C-CO₂ release and leaf mass loss

Both leaf mass loss and C-CO₂ release responded significantly and in a similar way to the factor species richness (Figure II.13). They significantly and continuously increased with the number of species in microcosms from 1- to 3- but decreased in 4-species assemblages showing then a hump shaped pattern. All observed values were significantly higher than in the controls, except for C-CO₂ release in single- and four-species microcosms (Figure II.13).

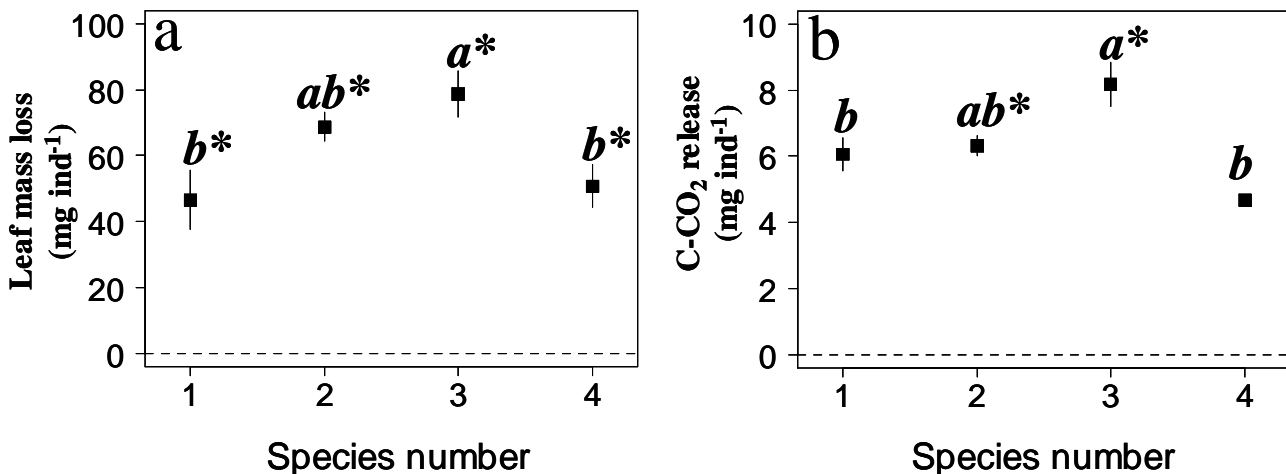


Figure II.13: Mean experimental assemblage performances on (a) leaf mass loss, (b) C-CO₂ release according to the assemblage number of species. Squares are means over the course of the experiment, bars are standard errors, different letters indicate significant differences at $p < 0.05$ (Tukey HSD test), asterisks indicate that mean differed from controls without animals.

Transgressive overyielding on leaf mass loss was recorded for assemblages with two and three species, but not with four (Figure II.14a). No transgressive overyielding on C-CO₂ release occurred in the experimental assemblages whatever the species number (Figure II.14b). Leaf mass loss and C-CO₂ release were not correlated with mean assemblage biomass or deviation from observed biomass (Db) (data not shown). While Db of two- and three-species treatment did not differ from zero (-0.02 and 0.02), four-species treatment Db was significantly lower than zero (-0.06).

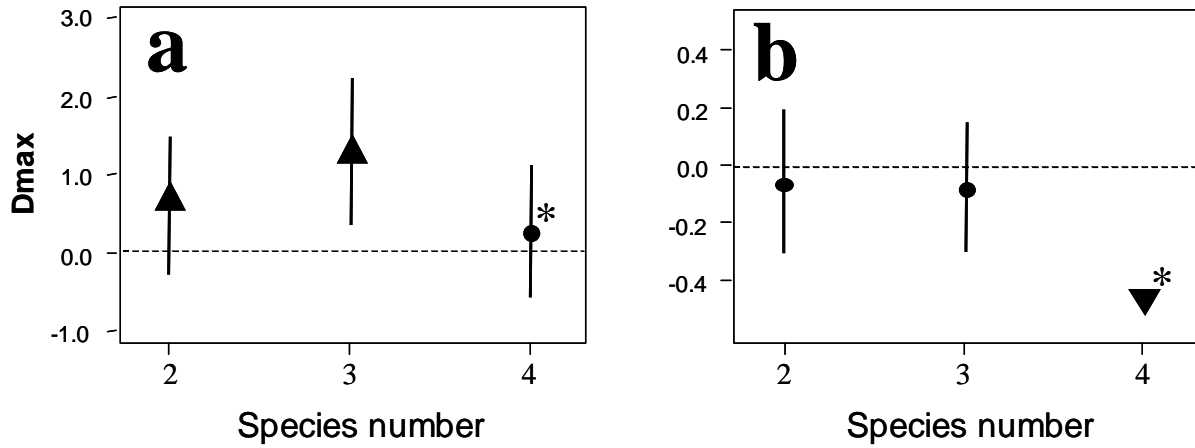


Figure II.14: Transgressive overyielding (Dmax) on (a) leaf mass loss, (b) C-CO₂ release according to the assemblage number of species. Circles indicate values that do not differ from zero, upper triangles values significantly higher than zero and lower triangle values significantly lower than zero, bars are standard errors, asterisks indicate treatments whose Db were significantly lower than zero, all other Db were not different from zero.

II.2.2.3.c. Morphological structure effect on leaf mass loss

All assemblages induced a greater leaf mass loss than this observed in controls without animals. Leaf mass loss tended to increase with experimental assemblage minNND (Figure II.15a) and increased until mNND reached 1.8 and decreased for higher values (Figures II.15b). Significant differences in assemblage performances were also found according to MST levels. At both low and high MST levels, comparatively lower values of leaf mass loss were monitored with regard to intermediate range of MST levels. (Figure II.15c).

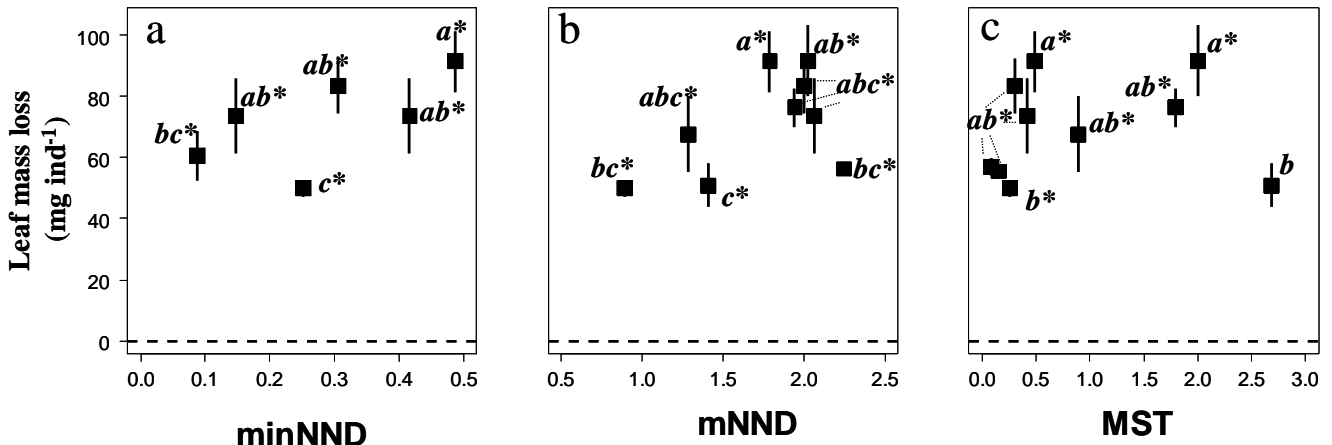


Figure II.15: Mean experimental assemblage performances on leaf mass loss according to the assemblage morphological structure, (a) minimum NND, (b) mean NND and (c) MST. Squares are means over the course of the experiment, bars are standard errors, different letters indicate significant differences at $p < 0.05$ (Tukey HSD test) asterisks indicate that mean differed from controls without animals.

We found transgressive overyielding on leaf mass loss for several assemblages, either with the lowest minNND, with mNND higher than 1.8 (in three of five mixtures) or with intermediate MST levels (Figure II.16). Few levels of morphological structure had significant (lower than zero) Db, and corresponded to the *D. rubidus*-*G. marginata* and the *D. rubidus*-*G. marginata*-*O. asellus*-*C.*

latestriatus mixtures.

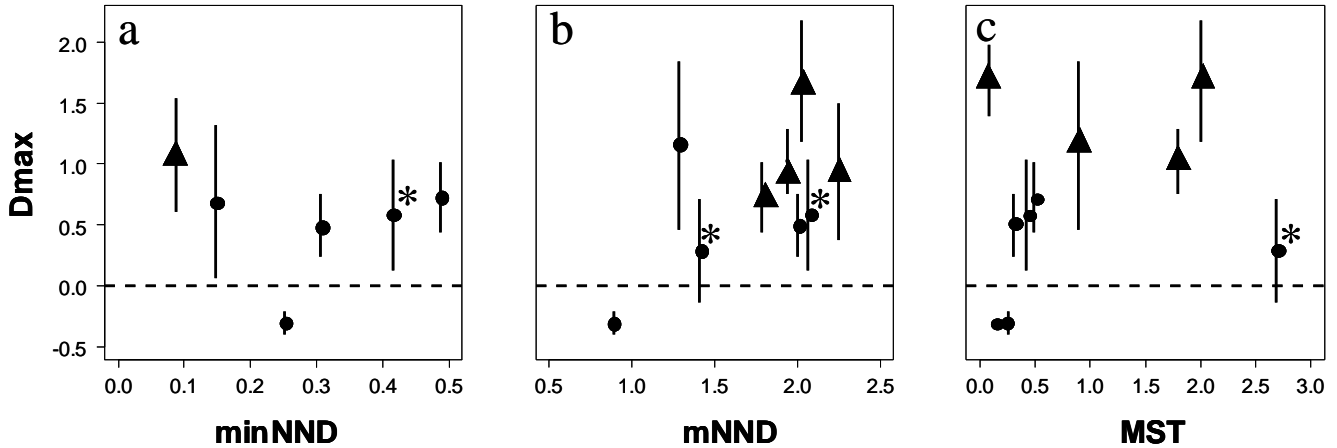


Figure II.16: Transgressive overyielding (D_{max}) on leaf mass loss according to the assemblage morphological structure, (a) minimum NND, (b) mean NND and (c) MST. Circles indicate values that do not differ from zero, upper triangles values significantly higher than zero and lower triangle values significantly lower than zero, bars are standard errors, asterisks indicate treatments that had D_b significantly lower than zero.

II.2.2.3.d. Species number vs morphological structure effects

Alone, the species number in treatments had a low contribution (23.0%) to the total observed variance of leaf mass loss. In opposite, classifying the treatments by their morphological composition (minNND, mNND and MST) allowed a much better explanation of the variance (98.9%, 95.7% and 93.3%, respectively).

II.2.2.4. Discussion

II.2.2.4.a. Monocultures

Our findings on impacts of invertebrate “monocultures” on leaf mass loss agree with the current knowledge of how soil detritivores contribute to litter degradation. The leaf mass loss rates observed in our work are in agreement with values reported in other studies (Coûteaux *et al.*, 2002; Zimmer *et al.*, 2005; Hedde *et al.*, in press). But we did not find significant impact of species on C-CO₂ release except in the case of *D. rubidus*. Weak or neutral impacts of arthropod activity on C mineralization has already been noticed in few studies (Van Wemsden *et al.*, 1993; Scheu and Parkinson, 1994) although opposite trends were also frequently reported (Hättenschwiler and Bretscher, 2001; Zimmer *et al.*, 2005). Maraun and Scheu (1996) suggested that such contrasted results may be caused by differences in the degree of degradation of the litter used in experiments.

Our results emphasised that the amount of C-CO₂ release was not linked to leaf mass losses. Numerous studies have described the role of soil animals in changing the activity of microbial community, either directly or indirectly (Anderson, 1975; Hättenschwiler and Bretscher, 2001; Zimmer *et al.*, 2005). While we do not have direct evidence for enhanced microbial biomass and activity, the increased C-CO₂ release is assumed to greatly reflect this (Maraun and Scheu, 1996),

since soil animals contribute only 3-13% of total heterotrophic respiration in deciduous forest soils (Persson, 1989). In a study dedicated to the effects of 8 detritivore species on beech leaf degradation, Hedde *et al.* (in press) suggested that the four species used in our work belonged to different functional groups. *C. latestriatus*, *O. asellus* and *G. marginata* were assigned to the coarse debris makers, which group the species that produce dejections composed by large debris and that do not enhance microbial activity. Conversely, *D. rubidus* was assigned to the leaf grinders which promote microbial activity by producing very small debris in dejections.

II.2.2.4.b. *Species number effect on leaf mass loss*

Our results showed that the species richness of experimental assemblages *per se* influenced leaf mass loss and C-CO₂ release. Performances increased from 1- to 3-species assemblages and decreased in 4-species mixtures. Recent studies suggested a significant impact of macro-invertebrate species richness, at least at low levels, on decomposition and nutrient cycling (Scheu *et al.*, 2002; Heemsbergen *et al.*, 2004). Experimental manipulations suggested that the loss of species diversity within functional groups of earthworms alters the ability of soil microorganisms to process organic substrates (Scheu *et al.*, 2002).

The significant transgressive overyielding observed herein for leaf mass loss in the 2 and 3 species mixtures underlie species complementarity since facilitation can be excluded on the basis of Db results. This concurs with the idea that detritus food webs require a minimum level of functional complementarity between detritivore species to function efficiently (Gobat *et al.*, 1998). The lack of significant overyielding in the 4-species mixture may result from the idiosyncratic effects of a single species in this specific case (*sensu* Lawton and Brown (1994)). In fact, our experiment only allowed a single mixture with this richness level, and the biomass of *D. rubidus*, the more performing species in C-CO₂ release, was significantly depleted in all the corresponding microcosms (-13%), probably because of competitive interactions for a limited number of resources with the other species. This warrants further testing in laboratory with a higher number of species and/or different species. Assessing the number or type of resource available as an explicative factor in BD-EF relationship should also receive more attention (Zimmer *et al.*, 2005).

II.2.2.4.c. *Morphological structure effect on leaf mass loss*

The increase of leaf mass loss with minNND associated with its “hump-shaped” variation with mNND, and, to a lesser extent, with MST chiefly supports the niche complementarity hypothesis (Hooper, 1998; Loreau, 1998). High morphological similarity (low minNND, mNND and MST) was associated with low leaf mass loss, suggesting that competitive interactions between morphologically related species result in a loss of assemblage performance. Furthermore, that mixtures with high minNND had the greatest effect on leaf mass loss also reflects the importance of the minimum morphological similarity in assemblages. Finally, not enough similarity (high mNND

and MST) also resulted in a slight but significant decrease of leaf mass loss. As facilitation interactions were not supported by the Db values, this decrease may reflect a negative impact of niche gaps within the detritus food chain. The optimal level of morphological dispersion (mNND between 1.8 and 2.0; MST > 0.5) thus may correspond to a point of equilibrium between an increase of competitive interaction and a loss of complementarity within species assemblages. Conversely to what was proposed by Loreau (2000), our results suggest that direct interactions between species generate effects that may be separated from both selection and niche complementarity effects. They also confirm the view that trait differences among species constitute a major component of functional diversity, which is crucial for the way how communities may use resources (Diaz and Cabido, 2001). On the other hand, the high variability of assemblage performance observed for some levels of morphological structure also indicates that species idiosyncratic impacts may also be important to explain punctual differences between our microcosms.

II.2.2.4.d. *Species number and morphological structure*

Assemblage morphological structure explained much more complement of relative variance than species number. This supports the idea that when addressing BD-EF relationships, species number matters only to the extent it provides phenotypic variation related to the particular function considered (Loreau, 2000). Therefore and as already mentioned by several authors (Diaz and Cabido, 2001; Heemsbergen *et al.*, 2004; Wardle, 2006), species number may not be a satisfying surrogate of biodiversity when addressing BD-EF relationships. There is a growing interest in measures of diversity that incorporate biologically meaningful characteristics of species (McClain *et al.*, 2004); for instance, resource dimensions (Alatalo and Alatalo, 1977), taxonomic structure (Clarke and Warwick, 2001), phylogenetic diversity (Faith, 2002), trophic position (Cousins, 1991), body size (Cousins, 1991), and morphology (Roy and Foote, 1997). These measures have the potential to reveal more about the specific causes of diversity effects than does the simple number of species and its general relationship to environmental gradients. Approaches that focus on functional effect traits of individual and their interactions (how they compete directly or indirectly, and how they modify the biotic and abiotic environment) may provide more reliable results in many cases (Chapin III *et al.*, 2000; Huston *et al.*, 2000; Wardle, 2006).

Still little experimental data have been provided on the functional consequences of varying the composition of soil communities (Behan-Pelletier, 1999; Mikola *et al.*, 2002; Heemsbergen *et al.*, 2004). According to Gobat *et al.* (1998), detritus food webs involve a succession of detritivore species of decreasing body-size which uses and fragment organic substrates (commonly decaying plant material) in particles of decreasing size. In this view, individual morphological traits are strongly related to their functional impacts on litter degradation. Moreover, the morphological structure of an assemblage is therefore expected to drive the kind and strength of interspecific

interactions and how they may affect ecosystem processes. A high dispersion of morphological trait within a given community will for example indicate a low level of interspecific competition and a high level of niche complementarity between species (Ricklefs and Travis, 1980; Weiher and Keddy, 1999; Diaz and Cabido, 2001).

II.2.2.5. Conclusions

The morphological structure of ecological communities has been described as a direct result of the interactions between co-existing species (Agosta and Janzen, 2005). A well recognised internal assembly rule (*sensu* Belyea and Lancaster, 1999) refers to the way co-existing species reduce competition by limiting their morphological similarity (*e.g.* by regular body size spacing or overdispersion of traits related with resource use). In our results, a significant relationship was found between the dispersion of species morphological traits and the impact of assemblages on leaf mass loss. This suggests that internal assembly rule may also select for species functional effect traits and thus determine the amount of impact communities may have on ecosystem functions. Although this hypothesis may not be easily transposed to other biological models, it constitutes a first contribution to the understanding of the relationships between functional response and effect traits (Hooper *et al.*, 2005). One value of our work was therefore to build a link between the perspectives of community and ecosystem ecology which has been historically hampered by the increasing separation of the two sub-disciplines that has prevailed during decades (Loreau, 2000).

II.2.3. Principaux résultats obtenus sur le sol de la rotation forestière d'Eawy

Les résultats obtenus par l'approche empirique et par les expérimentations en laboratoires sont résumés ici :

- *Les communautés de macro-détritivores :*
 - ✓ La diversité des macro-détritivores est faible (6 espèces de vers de terre, 6 espèces de cloportes et 7 espèces de diploptides) mais concorde avec les données couramment publiées dans la littérature. Elle diminue avec l'âge du peuplement de hêtre et il n'existe pas de succession d'espèce *sensu stricto*.
 - ✓ Les facteurs externes dirigeant la composition des communautés de macro-détritivores sont principalement : (i) l'acidification du sol par le traitement en futaie régulière de hêtre; (ii) l'absence d'essence à litière améliorante en fin de rotation; (iii) l'ouverture de la canopée dans les phases d'amélioration et de régénération et (iv) la forte variabilité de l'episolum humifère à l'intérieur d'un stade sylvicole.
 - ✓ Ces facteurs agissent respectivement en (i) empêchant la présence de vers de terre endogés ou anéciques sensibles aux faibles pH, (ii) empêchant le changement théorique de communautés lors d'une modification des ressources (apport de litière améliorante), (iii) ayant un impact sur les retombées de litière et les conditions micro-climatiques et (iv) permettant la présence, dans une parcelle donnée, d'espèces dont les exigences écologiques diffèrent.
 - ✓ Deux principaux facteurs internes aux communautés ont été proposés pour expliquer les assemblages obtenus à l'échelle du point de prélèvement (1 m²). L'interprétation des résultats de la partie II.1.1 indique que la complémentarité de niche interviendrait dans l'assemblage des espèces dans les phases de plantation et de croissance (<100 ans) alors la co-occurrence due à la ségrégation spatiale des espèces expliquerait les résultats obtenus dans les phases d'amélioration et de régénération (>100 ans).

- *La dynamique de la matière organique*
 - ✓ Les stocks de C organique dans l'horizon minéral (0-Ce) ne varient pas au cours de la rotation forestière ($6,4 \pm 0,1 \text{ kg m}^{-2}$), alors qu'ils augmentent dans l'episolum humifère de la phase de plantation à la phase d'amélioration (2,82 à 3,30 kg m⁻², respectivement) puis restent stables. Ces modifications interviennent principalement dans l'horizon organo-minéral.
 - ✓ La séparation de l'episolum humifère en fractions physiques et la caractérisation de ces fractions m'a permis de proposer des hypothèses sur la dynamique de la MOS de la forêt d'Eawy.

- En premier lieu les traits de vie du peuplement de hêtre influencent les conditions environnementales (pH) et les quantités de retombées de certains pools qui diffèrent par leur décomposabilité (faines, bois, feuilles et racines).
 - Nos résultats montrent que, sur 200 ans, le C associé aux matières organiques particulières (MOP) dans l'horizon A peut atteindre des valeurs importantes (jusqu'à 68% du C total) participant ainsi fortement aux stocks de C.
 - Les C/N de l'horizons A sont compris entre 15,8 et 17,0, ce qui place les episolum humifères de cette étude à la limite entre les mull et les moder (C/N de 10-15 15-25, respectivement).
 - Dans le débat actuel sur l'effet de la futaie régulière sur la dynamique de la MO, la forêt d'Eawy est un exemple d'effet neutre de la rotation sur les stocks de C dans l'horizon minéral et d'une tendance à l'accumulation de C dans certaines fractions de l'episolum humifère.
- *L'effet des macro-détritivores sur la dynamique de la MOS*
 - ✓ La confrontation des résultats empiriques ne permet pas de lier la diversité des macro-détritivores aux stocks de C dans l'episolum humifère, cependant un relation apparaît avec les MOP >200 µm des horizons hologaniques. J'ai donc testé l'impact des macro-détritivores sur la biodégradation des feuilles de hêtre en conditions expérimentales.
 - ✓ Les macro-détritivores ne sont pas capables de dégrader les feuilles récemment tombées de l'horizon OL, leur action sur la litière de hêtre nécessite l'intervention préalable des micro-organismes.
 - ✓ Les effets mesurés montrent qu'il est possible de séparer les macro-détritivores en groupes distincts sur la base de leurs effets spécifiques sur la biodégradation des feuilles partiellement décomposées de l'horizon OF.
 - ✓ L'augmentation du nombre d'espèces de 1 à 3 augmente la perte de masse et le dégagement de C-CO₂ des feuilles partiellement décomposées de l'horizon OF. Les résultats des microcosmes contenant 4 espèces posent des problèmes d'interprétation car un seul assemblage a été mis en place.
 - ✓ La diversité fonctionnelle, mesurée par la dissimilarité morphologique des espèces, présente de très fortes relations avec la perte de masse des feuilles partiellement décomposées de l'horizon OF. Une forte similarité morphologique au sein des assemblages est associée à une faible perte de masse des feuilles, suggérant que des interactions compétitives entre espèces morphologiquement proches abouti à de faibles effets. Les performances les plus fortes sont observées pour des assemblages

présentant une similarité morphologique intermédiaire. Ce niveau optimal de similarité pourrait correspondre à un point d'équilibre entre interactions compétitive et complémentarité au sein des assemblages. Enfin, des valeurs plus élevées de dissimilarité sont liées à une faible mais significative baisse de l'efficacité des assemblages sur la perte de poids des feuilles. Cela peut refléter un effet négatif d'un trop grand espacement entre les niches des espèces.

III. Relations entre la diversité des lombriciens et la dynamique des matières organiques du sol de parcelles agricoles; le cas des sols du LEGTA d'Yvetot.

Ce chapitre est divisé en 5 parties. La première (III.1.1) est consacrée à la description des facteurs contrôlant la diversité et la structure des communautés de lombriciens dans les sols limoneux du LEGTA d'Yvetot. Les parcelles d'étude incluent un système de culture intensive, une série de prairies temporaires d'âge différent et une prairie permanente. Les stocks de C, la dynamique de la MO et la stabilité structurale du sol de ces parcelles sont décrits dans la seconde partie (III.1.2). La troisième et la quatrième partie correspondent à des expérimentations en microcosmes concernant l'effet spécifique (III.2.1) et l'effet de la diversité d'assemblages de lombriciens (III.2.2) sur la minéralisation du C et la stabilité structurale des agrégats du sol. Enfin, la cinquième partie (III.3) résume les résultats obtenus dans les approches empiriques et expérimentales.

III.1. Diversité des lombriciens et dynamique de la MOS, études au terrain

III.1.1. Les assemblages d'espèces dans les sols agricoles d'Yvetot

Evidence for assembly rules in temperate earthworm communities
M. Hedde, F. Bureau, J. Renaud, P. Margerie, M. Aubert, T. Decaëns
En préparation pour Acta Oecologica

III.1.1.1. Introduction

The study of community assembly is an active research area in community ecology (Belyea and Lancaster, 1999). Diamond (1975) first used the term “assembly rules” when investigating how different bird communities come into existence from a common species pool in New Guinean islands. He defined these rules as the general principles that can be used to predict which subset of the total species pool for a given region will occur in an observed assemblage. Since this seminal paper, the central question of how communities, or assemblages, are selected as subsets of larger species pools still remains topical and largely unresolved, and has also been identified as a challenging problem for modern ecology in general (Keddy, 1992; Weiher and Keddy, 1999; Thompson *et al.*, 2001).

Two major types of general constraints on community composition have been proposed (Kelt *et al.*, 1995; Belyea and Lancaster, 1999):

(1) External constraints refer to environmental factors that act as filters by selecting assemblages according to species ecological traits at scales above the community level. Biogeographic and evolutionary factors drive the composition of the regional pool of species, whereas dispersal and habitat constraints define the geographical species pool (GSP) and the habitat species pool (HSP), respectively. The overlap between the HSP and the GSP defines the ecological species pool (ESP), i.e. the subset of the regional pool that potentially occurs in a given community. Rules associated with these external factors have been defined as “deletion rules”, because they describe how species are removed from the total species pool when they lack certain requisite traits (Keddy, 1992). This view leads to the idea that coexisting species might be ecologically underdispersed, because they had to pass through a suite of sieves which probably acts as an

external pressure and reduces the ecological volume occupied by the assemblage (the “template-filter model”; Weiher *et al.*, 1998; Keddy and Weiher, 1999; Weiher and Keddy, 1999).

(2) Biotic interactions at the community or patch scale generate coexistence constraints implicated in the auto-organisation of communities and thus define the actual species pool (ASP) that is the subset of the ESP constrained by internal dynamics, and which constitutes the observable community. The rules operating at these scales have been referred to as “internal assembly rules” (Keddy, 1992). They are mainly associated with inter-specific competition, which leads to two basic predictions: first, among a set of communities, species should co-occur less often than expected by chance; second, within a community, the species that do co-occur should differ substantially in body size or morphology, so that overlap in resource utilization is reduced (the “limiting similarity model”; Weiher and Keddy, 1999; Gotelli and Ellison, 2002). Traits associated with interspecific competition are thus likely to be overdispersed due to the internal pressure operated on assemblages by competition that keeps morphological nearest-neighbour distances large.

To our knowledge, only a few studies have investigated assembly rules in soil invertebrate communities. Within the few available examples are the works of Gotelli and co-authors on ant communities (Albrecht and Gotelli, 2001; Gotelli and Ellison, 2002; Sanders *et al.*, 2003), the investigations of Brandl and Topp (1985) and Ribera *et al.* (2001) on ground beetle communities, and of Barker and Mayhill (1999) on terrestrial mollusc communities. Given the importance of earthworms in sustaining major ecological processes and ecosystem goods and services in temperate ecosystems, the need for understanding accurately how their communities assemble and respond to human-induced environmental changes represents a major challenge for soil ecology (Lavelle, 1997; Decaëns and Rossi, 2001).

On the other hand, earthworms are probably an ideal taxon for testing patterns of community assembly because their communities are believed to be structured by environmental constraints as well as by interspecific interactions (Lavelle, 1997; Wardle, 2002). In this study, we aimed at describing the patterns of species assemblages, identifying the underlying mechanisms of coexistence and proposing assembly rules for the earthworm community in a temperate agrosystem.

III.1.1.2. Material and methods

III.1.1.2.a. Site description

The study was carried out at the Lycée Agricole d'Yvetot (Seine Maritime, France), on a loamy plateau located, 200 km west of Paris. The climate is temperate oceanic, with mean annual temperature of 10°C and mean annual precipitations of 800 mm and a low range of seasonal variation. Deep limestone (> 80 cm), resulting from silt materials of Aeolian origin (i.e. loess), covers almost the entire surface of the landscape unit of the plateaux of the north-western part of the

Paris Basin. The studied plots were adjacent, and did not differ from size, slope, pasture management practices and cropping history. The soils were NEOLUVISOLS and LUVISOLS (French Classification, (AFES, 1995); clays=15%, silts=66% and sands=19%, mean pH=6.1).

Earthworms were sampled in 6 plots which comprised an annual crop, 4 temporary pastures of 0.5, 1.5, 6.5 and 7.5 year-old and a 32 year-old permanent pasture, which represented the oldest local stage of pasture ageing. No real replicates of each system were available at the study site, but we assumed that pseudo-replicates were meaningful and allowed the use of relevant statistical analysis.

Pastures were all sown in autumn after a deep tillage and an input of 50 tonnes ha⁻¹ of cattle manure superficially incorporated to the soil. Seeds of *Lolium sp.*, *Trifolium repens*, *Festuca elatior*, *Phleum pratense* were sowed at a rate of 21 kg ha⁻¹. Afterward, an annual fertilisation of 180 kg of N ha⁻¹ was applied. Pastures were grazed for cattle milk production from mid-March to mid-September with a stocking rate of 2 to 5 animal units per ha according to the season. The crop was sampled about 2 weeks after beet sowing.

III.1.1.2.b. Earthworm and soil parameters sampling

Earthworms were sampled in April, 2002 on 5 points per plot, 20 m apart from each other to avoid spatial autocorrelation in data sets. We used a combination of formaldehyde extraction and hand sorting following the methodology described by Decaëns *et al.* (2003): 3 successive waterings with 10 litres of 4‰ formaldehyde solution were applied at regular time intervals of 15 min on a 1 m² area. Earthworms reaching the soil surface were fixed and stored in 4% formaldehyde solution. Afterwards, a soil monolith of 25x25x30 cm was dug out in the middle of the sampling area and hand sorted in the field to sample earthworm species or individuals less sensitive to formaldehyde (Makeschin, 1997) and to readjust density and biomass data if necessary. Individuals sampled in that way were fixed and stored separately. Earthworms were identified to species level (Bouché, 1972; Sims and Gerard, 1985), counted and weighed.

Four soil cores (6-cm-diameter, 10-cm-depth) were also taken at each corner of the square meter areas. Total organic C and total N were measured by CHN Analyser, and C/N ratio was computed for each soil core. Three cores were washed under a water spray on a 200 µm-mesh sieve to collect roots. Samples were dried at 65°C for 48 hours and weighed.

III.1.1.2.c. Diversity indices

For each plot, we measured structural, compositional and ecological diversity indices. Structural diversity was described using total species richness (totSR; i.e. the total number of species found in a given plot), mean species richness in samples (meanSR; i.e. the mean number of species identified per sampled area), mean Shannon index (H') and mean Shannon Evenness index (J') (Pielou, 1975; Palmer, 1990; Smith and Wilson, 1996). We used the Sørensen index (Sørensen, 1948) to describe the compositional diversity and estimate the degree of within plot similarity (WPS) in assemblage

composition. Ecological diversity, which reflects the degree of community organization along an ecological gradient, was estimated as the conditional variance of samples on the axes of a correspondence analysis (CA), i.e. the community factorial diversity (FD; see details on the CA in the next chapter) (Chessel *et al.*, 1982). Computations and figures were carried out using the *ade4* package for the R environment (R Development Core Team, 2004; Thioulouse *et al.*, 2004).

III.1.1.2.d. Statistical analysis

Means were compared using the Tukey HSD test at the significance probability level of 0.05. The normality of the data distribution was tested with the Wilk-Shapiro test at the significance probability level of 0.05. When normality was not matched for a given parameter, a logarithmic transformation was applied to reduce data set asymmetry. These treatments were done using the R package (R Development Core Team, 2004).

A correspondence analysis (CA) was used to reduce the dimensionality of the data set in order to describe the structure of the earthworm community. The density matrix used for this analysis contained 9 columns (species) and 28 rows (sampling points). Correspondence analysis provides a measurement of 'habitat amplitude', which corresponds, for a given species, to the dispersion on a CA axis of the records in which it was sampled (Thioulouse and Chessel, 1992). This enables us to discern between species with different ecological requirements with regard to an identified environmental gradient. Statistical analyses and the corresponding figures were performed using the *ade4* for R (R Development Core Team, 2004; Thioulouse *et al.*, 2004).

In order to assess whether or not earthworm species density or biomass were differentially distributed along resource gradients, Pianka's (1973) index of resource use overlap was calculated. This is a pair-wise measure, meaning that a separate index is calculated for each pair of species. For species 1 and 2, with resource utilizations p_{1i} and p_{2i} , Pianka's (1973) overlap index of species 1 on species 2 (O_{12}) is calculated as:

$$O_{12} = O_{21} = \frac{\sum_{i=1}^n p_{2i} p_{1i}}{\sqrt{\sum_{i=1}^n (p_{2i})^2 (p_{1i})^2}}$$

To compute this index, each soil variable was categorized into classes: <10, 10-20, 20-30 and >30 for C content; <9.5, 9.5-10.5, 10.5-11.0, 11.0-11.5 and >11.5 for C/N ratio; <100, 100-200, 200-300, 300-400, 400-500 and >500 g m⁻² for root biomass. Resource classes were weighted by their relative availability in records (Colwell and Futuyma, 1971). Pianka's indices of niche overlap were performed using the program *Ecosim* (Gotelli and Entsminger, 2001).

The computation of the morphological trait dispersion was based on a combination of multivariate analysis and null model analysis (Weiher *et al.*, 1998). Null models are pattern-generating models

that deliberately exclude a mechanism of interest. In ecological studies they allow the search for non-random community patterns by using randomization tests. Although they have had a controversial history, null models are now a widely used statistical tool in domains ranging from ecology to biogeography (Gotelli, 2001). Morphological traits (length, diameter, length/diameter ratio, weight and pigmentation) were taken from the available literature (Bouché, 1972; Sims and Gerard, 1985). Traits corresponding to numerical variables were categorized in order to produce a matrix containing both qualitative and categorized numerical traits. A multiple correspondence analysis (MCA) was performed on this coded matrix, which contained 5 columns (morphological traits) and 9 rows (earthworm species) (Tenenhaus and Young, 1985). Morphological trait space (morphospace) was based on species coordinates in the MCA space. The density of species packing in the morphospace and the size of the morphological volume occupied were investigated through the mean nearest neighbour Euclidean distance (mNND) and minimum spanning tree, i.e. the minimum sum of the lengths of n-1 lines segments that connects n points such that no loops were created (MST) (Ricklefs and Travis, 1980) (Figure III.1). We worked on adult earthworm data to avoid large differences in body size between adults and juvenile that may occur, recognizing that doing so we omitted adult-juvenile interspecific interactions.

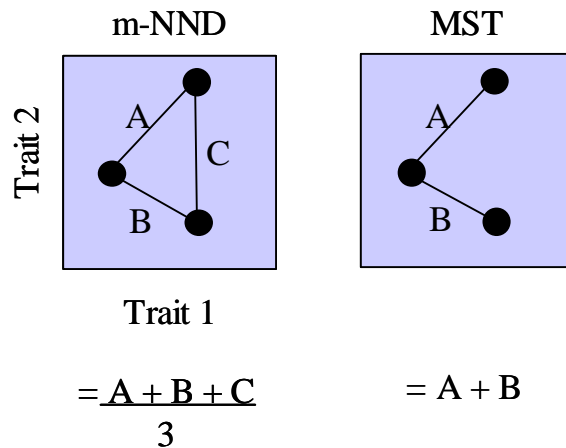


Figure III.1. The different measurements of trait spacing (mean nearest neighbour in Euclidean distance mNND and minimum spanning tree in Euclidean distance MST) in a two-dimensional niche illustrated by the position of three hypothetical species (from Franzén, 2004).

We tested mNND and MST in two different ways in order to interpret the CA axis: (a) on groups of records with negative or positive scores on the axis and (b) on species groups with negative or positive scores on the axis. Observed mNND and MST were then compared to a null distribution to assess whether they significantly differed from values expected for random communities. The random matrices were created by a swapping algorithm based on the Manly shuffling procedure which was repeated 5000 times to generate a null distribution of the random model (Manly, 1995; Gotelli and Ellison, 2002). Randomization tests for morphological trait dispersion were executed using the computer program Nellie: Ecological Null Models for the PC (Swenson and Weiher, 2000).

Table III.1. Soil parameters in the studied plots. Standard deviations in brackets; different letters indicate significant differences at $p = 0.05$ (Tukey HSD).

	Crop	0.5-year pasture	1.5-year pasture	6.5-year pasture	7.5-year pasture	Permanent pasture
Organic C (g kg^{-1})	9.3 (0.1) a	14.5 (0.3) b	16.6 (0.6) bc	24.3 (0.4) c	28.9 (0.1) d	37.3 (0.1) e
Total N (g kg^{-1})	1.0 (0.0) a	1.5 (0.0) ab	1.6 (0.1) b	2.1 (0.0) c	2.6 (0.1) d	3.5 (0.0) e
C/N ratio	9.1 (0.1) a	9.9 (0.1) ab	10.5 (0.2) b	11.5 (0.0) d	11.1 (0.1) cd	10.8 (0.1) cd
Root biomass (g m^{-2}, dw)	0.0 (0.0) a	149.5 (1.9) ab	372.3 (27.2) bc	646.1 (34.6) d	384.9 (18.6) bc	560.4 (50.4) cd

Table III.2. Mean earthworm density (ind m^{-2}) in the studied plots. Standard deviations in brackets; different letters indicate significant differences at $p = 0.05$ (Tukey HSD).

	Crop	0.5-year pasture	1.5-year pasture	6.5-year pasture	7.5-year pasture	Permanent pasture
<i>D. manurensis</i>	0.00 (0.00) -	4.20 (3.10) a	5.60 (3.83) a	14.60 (4.91) a	24.00 (9.01) a	34.80 (19.68) a
<i>L. castaneus</i>	0.00 (0.00) -	2.20 (0.58) c	4.02 (1.26) c	21.44 (8.06) ab	2.20 (1.02) bc	5.76 (3.38) bc
Total epigeics	0.00 (0.00) -	6.40 (3.41) b	9.62 (4.74) b	36.04 (9.80) b	26.20 (8.76) b	40.56 (19.18) b
<i>L. terrestris</i>	5.33 (5.33) ab	0.00 (1.31) -	36.92 (11.67) a	3.36 (1.29) bc	0.34 (0.21) c	2.38 (1.49) abc
<i>L. festivus</i>	0.00 (0.00) -	0.60 (1.26) b	15.04 (4.32) a	2.80 (0.86) ab	1.66 (0.84) b	1.88 (1.06) b
<i>A. longa</i>	0.00 (0.00) -	15.60 (25.04) cd	92.20 (8.82) ab	106.40 (15.00) a	47.40 (10.36) abcd	34.80 (10.84) bcd
Total aneciks	5.33 (5.33) c	16.20 (5.53) c	144.16 (14.41) a	112.56 (14.62) ab	49.40 (10.47) bc	39.06 (11.35) c
<i>A. chlorotica</i>	0.00 (0.00) -	1.20 (18.97) b	8.80 (4.13) ab	16.80 (7.63) ab	7.00 (3.90) ab	23.80 (22.32) a
<i>A. rosea</i>	5.33 (5.33) a	14.12 (19.32) a	21.86 (10.13) a	13.98 (6.36) a	19.80 (19.05) a	3.60 (3.36) a
<i>A. caliginosa</i>	16.00 (9.24) bc	14.80 (24.40) c	145.20 (37.17) a	98.40 (22.37) ab	161.80 (33.57) a	175.20 (57.92) a
<i>A. icterica</i>	0.00 (0.00) -	9.76 (13.58) b	13.94 (5.44) b	77.02 (20.94) ab	99.60 (35.91) a	90.20 (3.97) a
Total endogeics	21.33 (10.67) b	39.88 (6.45) b	189.80 (41.17) ab	206.20 (34.32) ab	288.20 (57.30) a	292.80 (78.84) a
TOTAL	26.67 (14.11) b	62.48 (104.69) b	343.58 (51.96) a	354.80 (51.57) a	363.80 (64.31) a	372.42 (93.80) a

Table III.3 Mean earthworm biomass (g m⁻²) in the studied plots. Standard deviations in brackets; different letters indicate significant differences at p = 0.05 (Tukey HSD).

	Crop	0.5-year pasture	1.5-year pasture	6.5-year pasture	7.5-year pasture	Permanent pasture
<i>D. mazzanti</i>	0.00 (0.00) -	0.28 (0.22) a	0.87 (0.55) a	2.20 (0.81) a	2.69 (0.88) a	4.05 (2.11) a
<i>L. castaneus</i>	0.00 (0.00) -	0.90 (0.35) ab	0.76 (0.25) b	3.16 (1.25) a	0.31 (0.15) b	0.86 (0.56) ab
Total epigeics	0.00 (0.00) -	1.18 (0.38) ab	1.63 (0.75) b	5.36 (1.63) ab	3.00 (0.85) ab	4.91 (2.06) ab
<i>L. terrestris</i>	21.92 (21.92) a	0.00 (0.00) -	25.82 (5.75) a	5.58 (2.13) ab	0.82 (0.71) b	5.04 (3.10) ab
<i>L. fustrus</i>	0.00 (0.00) -	0.65 (0.46) ab	7.47 (2.59) a	1.50 (0.47) ab	0.90 (0.47) ab	1.02 (0.57) b
<i>A. longa</i>	0.00 (0.00) -	19.67 (5.76) b	87.59 (11.77) a	88.09 (13.82) a	57.54 (10.97) ab	40.93 (12.20) ab
Total anecic s	21.92 (21.92) bc	20.31 (5.78) c	120.89 (13.76) a	95.16 (12.83) abc	59.26 (11.33) abc	47.00 (11.38) bc
<i>A. chlorotica</i>	0.00 (0.00) -	0.29 (0.09) b	1.99 (0.82) ab	3.11 (1.52) a	1.39 (0.82) ab	2.87 (2.65) ab
<i>A. rosea</i>	0.64 (0.64) a	1.44 (0.78) a	2.35 (0.95) a	2.06 (1.03) a	2.93 (2.83) a	0.16 (0.11) a
<i>A. caliginosa</i>	3.41 (1.83) bc	5.25 (1.31) c	44.67 (11.51) a	35.18 (10.79) a	44.43 (9.27) a	22.17 (4.80) ab
<i>A. icterica</i>	0.00 (0.00) -	3.65 (2.27) ab	6.51 (2.61) b	41.24 (11.44) ab	39.54 (9.89) a	23.47 (3.76) ab
Total endogeic s	4.05 (2.03) b	10.63 (1.56) b	55.52 (10.17) ab	81.59 (17.39) a	88.29 (18.56) a	48.67 (9.05) ab
TOTAL	25.97 (22.92) c	32.12 (6.88) c	178.04 (18.72) a	182.11 (30.19) a	150.55 (25.46) ab	100.58 (16.36) bc

Table III.4. Mean diversity indices values in the studied plots. Standard deviations in brackets; different letters indicate significant differences at p = 0.05 (Tukey HSD).

	Crop	0.5-year pasture	1.5-year pasture	6.5-year pasture	7.5-year pasture	Permanent pasture
<i>TotSR</i>	3	8	9	9	9	9
Mean SR	1.33 (1.25) a	5.80 (1.33) b	8.60 (0.49) c	8.20 (0.98) c	6.80 (1.17) bc	7.00 (0.63) bc
<i>J</i>	0.33 (0.47) a	0.77 (0.05) a	0.69 (0.05) a	0.76 (0.04) a	0.67 (0.08) a	0.67 (0.09) a
<i>WPS</i>	0.22 (0.17) a	0.71 (0.05) b	0.80 (0.02) c	0.79 (0.03) c	0.75 (0.04) bc	0.75 (0.03) bc
<i>FD1</i>	0.36 (0.36) a	0.32 (0.16) a	0.48 (0.18) a	0.26 (0.05) a	0.18 (0.12) a	0.16 (0.05) a
<i>FD2</i>	0.10 (0.10) a	0.32 (0.09) b	0.26 (0.03) ab	0.40 (0.08) b	0.30 (0.05) ab	0.33 (0.04) b

III.1.1.3. Results

III.1.1.3.a. *Soil properties*

Total organic carbon and nitrogen continuously increased from the crop to the temporary and the permanent pastures (Table III.1). Slight but significant variations were also observed in mean C/N, which was lowest in the beet crop, then increased during the first years of grazing and finally slightly decreased in the older plots. A similar pattern was observed for root biomass.

III.1.1.3.b. *Earthworm densities and biomasses*

A total of nine species of Lumbricidae were identified in the whole plot set. Total biomass and density were the lower in the crop and the 0.5-yr pasture, but rapidly increased in older pastures (Tables III.2 and III.3). Whereas total density stabilized in the older plots, a significant decrease of biomass was observed in the 7.5-yr and the permanent pastures (decrease of about 45% between the 6.5-yr and the permanent pasture, $p < 0.001$). Epigeic species were totally absent in the beet crop and increased their densities only after 2.5 years of grazing, but further differences were not significant (Table III.2). Although no significant changes in abundance were observed between plots for *D. mammalis*, the other epigeic *L. castaneus* was significantly more abundant in the three older pastures. Anecic earthworms had their highest densities in the intermediate part the ageing gradient (1.5 to 6.5-yr pastures), but were less abundant in the 7.5-yr and the permanent pastures (Table III.2). Endogeics were the most abundant group of earthworms at the sampling site and increased with pasture age (Table III.3).

III.1.1.3.c. *Multivariate analysis*

The two first axes accounted for 53.1% of the total variance, with 31.7% and 21.4% for CA1 and CA2, respectively (Figure III.2a). The first axis separated crop and the young pasture records from those of older pastures (negative and positive scores, respectively; Figure III.2b). *L. terrestris*, *A. rosea* and *L. festivus* had negative scores on this axis and were opposed to *A. icterica* (Figure III.2c). The visual analysis of habitat amplitude on CA1 (Figure III.2d) revealed an increase of the overlap of species habitat amplitude from the negative to the positive part of CA1. This axis was interpreted as the reflection of successional changes occurring in earthworm communities during pasture ageing. Species with negative or positive scores were thus considered to be crop and young pastures species (CYP species) and OP species (OP species), respectively (Figure III.1f). The ordination of records on the second axis did not clearly distinguish any stands (Figure III.2b). Species ordination and habitat amplitudes (Figures III.2c & III.2e), however, opposed two distinct species assemblages. The first one ("assemblage A") had positive scores on CA2 and was composed of one epigeic (*L. castaneus*), one anecic (*A. longa*) and two endogeic species (*A. rosea* and *A. icterica*). The second one ("assemblage B") had negative scores and was represented by one

epigeic (*D. mammalis*), one (epi-) anecic (*L. festivus*), one anecic (*L. terrestris*) and two endogeic species (*A. caliginosa* and *A. chlorotica*). This axis was interpreted as the result of the intra-plot heterogeneity in community composition, and was therefore assumed to reflect a spatial opposition between the A and B species assemblages (Figure III.2g).

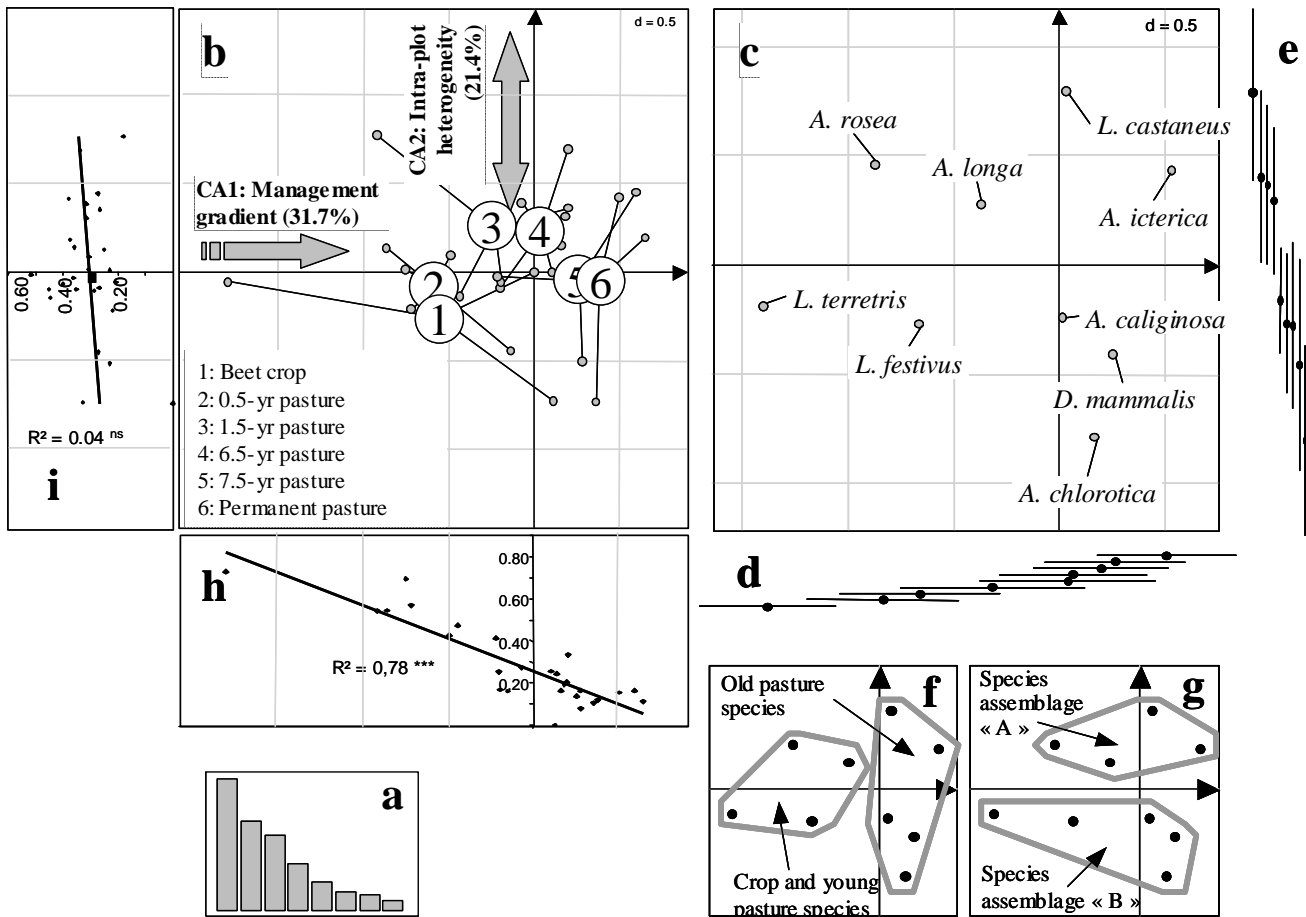


Figure III.2: Results of the CA of earthworm species in crop and pasture with different ages (first factorial plan: CA1-CA2): (a) eigenvalues diagram; (b) site ordination with representation of the gravity centres of each plot; (c) species ordination; (d-e) species habitat amplitude on CA1 and CA2, respectively; (f-g) species assemblages identified on the first two axes (see text for details); (h-i) relationship between record factorial diversity (i.e. its conditional variance) and record position on the first two axes; ns = not significant, * $P < 0.05$, ** $P < 0.01$, *** $P < 0.001$.

III.1.1.3.d. Diversity patterns

Earthworm diversity indices varied significantly along the pasture ageing gradient (Table III.4). The totSR, MeanSR and WPS were lowest in the crop and the 0.5 year pasture, then significantly increased and stabilized after 1.5 of grazing. Evenness and ecological diversity on the first axis did not present any significant differences with grassland ageing. Nevertheless, FD1 opposed crop and young pastures (< 2 years old) from permanent and old temporary pastures (data not shown; $p < 0.01$) and exhibited a strong linear relationship with the record scores on the first CA axis (Figure III.1h). Ecological diversity on the second axis increased from the crop to the 6.5-yr pasture and then decreased for the 7.5-yr and permanent pasture.

III.1.1.3.e. *Niche overlap analysis*

The mean values of Pianka's overlap index calculated for organic carbon content and C/N ratio classes using earthworm density data were significantly greater for pairs consisting of two CYP species or two OP species than for mixed pairs (Table III.5). Similar although less significant results were observed with biomass. Niche overlap calculated for root biomass utilization did not show any significant differences.

Table III.5: Mean Pianka's niche overlap index values for organic carbon, C/N ratio and root biomass calculated for different species pairs. Standard deviations in brackets; different letters indicate significant differences at $p = 0.05$ (Tukey HSD).

Soil parameter	Density			Biomass		
	CYP species pairs	OP species pairs	mixed species pair	CYP species pairs	OP species pairs	mixed species pair
Organic Carbon	0.91 (0.08) a	0.92 (0.04) a	0.67 (0.14) b	0.89 (0.07) ab	0.90 (0.06) a	0.78 (0.15) b
C/N ratio	0.90 (0.07) a	0.84 (0.11) a	0.65 (0.24) b	0.90 (0.11) a	0.83 (0.10) ab	0.73 (0.16) b
Root Biomass	0.84 (0.09) a	0.81 (0.10) a	0.78 (0.14) a	0.85 (0.10) a	0.87 (0.05) a	0.88 (0.08) a

Table III.6: Trait dispersion indices analyses. The table presents the mean nearest neighbour diameter (m-NND) and the minimum spanning tree (MST) calculated for the two clusters of species or points identified on the first CA axes, and the probability for these values to be higher than expected by chance.

	m-NND		MST	
	index	p value	index	p value
Groups of points with:				
Positive scores on CA1	1.59	0.643	6.63	0.701
Negative scores on CA1	1.40	0.158	7.39	0.094
Positive scores on CA2	1.44	0.305	6.91	0.932
Negative scores on CA2	1.57	0.118	7.03	0.836
Groups of species with:				
Positive scores on CA1	1.35	0.623	5.22	1.000
Negative scores on CA1	2.82	< 0.001	4.43	0.762
Positive scores on CA2	2.50	< 0.001	5.37	0.674
Negative scores on CA2	2.73	< 0.001	6.45	0.501

III.1.1.3.f. *Ecomorphological analysis*

Indices of trait dispersion were not computed for crop records because of the low number of species found in this plot. Values calculated for the whole data matrix or for sub-matrices corresponding to the different plots sampled were not significantly different than expected by chance (data not shown). However, significant increases of both the mNND and the MST during pasture ageing were observed (Figures III.3a and III.3b).

Random patterns were found in most cases when calculating and testing the indices for groups of

records or species with positive or negative scores on CA1 and CA2. Non-random patterns were found only in three cases: for CYP species assemblage (species with negative scores on CA1) and for both assemblages identified on CA2 (A and B assemblages) (Table III.6).

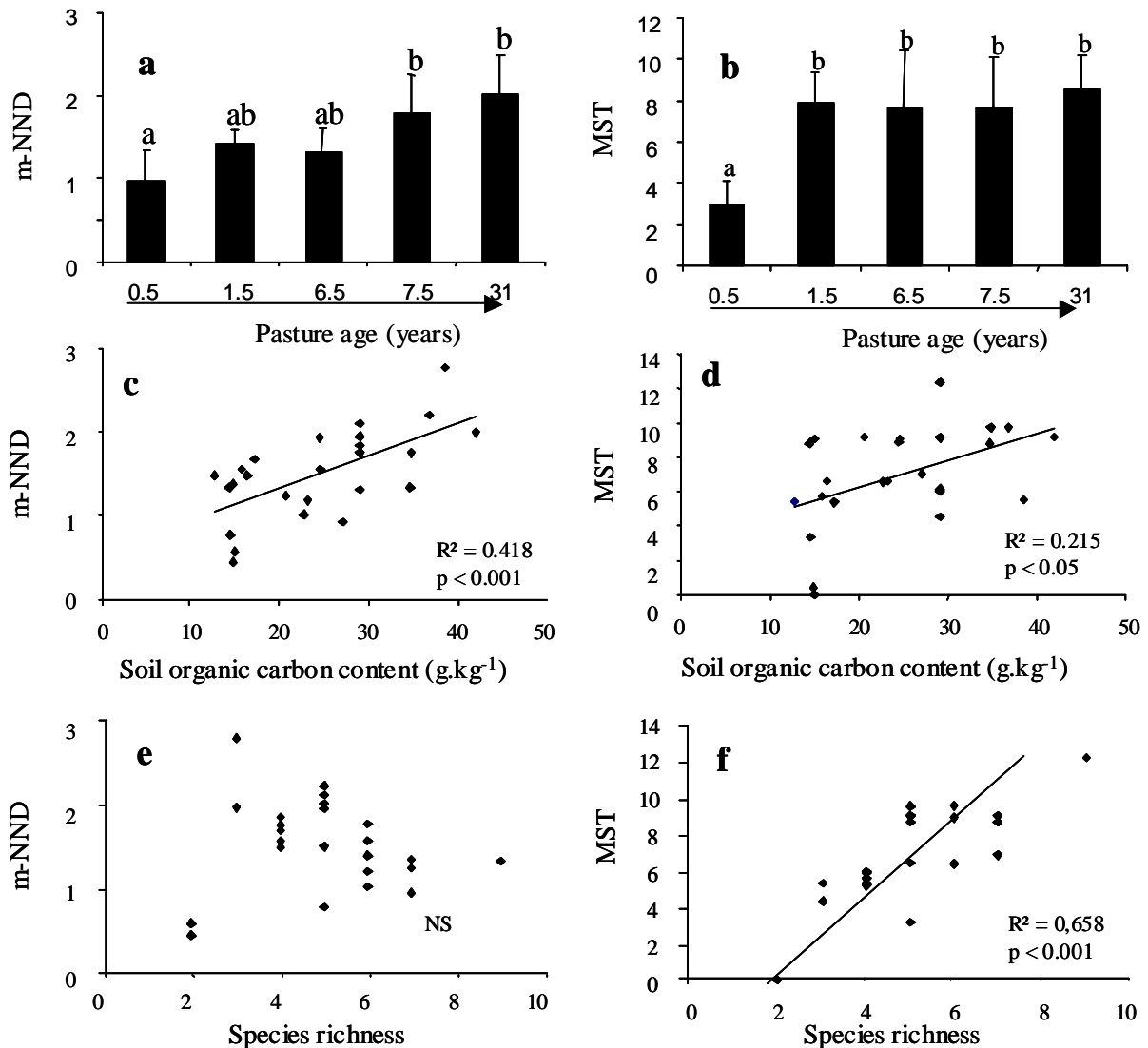


Figure III.3: Relationships between observed mNND and MST and pasture age (a-b), soil organic carbon content (c-d) and species richness (e-f). Different letters indicate significant differences at $p = 0.05$ (Tukey HSD).

Two significant patterns were also observed when MST and mNND were plotted against soil organic C content and species richness (Figures III.3c to III.3f). First, both the mean nearest neighbour distance and the minimum spanning tree were positively correlated with soil carbon content, demonstrating that the degree to which earthworm assemblages are overdispersed depends on resources. Second, the MST sharply increased with species richness, while the mean nearest neighbour distance did not vary significantly.

III.1.1.4. Discussion

The values of density, biomass and species richness found in our study are broadly in the range of

previously published results for temperate agroecosystems, with however individual differences chiefly linked to the diversity of the situations of each study, e.g. vegetation or soil types (Pižl, 1992; Scheu, 1992; Topoliantz *et al.*, 2000; Decaëns *et al.*, 2003). The response patterns of the earthworm population differed significantly according to the ecological category. Endogeics maintained low but significant populations in the crop, especially of *A. rosea* and *A. caliginosa*, two species characterised by their wide ecological amplitude (Bouché, 1972; Sims and Gerard, 1985). Anecics reached their highest density and biomass in middle-aged pastures. Endogeics and epigeics dominated in older plots, probably because of a high root biomass and OM contents that constituted an abundant food resource. The slight decrease in biomass observed in the older pastures was mainly due to a drop in the anecic populations. A possible explanation for this is that litter production decreased with pasture ageing due to an equilibrium state reached by the vegetation, or a higher grazing pressure in the older systems.

An interesting point is that the local species richness (i.e. the number of species found in a given plot) never comprised more than 9 species. This is a feature that appears to be almost constant in every part of the world, as earthworm communities rarely have more than 8-10 species whatever the size of the regional pool (Lee, 1985; Lavelle and Spain, 2001; Wardle, 2002). This limitation probably reflects a non-linear regression of local on regional richness, a trend which is expected to be uncommon in natural communities and indicates that local processes (*i.e.* competition) reduce the number of coexisting species (Hillebrand, 2005). High levels of interspecific competition are in fact expected to occur within earthworm communities, due to the high species adaptability to contrasting environments and the great ecological plasticity between juvenile and adults. These traits may lead to a rapid saturation of the ecological space and a relative uniformity in species richness among communities (Lavelle and Spain, 2001; Wardle, 2002).

The first axis of the CA demonstrated the importance of agricultural practices and pasture ageing in shaping earthworm assemblages. Soil perturbation resulting in dramatic effects on earthworm communities has been extensively described in a number of studies (Yeates *et al.*, 1998; Topoliantz *et al.*, 2000; Haynes *et al.*, 2003). In our results, four species (*A. rosea*, *A. longa*, *L. terrestris* and *L. festivus*) constituted the typical assemblage of the crop and the youngest pasture, and were defined as CYP species. Communities in these plots were however dominated by *A. caliginosa*, which otherwise constituted the core species in most of the study systems. Similar assemblages were also observed by Topoliantz *et al.* (2000), who investigated an experimental farming system located on the same landscape unit and found communities dominated by *A. rosea*, *L. terrestris* and to a lesser extent *A. longa*. The small body size of *A. rosea* and the ploughing in of crop residues, which supplies food in enough quantity at their preferential depth, have been stressed as an advantage for their survival in deep-ploughed soil (Wyss and Glasstetter, 1992; Topoliantz *et al.*, 2000). The presence of anecic species in the crop and young pastures is explained by their ability to move over

the soil surface that enables them to quickly colonize recently disturbed fields. Conversely, the typical assemblages in the old temporary pastures and the permanent pasture included *L. castaneus*, *A. icterica*, *A. caliginosa*, *D. mammalis* and *A. chlorotica* which are referred to here as OP species. This group of species was composed of epigeic and endogeic species, whose presence in pastures is a common feature (Bouché, 1972).

Both CYP and OP species groups were characterized by a high niche overlap with regard to organic carbon and C/N preferences. This provides evidence that species were clumped together according to their ecological preferences during pasture ageing, which thus constitutes an environmental filter operating at the scale of this study. This result supports the “trait-environment paradigm” which predicts that traits subject to environmental constraints may become underdispersed during community assembly (Keddy, 1992). Species which coexist in a given community are those which share the requisite traits necessary to pass through the filters defined by specific local environmental conditions (Figure III.4). For example, the physical disturbance of the soil and the low organic matter content in cropped plots filter out species lacking disturbance resistance or low organic matter requirements. As far as demonstrated by our results, only 3 species were able to survive these constraints (*L. terrestris*, *A. rosea* and *A. caliginosa*). In the pastures, environmental modifications resulting from vegetation succession progressively favored endogeic species with preference for soils with high organic contents and epigeics with affinities for dense vegetation and a litter layer presence. No species deletion was observed in the pastures.

An important point is that species exhibiting a high degree of niche overlap visibly co-occur in the same assemblages, suggesting that mechanisms of species co-existence (*e.g.* spatial or temporal segregation, limiting similarity) are likely to occur at a finer scale of observation. The analysis of traits on CA1 partly confirmed this assumption as CYP assemblages were morphologically more dispersed than expected by chance and had an even proportion of ecological categories. Evidence of competitive interactions at an early stage of community succession suggests that resources (both trophic and spatial) were limiting in the crops and the young pastures. Finally, additional mechanisms are expected to allow the coexistence of a higher number of species in older pastures.

The second axis corresponded to a discrimination between two groups of sampling points characterized by two distinct species assemblages with relatively similar guild representations. The presence of an intra-community heterogeneity in species distribution is not a surprising result, as earthworm communities are known to be structured spatially in patches dominated by particular assemblages (Rossi and Lavelle, 1998; Margerie *et al.*, 2001). These patches have been shown to have a high degree of temporal variability, although some stable patterns have also been identified (Rossi and Lavelle, 1998; Binet and Le Bayon, 1999; Jimenez *et al.*, 2001). Although local alterations of environmental constraints resulting from vegetation spatio-temporal dynamics may influence soil communities (Wardle, 2002), spatial patterns in earthworm communities have been

hypothesized to result from competitive interactions between species rather than to a response to small scale heterogeneity in resource location (Decaëns and Rossi, 2001). The importance of competition in generating such patterns is confirmed by the traits analysis, as species comprising both assemblages exhibit a high and non-random degree of morphological trait over-dispersion. Hence, the spatial structuring of earthworm communities involves two different mechanisms (Belyea and Lancaster, 1999): spatial (and/or temporal) segregation into different patches allows similar species to co-exist at the scale of the community, while species co-existing in the same patch must have a minimal level of morphological dissimilarity (Figure III.4). These results mainly conform to the “limiting similarity model”, which predicts that traits related to competition may be overdispersed during community assembly (MacArthur and Levins, 1967; Weiher and Keddy, 1999).

The increase of both MST and mNND with soil carbon content demonstrates that the degree to which earthworm assemblages are overdispersed depends on resource level. Similar results were found for wetland plant communities, and were interpreted as evidence that competition pressure increases with resources, thus calling for higher limiting similarity (Twolan-Strutt and Keddy, 1996; Weiher *et al.*, 1998). The other interesting result was that the observed MST increased with species richness while mNND did not vary significantly. This pattern signifies that the assembly process involves the addition of new species at the morphological periphery of assemblages (Miles and Ricklefs, 1994). These results of trait dispersions are in agreement with the assumption that communities are built up according to rules related to site-specific competition and conform to the limiting similarity model (Weiher and Keddy, 1999).

The diversity patterns of earthworm communities described during grassland ageing exemplify some co-existence mechanisms and the assembly rules they correspond to (Belyea and Lancaster, 1999) (Table VII). They suggest that earthworm communities may experience different dynamic stages from the initial crop up to the oldest pastures (successional stages *sensu* Alard and Poudevigne (2002)). Each of these stages is characterized by a set of environmental and internal constraints that generate specific community patterns (Figure III.4).

1) During the crop stage, management practices act as a strong habitat filter that generates a dramatic decrease in earthworm population density, and virtually removes some species from the system. Hence, in the youngest pastures, a successional dynamic takes place through the expansion of local populations and colonization of individuals from outside (Mather and Christensen, 1988). In this dynamic stage, the community has a low density and biomass, a high totSR but a low meanSR, and resource space is hypothesized to be unsaturated. In such a colonization stage, species are thought to exhibit few or weak competitive interactions. Nonetheless, the fact that co-existing species exhibit a significant level of morphological overdispersion suggests that competition is however higher than predicted by theory in these

systems with limited resource availability.

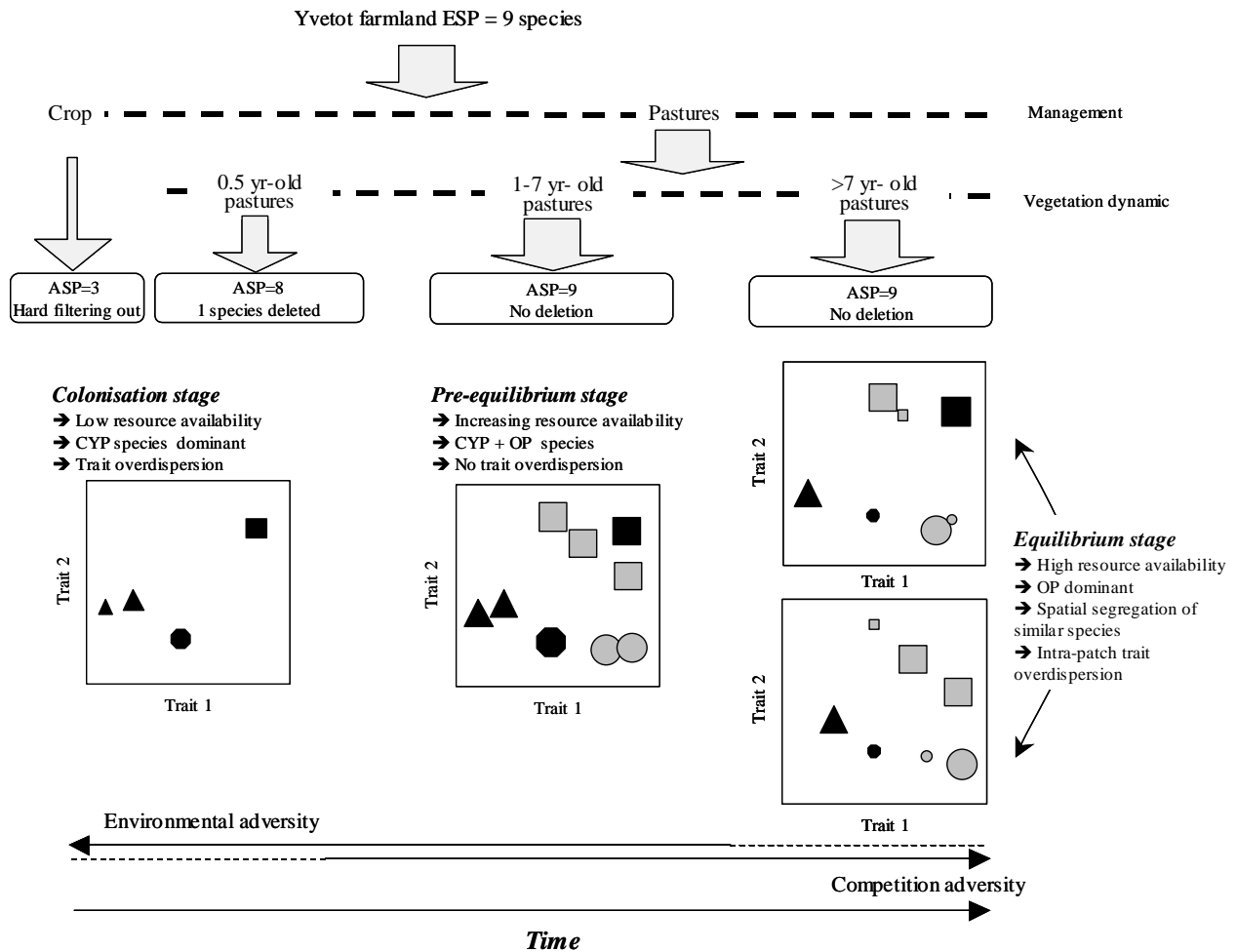


Figure III.4: External and internal factors that shape species assemblages in Yvetot farmland. ESP: Ecological Species Pool, ASP: Actual Species Pool; □ = Endogeics; ○ = Epigeics; △ = Anecics; ○ = Epi-anecics; dark symbols = CYP species; grey symbols = OP species; the size of the symbols is proportional to the representation of species in assemblages.

- 2) In older temporary pastures (1.5 and 6.5 year-pastures), populations and species richness rapidly grow and resource space becomes progressively more saturated (high density and biomass, high similarity in species composition and high totSR and meanSR). Competitive interactions thus limit species richness and co-existing species interact competitively in a community devoid of spatial organisation. This pre-equilibrium stage is expected to be temporally unstable and to result in competitive exclusion, with a decrease in populations of weak competitors or spatial segregation of competing species.
- 3) In the oldest temporary pasture and in the permanent pasture, species probably co-exist in a “dynamic-equilibrium stage” in which niche complementarity (i.e. high ecological coherence and niche overlap) and spatial segregation weaken competitive interactions and allows the presence of stable species assemblages. The two main patterns are: (a) that similar (and thus potentially competing) species are spatially segregated in different patches; (b) that species assemblages occurring in these patches are composed of species with a minimum level of limiting similarity. This spatial structuring of communities explains why species richness

decreases at square meter scale but remains unchanged at the plot level.

III.1.1.5. Conclusion

Most recent studies on assembly rules have investigated plant or small mammal communities (Fox and Fox, 2000; McCay *et al.*, 2004; Stubbs et Wilson, 2004). In this study, we demonstrated that the same rules are useful for understanding or predicting patterns of earthworm community assembly in temperate pastures. Evidence can be sought for assembly rules using a variety of tools, from gradient analysis to null models, but insight is maximized when the focus is on species traits. Four main axes for further research arise from our results (Weiher and Keddy, 1999):

- 1) Our results suggest that the different ecological guilds of earthworms occur in similar proportions. It is thus possible that competition structures communities at the level of functional groups or guilds as well as at the individual species level. Assembly rules between guilds may be highlighted by null-model tests on guild proportions or favoured states (Fox, 1987; Wilson, 1989).
- 2) Another interesting and still unexplored topic is to address the co-variation of spatio-temporal patterns in earthworm assemblages and in the environment. This may be done on the basis of conceptual models developed in plant ecology, such as mosaic cycles, carousel or space pre-emption models (Herben *et al.*, 2000).
- 3) Although spatial segregation and limiting similarity in assemblages strongly suggest that competition is an important constraint on earthworm community assembly, little is known to date about the fine mechanisms involved in competitive interactions. An interesting hypothesis to address in further works is that interspecific competition may involve local alteration of environmental constraints by earthworm engineering activities. In other words, species may compete with others of similar size by producing aggregates of a size that the former are unable to ingest. This kind of “engineering competition” would arise from the sequestration of trophic resources, which become unavailable for competitors, rather than from direct depletion of resources.
- 4) Finally, we should now consider the highly challenging question of the functional consequences of the ecomorphological patterns described in this work. A few publications have demonstrated how earthworm morphological traits are related to their role in soil functioning. Although some studies have pointed out some relations between morphological and functional traits for earthworm species (Rossi and Lavelle, 1998; Decaëns and Rossi, 2001; Rossi, 2003), results are often inconsistent, and underline the weakness of our understanding of the relationships between below ground biodiversity and ecosystem functioning. Redressing this lack of knowledge will require a combination of empirical and experimental approaches to understand accurately the individual functions assumed by a range of species, and how ecomorphological patterns and assembly rules in general determine emerging functions at the community level.

III.1.2. Influence de l'alternance culture-prairie sur l'évolution des réserves organiques et la stabilité structurale des sols limoneux de Haute-Normandie.

Soumission prévue après traduction à Agriculture, Ecosystems & Environment

III.1.2.1. Introduction

III.1.2.1.a. Changement climatique et stockage de C dans le sol

L'hypothèse d'un changement climatique induit par l'augmentation de la concentration de gaz à effet de serre (GES) d'origine anthropique dans l'atmosphère, fait l'objet d'un consensus quasi général de la communauté scientifique internationale (IPCC, 2001). La Convention Cadre des Nations Unies sur le Changement Climatique (UNFCCC, 1992) associée au protocole de Kyoto a engagé les états signataires dans une stabilisation voire une réduction de leurs émissions de GES. La diminution du niveau des émissions de GES et notamment du CO₂, apparaît être la solution durable la plus efficace. Une action complémentaire consiste à favoriser le transfert et le stockage du CO₂ atmosphérique dans d'autres compartiments terrestres, la biomasse et le sol (Marris, 2006; Schiermeier, 2006). En effet, le sol constitue le plus important réservoir de C superficiel de la planète : 2500 Gt, dont 1550 Gt de C organique et 950 Gt de C inorganique, à comparer aux 560 Gt de la biomasse terrestre et aux 780 Gt de l'atmosphère (Schlesinger, 1997; Amundson, 2001; Lal, 2004; Houghton, 2005). Le C est donc stocké dans le sol essentiellement sous forme organique. Le stock de C organique du sol (COS) est variable selon le type d'écosystème; elle dépend de la productivité primaire nette (PPN), du taux de restitution de matière organique (MO) au sol et de la vitesse de décomposition des matières organiques du sol (MOS). La MO restituée au sol est biodégradée *via* le processus de minéralisation ou subit des transformations *via* le processus d'humification (Duchaufour, 1997). Dans le premier cas, la MO restituée est rapidement dégradée sous forme de CO₂ (minéralisation primaire); dans le second cas, elle intervient dans la création des matières organiques humifiées plus difficilement biodégradables mais qui finissent également par être minéralisées sous forme de CO₂ (minéralisation secondaire). Le sol agit donc à la fois comme un "puit" et une "source" de CO₂. La compréhension de la fonction de stockage du C du sol nécessite donc de s'intéresser à la dynamique des MOS.

III.1.2.1.b. Stockage de C et dynamique des MOS

Dans une synthèse récente, (Manlay *et al.*, 2006) définissent les MOS comme l'ensemble des produits issus de la décomposition des substances organiques restituées au sol (litière, racines, rhizodéposition, résidus de culture ou amendements organiques). Les nombreuses études sur la décomposition des MOS (Balesdent et Guillet, 1982; Jenkinson *et al.*, 1987; Parton *et al.*, 1987; Balesdent et Nys, 1996; Paul *et al.*, 1997) ont conduit à admettre que les MOS comprennent des

fractions labiles, facilement biodégradables, et des fractions stables qui, par opposition, sont plus difficilement biodégradables (matières organiques humifiées). Ces différentes fractions des MOS sont quantifiables grâce aux techniques de fractionnement physiques ou chimiques (Elliott et Cambardella, 1991; Christensen, 1992; Six *et al.*, 2002a; Balabane et Plante, 2004). Au-delà de la nature même des composés, ces compartiments reviennent à distinguer les MOS en fonction de leur temps de résidence dans le sol. Dans l'horizon travaillé de sols limoneux sous cultures céréalières, Balesdent et Recous (1997) proposent une répartition du COS en quatre compartiments : l'un, très labile, est biodégradé dans l'année, sa quantité est minime mais il accueille 75% des apports annuels; le reste peut être réparti en trois compartiments d'âges moyens respectifs de 4 ans, 40 ans et plus de 1000 ans qui représentent respectivement 15, 65 et 20 % en moyenne du COS.

L'évolution des stocks de COS est déterminée par le bilan entre les entrées sous forme de MO et les sorties sous forme de CO₂. Le stockage de C revient à augmenter la teneur et le temps de résidence du C organique dans le sol (Bardget *et al.*, 2005) et la durée de stockage du COS dépend de la vitesse du processus de minéralisation (Yoo *et al.*, 2006). Une fois incorporée au sol, la MO peut être stabilisée selon trois mécanismes (protection physique, récalcitrance chimique et stabilisation physico-chimique) dont l'importance relative dépend du type de sol et des facteurs pédoclimatiques (Oades, 1988; Christensen, 1992; Sollins *et al.*, 1996; Feller et Beare, 1997; Jastrow et Miller, 1998). La protection physique des MOS par les phases minérales influence ainsi largement leur temps de résidence (Golchin *et al.*, 1994; Oades, 1995a; Balesdent et Chenu, 2000). Certaines fractions des MOS sont protégées de la biodégradation au sein d'agrégats stables, augmentant ainsi le temps moyen de résidence du COS (Beare *et al.*, 1994; Blanchart *et al.*, 1997; Six *et al.*, 2000; Lia *et al.*, 2006). Réciproquement, les interactions organo-minérales n'influencent pas seulement la dynamique des MOS (Oades, 1988; Amato et Ladd, 1992; Golchin *et al.*, 1995; Puget *et al.*, 1995), mais contribue aussi à la formation et à la stabilisation des agrégats (Tisdall et Oades, 1982; Oades et Waters, 1991; Oades, 1993; Angers et Chenu, 1998; Amézketa, 1999; Chenu *et al.*, 2000; Puget *et al.*, 2000). Les interactions entre les MOS et la stabilisation des agrégats constituent donc un paramètre important à prendre en compte (Oades, 1995b; Golchin *et al.*, 1998; Kay, 1998; Jiménez et Lal, 2006). En pratique, les stocks de COS (Jastrow, 1996; Six *et al.*, 2002a; Six *et al.*, 2002b; Conant *et al.*, 2003) et l'agrégation du sol (Bronick et Lal, 2005) étant fortement dépendants des usages et des modes d'occupation, les changements appropriés d'usages et/ou de pratiques peuvent donc permettre de renforcer la fonction de "puits" à CO₂ du sol (Paustian *et al.*, 2000; Post et Kwon, 2000).

III.1.2.1.c. MOS, modes d'occupation et pratiques agricoles

En terme de stockage de C, les modes d'occupation les plus performants sont, parmi les écosystèmes gérés, les forêts et les prairies (Bouwman, 1990; Conant *et al.*, 2001; Yamashita *et al.*, 2006). Par opposition, les cultures intensives favorisent la diminution des stocks de COS (Arrouays

et al., 2002; Lal, 2002; Schuman *et al.*, 2002). Le labour conventionnel joue un rôle important dans ce processus (Bergstrom *et al.*, 2001; Bongiovanni et Lobartini, 2006) et des techniques culturales simplifiées ont été proposées (Batjes, 1998; Bruce *et al.*, 1999; Lal *et al.*, 1999). En analysant 67 expérimentations de longue durée, West et Post (2002) démontrent que le passage du labour conventionnel au non-labour augmente, en moyenne, le stock de COS de $57 \pm 14 \text{ g C m}^{-2} \text{ an}^{-1}$. Ce résultat va dans le sens de précédentes estimations (Lal *et al.*, 1994; Follett, 2001). L'accumulation du COS dépend cependant des types de cultures, des itinéraires techniques et des méthodes d'étude, certains travaux n'indiquent pas d'augmentation significative (Angers *et al.*, 1995; Wanniarachi *et al.*, 1999; Yang et Wander, 1999; Baker *et al.*, 2006). Toutefois, les compartiments labiles sont plus sensibles que le stock total de MOS aux pratiques culturales (Cambardella et Elliott, 1992; Boone, 1994; Gregorich *et al.*, 1994; Haynes, 2000). Ces compartiments sont aujourd'hui ainsi couramment utilisés comme révélateurs précoces de l'effet des pratiques (Six *et al.*, 2002a; Six *et al.*, 2002b; Degryze *et al.*, 2004).

En France, les données des modèles prévisionnels confirment le niveau élevé des stocks de COS dans les systèmes forestiers et prairiaux (Nys *et al.*, 1995; Balesdent, 1997; Balesdent et Recous, 1997). Récemment, un bilan des stocks organiques et des potentialités de stockage du C selon le mode d'occupation et les pratiques a été publié pour les sols agricoles français (Arrouays *et al.*, 2002). Les conclusions indiquent que les solutions les plus favorables en terme d'augmentation du stock de COS seraient l'afforestation, certaines modifications de pratiques en sols cultivés (choix de cultures énergétiques, implantation de cultures intermédiaires en inter cultures et sur jachères, jachère enherbée) et une augmentation des surfaces en prairies notamment dans les exploitations d'élevage d'herbivores (conversion de cultures de fourrages annuels ou de céréales en prairies temporaires, conversions de prairies temporaires en prairies permanentes). Cependant, ces auteurs reconnaissent qu'il n'existe pas de bilan suffisamment précis dans le secteur "prairies-élevages" dans le cadre français. En particulier, les effets en terme de stockage de C des itinéraires techniques de gestion des prairies font rarement l'objet de quantifications; ils ne sont, par exemple, pas chiffrés dans l'expertise européenne parue en 2002 (Freibauer et Rounsevell, 2002). La principale difficulté réside dans la grande variété des prairies et de leur degré d'intensification (Arrouays *et al.*, 2002). Les prairies font aussi l'objet de pratiques agricoles intensives déstockantes, retournement et fertilisation par exemple (Franzluebbers *et al.*, 2000; Conant *et al.*, 2001; Conant et Paustian, 2002).

III.1.2.1.d. Réserves organiques et qualité des sols limoneux de Haute-Normandie

Dans le Bassin parisien, le climat et les sols limoneux profonds sont propices aux grandes cultures. L'agriculture intensive, caractérisée par de faibles apports organiques et un travail du sol énergique et fréquent, s'est accompagnée d'une décroissance de la teneur en COS (Arrouays et Pelissier, 1994; Balesdent, 1996a). Corrélativement, les propriétés physiques se sont dégradées, et

particulièrement leur stabilité structurale (Le Bissonnais et Arrouays, 1997; Tessier *et al.*, 1998). En Haute-Normandie, ce phénomène est d'autant plus marqué que les cultures annuelles se développent majoritairement sur des limons d'origine éolienne (*i.e.* loess). Ces matériaux limoneux constituent la formation géologique majeure par leur épaisseur et leur continuité dans le pays de Caux au Nord de la Seine. Ils reposent sur des matériaux d'altération de type argile à silex. Ces loess de 2 à 8 mètres d'épaisseur sont non carbonatés, pauvres en calcium, acides et présentent une texture relativement homogène (10 à 20 % d'argile et 10 à 40 % de sables selon Brêthes, 1984). Si les sols du Pays de Caux possèdent de fortes potentialités agronomiques, ils sont battants et très sensibles à l'érosion pluviale même si les pentes sont faibles (Ouvry, 1992; Souadi *et al.*, 2000). La Haute-Normandie est d'ailleurs l'une des régions françaises la plus exposée au à l'aléa d'érosion (Le Bissonnais *et al.*, 1998; Le Bissonnais *et al.*, 2002). La mise en place de pratiques agricoles "alternatives" (travail superficiel du sol, semi-direct, prairies temporaires) permet dans certains cas de corriger cette évolution négative (Loiseau *et al.*, 1995; Guo et Gifford, 2002).

Les caractéristiques des sols limoneux de Haute-Normandie amènent à poser l'hypothèse suivante (hypothèse *win-win*): l'implantation de prairies temporaires ou permanentes, systèmes à couverture permanente favorables au maintien d'un niveau de réserves organiques supérieur à celui des cultures annuelles, peut aussi permettre de restaurer en plus de la fonction de stockage de C des sols agricoles les propriétés physiques liées à la stabilité structurale, permettant ainsi de lutter contre l'érosion pluviale. L'objectif de ce travail est de mesurer l'influence de l'introduction de prairies dans des rotations de cultures sur l'évolution à court terme des réserves organiques et de la structure des sols limoneux de Haute-Normandie. Il s'agit notamment de déterminer si l'évolution quantitative des réserves organiques suite à l'alternance cultures-prairie s'accompagne d'une évolution dans la qualité des réserves organiques et dans la stabilité structurale des sols limoneux.

III.1.2.2. Matériel et méthodes

III.1.2.2.a. Site et parcelles d'études

Ce travail a été réalisé sur l'exploitation agricole associée au Lycée d'Enseignement Général et Technique Agricole d'Yvetot, situé en Pays de Caux (Seine Maritime, Haute-Normandie, France), à une quarantaine de kilomètre au nord-ouest de Rouen. Le climat est tempéré océanique, avec une température annuelle moyenne de 10°C et une pluviométrie de 800 mm par an, bien répartie tout au long de l'année. Six parcelles ont été sélectionnées : 4 parcelles en rotation culture/prairie et 2 parcelles servant de référence. En tenant compte du précédent cultural (Figure III.5), les 4 parcelles en rotation culture/prairie peuvent être subdivisées en : 2 prairies temporaires, notées PT, caractérisées par des alternances de mise en culture pendant 2 années (rotation maïs/blé) suivi par 4 ans minimum de mise en prairie intensifiée à dominante de graminée en pâturage; 2 prairies de restauration, notées PR et caractérisées par l'implantation d'une prairie intensifiée à dominante de

graminée en pâturage après un précédent d'au moins 8 années de culture. Les 2 parcelles de référence sont : 1 parcelle cultivée de manière intensive notée RC (rotation de grandes cultures, labourée de façon conventionnelle, sans alternance de prairies); 1 parcelle en prairie permanente notée PP (parcelle pâturée qui n'a pas subi de mise en culture depuis son implantation en 1968 et constitue donc une parcelle de référence non labourée et à couverture permanente).

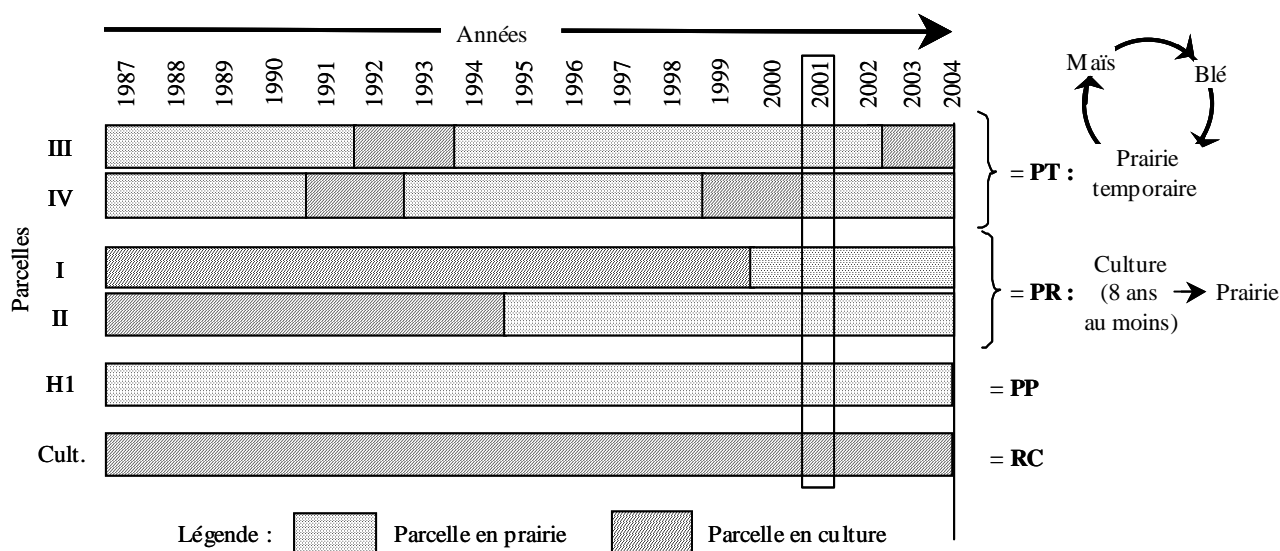


Figure III.5 : Schéma simplifié de l'historique cultural des parcelles étudiées permettant de faire la distinction entre les prairies temporaires (PT) intégrées dans une rotation culture/prairie et les prairies de restauration (PR) implantées après un précédent de plusieurs années de cultures. Avec : RC = Référence Culture et PP = référence Prairie Permanente.

Les prairies PT et PR et la référence RC sont localisées en position de plateau et se développent sur des NEOLUVISOL-LUVISOL issus de limons épais (> 100 cm) non hydromorphe (dénomination des sols selon le référentiel pédologique; (AFES, 1998)). La référence PP est plus localisée en rebord de plateau et se trouve sur un NEOLUVISOL issu de limons peu épais (i.e. 50 à 60 cm) sur argile à silex légèrement hydromorphe. Les caractéristiques physico-chimiques moyennes des horizons superficiels (0-30 cm) de l'ensemble des parcelles sont proches. La texture moyenne (15% d'argile, 65% de limons, 20% de sables; tableau III.7) peut ainsi être définie comme limon moyen sableux (diagramme des textures de Jamagne) ou limon à limon sablo-argileux (diagramme GEPPA, 1963) : les teneurs en argile varient de 13 % (RC) à 15 % (PP). Les pH eau, les taux de saturation et la teneur en calcium échangeable rendent compte des amendements en craie.

Tableau III.7 : Caractéristiques physico-chimiques moyennes de l'horizon superficiel (couche 0-30 cm) pour l'ensemble des parcelles sélectionnées (moyenne établie sur 49 points de prélèvement; CV = Coefficient de Variation).

	C org.		N total %	Granulométrie 5 fractions (g/kg)					
	pHeau	%		C/N	A	LF	LG	SF	SG
moyenne	6,1	1,94	0,14	10,8	147	223	434	179	16
<i>Ecart type</i>	<i>0,5</i>	<i>1,41</i>	<i>0,04</i>	<i>1,3</i>	<i>16</i>	<i>14</i>	<i>26</i>	<i>23</i>	<i>16</i>
<i>CV %</i>	<i>7,4</i>	<i>72,84</i>	<i>28,94</i>	<i>12,2</i>	<i>11</i>	<i>6</i>	<i>6</i>	<i>13</i>	<i>100</i>

Les prairies PT et PR sont adjacentes les unes avec les autres et sont situées sur le même type de sol. L'échantillonnage réalisé sur plusieurs années permet ainsi de reconstituer des chronoséquences (tableau III.7). Les deux PT permettent de reconstituer l'évolution du stock de COS de sols limoneux épais soumis à une rotation culture/prairie, incluant le passage prairie-culture et le passage culture-prairie (figure III.5). L'une des PT a été mise en prairie au début de l'étude (septembre 2001) alors que l'autre a été mise en culture au cours de l'étude (maïs au printemps 2002 et blé à l'automne). Les deux PR permettent de reconstituer l'évolution du stock de COS suite à la conversion de cultures annuelles labourées pendant au moins 8 années en prairies temporaires. Si la référence RC se trouve également sur le même type de sol que les PT et PR, la référence PP se développe sur un sol moins épais et plus hydromorphes. On peut cependant considérer que la PP constitue un choix pertinent de référence non labourée et à couverture permanente dans le cadre du dispositif expérimental compte-tenu de sa proximité avec les autres parcelles et de sa gestion réalisée par le même exploitant.

III.1.2.2.b. Dispositif expérimental

Dans chaque parcelle, une parcelle expérimentale élémentaire (40 m x 20 m) est mise en place. Elle est subdivisée en 3 bandes (a, b et c) dans lesquelles sont positionnés des carrés élémentaires de 1 m x 1 m. Dans chaque bande, les sols de 4 carrés élémentaires choisis au hasard sont échantillonnés et les 4 prélèvements sont mélangés afin de faire un échantillon moyen; au total, on dispose ainsi de 3 échantillons moyens (1 par bande) par parcelle sélectionnée. Les sols sont prélevés à la tarière sur 2 épaisseurs : "0-10 cm" et "0-équivalent Labour cm" (0-EqL). La première épaisseur correspond à la zone principale de prospection des racines dans les systèmes prairiaux. La seconde épaisseur permet de raisonner sur l'équivalent en masse de la couche arable; l'épaisseur "0-équivalent Labour" des parcelles en prairie correspond à l'épaisseur de sol équivalente à la masse de sol de la couche 0-30 cm de la référence RC. Cette détermination nécessite la mesure de la densité apparente pour chaque parcelle. Dans notre cas, celle-ci a été réalisée par la méthode dite des petits volumes (100 cm³) en utilisant une tarière spécifique (5 répétitions par parcelle). Cette approche permet la comparaison des réserves organiques inter-parcellaires en prenant en compte une couche de masse donnée, et non pas de profondeur donnée qui ne serait pas conservatoire (Balesdent, 1996a). Dans notre cas, nous comparons les 30 premiers cm de sols de la référence RC aux 28-33 premiers cm des prairies.

III.1.2.2.c. Stocks de Matières Organiques du Sol (MOS)

Les stocks de MOS ont été estimés sur trois campagnes de prélèvements (printemps 2001, 2002 et 2003). Le calcul des stocks, exprimés en kgC m⁻², nécessite la mesure de la teneur en C organique total (COT) et de la densité apparente sur les 2 épaisseurs considérées pour chaque parcelle.

L'analyse élémentaire du COT est effectuée par combustion sèche couplée à un analyseur automatique (analyseur CHN) sur les échantillons moyens récoltés lors des trois campagnes de prélèvement : les sols étant non calcaires, le C mesuré correspond exclusivement au C organique; les résultats sont exprimés en gC kg⁻¹ sol. La mesure de la densité apparente est effectuée par la méthode dite des petits volumes (100 cm³) et permet de rapporter les teneurs pondérales en C à un volume donné. Compte-tenu des trois campagnes de prélèvement réalisées (tableau III.8), on dispose d'un échantillonnage permettant de reconstituer une chronoséquence de l'évolution des stocks de C organique lors d'une rotation culture/prairie (PT-P0,5; PT-P1,5; PT-P2,5; PT-P7,5; PT-P8,5; PT-C1) et une chronoséquence de la conversion en prairie après 8 ans au moins de culture (PR1,5; PR2,5; PR3,5; PR6,5; PR7,5; PR8,5).

Tableau III.8 : Nomenclature des parcelles permettant de reconstituer les chronoséquences. PR = prairie de restauration et PT = prairie temporaire; PT-P = rotation culture/prairie dans la phase prairie; PT-C = rotation culture/prairie dans la phase culture. Les chiffres qui suivent ces abréviations indiquent les durées d'implantation de la prairie ou de la culture en année.

Parcelles du dispositif d'Yvetot				
Année de prélèvement	PR	PR	PT	PT
2001	PR1,5	PR6,5	PT-P7,5	PT-P0,5
2002	PR2,5	PR7,5	PT-P8,5	PT-P1,5
2003	PR3,5	PR8,5	PT-C1	PT-P2,5
2004	PR-C1	PR9,5	PT-C2	PT-P3,5

III.1.2.2.d. *Qualité des Matières Organiques du Sol (MOS)*

La qualité des MOS a été suivie sur deux campagnes de prélèvements (printemps 2002 et 2003). Elle est mesurée à l'aide d'un indicateur global, le rapport C/N, et de paramètres relatifs aux fractions dites labiles des MOS. On entend par labiles, les fractions des MOS facilement dégradées (*i.e.* facilement accessibles aux microorganismes) et à vitesse de renouvellement rapide. Ces fractions répondent rapidement aux changements de pratique culturale (Arrouays et Pelissier, 1994; Balabane et Balesdent, 1995; Balesdent, 1996b; Haynes et Beare, 1996; Haynes, 1999); elle regroupent essentiellement la biomasse microbienne, les Matière Organiques Particulaires (MOP, *i.e.* résidus végétaux en voie de décomposition dont la taille varie de 50-2000µm) ou la fraction légère de la matière organique (*i.e.* MOP de densité < à 1,85 g.cm⁻³), le carbone et l'azote facilement minéralisable et la fraction soluble de la matière organique (Gregorich *et al.*, 1994; Franzluebbers *et al.*, 1995; Haynes, 1999, 2000; Degryze *et al.*, 2004). Von Lützwow *et al.* (2002) utilisent également le rapport "C-MOP/COT" (COT = C Organique Total), le rapport "Cmicrobien/COT" et le quotient métabolique (qCO₂) pour caractériser ces fractions labiles. Le qCO₂ présente l'intérêt d'avoir été

couramment utilisé pour comparer l'effet de l'usage du sol sur l'activité des communautés microbiennes (Anderson et Domsch, 1993; Anderson, 1994). Dans le cas présent, nous avons déterminé la quantité de MOP (subdivision en 2 sous-fractions : 50-200 μm et 200-2000 μm), le C des MOP (C-MOP exprimé en gC kg^{-1}), le rapport "*C-MOP/COT*", le C/N des MOP (C/N-MOP), le C de la biomasse microbienne (*C microb*), le rapport "*C microbien/COT*", la biodégradabilité des MOS et le quotient métabolique (qCO_2).

Les MOP sont extraites des échantillons moyens tamisés à 5 mm par une dispersion chimique à l'hexamétaphosphate de sodium et destruction totale des agrégats $> 50 \mu\text{m}$ par agitation mécanique dans l'eau en présence de billes de verre suivi de tamisages pour la coupure granulométrique (tamis 2000 μm , 200 μm et 50 μm); la fraction minérale est ensuite séparée de la fraction organique par flottation (Balesdent *et al.*, 1991). Le C microbien (exprimé en $\mu\text{gC g}^{-1}$ de sol sec) est déterminé par la méthode fumigation-extraction (Vance *et al.*, 1987; Wu *et al.*, 1990). La biodégradabilité des MOS est évaluée par le suivi de la minéralisation du C organique des sols au cours d'incubations aérobies en conditions contrôlées pendant 28 jours (28°C, 85 % de la capacité de rétention en eau des sols); elle est exprimée (1) sous forme de C dégagé sous forme de CO_2 (mgC kg^{-1} de sol sec dégagé en 28 jours) et (2) par le taux de minéralisation C (rapport "*C-CO₂ dégagé/COT*"). Le quotient métabolique (qCO_2), correspondant à la respiration spécifique de la biomasse microbienne du sol, est calculé à partir de la respiration basale, la moyenne de dégagement de CO_2 sur 28 jours étant utilisée comme valeur de respiration basale.

III.1.2.2.e. Stabilité de la structure

La stabilité structurale a été suivie sur deux campagnes de prélèvements (printemps 2003 et 2004). La mesure de la stabilité structurale nécessite un prélèvement de sol en place. Ce prélèvement est réalisé à la bêche sur une épaisseur de 0-10 cm dans chaque parcelle expérimentale élémentaire : 4 blocs de 20 cm x 20 cm x 10 cm sont prélevés par bande (12 blocs par parcelle); au laboratoire, on récupère sur chaque bloc la couche superficielle de 0-5 cm ; ensuite, un échantillon moyen 0-5 cm est réalisé par bande. Au total, on dispose ainsi de 3 échantillons moyens (1 par bande) par parcelle sélectionnée sur lesquels la mesure de la stabilité structurale est réalisée par la méthode développée par Le Bissonnais (1996). Cette méthode relativement récente a déjà été utilisée par plusieurs auteurs (Cosentino *et al.*, 2006; Amézketa, 1999; De Noni *et al.*, 2002; Legout *et al.*, 2005). Elle est réalisée sur des agrégats secs de 3-5 mm de diamètre auxquels sont appliqués 3 traitements qui permettent de séparer les principaux mécanismes de désagrégation :

- une humectation rapide par immersion dans l'eau qui simule la désagrégation par éclatement susceptible d'intervenir lors de fortes pluies sur sols secs;
- une humectation lente par capillarité qui simule l'éclatement et le gonflement différentiel qui prédominent lorsque le sol humide est soumis à l'action de pluies modérées;

- une agitation dans l'eau après une réhumectation préalable dans l'éthanol qui simule la désagrégation mécanique sous l'effet des gouttes de pluie.

Chaque traitement est répété trois fois pour chaque échantillon. La stabilité structurale est mesurée en calculant le Diamètre Moyen Pondéré (DMP exprimé en mm) des distributions de la taille des produits obtenus après chaque test de désagrégation.

III.1.2.2.f. Traitements statistiques

Les résultats obtenus ont été traités à l'aide d'une analyse de variance à un facteur (one-way ANOVA). Le test de Shapiro-Wilk a été utilisé pour tester la normalité et l'homoscédasticité des jeux de données. Dans la mesure du possible (normalité et homoscédasticité vérifiées), les comparaisons de moyenne ont été réalisées à l'aide du test de Tukey HSD ($p < 0,05$). Dans le cas contraire, le test non-paramétrique de Kruskal-Wallis a été utilisé. Ces analyses ont été réalisées à l'aide du logiciel Statistix©.

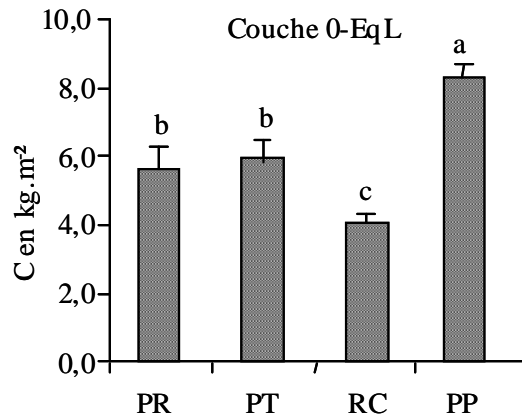


Figure III.6 Stocks moyens de C organique (en kgC.m⁻²) dans la couche 0-Equivalent L mesurés sur 3 années de prélèvements pour les prairies de restauration (PR), les prairies temporaires (PT) et les références culture (RC) et prairie permanente (PP). Des lettres différentes indiquent des différences significatives (test de Tukey HSD, $p < 0,05$).

III.1.2.3. Résultats

III.1.2.3.a. Stocks de MOS

Estimation des stocks moyens de C organique dans la couche « 0-Equivalent Labour ».

Les stocks moyens de COS, mesurés sur les 3 années de prélèvements, dans la couche 0-équivalent L des PT et PR sont significativement différents de ceux déterminés dans les 2 références RC et PP (figure III.6). Par contre, les stocks moyens des PT et PR ne sont pas significativement différents entre eux. La référence RC possède le stock moyen le plus faible (4,1 kgC m⁻²) et la référence PP le plus élevé (8,3 kgC m⁻²). Les PT et les PR ont des stocks moyens qui se situent entre ces deux valeurs extrêmes allant de 5,6 à 5,9 kgC m⁻².

Reconstitution de l'évolution des stocks de C organique lors d'une rotation culture/prairie (PT)

Dans la couche 0-EqL, le stock de COS lors de la rotation culture/prairie (PT-C et PT-P) variant de 5,1 à 6,5 kgC m⁻² est toujours compris entre celui des références RC (4,1 kgC m⁻²) et PP (8,3 kgC m⁻²), sans jamais les atteindre (Figure III.7). Le stock C lors de la rotation culture/prairie est significativement plus élevé que celui de RC et significativement plus faible que celui de PP. Le gain de C par rapport à RC passe de 1,0 kg m⁻² au bout de 6 mois de prairie temporaire (5,1 pour 4,1 kgC m⁻²) à 2,2 kg m⁻² au bout de 7,5 années (6,3 pour 4,1 kgC m⁻², soit un gain moyen de 293 g.m⁻² an⁻¹ sur une durée de 7,5 ans). Réciproquement, le déficit en C par rapport à PP passe de 3,2 kg m⁻² à 2,0 kg m⁻² respectivement au bout de 6 mois et 7,5 années de prairie temporaire (respectivement 5,1 et 6,3 pour 8,3 kgC m⁻²).

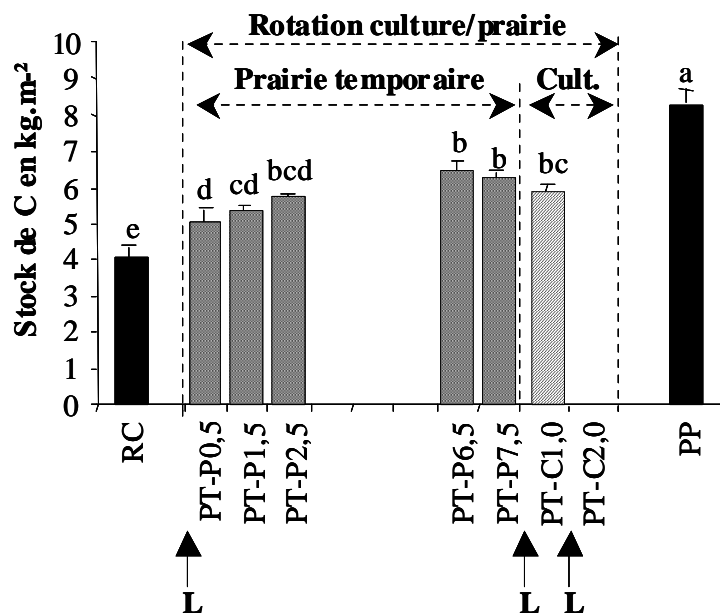


Figure III.7 Reconstitution de l'évolution des stocks C en kg.m⁻² dans la couche 0-EqL pour les PT lors d'une rotation culture/prairie. Les flèches associées à la lettre "L" indiquent un labour. Des lettres différentes au dessus d'une barre de l'histogramme indiquent des différences significatives (Tukey HSD, p<0,05).

La tendance générale qui se dégage est donc un stockage de C dans la phase prairie de la rotation culture/prairie (PT-P) et un déstockage lors de sa phase culture (PT-C) : le stock de COS le plus faible est ainsi mesuré au début de la mise en prairie (5,1 kgC m⁻² pour PT-P0,5) alors que le stock C le plus élevé est mesuré à la fin de la phase prairie (respectivement 6,5 kgC m⁻² pour PT-P6,5 et 6,3 kgC m⁻² pour PT-P7,5) ce qui représente un gain de l'ordre de 1,3 kgC m⁻² sur 7 ans (soit 32% par rapport à RC). Le gain de C acquis durant la mise en prairie temporaire n'est pas totalement anéanti par le labour associé à la 1ère année de remise en culture : le stock C après 1 an de culture de maïs (PT-C1,0) est de 5,9 kgC m⁻² alors qu'il atteint une valeur de 6,3 kgC m⁻² après 7,5 années de prairie. Cette perte de 0,4 kgC m⁻² lors de la conversion de la prairie temporaire en culture correspond au déstockage causé par le retournement de la prairie; le stock C après 1 an de culture (PT-C1,0) reste cependant significativement supérieur à celui observé dans la référence RC.

Reconstitution de l'évolution des stocks de C organique lors d'une mise en prairie après 8 ans au moins de culture (PR)

Dans la couche 0-EqL, le stock C des PR variant de 4,8 kgC m⁻² à 6,2 kgC m⁻² est compris entre celui des références RC (4,1 kgC m⁻²) et PP (8,3 kgC m⁻²) (Figure III.8). Le stock C lors de la restauration par la mise en prairie après culture est significativement plus élevé que celui de RC et significativement plus faible que celui de PP. Le gain de C par rapport à RC est de l'ordre 0,9 kg m⁻² au bout de 1,5 années de prairie (5,0 pour 4,1 kgC m⁻²) et de l'ordre 2,1 kg m⁻² au bout de 8,5 années de prairie (6,2 pour 4,1 kgC m⁻², soit un gain moyen de 247 g.m⁻² an⁻¹ sur une durée de 8,5 ans). Dès la première année, le stock C est significativement supérieur à celui observé dans RC. Réciproquement, le déficit en C par rapport à PP passe de 3,3 kg m⁻² à 2,1 kg m⁻² respectivement au bout de 2,5 et 7,5 années de mise en prairie (respectivement 5,0 et 6,2 pour 8,3 kgC m⁻²). La tendance générale qui se dégage est donc un stockage de C avec l'augmentation de la durée d'implantation des PR, stockage qui atteint un maximum pour une durée d'implantation des prairies de 6,5 années au moins.

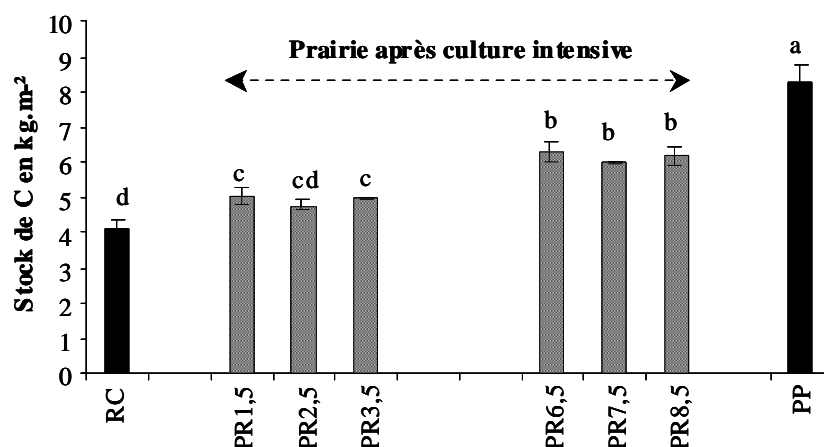


Figure III.8 Reconstitution de l'évolution des stocks C en kg.m⁻² dans la couche 0-EqL lors d'une mise en prairie après culture intensive (PR). Des lettres différentes au dessus des barres d'histogramme indiquent des différences significatives (Tukey HSD, p<0,05).

Localisation des stocks C organique au sein du profil.

L'augmentation du niveau des stocks de COS sous PT et PR par rapport à la référence RC s'accompagne d'une redistribution des MOS au sein du profil de sol (Figures III.9 et III.10). Les réserves organiques se concentrent dans la partie superficielle du profil (*i.e.* couche 0-10 cm). Ce phénomène est à comparer à l'homogénéisation créée par le travail du sol sous la référence RC (*i.e.* teneur en surface équivalente à celle de la couche 0-EqL). Lors de la rotation culture/prairie, la teneur en C dans la couche 0-10 cm varie de 12,9 (PT-P0,5) à 25,2 gC kg⁻¹ (PT-P8,5) (Figure III.9). Elle est toujours comprise entre celle des références RC (10,2 gC kg⁻¹) et PP (34,3 gC kg⁻¹) : lors de la rotation culture/prairie, la teneur en C dans la couche 0-10 cm est significativement plus élevée que celle de RC dès 1,5 ans de mise en prairie et reste toujours significativement plus faible que

celui de PP. Dans la couche superficielle, la teneur en C augmente par rapport à RC de 4,0 gC.kg⁻¹ au bout de 1,5 ans de prairie temporaire (14,2 pour 10,2 gC kg⁻¹) et de 15,0 gC kg⁻¹ au bout de 8,5 années (25,2 pour 10,2 gC kg⁻¹).

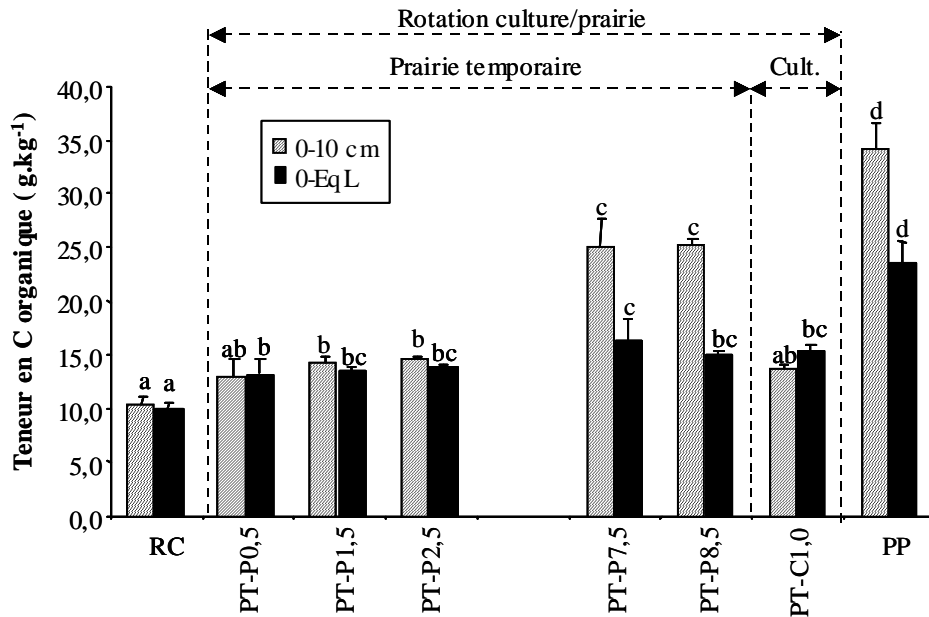


Figure III.9 Reconstitution de l'évolution des concentrations en C organique (g.kg⁻¹) dans la couches 0-10 cm et 0-EqL au cours d'une rotation culture/prairie (PT). Pour une même couche de sol, des lettres différentes au dessus des barres d'histogramme indiquent des différences significatives entre traitements (Tukey HSD, p<0,05).

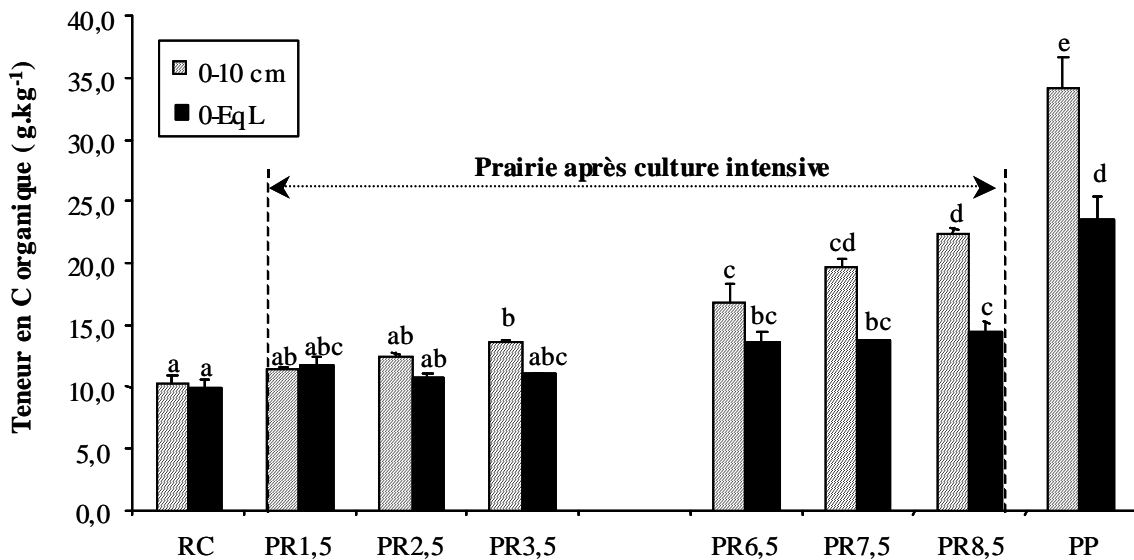


Figure III.10 Reconstitution de l'évolution des concentrations en C (g.kg⁻¹) dans les couches 0-10 cm et 0-EqL lors d'une mise en prairie après culture intensive (PR). Pour une même couche de sol, des lettres différentes au dessus des barres d'histogramme indiquent des différences significatives entre traitements (Tukey HSD, p<0,05).

Pour les PR, la teneur en C dans la couche 0-10cm varie de 11,3 gC kg⁻¹ (PR1,5) à 22,3 gC kg⁻¹ (PR8,5) (Figure III.10). Elle est toujours comprise entre celle des références RC (10,2 gC kg⁻¹) et PP (34,3 gC kg⁻¹) : la teneur en C dans la couche 0-10 cm lors de la restauration par la mise en prairie après culture devient significativement plus élevée que celle de RC au bout de 3,5 ans de

mise en prairie et reste toujours significativement plus faible que celle de PP. Dans la couche superficielle, la teneur en C augmente par rapport à RC de 3,4 gC kg⁻¹ au bout de 3,5 ans de prairie (13,6 pour 10,2 gC kg⁻¹) et de 12,1 gC kg⁻¹ au bout de 8,5 années (22,3 pour 10,2 gC kg⁻¹).

Comparaison des cinétiques de reconstitution des réserves de C organique dans les PT et les PR après mise en culture

La figure III.11 compare, à l'aide de régressions linéaires et non linéaires réalisées sur les données des 3 années de prélèvement, les cinétiques de stockage du C organique dans les PT et les PR en fonction de la durée de mise en prairie. Pour les PT, le meilleur ajustement aux données est obtenue à l'aide d'une régression non linéaire du type " $y = 0,489\ln(x) + 5,325$ " avec $R^2 = 0,95$. Pour les PR, les modèles linéaires et non linéaires ne peuvent être départagés ($R^2 = 0,84$ pour les deux types de régression). Globalement, on constate une augmentation rapide des stocks C sous les deux systèmes prairiaux. Sous PT, le stock C tend à atteindre un niveau maximum (de l'ordre de 6,0 kgC m⁻²) en accord avec les conditions pédo-climatiques et les pratiques culturales. Sous PR, le stock C se reconstitue rapidement pour atteindre une valeur proche de celui des PT au bout de 8-9 ans et ce, bien que le niveau de stock C initial (i.e. après 8 années de culture au moins) soit inférieur à celui des PT (de l'ordre de 4,4 contre 5,2 kgC m⁻²). La cinétique de stockage du COS semble donc se faire plus rapidement sous PR que sous PT : de l'ordre de 0,22 kgC m⁻² an⁻¹ contre 0,15 kgC m⁻² an⁻¹ si l'on se réfère au modèle linéaire.

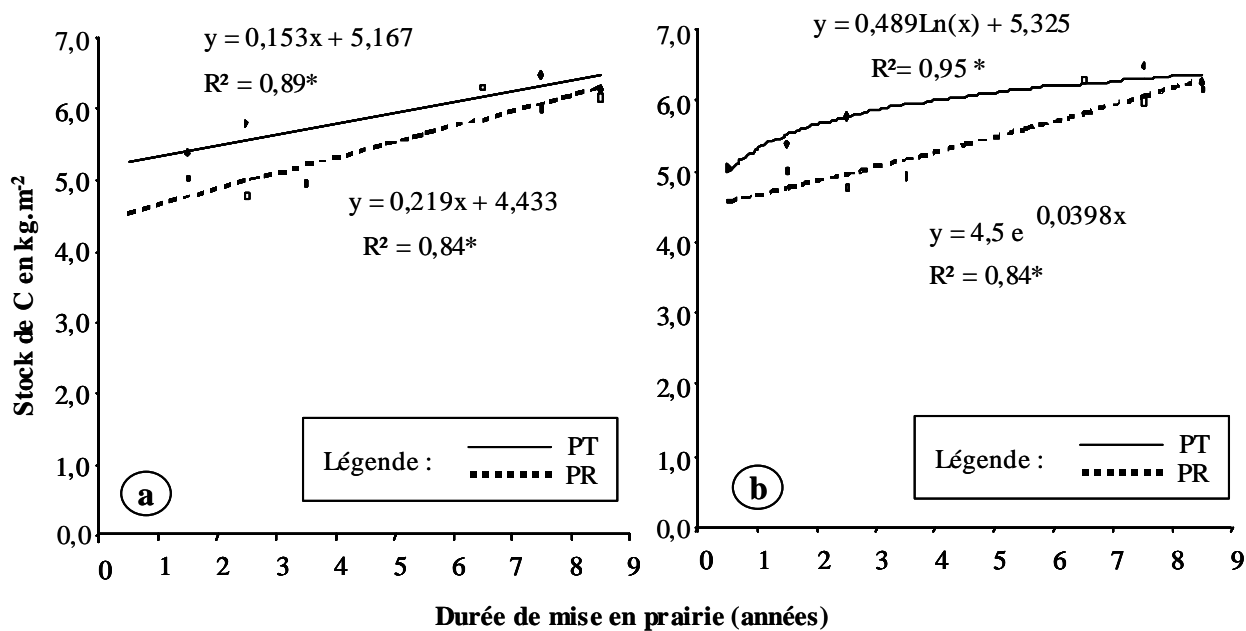


Figure III.11: Comparaison des cinétiques de stockage du C organique dans les PT et les PR en fonction de la durée de mise en prairie, mise en évidence par (a) des relations linéaires ou (b) des relations non linéaires. Le symbole * indique que R^2 est significatif ($p < 0,05$).

III.1.2.3.b. *Qualité des MOS*Un indicateur global de la qualité des MOS : le rapport C/N.

Dans la couche 0-EqL, le C/N de la référence RC est significativement plus faible (9,3) que dans les 3 systèmes prairiaux (9,8 à 10,0) (Tableau III.9). Dans la couche superficielle (0-10 cm), les résultats sont encore plus discriminants : le C/N de RC est significativement plus faible (9,4) que ceux des PT et les PR (10,1 à 10,2); les C/N des PT et PR ne sont pas significativement différents entre eux mais sont, par contre, significativement plus faibles que celui de la référence PP (11,9). Si l'on s'intéresse à l'évolution des valeurs de C/N dans les PT et les PR, on constate que dans la rotation culture/prairie (PT), le C/N devient significativement plus élevé que celui de RC dès 2,5 années de mise en prairie (PT-P2,5) dans le 0-EqL et dans la couche 0-10 cm. Comparativement, le C/N dans les PR ne devient significativement plus élevé que celui de RC qu'entre 3,5 et 7,5 années de mise en prairie.

Tableau III.9 Valeurs moyennes de C/N des MOS (années 2002 et 2003) pour les couches 0-EqL et 0-10 cm dans les 4 systèmes étudiés (RC = Référence Culture, PT = Prairies Temporaires, PR = Prairies de Restauration, PP = Prairie Permanente). La partie supérieure du tableau donne les valeurs moyennes pour les 4 systèmes et la partie inférieure concerne l'évolution au sein des PT et PR. Des lettres différentes indiquent des différences significatives (Tukey HSD, $p < 0,05$). E-t : écart-type.

Système	0-EqL		0-10 cm			
	Moyenne	E-t		Moyenne	E-t	
RC	9,3	0,3	a	9,4	0,4	a
PT	9,9	0,2	b	10,1	0,4	b
PR	9,8	0,3	b	10,2	0,5	b
PP	10,0	0,3	b	11,9	0,3	c
RC	9,3	0,3	a	9,4	0,4	a
PT-C1	9,9	0,1	b	9,7	0,1	ab
PT-P1,5	9,7	0,1	ab	9,9	0,3	abc
PT-P2,5	10,2	0,2	b	10,2	0,0	bcd
PT-P8,5	9,9	0,1	b	10,8	0,1	d
PR2,5	9,5	0,1	ab	9,8	0,1	ab
PR3,5	9,4	0,1	ab	9,8	0,0	ab
PR7,5	10,0	0,1	b	10,8	0,2	cd
PR8,5	9,9	0,2	b	10,5	0,1	cd
PP	10,0	0,3	b	11,9	0,3	e

Paramètres relatifs aux "fractions labiles" des MOS

Le tableau III.10 donne le pourcentage des MOP (fraction 50-2000 μm) dans les couches 0-EqL et 0-10 cm. Sur les valeurs moyennes, le pourcentage de MOP des PT et des PR n'est pas significativement différent de celui de la référence RC pour les couches 0-EqL cm et 0-10 cm. Les MOP représentent moins de 2 % en teneur pondérale dans les sols des PR, des PT et de la référence

RC. Par contre, le pourcentage de MOP dans la référence PP est significativement plus élevé que pour les 3 autres modalités aussi bien dans le 0-EqL cm que dans le 0-10 cm; dans ce cas, les teneurs moyennes en MOP s'élèvent respectivement à 2,8 % et 4,0 %. Si l'on s'intéresse à l'évolution des teneurs en MOP dans la couche 0-EqL des PT et des PR, on ne constate pas de différence significative par rapport à RC. Par contre, on note une augmentation progressive des teneurs en MOP dans la couche 0-10 cm durant la phase prairie de la rotation culture/prairie (PT) : on passe respectivement de 1,3 % sous PT-P1,5 à 3,3 % sous PT-P8,5; cette dernière valeur est significativement plus élevée que celle sous RC mais pas significativement différente de celle sous PP. Au cours de la phase culture de la rotation culture/prairie, la teneur en MOP chute pour revenir à une valeur proche de celle de RC : 1,1 % sous PT-C1,0 contre 0,9 % sous RC. Pour les PR, cette accumulation progressive est moins marquée : on passe de 1,2 % sous PR2,5 à 2,2 % sous PR8,5 ; ces teneurs ne sont pas significativement différentes de celle sous RC.

Tableau III.10 Pourcentage des MOP (50-2000 μm) dans les couches 0-EqL et 0-10 cm dans les 4 systèmes étudiés (RC = Référence Culture, PT = Prairies Temporaires, PR = Prairies de Restauration, PP = Prairie Permanente). La partie supérieure du tableau donne les valeurs moyennes pour les 4 systèmes et la partie inférieure donne l'évolution au sein des PT et PR. Des lettres différentes indiquent des différences significatives (Tukey HSD, $p < 0,05$). E-t : écart-type.

Système	0-EqL		0-10 cm			
	Moyenne	E-t	Moyenne	E-t		
RC	1,0	0,2	b	0,9	0,1	b
PT	1,4	0,4	b	1,8	0,9	b
PR	1,3	0,3	b	1,7	0,5	b
PP	2,8	0,8	a	4,0	1,0	a
RC	1,0	0,2	a	0,9	0,1	a
PT-C1	1,2	0,2	a	1,1	0,1	ab
PT-P1,5	1,1	0,2	a	1,3	0,3	ab
PT-P2,5	1,3	0,2	a	1,4	0,3	ab
PT-P8,5	1,9	0,1	ab	3,3	0,1	bc
PR2,5	0,9	0,1	a	1,2	0,1	ab
PR3,5	1,4	0,3	a	1,4	0,1	ab
PR7,5	1,4	0,0	a	2,2	0,1	abc
PR8,5	1,5	0,3	a	2,2	0,2	abc
PP	2,8	0,8	b	4,0	1,0	c

Le tableau III.11 donne les teneurs en C des MOP (C-MOP en g kg^{-1}) dans les fractions 50-200 μm et 200-2000 μm des couches 0-EqL (année 2002) et 0-10 cm (années 2002 et 2003) pour les 4 systèmes étudiés. Dans la couche 0-EqL, les teneurs en C-MOP dans la fraction 200-2000 μm sont significativement plus élevées dans les PT et les PR que dans les références RC et PP (respectivement 333 et 335 g kg^{-1} contre 285 et 287 g kg^{-1}); pour la fraction 50-200 μm , seule la teneur en C-MOP de PR est significativement plus élevée que dans la références PP. Dans la couche

0-10 cm, la teneur en C-MOP dans la fraction 200-2000 μm est significativement plus élevée dans les systèmes prairiaux que dans la référence RC (350, 347 et 365 g kg^{-1} respectivement pour PT, PR et PP contre 316 g kg^{-1}). Pour la fraction 50-200 μm , les PT et PR se distinguent clairement des deux références : la teneur en C-MOP dans PT et PR est significativement plus élevée que dans RC et significativement plus faible que dans PP.

Tableau III.11 Teneurs en C des MOP (en g kg^{-1}) dans les fractions 200-2000 μm et 50-200 μm des couches 0-EqL et 0-10 cm dans les 4 systèmes étudiés. La partie supérieure du tableau donne les valeurs moyennes pour les 4 systèmes et la partie inférieure donne l'évolution au sein des PT et PR. Des lettres différentes indiquent des différences significatives (Tukey HSD, $p < 0,05$). E-t : écart-type.

Système	0-EqL						0-10 cm					
	200-2000 μm			50-200 μm			200-2000 μm			50-200 μm		
	Moyenne	E-t		Moyenne	E-t		Moyenne	E-t		Moyenne	E-t	
RC	285	17	a	139	4	ab	316	17	a	150	11	a
PT	333	10	b	149	11	ab	350	18	b	171	17	b
PR	335	11	b	153	3	b	347	13	b	185	12	b
PP	287	18	a	132	4	a	365	22	b	219	13	c
RC	285	17	a	139	4	ab	316	17	a	150	11	a
PT-C1							359	12	cd	158	1	ab
PT-P1,5	334	10	b	153	8	b	340	6	bc	148	4	a
PT-P2,5							370	3	d	188	6	c
PT-P8,5	333	9	b	144	12	ab	330	9	ab	180	10	c
PR2,5	335	17	b	152	1	b	333	6	abc	175	7	bc
PR3,5							347	3	bcd	184	4	c
PR7,5	335	5	b	154	5	b	349	15	bcd	181	13	c
PR8,5							358	4	cd	196	8	c
PP	285	17	a	132	4	a	365	22	d	219	13	d

Le tableau III.12 donne le rapport "*C-MOP/COT*" dans les fractions 50-200 μm et 200-2000 μm des couches 0-EqL et 0-10 cm. Dans la couche 0-EqL, il n'apparaît aucune différence significative entre les 4 modalités dans les 2 fractions. Dans la couche 0-10 cm, le rapport "*C-MOP/COT*" de la fraction 200-2000 μm dans PR et PP est significativement plus élevé que dans RC et se rapproche de celui de PP; pour la fraction 50-200 μm , la valeur du rapport dans RC n'est pas significativement différent de celui de PT et PR mais est plus faible que celui dans PP.

Le tableau III.13 donne le rapport C/N des MOP pour les fractions 50-200 μm et 200-2000 μm dans les couches 0-EqL et 0-10 cm. Dans la couche 0-EqL, il n'existe aucune différence dans les C/N de la fraction 200-2000 μm ; par contre, pour la fraction 50-200 μm , le C/N des MOP des PT et PR est significativement plus élevé que celui des MOP dans RC. Dans la couche 0-10 cm, les MOP des quatre modalités possèdent des C/N significativement différents pour la fraction 200-2000 μm : le plus faible est obtenu dans RC (17) et le plus élevé dans PP (24), PT et PR possédant des valeurs de C/N intermédiaires (respectivement 19 et 21); parallèlement, le C/N des MOP de la fraction 50-200

μm est significativement plus élevé dans PR (15) et PP (16) que dans RC et PT (13 et 13).

Tableau III.12 Rapport C-MOP/COT dans les fractions 200-2000 μm et 50-200 μm) des couches 0-EqL et 0-10 cm pour les 4 systèmes étudiés. La partie supérieure du tableau donne les valeurs moyennes pour les 4 systèmes et la partie inférieure donne l'évolution au sein des PT et PR. Des lettres différentes indiquent des différences significatives (Tukey HSD, $p < 0,05$). C-MOP : C des matières organiques particulaires; COT : C Organique Total; E-t : écart-type.

Système	0-EqL						0-10 cm					
	200-2000 μm			50-200 μm			200-2000 μm			50-200 μm		
	Moyenne	E-t		Moyenne	E-t		Moyenne	E-t		Moyenne	E-t	
RC	6,0	0,9	a	10,6	0,4	a	3,9	0,8	a	10,5	4,9	b
PT	6,4	1,5	a	12,2	3,2	a	6,3	3,7	ab	10,3	4,8	b
PR	4,7	0,9	a	11,7	2,1	a	7,0	1,9	b	11,2	3,5	b
PP	5,6	1,0	a	15,7	1,5	a	7,7	2,0	b	17,8	4,4	a
RC	6,0	0,7	ab	10,6	0,4	ab	3,9	0,8	ab	10,5	4,9	abc
PT-C1							2,6	0,1	a	6,1	0,2	a
PT-P1,5	5,2	0,8	ab	9,6	1,7	a	4,2	0,6	ab	9,5	2,5	abc
PT-P2,5							5,3	1,9	bc	8,1	1,7	ab
PT-P8,5	7,5	0,8	b	14,8	0,7	c	11,1	0,8	f	17,3	0,4	d
PR2,5	4,1	0,3	a	10,0	0,9	a	7,2	0,1	cd	13,1	0,5	bcd
PR3,5							5,0	0,5	abc	7,8	0,5	ab
PR7,5	5,2	0,8	ab	13,4	0,1	bc	9,6	0,7	ef	15,1	1,5	cd
PR8,5							5,5	0,5	bc	8,2	0,9	ab
PP	6,2	0,2	ab	15,7	1,5	c	7,7	2,0	de	17,8	4,4	d

Tableau III.13 Rapport C/N des MOP pour les fractions 200-2000 μm et 50-200 μm dans les couches 0-10 cm (années 2002 et 2003) et 0-EqL (année 2002) des 4 systèmes étudiés. La partie supérieure du tableau donne les valeurs moyennes pour les 4 systèmes et la partie inférieure donne l'évolution au sein des PT et PR. Des lettres différentes indiquent des différences significatives (Tukey HSD, $p < 0,05$). E-t : écart-type.

Système	0-EqL						0-10 cm					
	200-2000 μm			50-200 μm			200-2000 μm			50-200 μm		
	Moyenne	E-t		Moyenne	E-t		Moyenne	E-t		Moyenne	E-t	
RC	16,6	2,7	a	10,6	0,9	a	17,0	1,1	a	13,2	0,3	a
PT	20,0	1,3	a	13,2	0,9	b	19,3	0,7	b	13,2	0,4	a
PR	19,6	2,1	a	13,6	0,7	b	21,6	1,4	c	15,2	1,2	b
PP	16,5	1,3	a	11,8	0,5	ab	24,1	1,5	d	16,3	0,7	b
RC	16,6	2,7	a	10,6	0,9	a	17,0	1,1	a	13,2	0,3	a
PT-C1							19,5	0,7	ab	13,0	0,2	a
PT-P1,5	20,9	0,8	b	13,5	1,0	b	19,4	0,6	ab	12,6	0,3	a
PT-P2,5							19,5	0,2	ab	13,7	0,1	ab
PT-P8,5	19,1	0,8	ab	12,9	0,2	ab	18,9	0,6	ab	13,4	0,1	ab
PR2,5	19,9	0,6	ab	13,1	0,3	ab	22,2	0,3	bc	14,5	0,0	abc
PR3,5							22,2	2,2	bc	15,4	0,1	c
PR7,5	19,2	2,5	ab	14,1	0,5	b	20,9	0,3	b	14,7	0,4	abc
PR8,5							21,0	0,7	b	15,0	0,2	bc
PP	16,5	1,3	a	11,8	0,4	ab	24,1	1,5	c	16,3	0,7	c

III.1.2.3.c. C-microbien, biodégradabilité et quotient métabolique

Le tableau III.14 donne les valeurs (1) de C associé à la biomasse microbienne (C-microbien), (2) de biodégradabilité (dégagement moyen de C-CO₂ sur 28 jours et minéralisation) et (3) de quotient

métabolique (qCO_2) dans les 4 systèmes étudiés pour l'année 2002. La biomasse microbienne est toujours plus élevée dans les parcelles sous prairie que dans la référence RC. Elle augmente avec la durée de mise en prairie. Les différences entre les références RC et PP sont importantes et varient du simple au triple. Après 8,5 ans d'implantation de prairie (PT-P8,5) la biomasse microbienne est équivalente à celle de la PP. Rapportées à la teneur en C organique total du sol (COT), les valeurs de biomasse microbienne permettent d'apprécier l'évolution des systèmes : le rapport " C_{biomasse}/COT " varie dans la couche superficielle entre 1,4 et 2,2%. Les quantités de C minéralisées en 28 jours à 28°C représentent de 2,4 à 5,6% du C organique total du sol dans la couche superficielle et 2,6 à 4,4% dans la couche EqL. La valeur absolue de dégagement de CO_2 la plus faible correspond à celle de la référence RC et un gradient croissant est notable en fonction de l'âge des prairies.

Tableau III.14 Biomasse microbienne (C-microbien) , biodégradabilité des MOS (dégagement moyen de C- CO_2 sur 28 jours et minéralisation) et quotient métabolique (qCO_2) obtenus pour l'année 2002 dans le dispositif d'Yvetot. Ecart types entre parenthèses. qCO_2 : respiration spécifique de la biomasse microbienne du sol calculé à partir de la respiration basale, la moyenne de dégagement de CO_2 sur 28 jours étant utilisée comme valeur de respiration basale.

		PT			PR		
		RC	PT-P1,5	PT-P8,5	PR2,5	PR7,5	PP
COT gC.kg ⁻¹ de sol	0-10 cm	9,47 (0,21)	14,21 (0,79)	25,22 (0,77)	12,51 (0,16)	19,60 (0,87)	33,27 (0,80)
	0-eqL	10,06 (0,43)	13,51 (0,37)	14,99 (0,40)	10,79 (0,33)	13,77 (0,08)	23,83 (1,53)
C microbien µg de C.g ⁻¹ de sol sec	0-10 cm	179,53 (39,53)	306,99 (31,13)	555,59	178,95 (24,08)	416,20 (25,66)	557,54 (55,72)
	0-eqL	67,61 (16,63)	100,25 (18,65)	137,50 (44,72)	91,59 (22,45)	102,45 (22,48)	266,95 (67,05)
C microbien/COT (%)	0-10 cm	1,90	2,16	2,20	1,43	2,12	1,68
	0-eqL	0,67	0,74	0,92	0,85	0,74	1,12
C-CO₂ (mg.kg ⁻¹ de sol sec dégagé en 28 jours)	0-10 cm	228,50 (22,33)	502,47 (30,26)	1411,38 (180,85)	531,62 (50,23)	1021,61 (118,83)	1607,53 (269,32)
	0-eqL	373,69 (47,53)	477,87 (31,45)	655,02 (68,05)	280,73 (27,01)	439,24 (41,92)	913,94 (86,13)
Minéralisation C-CO ₂ /COT (%)	0-10 cm	2,41 (0,20)	3,52 (0,25)	5,61 (0,80)	4,25 (0,39)	5,20 (0,38)	4,82 (0,71)
	0-eqL	3,71 (0,38)	3,54 (0,20)	4,37 (0,47)	2,60 (0,22)	3,19 (0,32)	3,83 (0,18)
qCO₂ mgC.kg ⁻¹ sol sec.h ⁻¹	0-10 cm	18,9 x 10 ⁻⁴	24,3 x 10 ⁻⁴	37,8 x 10 ⁻⁴	44,2 x 10 ⁻⁴	36,5 x 10 ⁻⁴	42,9 x 10 ⁻⁴

Dans la référence PP, considérée à l'équilibre sur le plan des stocks organiques 1,68 % du C organique total se trouve sous forme de biomasse microbienne. Un pourcentage plus élevé dans les autres parcelles sous prairie (sauf la parcelle PR2,5) rend compte d'une dynamique d'enrichissement en C organique du sol. La parcelle PR2,5 présente un COT et une biomasse microbienne plus faibles que ceux des autres parcelles en prairie ainsi qu'un dégagement de CO_2 plus faible particulièrement accentué si l'on se réfère à la couche EqL mais un coefficient de

minéralisation du C élevé. Un rapport "*C microbien/COT*" faible et un qCO_2 élevé suggèrent que le sol est en phase d'évolution. D'ailleurs la respiration spécifique (flux de CO_2 par unité de C biomasse par unité de temps) montre que la biomasse est plus active dans ce système dans la couche superficielle, phénomène qui se produit dans les stades immatures d'un écosystème. Les antécédents culturaux semblent donc avoir une influence encore visible sur cette prairie. La respiration est plus importante avec l'âge des prairies et les différences sont nettement plus visibles si l'on se réfère à la couche superficielle. Il est à noter que le supplément de C est davantage utilisé pour la respiration que pour la synthèse microbienne. Par contre dans la référence RC le pourcentage de C sous forme microbienne montre une valeur assez élevée (1,90 % contre 1,68 % en prairie permanente).

III.1.2.3.d. *Stabilité structurale.*

Globalement, la stabilité structurale la plus faible est toujours obtenue dans le sol sous culture labourée (RC) et la plus forte dans le sol de la prairie permanente (PP). Les deux systèmes prairiaux testés (PT et PR) ont des stabilités intermédiaires comme l'indique le calcul du DMP moyen (Figure III.12). Selon la classification de Le Bissonnais et Le Souder (1995), basé sur le DMP moyen, on passe de la classe des sols instables sous culture (RC : $DMP = 0,74 \pm 0,08$ mm) à la classe des sols stables sous la culture de 1 an (PT-C1 et PR-C1) puis progressivement à la classe des sols très stables sous la prairie permanente (PP : $DMP = 3,07 \pm 0,06$ mm). Les différences les plus significatives sont obtenues à l'issue du traitement "réhumectation rapide" qui apparaît comme être le plus discriminant, tandis que le traitement "réhumectation lente" est le moins destructif. Le DMP de la PT âgée de 6 mois est significativement plus important que le DMP de la référence RC et globalement, le DMP augmente avec l'âge des prairies.

Une différence de stabilité structurale est également observée entre la PR âgée de 9,5 ans et la référence PP suite au traitement "réhumectation rapide", alors qu'il n'existe pas de différence significative pour les deux autres traitements. Un aspect intéressant est la comparaison entre les DMP calculés des prairies PT et PR qui ne diffèrent finalement que par le nombre de rotations auxquelles elles ont été soumises. Dans la phase de culture de la rotation, quel que soit le traitement appliqué, les PT (prairies dans leur quatrième rotation) présentent une stabilité significativement plus grande que les prairies PR (prairie dans leur première rotations); ces dernières ne sont d'ailleurs pas significativement différentes de la référence RC. En considérant les prairies de 3,5 ans, des différences de stabilité structurale significative apparaissent sur le traitement "réhumectation rapide" entre PT et PR, mais pas sur les 2 autres traitements. En rotation culture/prairie, la stabilité structurale diminue nettement pendant la phase culture puis augmente rapidement avec la durée de mise en prairie.

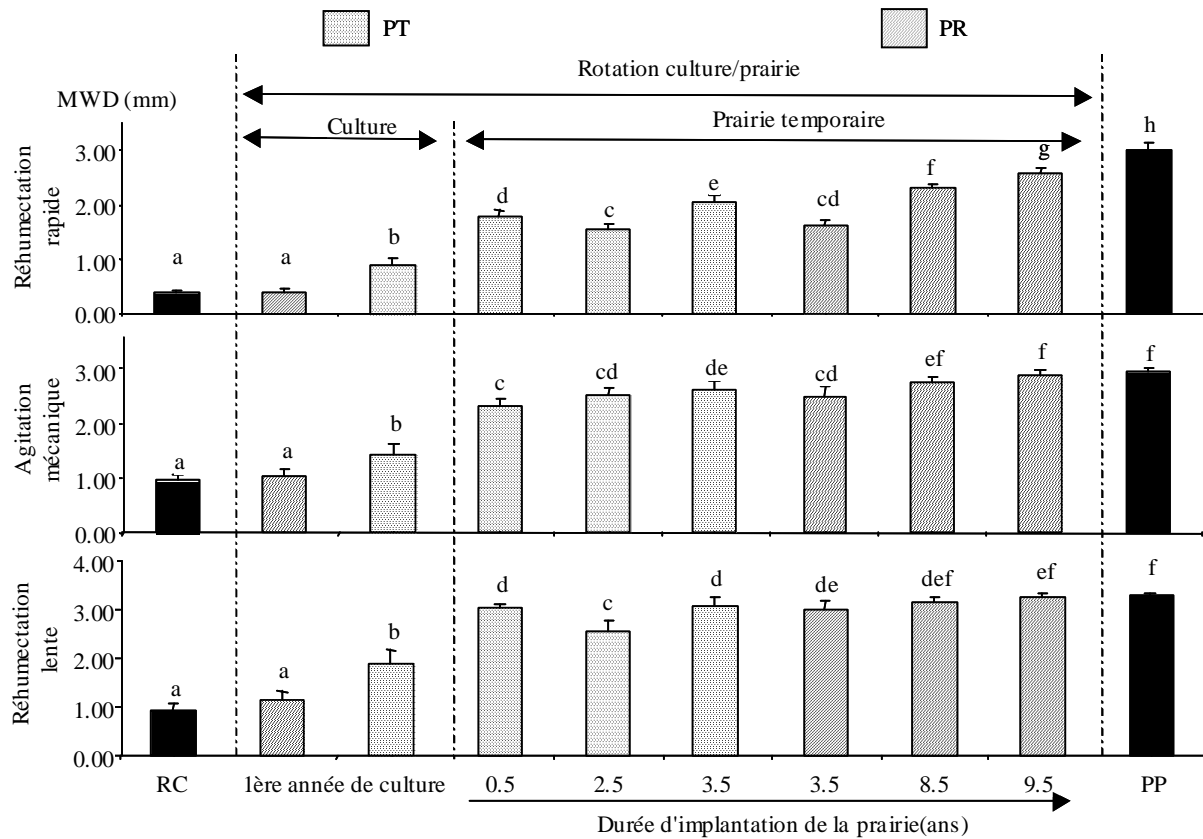


Figure III.12 Valeurs de DMP à l'issue des trois tests de stabilité structurale pour l'horizon 0-5 cm des prairies temporaires (PT et PR versus les références RC et PP).

III.1.2.4. Discussion

III.1.2.4.a. Quantité et répartition des MOS

Nos estimations des stocks de COS dans la couche 0-Equivalent L sont en accord avec les estimations récentes des stocks C moyens dans les sols agricoles de France respectivement de 40 tC ha⁻¹ (Balesdent, 1996a) et 43 tC ha⁻¹ (Arrouays *et al.*, 2002) pour les terres arables ; 60 tC ha⁻¹ (Balesdent, 1996a) et 67,5 tC ha⁻¹ (Arrouays *et al.*, 2002) pour les prairies. Dans notre cas, il faut cependant noter le niveau élevé du stock C dans la référence PP (83 tC ha⁻¹). La mise en prairie (PT ou PR) est par ailleurs à l'origine de la création d'un gradient de teneur en C organique de la surface vers la profondeur en rapport avec le développement du système racinaire caractéristique des systèmes prairiaux. Dans une revue sur l'augmentation du stock de COS suite à l'amélioration de la gestion des prairies ou à la conversion en prairie de cultures ou de végétation native, Conant *et al.* (2001) notent que la séquestration du C est la plus importante dans les 10 premiers cm du sol et ce, durant les quarante premières années du changement de gestion ou de l'implantation des prairies. Ce phénomène est susceptible d'influencer (1) le fonctionnement biologique du sol (i.e. la MO en tant que ressource influence la répartition des organismes du sol) et (2) la stabilité structurale de la couche superficielle du sol (i.e. la MO est un élément clé de l'agrégation du sol) directement soumise à l'érosion causée par les pluies. Cet enrichissement en surface, à comparer à

l'homogénéisation créée par le travail du sol sous la référence RC, peut donc être considéré comme doublement bénéfique à moyen terme. Franzluebbbers (2002) propose ainsi d'utiliser la stratification de la matière organique du sol au sein du profil comme un indicateur de qualité des sols.

La reconstitution de l'évolution des stocks de COS lors d'une rotation culture/prairie (PT) confirme que les prairies temporaires ont un potentiel de stockage intermédiaire entre la prairie permanente (PP) et la culture (RC) comme indiqué par Arrouays *et al.* (2002). Cependant, une partie du C stocké sous la prairie ne l'est que temporairement. En effet, on sait que la mise en culture des prairies occasionne des pertes importantes de C par minéralisation lors du retournement. Arrouays *et al.* (2002) estiment, en se basant sur les données de Boiffin et Fleury (1974), à 25 tC ha⁻¹ le déstockage moyen lors de la conversion d'une prairie permanente pâturée (retournement de prairie) en culture céréalière avec travail du sol conventionnel. Ce déstockage est d'autant plus important que la durée d'implantation de la prairie est longue (Loiseau *et al.*, 1995). Ce dernier point explique, que nous obtenions un déstockage de 4 tC.ha⁻¹ après une année de culture de maïs en partant d'une prairie temporaire. Il est fort probable, dans notre cas, que cette valeur de déstockage augmente suite à la 2^{ème} année de mise en culture.

La reconstitution de l'évolution des stocks de COS lors d'une mise en prairie après 8 ans au moins de culture (PR) permet de préciser la cinétique de restauration des réserves organiques. La valeur significativement plus élevée observée dans la prairie dès la première année par rapport à la référence RC peut être mise en relation avec l'apport de fumier (50 t ha⁻¹) effectué lors de l'implantation des prairies. De même, si l'enrichissement progressif en C est à mettre en relation avec le développement des racines des espèces herbacées, il faut également tenir compte de la fertilisation azotée (180 U d'N ha⁻¹ an⁻¹, fractionnée en 3 apports équitables de 60 U d'N ha⁻¹) : celle-ci augmente la productivité primaire et donc la biomasse racinaire. Or, le mode d'incorporation des entrées organiques par voie racinaire favorise le stockage (Balesdent et Balabane, 1996) par incorporation directe dans la matrice sol (protection physique). Ces considérations sur la gestion des prairies PR s'appliquent également aux PT.

La comparaison des cinétiques dans les PT et les PR montrent que la vitesse d'accumulation du COS semble se faire plus rapidement sous PR que sous PT : de l'ordre de 220 gC m⁻² an⁻¹ contre 150 gC m⁻² an⁻¹ (Figure III.11). Ces valeurs sont dans la gamme de variation donnée par Conant *et al.* (2001) suite à la compilation de 115 travaux sur différents modes de gestion des prairies : ils estiment que la vitesse de séquestration varie de 11 gC m⁻² an⁻¹ à 304 gC m⁻² an⁻¹ avec une moyenne de 54 gC m⁻² an⁻¹. Arrouays *et al.* (2002) estiment le flux de C induit par la conversion de terres labourées en prairies permanente à 50 ± 25 gC m⁻² an⁻¹ pour une durée de 20 ans. Dans notre cas, l'accumulation plus rapide les premières années sous PR que sous PT confirme que les cinétiques d'accumulation de C sont non linéaires et plus rapides durant les premières années qui suivent l'adoption d'une pratique "stockante" (Arrouays *et al.*, 2002), les stocks finissant par tendre vers un

pallier au bout de quelques dizaines d'années. Nos résultats semblent cependant indiquer que la vitesse d'accumulation du C est d'autant plus rapide les premières années que les pratiques "déstockantes" antérieures à la mise en prairies ont été importantes (*i.e.* 8 ans au moins de culture ici). Par ailleurs, les apports de MO étant identiques entre PT et PR (*i.e.* apports de fumier et fertilisation favorable à l'augmentation de la biomasse racinaire), cette différence de cinétique dans l'accumulation peut s'expliquer soit par des différences de composition des MOS, soit par des différences de localisation ou par une différence de protection physique au sein des agrégats (Angers et Chenu, 1998).

III.1.2.4.b. *Qualité des MOS*

Habituellement, on sait que les valeurs de C/N varient peu d'un type de culture à l'autre. Nos résultats montrent que la valeur du C/N augmente significativement lors du passage en prairie (PT et PR) par rapport à la référence RC; ce résultat est encore plus marqué dans la couche superficielle de sol. La valeur de C/N tend à se rapprocher de 10 dans PT et PR et de 12 en dans la référence PP : ces valeurs sont en accord avec les valeurs habituellement obtenues dans les systèmes prairiaux (Jastrow et Miller, 1998) et probablement à rapprocher de la valeur du C/N de la biomasse racinaire qui constitue la principale source de restitution de MO dans ce type de système en comparaison de RC. Nos résultats permettent également de préciser l'évolution quantitative des stocks de COS : si la cinétique de stockage du C organique semble se faire plus rapidement sous PR que sous PT, le C/N des PR reste plus longtemps proche de la valeur du C/N dans RC. Dans les PT, le maintien d'un niveau de réserves organiques plus élevé va de paire avec un C/N plus élevé que sous RC.

Nos résultats montrent également qu'il existe une accumulation significative de MOP (*i.e.* débris végétaux grossiers en voie de décomposition) dans la couche superficielle du sol durant la phase prairie de la rotation culture/prairie (PT) et une diminution durant la phase de mise en culture. Haynes (2000) décrit également ce type d'évolution pour la fraction labile de prairies temporaires de Nouvelle-Zélande (rotation 2-5 ans de prairies pâturée suivie de 2-5 ans culture). Pour les prairies de restauration (PR), cette accumulation de débris végétaux grossiers dans la couche superficielle est moins marquée. En terme de pourcentage du C du sol présent sous forme de C-MOP, une proportion significativement plus grande de C du sol est présente sous forme de MOP pendant la phase en prairie. Dans la couche EqL, les valeurs sont d'environ 17% en RC et d'environ 22% sous prairies, et les différences sont de même tendance mais plus grandes dans la couche superficielle centimétrique (15 et 25% respectivement). Le rapport C/N des MOP est généralement plus élevé dans les systèmes en prairies par rapport à la culture continue. Dans la couche 0-10 cm, les MOP des quatre modalités possèdent des C/N significativement différents pour la fraction 200-2000 μm : le plus faible est obtenu dans RC (17) et le plus élevé dans PP (24), PT et PR possédant des valeurs de C/N intermédiaires (respectivement 19 et 21); le C/N des MOP de la fraction 50-200 μm est significativement plus élevé dans PR (15) et PP (16) que dans RC et PT (13 et 13).

La biomasse microbienne est toujours plus élevée dans les parcelles sous prairie que dans la référence RC et augmente avec la durée de mise en prairie. La valeur absolue de dégagement de CO₂ la plus faible correspond à celle de la référence RC et un gradient croissant est notable en fonction de l'âge des prairies. La biomasse microbienne et le C minéralisé en incubation sont des paramètres liés aux entrées de C et à l'utilisation actuelle des sols (Chaussod *et al.*, 1992). La taille du compartiment microbien est fonction entre autre du C disponible plus ou moins biodégradable provenant entre autre de la rhizodéposition (Smit et Paul, 1990; Chaussod *et al.*, 1992). Les valeurs de dégagement de CO₂ plus faible dans la référence RC traduisent la faible quantité d'entrées de C dans ce système. La respiration est plus importante avec l'âge des prairies et les différences sont nettement plus visibles si l'on se réfère à la couche superficielle. Par contre, dans la référence RC le pourcentage de C sous forme microbienne montre une valeur assez élevée ce qui illustrerait l'utilisation du C disponible pour de la synthèse microbienne bien que le taux de COT soit plus faible. A l'inverse, l'accumulation de POM (fraction labile) et l'importance prise par les exsudats racinaires dans la couche superficielle des prairies peuvent expliquer l'activité minéralisatrice potentielle plus forte de leur biomasse microbienne (Lagomarsino *et al.*, 2006; Yoo *et al.*, 2006). Ce résultat marque un changement notable de fonctionnement des systèmes prairiaux par rapport à la référence RC. L'ensemble de ces résultats ci-dessous montre également que l'évolution quantitative des réserves organiques sous PT et PR s'accompagne de différences dans la qualité de ces réserves.

III.1.2.4.c. *Stabilité structurale*

La stabilité structurale augmente significativement avec la durée d'implantation des prairies. Ce résultat est à mettre en relation avec le développement progressif d'un couvert végétal permanent et du système racinaire sous prairie, phénomènes qui s'accompagnent d'une concentration des matières organiques et de l'activité biologique dans la partie superficielle du sol. Sur une chronoséquence de prairies développées sur des sols précédemment cultivés pendant plus de 100 ans, Jastrow et Miller, (1998) ont montré une augmentation du pourcentage des macroagrégats stables à l'eau au cours des 5 premières années de mise en prairie, le pourcentage de macroagrégats finissant par atteindre un pallier au bout de quelques dizaines d'années. Cette cinétique non linéaire n'est pas sans rappeler celle des stocks de COS. Ces auteurs mettent en parallèle cette augmentation des macroagrégats stables à l'eau avec l'augmentation des stocks de COS, mais aussi l'augmentation de la biomasse racinaire, la prolifération des hyphes mycéliens et différentes fractions des MOS (Cook *et al.*, 1988; Miller et Jastrow, 1992; Jastrow, 1996; Jastrow *et al.*, 1997). Nos résultats confirment cette dynamique et montrent également que le DPM augmente régulièrement ("humectation rapide") ou atteint rapidement un pallier ("humectation lente" et "agitation mécanique") avec la durée d'implantation des prairies. Ceci voudrait dire que les premiers cm des sols sous prairies acquièrent progressivement une résistance à la désagrégation par éclatement susceptible d'intervenir lors de pluies violentes sur sols secs. La résistance à l'éclatement et au gonflement différentiel qui

prédomine lorsque le sol humide est soumis à l'action de pluies modérées et la résistance à la désagrégation mécanique sous l'effet des gouttes de pluie sont plus rapides. Dans notre cas, un aspect intéressant est la différence significative observée entre la référence RC d'une part et les phases de cultures lors de la 1ère (prairies PR) ou de 4ème rotation (prairies PT) : ceci laisse supposer un effet cumulatif des rotations culture/prairie sur la stabilité structurale. Dans la 4ème rotation (prairies PT), le DMP lors de la phase de culture était 2.2, 1.7 et 1.4 fois plus important que dans la première rotation, pour "l'humectation rapide", "l'humectation lente" et "l'agitation mécanique" respectivement.

La formation d'agrégats stables fait intervenir une combinaison de processus qui impliquent différentes fractions des MOS, mais la plupart de ces fractions présente de fortes corrélations avec la stabilité structurale (Bronick et Lal, 2005). Ceci s'explique par la diversité, mais aussi l'interdépendance des différentes fractions de MOS dans le processus d'agrégation : teneur totale en MOS, pourcentage de MOP, polysaccharides extractibles à l'eau mais aussi biomasse et diversité fongique, changement dans les communautés lombriciennes (Hedde et al., in prep). Les macroagrégats peuvent se former initialement par assemblage de microagrégats, autour de MOP ou encore autour de corps microbiens, puis se décomposer ou se détruire en redonnant des microagrégats stables (Oades et Waters, 1991; Jastrow et Miller, 1998; Six *et al.*, 1999). Les microagrégats peuvent se former suite aux interactions organo-minérales entre argiles, MOS et cations, ou suite au "turn-over" des macroagrégats. Dans notre cas, il n'est pas possible et il n'était pas dans nos intentions d'aborder les mécanismes complexes des interrelations entre le processus d'agrégation et la dynamique des MOS mais il est nécessaire d'améliorer les connaissances sur ces aspects. A notre connaissance, il existe peu de travaux documentant la relation stabilité structurale = f(C) pour des systèmes prairiaux comparés à des systèmes cultivés.

III.1.2.5. Conclusion

Lors de la rotation culture/prairie telle que pratiquée sur le dispositif d'Yvetot (rotation maïs/blé suivi par 4 ans minimum de mise en prairie; prairie à dominante de graminée en pâturage avec apport de fumier avant implantation et fertilisation azotée), les stocks de COS diminuent lors du passage prairie-culture suite au retournement de la prairie et augmentent progressivement avec la durée d'implantation des prairies en liaison notamment avec le développement du système racinaire des herbacées. Ces tendances sont nettement plus marquées dans les premiers centimètres du sol où le système racinaire est plus développé. La rotation culture/prairie telle que pratiquée sur le dispositif d'Yvetot permet cependant le maintien d'un niveau de réserves organiques plus élevé que dans une rotation de cultures. Dans notre cas, le gain est de l'ordre de 1,3 kgC m⁻² sur 7 ans soit 32% de plus que dans une rotation de cultures. De ce point de vu et pour peu qu'il soit adapté au type d'exploitation, ce système constitue une alternative aux pratiques intensives pour améliorer le stockage du C dans les sols agricoles limoneux de Haute-Normandie. L'implantation d'une prairie

temporaire ne permet cependant pas d'atteindre le niveau de réserves organiques d'une prairie permanente (système non labouré et à couverture permanente). L'implantation d'une prairie intensifiée à dominante de graminée en pâturage après un précédent d'au moins 8 années de rotation de cultures permet la restauration des réserves organiques. L'accumulation de COS augmente avec la durée d'implantation de la prairie mais semble atteindre un maximum pour une durée d'implantation des prairies de 6-7 années au moins. L'évolution quantitative des réserves organiques sous prairie s'accompagne également de différences dans la qualité de ces réserves révélées à la fois par les valeurs de leur C/N et certains paramètres relatifs aux fractions labiles (MOP, activité microbienne globale). Ces différences sont plus marquées dans la couche superficielle de sol (0-10 cm) que dans la couche 0-EqL cm. L'augmentation des stocks de COS et leur changement de qualité au cours de la phase prairie de la rotation cultures/prairie s'accompagne d'une augmentation de la stabilité structurale, estimée à l'aide du DMP. La stabilité structurale augmente significativement avec la durée d'implantation des prairies.

En conclusion, l'introduction de prairies dans des rotations de cultures permet de maintenir (rotation culture-prairie) ou de restaurer (prairie implantée après plusieurs années de cultures annuelles), le niveau des réserves organiques et la stabilité structurale de sols limoneux. Ce double effet positif des prairies temporaires permet de valider l'hypothèse de départ (hypothèse *win-win*) et confirme l'intérêt des prairies comme pratiques culturales alternatives dans le contexte pédoclimatique de Haute-Normandie. Ce type de bilan amène cependant à s'interroger sur les mécanismes contrôlant la séquestration du COS et l'augmentation de la stabilité structurale. Il était difficile dans ce travail et d'ailleurs pas dans nos intentions, de déterminer la part relative prise par les pratiques réputées favorables au stock de COS (apports de fumier, augmentation de la biomasse racinaire par exemple), et par les pratiques réputées défavorables (labour, fertilisation favorisant la minéralisation). Il apparaît aujourd'hui important de s'intéresser aux mécanismes de stabilisation des MOS et de la structure du sol dans les systèmes prairiaux.

III.1.3. Synthèse des résultats obtenus sur le terrain

Une deuxième campagne d'échantillonnage des vers de terre était initialement prévue au printemps 2003 afin de compléter le jeu de donnée obtenu en 2002, cependant les conditions climatiques de cette année 2003, et notamment un printemps court et chaud, ne m'ont pas permis de la réaliser. Toutefois, les résultats présentés dans les parties III.1.1 et III.1.2 mettent en évidence une augmentation simultanée de la diversité des vers, des stocks de C et de la stabilité de la structure du sol dans les premières années de prairie (Figure III.13). Dans les prairies plus âgées, le stock de C et la stabilité de la structure continuent d'augmenter alors que la diversité des lombriciens reste globalement stable. A partir de ce constat, il est possible de poser deux hypothèses. (1) L'intensité et la direction des effets de la diversité des lombriciens sont modulées par la quantité et/ou la qualité de la MO disponible dans le sol. (2) La diversité spécifique des lombriciens a un effet positif sur l'accumulation de C observée entre la culture intensive et les jeunes prairies.

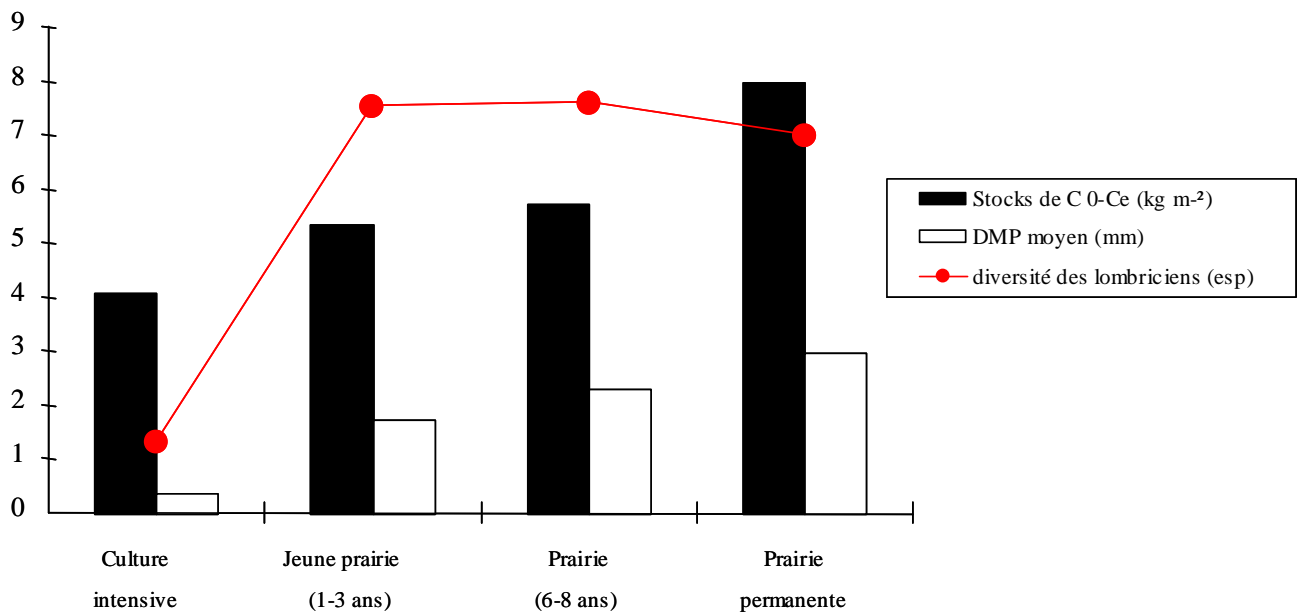


Figure III.13 comparaison des valeurs de diversité spécifique, de stocks de C dans la couche Ce et la stabilité structurale du sol superficiel (0-5 cm). Afin de pouvoir représenter simultanément ces données, les moyennes ont été calculées indépendamment de l'année de prélèvement pour la culture intensive, les prairies de moins de 3 ans, les prairies de 6-8 ans et la prairie permanente.

Dans les parties suivantes, à l'aide d'expérimentations en conditions contrôlées et en postulant que les espèces épigées ont un rôle peu significatif dans les systèmes étudiés, j'ai testé l'hypothèse (1) en mesurant l'effet de cinq espèces endogées ou anéciques (*Aporrectodea longa*, *Aporrectodea icterica*, *Aporrectodea caliginosa*, *Aporrectodea rosea* et *Allolobophora chlorotica*) sur la dynamique de la MO (minéralisation du C, agrégation, stabilité structurale et teneur en MO des macro-agrégats) (III.2.1). Puis, afin de tester l'hypothèse (2), toujours en conditions contrôlées, j'ai mesuré l'effet de la diversité spécifique (1 à 4 espèces) au sein d'assemblages expérimentaux sur la minéralisation du C et la stabilité structurale des macro-agrégats.

III.2. Relations entre la diversité des lombriciens et la dynamique de la matière organique, études expérimentales

III.2.1. Effets spécifiques de 5 espèces de vers de terre sur la dynamique de la MO dans 3 sols représentant un gradient d'enrichissement en MO

M. Hedde, F. Bureau, B. Motte, T. Decaëns

III.2.1.1. Introduction

Les vers de terre sont fréquemment cités comme des espèces clefs au sein des communautés d'invertébrés édaphiques qui habitent les agro-écosystèmes tempérés. Ils influencent en effet fortement le fonctionnement du sol à différentes échelles de temps et d'espace (Lee, 1985; Lavelle et Spain, 2001). Ils régulent les activités microbiennes et modulent ainsi indirectement la dynamique de la MO et des éléments nutritifs (Marinissen et Ruiten, 1993; Lavelle, 2002). Ils contribuent aussi directement à la formation de la structure du sol en produisant des macro-agrégats stables (Lavelle, 1997; Blanchart *et al.*, 1999). Toutefois, l'effet des vers de terre sur la protection de la MO et la stabilisation des agrégats du sol dépend du type d'occupation du sol, e.g. cultures vs prairies (Pulleman *et al.*, 2005).

Les sols agricoles limoneux du Bassin Parisien sont principalement dédiés aux cultures céréalières intensives caractérisées par de faibles intrants organiques et un labour conventionnel. Ces pratiques culturelles conduisent dans le contexte local à la dégradation du sol par la perte de matière organique (MO) et l'altération de ses propriétés physiques, notamment la perte de la stabilité de la structure (Balesdent, 1996a; Le Bissonnais et Arrouays, 1997; Tessier *et al.*, 1998). Parmi différentes options visant à restaurer les propriétés de ces sols (non travail du sol, labour superficiel, cultures dérobées), l'implantation de prairies est une des plus prometteuses (Haynes, 1999, 2000; Nsabimana *et al.*, 2004).

Le but de ce travail est de quantifier et de comparer, en conditions contrôlées, les effets de cinq espèces de vers de terre sur la MO de trois sols. Les substrats utilisés correspondent à un gradient d'enrichissement en MO d'un LUVISOL (FAO, 1998): culture intensive en place depuis au moins 30 ans, prairie temporaire (5 ans) et prairie permanente (35 ans). Nous posons l'hypothèse que la direction et la magnitude de l'effet des lombriciens est dépendante de l'espèce et de la teneur en MO du substrat dans lequel elle évolue.

III.2.1.2. Matériel et méthodes

Sur la base de résultats obtenus dans la partie III.1, cinq espèces de vers de terre (Tableau III.15) ont été sélectionnées afin d'étudier leur effet sur la minéralisation du carbone, l'agrégation et la stabilité structurale du sol en conditions contrôlées. Après avoir été récoltés dans les parcelles du lycée agricole d'Yvetot en mai 2006, les animaux ont été maintenus en conditions expérimentales

(décrites ci-dessous) pendant au moins 1 semaine afin de les acclimater et d'éviter la contamination de l'expérimentation par du matériel non-expérimental. Seuls les animaux adultes (présentant un clitellum) ont été retenus.

Dans le but de tester l'effet spécifique des cinq espèces choisies sur un gradient d'enrichissement d'un LUVISOL en MO, trois substrats ont été utilisés: le sol d'une culture intensive en rotation céréalière blé-maïs depuis 30 ans (*RC*; pH= 6,43; $C_{org}= 9,93 \text{ mg g}^{-1}$; C/N=9,7), celui d'une prairie temporaire de cinq ans (*PT*; pH= 5,84; $C_{org}= 20,37 \text{ mg g}^{-1}$; C/N=11,1) et celui d'une prairie permanente depuis 30 ans (*PP*; pH= 5,78; $C_{org}= 33,23 \text{ mg g}^{-1}$; C/N=10,9). Les caractéristiques des parcelles sont décrites dans la partie I.2 (présentation des sites). Le sol de prairie temporaire a été prélevé dans la parcelle IV du LEGTA d'Yvetot. Dans chacune de ces parcelles, environ 10 kg de sol superficiel (0-10 cm) ont été prélevés en mai 2006. Ce sol a ensuite été séché à 40°C, homogénéisé et tamisé à 2 mm.

Tableau III.15 caractéristiques des espèces utilisées dans cette étude

Espèce	Catégorie écologique (Bouché, 1972)	Poids moyen des animaux utilisés (mg) (moy. \pm erreur standard)
<i>Allolobophora chlorotica</i>	Endogé	191 \pm 20
<i>Aporrectodea caliginosa</i>	Endogé	432 \pm 53
<i>Aporrectodea icterica</i>	Endogé	798 \pm 26
<i>Aporrectodea rosea</i>	Endogé	189 \pm 15
<i>Aporrectodea longa</i>	Anécique	1083 \pm 75

III.2.1.2.a. Protocole expérimental

Des pots hermétiques d'un volume de 1000 mL (17 cm de hauteur et 10 cm de diamètre) ont été utilisés comme microcosmes. Une quantité de 150 g de sol tamisé a été déposée dans chacun des pots (Garvin *et al.*, 2001) et placée à une humidité équivalente à la capacité au champ avec de l'eau déminéralisée. Des expérimentations préliminaires ont montré que l'utilisation d'un poids constant par animal de 150 g de sol (poids sec) préalablement tamisé à 2 mm permettait un taux de survie proche de 1 et une perte de biomasse inférieure à 20%. Pour chaque espèce, les différences intra-spécifiques de biomasse initiale de ver de terre ont été minimisées en choisissant des individus d'une taille aussi similaire que possible (Tableau III.15). Un ver de terre a été ajouté dans chacun des microcosmes. Les microcosmes ont ensuite été placés dans une chambre climatisée pendant 21 jours, dans laquelle ils ont été soumis à une température constante (10 \pm 1°C) et à une photopériode correspondant à une alternance de 10h de lumière et 14h d'obscurité. La biomasse moyenne pendant la durée de l'expérimentation a été calculée en mesurant les biomasses initiales et finales.

Un total de 54 microcosmes a été réalisé, dont 45 microcosmes pour les traitements « espèce » \times « sol » (5 espèces \times 3 sols \times 3 réplicats) et 9 microcosmes les traitements « témoin sans animaux »

× « sol » (3 sols × 3 réplicats). De plus, pour la mesure de la respiration du sol, trois microcosmes sans animaux ni sol ont été réalisés afin de tenir compte de la concentration initiale en C atmosphérique.

III.2.1.2.b. Mesure du dégagement de C-CO₂

La minéralisation du carbone (respiration des vers de terre + activité microbienne) a été estimée par des mesures de dégagement de C-CO₂ basées sur la méthode de conductivité de la soude (Heemsbergen *et al.*, 2004). Un flacon de 20 ml de NaOH (0.2 M) a été placé dans chaque microcosme, la minéralisation du carbone a été définie comme la proportion du C du sol dégagé sous forme de C-CO₂, laquelle se calcule en comparant les conductivités initiale et finale de la soude pour une période d'incubation donnée :

$$C_{\text{min}}_{i \text{ to } j} = \frac{((Sc_i - Sc_j) - (Sc_{i \text{ atm}} - Sc_{j \text{ atm}})) \times k}{M_{\text{C-leaves}}}$$

où i et j sont les dates d'incubation (en jours), Sc_i et Sc_j sont les conductivités de la soude après i et j jours d'incubation (mS cm⁻¹), Sc_{i atm} et Sc_{j atm} sont les conductivités de la soude dans les microcosmes sans sol ni animaux après i et j jours d'incubation (mS cm⁻¹), k est la constante déterminée par les courbes d'étalonnage entre la conductivité de la soude et sa teneur en carbone (mg C mS⁻¹ cm) et M_{C-sol} est la masse de carbone dans le sol (g C) au début de l'expérience. Les dégagements de carbone ont été estimés pour les périodes 0-2, 2-7, 7-14 et 14-21 jours. Les résultats sont exprimés en mg de C par g de C dans le sol.

III.2.1.2.c. Production et caractéristiques des macro-agrégats

A la fin de l'expérience, les animaux ont été délicatement extraits des microcosmes et le sol a été séché à l'air jusqu'à poids constant (entre 48 et 96 heures selon le poids de sol). La masse des agrégats secs > 2mm (gros macro-agrégats) a été estimée par tamisage à sec. La teneur en MO des macro-agrégats a été calculée par perte au feu à 550 °C (Pansu et Gautheyrou, 2003). Le test de réhumectation brutale dans l'eau de la méthode de Le Bissonnais et Le Souder (1995) a été utilisé pour mesurer la stabilité structurale des macro-agrégats (5g d'agrégats secs désagrégés par immersion dans l'eau pendant 10 min). Le matériel a ensuite été séché pendant 48h à 40°C, et un fractionnement granulométrique a été effectué à l'aide d'un jeu de 8 tamis (2000, 1000, 500, 200, 100 et 50 µm). Chaque fraction ainsi obtenue a été pesée, et les masses ont été utilisées pour calculer le diamètre moyen pondéral (DMP) des agrégats, qui est la somme des pourcentages massiques de chaque fraction multipliés par la taille moyenne des fractions (Kemper et Rosenau, 1986).

Pour l'interprétation des résultats, les fractions granulométriques ont été regroupées en 4 unités d'agrégats stables à l'eau (ASE) (Six *et al.*, 2000; Bossuyt *et al.*, 2004) : les gros macro-ASE (> 2000 µm), les petit macro-ASE (200-2000 µm), les micro-ASE (50-200 µm), la fraction de la taille

des limons et argiles (<50 µm).

III.2.1.2.d. Tests statistiques

Les tests de Shapiro-Wilk et Bartlett ont été utilisés pour tester la normalité et l'homoscédasticité des jeux de données. Dans la plupart des cas, des tests paramétriques ont été réalisés (ANOVA et tests de comparaison de moyenne de TukeyHSD), dans les quelques cas contraires, les tests équivalents de Kruskal-Wallis et Kolmogorov-Smirnov ont été préférés. Le seuil de rejet pour ces analyses a été fixé à $\alpha = 0,05$.

Les données de dégagement de C-CO₂ ont ensuite été traitées par ANOVA sur mesures répétées à deux facteurs, *i.e.* « sol » (RC, PT, PP) et « espèces » (*Aporrectodea caliginosa*, *Aporrectodea rosea*, *Allolobophora chlorotica*, *Aporrectodea icterica* et *Aporrectodea longa*), avec pour facteur répété les périodes d'incubations (0-2, 2-7, 7-14 et 14-21 jours), et le poids de vers a été utilisé en co-variable. Des ANOVA à deux facteurs ont également été utilisées pour tester l'effet des facteurs « sol » et « espèces » sur les valeurs caractérisant les macro-agrégats (masse, ASE, DMP et teneur en MO), le poids de vers a été utilisé en co-variable.

Tableau III.16 variables utilisées dans l'ACP

Variables	Codes
Production de C-CO ₂ entre 0 et 2j d'incubation	min[0-2j]
Production de C-CO ₂ entre 2 et 7j d'incubation	min[2-7j]
Production de C-CO ₂ entre 7 et 14j d'incubation	min[7-14j]
Production de C-CO ₂ entre 14 et 21j d'incubation	min[14-21j]
Production de cumulée de C-CO ₂ après 21j d'incubation	min[21j cum]
Pourcentage de gros macro-agrégats dans le sol incubé	gros macro-aggt
Pourcentage de gros macro-ASE au sein des gros macro-agrégats	gros macro-ASE
Pourcentage de petit macro-ASE au sein des gros macro-agrégats	petit macro-ASE
Pourcentage de micro-ASE au sein des gros macro-agrégats	Micro-ASE
Pourcentage de ASE<50 µm au sein des gros macro-agrégats	ASE<50 µm
Teneur en MO dans les gros macro-agrégats	mo
DMP après désagrégation à l'eau des gros macro-agrégats	DMP

Une Analyse en Composante Principale (ACP) a été réalisée pour examiner les relations entre les variables mesurées. La matrice ainsi traitée contenait 12 colonnes (Tableau III.16) et 45 lignes (effets de 5 espèces × 3 sols × 3 réplicats). Afin d'identifier des groupes d'espèces dont les effets sont homogènes sur ces variables, une Classification Ascendante Hiérarchisée (CAH), utilisant la méthode Ward (Ward, 1963; Roux, 1991), a ensuite été réalisée sur les coordonnées des points dans la totalité des axes générés par l'ACP. Tous les tests et analyses ont été réalisés avec le logiciel R (R Development Core Team, 2004; Thioulouse *et al.*, 2004).

III.2.1.3. Résultats

III.2.1.3.a. Dégagement de C-CO₂ dans les microcosmes

Les valeurs de dégagement de C-CO₂ pendant le temps de l'expérience sont fortement influencées par les facteurs « sol » et « espèce » ainsi que par leur interaction (Tableau III.17, Figure III.14). D'une façon générale, les valeurs moyennes de dégagement de C-CO₂ les plus importantes sont relevées dans les microcosmes contenant du sol de culture (*RC*-microcosmes), intermédiaires dans ceux contenant du sol de prairie permanente (*PP*-microcosmes) et les plus faibles dans ceux contenant du sol de jeune prairie (*PT*-microcosmes) (Figures III.14 et III.15a).

Tableau III.17: Résultats des analyses de variance de l'effet propre des espèces, du sol et de l'interaction des deux sur la minéralisation du C (ANOVA sur valeurs répétées), et le pourcentage pondéral, la stabilité structurale (DMP), et la teneur en matière organique des macro-agrégats du sol. Le poids des animaux a été ajouté en co-facteur.

	Facteurs	df	F	P
Dégagement du C	Sol	2	124,4550	< 0,001
	Sol x poids	2	0,3726	0,689
	Espèce	5	6,4561	< 0,001
	Espèce x poids	5	0,3002	0,912
	Sol x Ver de terre	10	3,1281	0,001
	Résidus	188		
Gros macro-agrégats	Sol	2	263,1611	< 0,001
	Sol x poids	2	4,4550	0,021
	Espèce	5	39,0937	< 0,001
	Espèce x poids	5	1,3253	0,281
	Sol x Ver de terre	10	9,1484	< 0,001
	Résidus	29		
Stabilité structurale	Sol	2	196,1535	< 0,001
	Sol x poids	2	2,2774	0,121
	Espèce	5	9,4193	< 0,001
	Espèce x poids	5	1,4953	0,222
	Sol x Ver de terre	10	10,8923	< 0,001
	Résidus	29		
Teneur en matière organique	Sol	2	1226,9	< 0,001
	Sol x poids	2	0,0177	0,982
	Espèce	5	0,7266	0,608
	Espèce x poids	5	0,0800	0,995
	Sol x Ver de terre	10	0,6231	0,784
	Résidus	29		

Les dégagements de C-CO₂ dans les *PP*- et *PT*-microcosmes ne diffèrent pas entre les témoins et les microcosmes avec vers de terre (Figures III.14 et III.15a). Au sein des *RC*-microcosmes, les dégagements de C-CO₂ cumulés après 21 jours en présence des espèces *Aporrectodea caliginosa*, *Aporrectodea rosea* et *Allolobophora chlorotica* sont statistiquement identiques à ceux mesurés dans les témoins sans vers de terre. Les espèces provoquant les dégagements de C-CO₂ cumulés après 21 jours les plus forts sont *Aporrectodea icterica* et *Aporrectodea longa*, les dégagements calculés en présence de ces deux espèces étaient respectivement 1,7 et 1,9 fois plus importants que dans les témoins (Figures III.14 et III.15a).

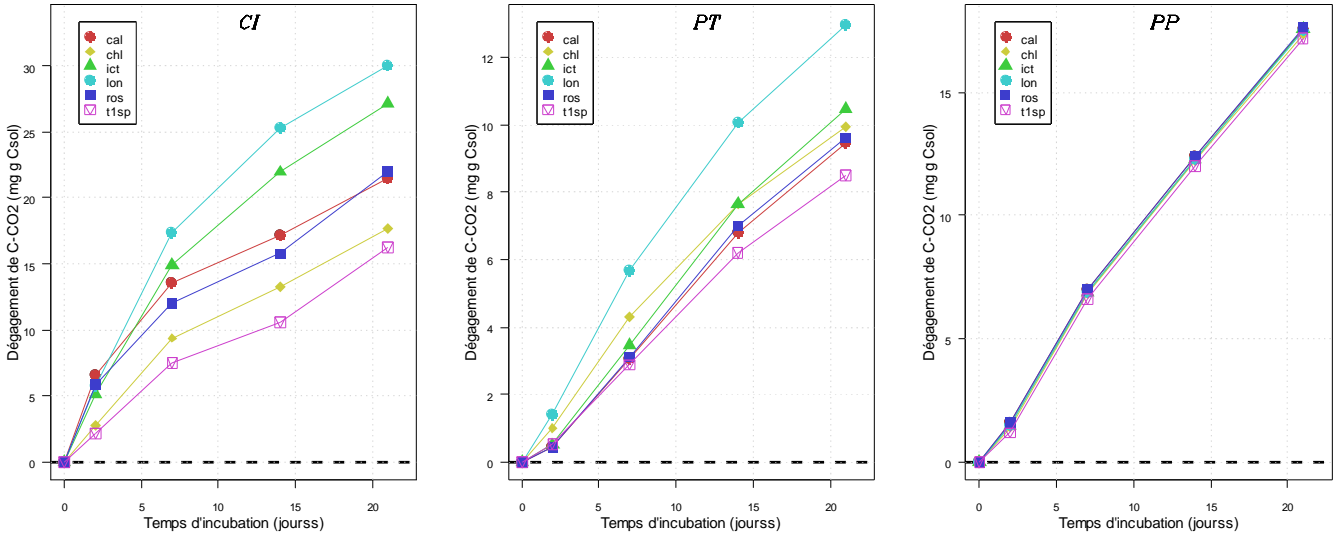


Figure III.14 moyennes des cinétiques cumulées de dégagement du C-CO₂ dans les microcosmes contenant trois substrats différents en fonction de la présence de cinq espèces de vers de terre. RC=sol de culture intensive, PT=sol de prairie temporaire et PP=sol de prairie permanente. cal =*A. caliginosa*, chl= *A. chlorotica*, ict= *A. icterica*, lon= *A. longa*, ros= *A. rosea* et t1sp=témoin sans animaux.

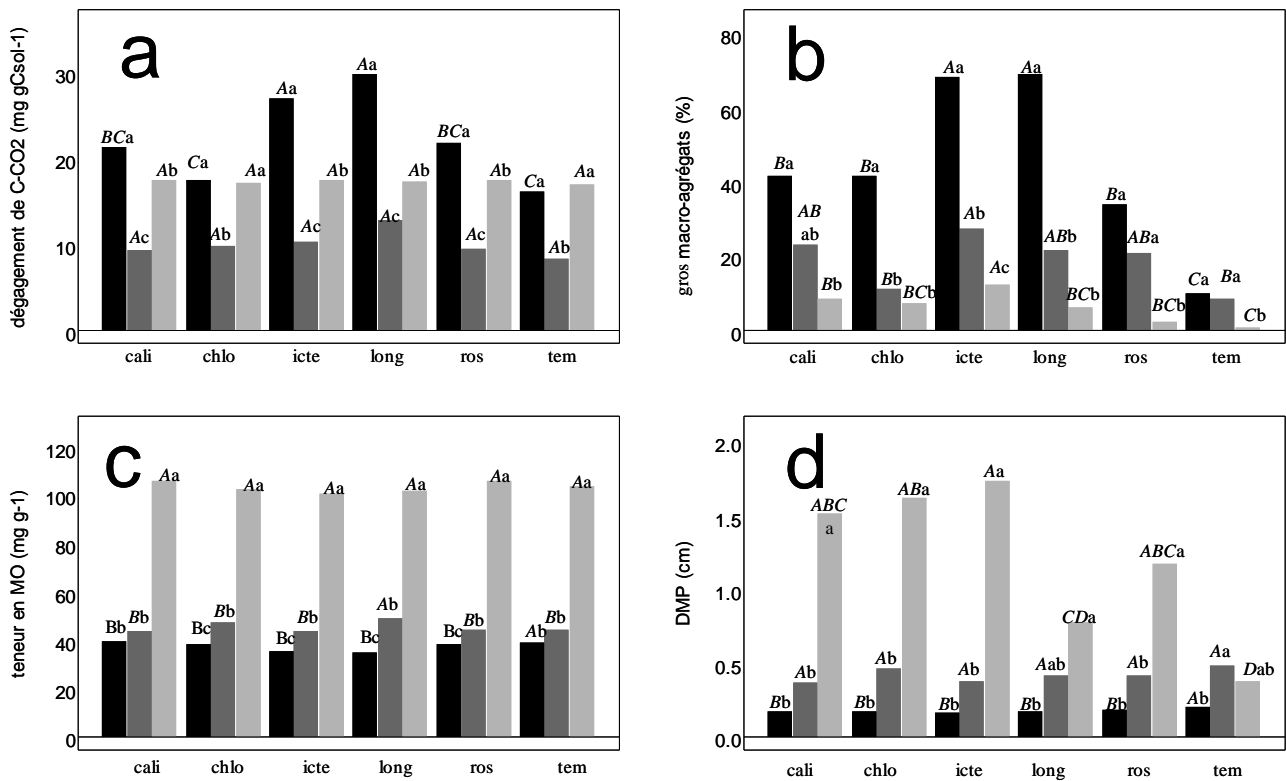


Figure III.15 dégagement cumulé de C-CO₂ après 21 jours (a), pourcentage de gros macro-agrégats après 21 jours (b), teneur en MO (c) des gros macro-agrégats et DMP après désagrégation à l'eau (d) des gros macro-agrégats en fonction du substrat et de l'espèce de vers de terre présents dans les microcosmes. Les histogrammes noirs, gris foncé et gris clair correspondent respectivement aux résultats sur sol de RC, PT et PP. Les lettres majuscules indiquent les différences significatives entre espèces ($p < 0.05$), les lettres minuscules indiquent les différences significatives entre substrats ($p < 0.05$). cali =*A. caliginosa*, chlo= *A. chlorotica*, icte= *A. icterica*, long= *A. longa*, ros= *A. rosea* et tem=témoin sans animaux.

III.2.1.3.b. Production de macro-agrégats

La production de gros macro-agrégats est fortement influencée par les facteurs « sol » et « espèce » ainsi que par leur interaction (Tableau III.17). Dans les *RC*-microcosmes, la production de gros macro-agrégats est significativement supérieure en présence de vers de terre, ceci pour toutes les espèces, et la présence de *A. icterica* et *A. longa* aboutit aux productions maximales (6,6 et 6,7 fois la production dans les témoins) alors que celle de *A. rosea* est deux fois moindre (3,3 fois la production dans les témoins) (Figure III.15b). Dans les *PT*-microcosmes, seule la présence de *A. icterica* provoque une production de gros macro-agrégats significativement supérieure (3,1 fois supérieure, $p < 0.05$) à celle observée dans les témoins sans animaux. De façon similaire, dans les *PP*-microcosmes seules les présences de *A. icterica* et *A. caliginosa* aboutissent à des productions de gros macro-agrégats différant de celle des témoins (respectivement 13,8 et 9,6 fois supérieure, $p < 0.05$).

III.2.1.3.c. Propriétés des gros macro-agrégats

La teneur en MO dans les gros macro-agrégats est influencée de façon significative par le facteur « sol », alors qu'aucun effet significatif n'est enregistré pour le facteur « espèce » (Tableau III.17). Microcosmes témoins et contenant des animaux confondus, la teneur moyenne en MO des gros macro-agrégats est respectivement de 38, 48, 104 mg g⁻¹ dans les *RC*-, *PT*- et *PP*-microcosmes. Dans les *RC*-microcosmes, la teneur en C des gros macro-agrégats est inférieure (-5%, $p < 0,05$) à celle des témoins. Peu de différences significatives entre les effets propres des espèces sur cette teneur en MO ont été mises en évidence (Figure III.15c). Dans les *PT*-microcosmes, la teneur en MO des gros macro-agrégats produits en présence de *A. longa* était significativement supérieure à celle des autres macro-agrégats (+10%, $p < 0.05$ par rapport aux autres espèces testées).

La stabilité structurale à la désagrégation par l'eau des gros macro-agrégats formés pendant le temps de l'expérience est fortement influencée par les facteurs « sol » et « espèce » ainsi que par leur interaction (tableau III17). Les valeurs moyennes de DMP après désagrégation augmentent dans l'ordre suivant *RC*-microcosmes < *PT*-microcosmes < *PP*-microcosmes (Figure III.15d). Dans les *RC*-microcosmes, les gros macro-agrégats produits en présence d'animaux ont une stabilité structurale plus faible (-15%, $p < 0.05$) que celle des gros macro-agrégats produits dans les microcosmes témoins (Figure III.15d). Dans les *PT*-microcosmes, aucune différence significative n'est observée. Dans les *PP*-microcosmes, les gros macro-agrégats produits en présence de toutes les espèces, à l'exception de *A. longa*, ont une stabilité structurale supérieure (2,6 fois supérieure) à celle des gros macro-agrégats des témoins.

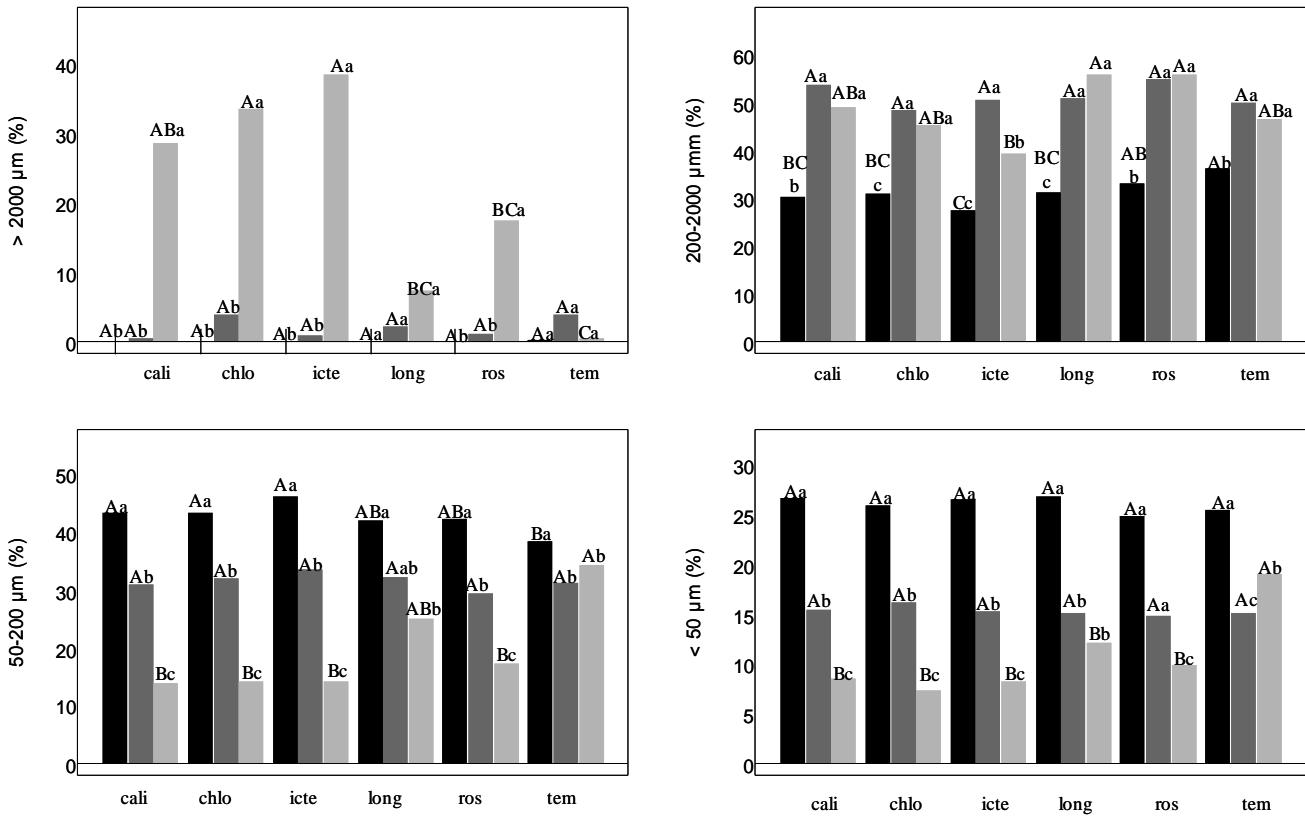


Figure III.16: pourcentage de gros macro-agrégats (a), de petit macro-agrégats (b), de micro-agrégats (c) et de particules de la taille des limons et argiles (d) au sein des gros macro-agrégats produits en 21 jours en fonction du substrat et de l'espèce de vers de terre présents dans les microcosmes. Les histogrammes noirs, gris foncé et gris clairs correspondent respectivement aux résultats sur sol de RC, PT et PP. Les lettres majuscules indiquent les différences significatives entre espèces pour un même substrat ($p < 0.05$), les lettres minuscules indiquent les différences significatives entre substrats pour une même espèce ($p < 0.05$). cali = *A. caliginosa*, chlo = *A. chlorotica*, icte = *A. icterica*, long = *A. longa*, ros = *A. rosea* et tem = témoin sans animaux.

Dans les *PP*-microcosmes, la présence de *A. caliginosa*, *A. chlorotica* et *A. icterica* aboutit à une proportion de gros macro-ASE stables à l'eau de l'ordre de 30 à 40%, alors que cette même proportion en présence *A. rosea* et *A. longa* ou en l'absence de vers de terre est faible et statistiquement identique ($< 17\%$) (Figure III.16a). Dans les *PT*- et les *RC*-microcosmes, la proportion de gros macro-ASE est quasiment nulle quel que soit le traitement. Le pourcentage de petits macro-ASE est similaire dans les gros macro-agrégats formés sur sol de *PT* et *PP* et significativement supérieur (+37%, $p < 0.05$) à celui observé pour les sol de *RC* (Figure III.16b). Dans les *PT*- et *PP*-microcosmes, aucune différence n'est observée entre traitements alors que dans les *RC*-microcosmes la présence de toutes les espèces, à l'exception de *A. rosea* (-8% , $p > 0.05$), induit moins de petits macro-ASE (-17% , $p < 0.05$) (Figure III.16b). Le pourcentage de micro-ASE au sein des gros macro-agrégats produits par *A. caliginosa*, *A. chlorotica* et *A. icterica* sur sol de *RC* est supérieur (9%, $p < 0.05$) au pourcentage de ceux produits par dans les microcosmes contenant *A. longa*, *A. rosea* ou aucun animal (Figure III.16c). Dans les *PT*-microcosmes aucune différence n'apparaît, et dans les *PP*-microcosmes la présence de toutes les espèces (sauf de *A. longa*) aboutit à une moindre proportion de micro-ASE (-60% , $p < 0,05$) que dans les témoins (Figure III.16c). La

proportion de matériel de la taille des limons et des argiles au sein des gros macro-agrégats diminue dans l'ordre $RC > PT > PP$ (Figure III.16d). Sur sol de PT et de RC aucune différence n'est observée, alors que sur sol de PP, la présence de vers de terre diminue significativement cette proportion (-52%, $p < 0,05$) (Figure III.16d).

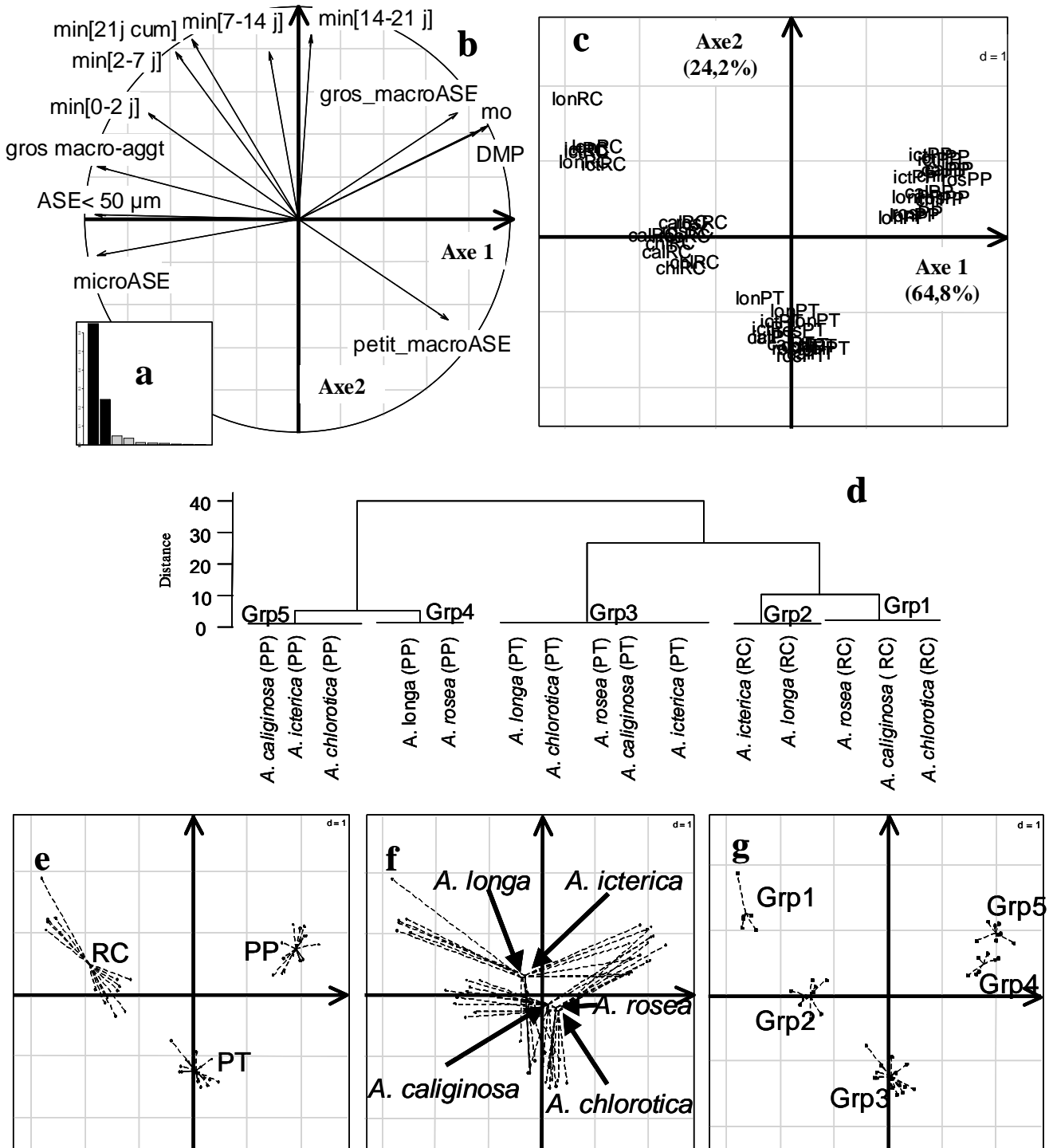


Figure III.17 résultats de l'ACP décrivant les effets de cinq espèces de vers de terre sur la minéralisation du C, l'agrégation et la stabilité structurale des agrégats du sol. (a) Valeur propre des axes, en noir les axes 1 et 2. (b) Cercle des corrélations associées au deux premiers axes (codes dans le Tableau 3). (c) Ordination des objets (microcosmes) sur le plan factoriel défini par les axes 1-2. (d) dendrogramme représentant le résultat de la CAH, Grp1-Grp5 sont les groupes obtenus par la CAH. (e-g) Ordination des objets (microcosmes) groupés par substrat (e), espèce (f) et groupe issu de la CAH (g) sur le plan factoriel défini par les axes 1-2.

III.2.1.3.d. *Modèle statistique des effets des vers de terre en fonction du sol*

Les deux premiers axes de l'ACP expliquent 89,0% de la variance totale du jeu de données (Figure III.17a). Pour l'axe 1, les coefficients de corrélation associés aux variables montrent une opposition entre (i) la production de gros macro-agrégats et le pourcentage d'ASE inférieurs à 200 μm (valeurs négatives) et le dégagement de C-CO₂ entre 0 et 2 jours et (ii) le pourcentage de macro-ASE (petits et gros) ainsi que la teneur en MO et le DMP des gros macro-agrégats (valeurs positives) (Figure III.17b). L'ordination des objets (microcosmes) sur cet axe oppose les RC-microcosmes (valeurs négatives) aux PP-microcosmes (valeurs positives), les PT-microcosmes étant situés à proximité de l'origine (Figure III.17c). L'axe 2 traduit une opposition entre (i) le pourcentage de petits macro-ASE au sein des gros macro-agrégats (valeur négative) et (ii) l'intensité du dégagement de C-CO₂ (hors dégagement entre 0 et 2 jours, valeurs positives) (Figure III.17b). La projection des objets sur cet axe révèle une opposition entre les PT-microcosmes (valeurs négatives) et les RC-microcosmes contenant les espèces *A. longa* et *A. icterica* (valeurs positives) (Figure III.17c).

La CAH met en évidence cinq groupes de traitements présentant des effets similaires sur les variables étudiées (Figure III.17d), les 3 objets correspondant à l'effet d'une espèce donnée sur un sol (e.g. *A. rosea* sur PT) étaient présents dans un même groupe. Ces cinq groupes sont :

- *A. chlorotica*, *A. caliginosa* et *A. rosea*, sur sol de RC
- *A. longa* et *A. icterica* sur sol de RC
- Toutes les espèces sur sol de PT
- *A. icterica*, *A. chlorotica* et *A. caliginosa* sur sol de PP
- *A. longa* et *A. rosea* sur sol de PP.

III.2.1.4. Discussion

L'effet des vers de terre sur la minéralisation du C a été fortement documentée, les lombriciens étant reconnus comme des régulateurs de l'activité des micro-organismes édaphiques (Hendriksen, 1997; Lavelle et Spain, 2001; Marhan et Scheu, 2004; Amador *et al.*, 2005). De nombreux auteurs ont démontré une augmentation du dégagement de C-CO₂ en présence de vers de terre (McInerney et Bolger, 2000; Pati et Sahu, 2004; Bossuyt *et al.*, 2006). Le fait que la présence de lombriciens ne modifie pas les dégagements de C-CO₂ dans les sols de prairie (PT et PP) alors qu'elle l'augmente fortement dans le sol dégradé (RC) peut découler de la qualité (e.g. C/N) et de la localisation (intra-agrégat ou libre) de la MO présente dans les sols (Six *et al.*, 2000; Degryze *et al.*, 2004). Les fortes productions C-CO₂ observées dans les microcosmes contenant du sol de RC peuvent être expliquée par une activation de la minéralisation d'un pool de C organique labile, et sont confirmées par la diminution du taux de MO dans les gros macro-agrégats. Dans les sols prairiaux, l'absence d'augmentation de la minéralisation du C en présence de vers de terre peut être due à la protection

de la MO dans des agrégats stables (Shipitalo et Protz, 1988; Marinissen et Dexter, 1990; McInerney *et al.*, 2001).

La stimulation de la production de gros macro-agrégats que nous observons en présence de vers de terre a déjà été démontrée avec d'autres espèces tempérées ou tropicales (Blanchart *et al.*, 1997; Edwards et Shipitalo, 1998). Les magnitudes observées dans notre travail sont en accord avec les données disponibles dans la littérature (Fraser *et al.*, 2003; Marashi et Scullion, 2003; Bossuyt *et al.*, 2004). Cependant, les présences de *A. chlorotica*, *A. longa* et *A. rosea* ont peu d'effet dans les sols prairiaux, et la proportion de gros macro-agrégats produits par les vers de terre diminue globalement avec la teneur en C des sols. Ces résultats suggèrent une influence directe de la teneur en MO sur la quantité de sol ingéré par les vers. Les individus placés dans un sol pauvre en MO devant ingérer une quantité de sol plus importante que ceux placés dans un sol riche pour couvrir leurs besoins énergétiques. Cette hypothèse est confortée par la mise en évidence de l'effet de l'interaction du facteur « sol » et de la co-variable « poids des vers de terre » sur la production de macro-agrégats (Tableau III.17), ce qui indique que les animaux les plus lourds ont logiquement besoin d'ingérer plus de sol que ceux de plus petite taille.

Les faibles différences entre la teneur en MO des macro-agrégats produits en présence ou en absence de vers de terre concorde avec les observations de (Schrader et Haiquan, 1997) obtenus avec *A. caliginosa*. D'autres auteurs ont cependant décrit une accumulation de C organique dans les déjections de vers de terre (Zhang et Schrader, 1993; Buck *et al.*, 1999). Ces résultats apparemment contradictoires peuvent être dus à des protocoles expérimentaux différents, notamment lorsqu'une source de C supplémentaire est ajoutée en surface ou dans le sol, par exemple sous la forme de fumier ou de résidus de culture (Bohlen et Edwards, 1995; Buck *et al.*, 1999; Jegou *et al.*, 2000). Il faut alors différencier les processus associés au passage dans le tube digestif des animaux de ceux dus à l'incorporation de MO fraîches dans le sol par les activités trophiques des animaux (Devliegher et Verstraete, 1995), ceci tout particulièrement dans le cas des vers de terre anéciques et épigés. Nos résultats indiquent qu'en l'absence de ressource supplémentaire, les espèces étudiées ne concentrent pas la MO dans les gros macro-agrégats.

Les résultats de stabilité structurale obtenus dans ce travail mènent à la conclusion que si celle-ci est influencée à la fois par le facteur « espèce » et le facteur « sol », les mécanismes de stabilisation de la structure à court terme dans les sols limoneux sont d'abord liés à la teneur initiale en MO du sol. La stabilité structurale des gros macro-agrégats produits en présence d'animaux est inférieure (*RC*), identique (*PT*) ou supérieure (*PP*) à celle des macro-agrégats produits dans les témoins sans vers de terre. De nombreux auteurs ont montrés que les vers de terre contribuent à l'agrégation du sol, principalement par la production de déjections, avec des effets complexes qui dépendent de la nature du substrat (Shipitalo et Protz, 1988; Haynes et Fraser, 1998), des espèces (Zhang et Schrader, 1993; Blanchart *et al.*, 1997; Decaëns *et al.*, 2001; Marashi et Scullion, 2003) et de l'âge

des déjections (Shipitalo et Protz, 1988; Marinissen et Dexter, 1990; Tomlin *et al.*, 1995). Ainsi, Schrader et Zhang, (1997) ont observé que l'activité de *A. caliginosa* réduit le pourcentage d'agrégats stables à l'eau dans des sols limoneux comparables au sol de *RC* étudié dans notre travail, alors que Haynes et Fraser (1998) ont montré que les déjections de cette même espèce sont plus stables que le sol témoin lorsque des résidus de plantes sont été ajoutés au sol disponible. La teneur en teneur en C_{org} de ce sol était 26 g kg^{-1} , soit une teneur similaire à celle des sols prairiaux de notre étude. Bossuyt *et al.* (2006) ont par ailleurs montré que la stabilité des agrégats produits par ce ver est plus importante lorsque les résidus sont incorporés au sol plutôt que déposés à sa surface, soulignant ainsi l'importance fonctionnelle des pools de MO disponibles pour les vers de terre. Ces résultats disponibles sur *A. caliginosa* dans la littérature nous permettent d'interpréter nos propres résultats. La stabilité des agrégats produits en présence de vers de terre augmente avec la quantité de MO initiale du sol. En identifiant les classes d'ASE, les résultats de stabilité structurale s'expliquent par la dominance: (i) de micro-ASE sur sol de *RC*, (ii) de petits macro-ASE sur sol de *PT* et (iii) de macro-ASE (petits et grands) sur sol de *PP*. La taille moyenne de la fraction dominante d'ASE apparaît donc comme étant une fonction de la teneur en MO des sols initiaux. D'après Six *et al.* (1999), la stabilisation de la structure du sol par la MO est plus importante dans les sols peu soumis à des perturbations. D'après ces auteurs, la stabilisation des macro-agrégats se fait par une plus forte cohésion des micro-agrégats qui les composent. Dans notre travail, la présence significative de gros macro-ASE n'apparaît que dans les gros macro-agrégats produits par *A. chlorotica*, *A. caliginosa* et *A. icterica* sur sol de *PP*. Cette augmentation se fait au détriment des fractions d'ASE $<200 \mu\text{m}$. Il est probable que la forte stabilité des gros macro-agrégats formés en présence de ces espèces soit le résultat de l'augmentation de la cohésion des micro-ASE qui les composent. Alors que sur sol de *PT* il n'existe pas de modifications de la répartition des classes d'ASE, sur sol de *RC*, l'augmentation du pourcentage de micro-ASE dans les gros macro-agrégats formés en présence de *A. chlorotica*, *A. caliginosa* et *A. icterica* comparé au témoin se fait au détriment de la fraction supérieure (les petits macro-ASE). Il est probable que dans ce sol les liaisons inter-micro-ASE au sein des agrégats soient faibles et que le passage dans le tube digestif de ces vers de terre aboutit à une déstructuration des petits macro-ASE en micro-ASE. Cette déstructuration peut en outre être mise en relation avec la diminution de leur teneur en C.

Le premier axe de l'ACP démontre clairement le rôle de la teneur en MO du substrat initial sur les performances des espèces sur la minéralisation du C, l'agrégation du sol et la stabilité structurale des agrégats (Figures 4e-f). Les informations obtenues grâce à l'interprétation de cet axe concordent avec les résultats disponibles dans la littérature. Il met en évidence la forte relation positive entre la teneur en MO des agrégats et leur stabilité structurale (Tisdall et Oades, 1982; Angers *et al.*, 1993) et la corrélation négative entre la production de macro-agrégats et la stabilité structurale (Barthès et Roose, 2001). Le deuxième axe de l'ACP montre une forte corrélation négative entre les variables

relatives à la minéralisation du C et le pourcentage de petits macro-ASE au sein des macro-agrégats formés pendant la durée de l'expérience. L'hypothèse la plus probable pour expliquer cette corrélation est que la MO est protégée de la minéralisation au sein de ce pool d'ASE. En effet, le C protégé dans les macro-ASE augmente dès que le sol n'est plus labouré (Beare *et al.*, 1994; Franzluebbers et Arshad, 1997). De plus d'après Six *et al.* (1998), la biodégradabilité des MO inter-particulaires au sein des agrégats augmente avec la taille de ces derniers. Dans le sol de RC, les vers déstructurent le sol en réduisant la quantité de petits macro-agrégats au profit de celle des micro-ASE et diminuent la teneur en MO. Les vers rendent donc certainement possible la minéralisation d'un pool de MO plus ou moins labile incorporé dans les petits macro-agrégats.

A partir des résultats de la CAH, il est possible de dégager plusieurs groupes d'espèces présentant des effets similaires, principalement dans les sols de RC et de PP (Figure III.17g):

- *A. longa* et *A. icterica* sur sol de RC. Ce groupe comprend une espèce endogée et une espèce anécique. Les effets à court terme de ces espèces ne sont pas favorables à la restauration des propriétés du sol dégradé: forte minéralisation du C et production d'une grande quantité de gros macro-agrégats (~70%) sensibles à la désagrégation par l'eau (DPM après désagrégation très faible). Les sols contenant ces macro-agrégats sont potentiellement sensibles à la battance.
- *A. chlorotica*, *A. caliginosa* et *A. rosea*, sur sol de RC. Ces trois espèces endogées auraient une action plutôt positive sur la restauration des sols dégradés en créant 30-40% de gros macro-agrégats et en protégeant la MO de la minéralisation (dégagement de C-CO₂ qui ne diffère pas de celui du sol sans vers de terre), cependant les macro-agrégats créés ont une faible stabilité structurale.
- sur sol de PT, il semble qu'aucune des cinq espèces étudiées n'ait d'impact significatif sur les variables mesurées.
- *A. icterica*, *A. chlorotica* et *A. caliginosa*, sur sol de PP. Leur présence provoque une augmentation du pourcentage massique de gros macro-agrégats, dont une forte proportion est stable à l'eau (entre 30 et 40%). La minéralisation du C en présence de ces espèces ne diffère pas de celle des témoins sans animaux. Il semble que ces espèces endogées sont des espèces clef dans la dynamique de l'agrégation et la respiration des sols de prairie âgée.
- *A. longa* et *A. rosea*, sur sol de PP. La présence de ces espèces induit la production d'une faible quantité de gros macro-agrégats, dont seule une faible proportion est stable à l'eau. Globalement les effets de ces espèces ne sont pas statistiquement significatifs lorsqu'on les compare à ceux mesurés dans les témoins sans animaux. Il est possible que ces espèces aient un rôle en maintenant un pool d'ASE de taille plus faible.

III.2.1.5. Conclusions

Ce travail démontre que les effets à court-terme des vers de terre sur la minéralisation du C, l'agrégation du sol et la stabilité structurale des agrégats du même type de sol sont dépendants de

l'espèce et du taux de MO du sol. Ces effets sont complexes et apparaissent principalement dans les sols très contrastés, culture intensive et prairie permanente depuis 30 ans, présentant des teneurs en MO faibles ou fortes (1 ou 3%). De façon opposée, sur un sol présentant une teneur intermédiaire en MO (2%) et une perturbation régulière (retournement de la prairie), la présence des cinq espèces étudiées n'a que très peu d'impact. Il serait maintenant intéressant de tester les hypothèses concernant la relation entre les mécanismes d'agrégation et de désagrégation et les pools de MO (libre, inter-particulaires et intra-particulaires) dans les agrégats formés en présence de vers de terre sur cette séquence d'enrichissement en MO du sol.

III.2.2. Effets de la diversité des lombriciens sur la respiration et la stabilité structurale du sol

M. Hedde, F. Bureau, T. Decaëns

III.2.2.1. Introduction

La relation entre biodiversité et fonctionnement de l'écosystème est le sujet de nombreuses recherches depuis la mise en évidence de l'érosion de la biodiversité et du dysfonctionnement de certains écosystèmes lors du sommet des Nations Unies à Rio (1992) (Schulze et Mooney, 1992; Huston, 1997; Loreau *et al.*, 2001; Loreau, 2004; van Ruijven et Berendse, 2005; Wardle, 2006). Beaucoup de ces études se sont intéressées à la relation entre la diversité des plantes et la productivité primaire, et leurs résultats ont été très controversés (Huston, 1997; Loreau, 1998; Hector, 2002; Hooper et Dukes, 2004). Finalement, une relation positive entre diversité et fonctionnement pourrait être due à deux mécanismes principaux : la complémentarité écologique et l'effet de sélection. La complémentarité écologique intervient quand les espèces présentent des niches écologiques distinctes qui permettent une utilisation plus efficace de l'espace écologique (Hooper, 1998; Loreau, 1998). D'autre part, la probabilité qu'un assemblage d'espèce contienne une espèce très performante augmente avec la diversité spécifique. Les performances des assemblages d'espèces augmentent alors avec la diversité spécifique, il s'agit de l'effet de sélection (Fridley, 2001; Hector *et al.*, 2002; Drake, 2003; Hooper et Dukes, 2004).

Dans les écosystèmes tempérés, les vers de terre sont fréquemment cités comme des espèces clefs au sein des communautés d'invertébrés édaphiques. Ils influencent en effet fortement le fonctionnement du sol à différentes échelles de temps et d'espace (Lee, 1985; Lavelle et Spain, 2001). Ils contribuent directement à la formation de la structure du sol en produisant des macro-agrégats stables (Lavelle, 1997; Blanchart *et al.*, 1999). Ils régulent les activités microbiennes et modulent ainsi indirectement la dynamique de la MO et des nutriments (Marinissen et Ruiten, 1993; Lavelle *et al.*, 1998). Cependant, les effets de la diversité des vers de terre sur les processus du sol sont paradoxalement faiblement documentés (Hendrix, 1996; Scheu *et al.*, 2002; Sheehan *et al.*, 2006).

Dans le Bassin Parisien, les conditions pédoclimatiques sont très propices à une agriculture intensive (production élevée de cultures céréalières) caractérisée par de faibles intrants organiques et un travail du sol fréquent et profond. Ces pratiques culturales conduisent dans le contexte local à la dégradation du sol par la perte de matière organique (MO) et l'altération de ses propriétés physiques, notamment la perte de la stabilité de la structure (Balesdent, 1996a; Tessier *et al.*, 1998). Le but de ce travail est de quantifier, en conditions contrôlées, les effets de la diversité spécifique des vers de terre (1 à 4 espèces) sur la stabilité structurale et la dynamique de la MO du sol. Dans ce

travail, nous allons tester l'hypothèse que, en conditions contrôlées, la diversité spécifique au sein d'assemblages de lombriciens a un effet sur la minéralisation du C et la stabilité structurale des agrégats.

III.2.2.2. Matériel et méthodes

Les cinq espèces de vers de terre sélectionnées dans la partie précédente (Tableau III.18) ont été placées en conditions contrôlées afin d'étudier l'effet de la richesse spécifique des lombriciens sur la minéralisation du carbone et la stabilité du sol de culture intensive du LEGTA. La récolte de sol, l'échantillonnage et le maintien pré-expérimental des vers de terre ont été réalisés en commun avec la partie III.2.1

Tableau III.18 caractéristiques des espèces utilisées dans cette étude

Espèce	Catégorie écologique (Bouché, 1972)	Poids moyen des animaux utilisés (mg) (moy. \pm erreur standard)
<i>Allolobophora chlorotica</i>	Endogé	186 \pm 14
<i>Aporrectodea rosea</i>	Endogé	211 \pm 11
<i>Aporrectodea caliginosa</i>	Endogé	468 \pm 28
<i>Aporrectodea icterica</i>	Endogé	632 \pm 24
<i>Aporrectodea longa</i>	Anécique	1115 \pm 57

III.2.2.2.a. Protocole expérimental, mesure de dégagement de C-CO₂ et propriétés des gros macro-agrégats

Le protocole expérimental utilisé correspond à celui décrit dans la partie III.2.1. Des microcosmes contenant une à quatre espèces (un individu par espèce) ont donc été préparés en déposant 150 g de sol (poids sec) tamisé par individu dans chacun des pots. Trois microcosmes témoins sans ver de terre ont été réalisés pour chaque masse de sol (150, 300, 450 et 600 g). La biomasse moyenne des animaux pendant la durée de l'expérimentation a été calculée en mesurant les biomasses initiales et finales.

Le dégagement de CO₂ a été estimé par des mesures de conductivité de la soude (20 ml à 0.2 M) contenue dans un flacon ajouté dans chaque microcosme (Heemsbergen *et al.*, 2004). La minéralisation du carbone a été calculée en comparant les conductivités initiale et finale de la soude pour quatre périodes d'incubation (0-2, 2-7, 7-14 et 14-21 jours):

$$C_{\text{min}_{i \text{ to } j}} = ((S_{c_i} - S_{c_j}) - (S_{c_i \text{ atm}} \text{ and } S_{c_j \text{ atm}})) \times k$$

où i et j sont les dates d'incubation (en jours), S_{c_i} et S_{c_j} sont les conductivités de la soude après i et j jours d'incubation (mS cm^{-1}), $S_{c_i \text{ atm}}$ et $S_{c_j \text{ atm}}$ sont les conductivités de la soude dans les microcosmes sans sol ni animaux après i et j jours d'incubation (mS cm^{-1}) et k est la constante déterminée par les courbes d'étalonnage entre la conductivité de la soude et sa teneur en carbone

(mg C mS⁻¹ cm). Les valeurs cumulées après 21 jours ont été retenues pour les analyses statistiques. La minéralisation nette a été calculée par soustraction de la valeur moyenne des témoins.

La teneur en MO, la stabilité structurale et le pourcentage d'agrégats stables à l'eau (ASE) des gros macro-agrégats (> 2 mm) produits pendant l'expérimentation ont été déterminés en utilisant les mêmes protocoles que dans la partie III.2.1.

III.2.2.2.b. Tests statistiques

L'utilisation de tests paramétriques (ANOVA et Tukey HSD) ou non paramétriques (Kruskal-Wallis et Kolmogorov-Smirnov) au seuil de 5% a été décidée de manière identique à celle décrite dans la partie III.2.1. L'effet du facteur « espèce » (5 espèces + témoins) sur les valeurs caractérisant la minéralisation du C (production de C-CO₂ cumulée à 21 jours) et les gros macro-agrégats (DMP et pourcentage des différentes classes d'ASE après désagrégation dans l'eau) a été testé à l'aide d'ANOVA, ou le cas échéant par un test de Kruskal-Wallis. L'effet net du nombre d'espèces présentes dans les assemblages sur les variables mesurées après 21 jours (dégagement de C-CO₂ cumulé à 21 jours, pourcentage d'ASE et DMP après désagrégation à l'eau des gros macro-agrégats) a été testé à l'aide d'ANOVA, ou si nécessaire par un test de Kruskal-Wallis. Dans les deux cas, le poids de vers a été utilisé en co-variable. Toutes les analyses statistiques et les figures ont été réalisées avec le logiciel R (R Development Core Team, 2004).

Tableau III.19 Valeurs des rapports *F* de la variance des variables étudiées en fonction des espèces présentes dans les microcosmes, le poids de vers de terre a été ajouté en co-variable. ^{ns} non significatif, * p<0,05, ** p<0,01, *** p<0,001; dl = degré de liberté ; MO = matière organique ; DMP = diamètre moyen pondéré ; ASE = agrégats stables à l'eau.

	dl	C-CO ₂ dégagé	Teneur MO	DMP	% macro- ASE	% micro- ASE	% ASE <50µm
Espèce	5	18,6 ***	3,7 *	19,1 ***	20,4 ***	10,8 *	0,3 ^{ns}
Poids	1	2,6 ^{ns}	0,4 ^{ns}	2,2 ^{ns}	2,5 ^{ns}	0,3 ^{ns}	0,2 ^{ns}
Espèce x poids	4	0,1 ^{ns}	0,9 ^{ns}	1,0 ^{ns}	1,7 ^{ns}	0,5 ^{ns}	0,1 ^{ns}
Résidus	7						

III.2.2.3. Résultats

III.2.2.3.a. Effets spécifiques

Le poids moyen de vers de terre dans les microcosmes n'a pas d'influence sur les processus mesurés dans les microcosmes (Tableau III.19). Les valeurs de dégagement de carbone pendant le temps de l'expérience sont par contre fortement influencées par le facteur « espèce » (Tableau III.19, Figure III.18a). Les dégagements de C-CO₂ cumulés après 21 jours en présence des espèces *Aporrectodea caliginosa*, *Aporrectodea rosea* et *Allolobophora chlorotica* sont statistiquement identiques à celui mesuré dans les témoins sans vers de terre. Les espèces provoquant les dégagements de C-CO₂ cumulés après 21 jours les plus forts sont *Aporrectodea icterica* et

Aporrectodea longa, les dégagements calculés en présence de ces deux espèces étant respectivement 1,7 et 1,9 fois plus importants que dans les témoins (Figure III.18a).

La présence de vers de terre dans les microcosmes diminue globalement la teneur en MO des gros macro-agrégats (en moyenne -5%, $p < 0,05$) sauf en présence de *A. rosea*, mais il n'existe pas de différences significatives entre espèces (Figure III.18b). Les gros macro-agrégats produits en présence d'animaux ont une stabilité structurale plus faible (en moyenne -15%, $p < 0,05$) que celle des gros macro-agrégats produits dans les microcosmes témoins (Tableau III.19, Figure III.18c). Toutes les espèces, à l'exception de *A. rosea* (-9%, $p > 0,05$), provoquent une diminution de la proportion de macro-ASE (en moyenne -18%, $p < 0,05$) par rapport aux témoins (Tableau III.19, Figure III.18d). Le pourcentage de micro-ASE au sein des gros macro-agrégats produits en présence de *A. caliginosa*, *A. chlorotica* et *A. icterica* est globalement supérieur (en moyenne +16%, $p < 0,05$) à celui des microcosmes témoins ou à ceux contenant *A. longa*, *A. rosea* (Tableau III.19, Figure III.18e). La présence de vers de terre ne change pas la proportion de matériel de la taille des argiles et limons (Tableau III.19, Figure III.18f).

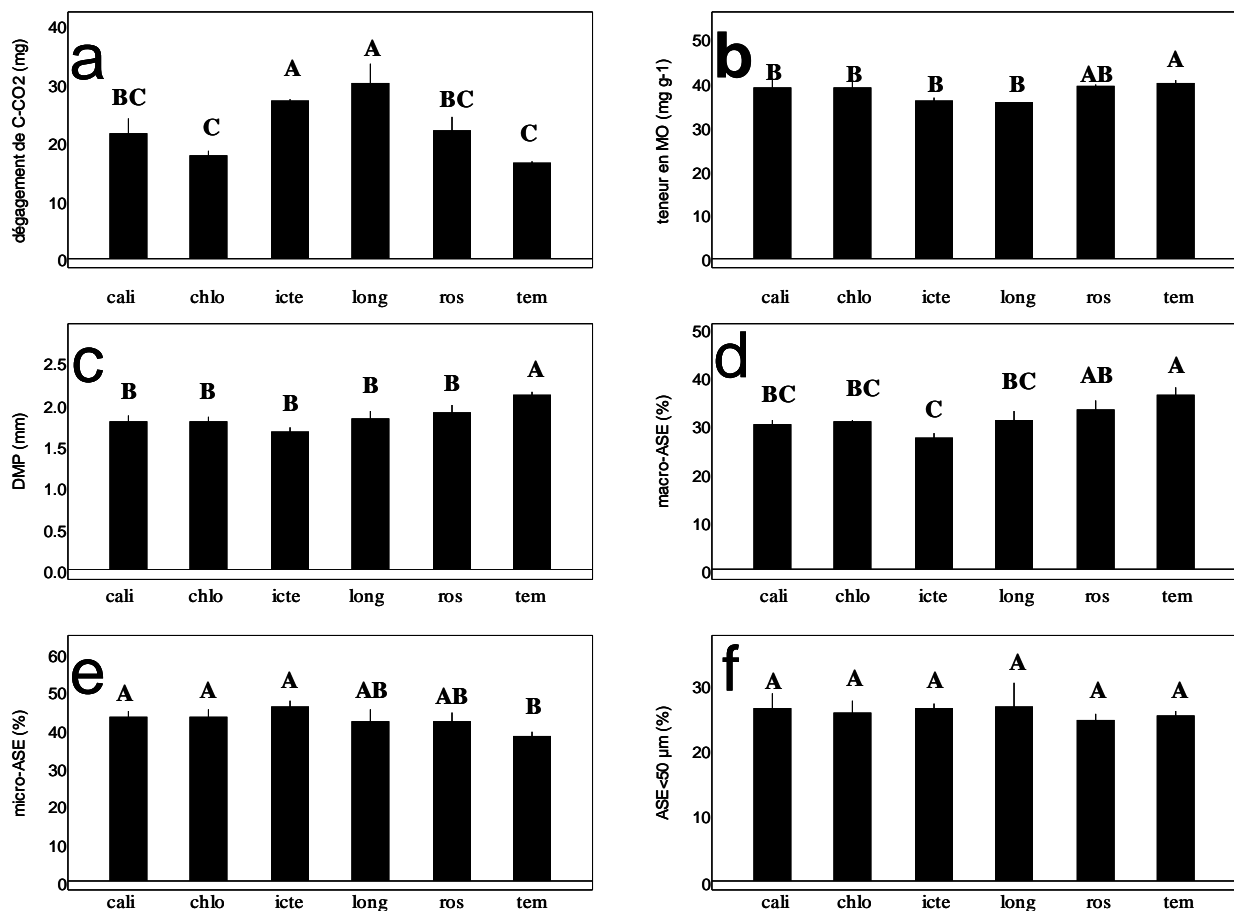


Figure III.18 dégagement cumulé de C-CO₂ après 21 jours (a), pourcentage de gros macro-agrégats après 21 jours (b), DMP après désagrégation à l'eau des gros macro-agrégats (c) et pourcentage massique de macro-ASE (d), micro-ASE (e) et d'ASE > 50 μm (f) après désagrégation des gros macro-agrégats dans l'eau en fonction de l'espèce de vers de terre présente dans les microcosmes. Les lettres majuscules indiquent les différences significatives entre espèces ($p < 0,05$). cali = *A. caliginosa*, chlo = *A. chlorotica*, icte = *A. icterica*, long = *A. longa*, ros = *A. rosea* et tem = témoin sans animaux.

III.2.2.3.b. Effets de la diversité spécifique des lombriciens

Le nombre d'espèces présentes dans les microcosmes a un effet global significatif sur la minéralisation du C et les valeurs obtenues dans les microcosmes contenant des combinaisons de 2 espèces ou plus sont significativement supérieures aux témoins (Tableau III.20, Figure III.19). Les valeurs de dégagement net de C-CO₂ cumulé après 21 jours sont les plus fortes dans les microcosmes contenant 2 espèces, et intermédiaires dans ceux avec 3 et 4 espèces (Figure III.19).

Tableau III.20 Valeurs des rapport *F* de la variance des effets nets en fonction du nombre d'espèces dans les microcosmes, le poids de ver de terre a été ajouté en co-variable ^{ns} non significatif, * *p*<0,05, ** *p*<0,01, *** *p*<0,001; dl = degré de liberté ; MO = matière organique ; DMP = diamètre moyen pondéré ; ASE = agrégats stables à l'eau.

	dl	C-CO ₂ dégagé	Teneur MO	DMP	% macro- ASE	% micro- ASE	% ASE <50µm
Nb espèces	3	75,3 ***	44,5***	12,7 ***	22,1 ***	15,6 ***	1,8 ^{ns}
Poids	1	14,0 ***	1,2 ^{ns}	6,5*	5,5*	<0,1 ^{ns}	5,3 *
Nb espèces x poids	3	6,7 ***	0,5 ^{ns}	1,4 ^{ns}	1,9 ^{ns}	2,6 ^{ns}	2,6 ^{ns}
Résidus	72						

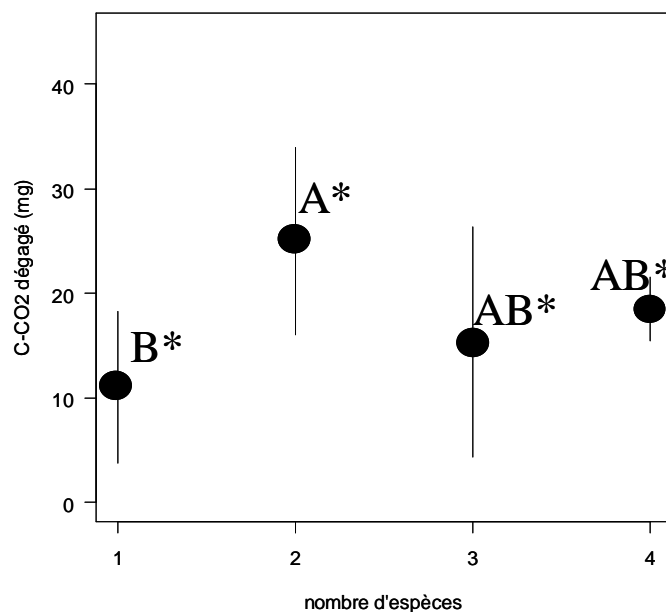


Figure III.19 Effet net (moyenne ± erreur standard) du nombre d'espèces de vers de terre dans les microcosmes sur le dégagement cumulé de C-CO₂ mesuré après 21 jours. Des lettres différentes indiquent des différences significatives (test de Tukey HSD, *p*<0,05). La présence d'un astérisque indique que l'effet est différent de celui des témoins (test de student, *p*<0,05).

La diversité spécifique a un effet sur les variables mesurées sur les gros macro-agrégats, sauf en ce qui concerne le pourcentage d'ASE <50 µm (Tableau III.20). L'effet net de la diversité spécifique sur la teneur en MO des gros macro-agrégats est faible mais cependant très significatif (Tableau III.20). La teneur en MO est diminuée (-5% et -8%, *p*<0,05) par rapport au témoins dans les pots à 1 ou 2 espèces et l'effet net décroît lorsque le nombre d'espèces passe de 1 à 2, puis augmente fortement avec le nombre d'espèces (+20% par rapport aux témoins dans les microcosmes à 4

espèces, $p < 0,05$; Figure III.19a). Le DMP des gros macro-agrégats après désagrégation à l'eau est plus faible dans les pots contenant 2 à 3 espèces que dans les témoins (-17% en moyenne, $p < 0,05$). De façon opposée, les valeurs observées pour les assemblages à 4 espèces ne diffèrent pas de façon significative des témoins et sont supérieures à celles des autres niveaux de diversité (Figure III.19b). Dans les pots contenant 1, 2 ou 3 espèces, le pourcentage de macro-ASE après désagrégation est plus faible que dans les témoins (de -20% à -28% , $p < 0,05$). Cependant, en présence de 4 espèces, il ne diffère pas des témoins et est supérieur à celui des autres niveaux de diversité (Figure III.19c). L'effet net diminue avec le nombre d'espèce de 1 à 3 puis augmente significativement de 3 à 4 (Figure III.19c). Globalement, les résultats obtenus pour le pourcentage de micro-ASE après désagrégation des gros macro-agrégats sont l'inverse de ceux présentés pour les macro-ASE (Figure III.19d). La fraction d'ASE $< 50 \mu\text{m}$ n'est pas influencée par le nombre d'espèces présentes dans les pots.

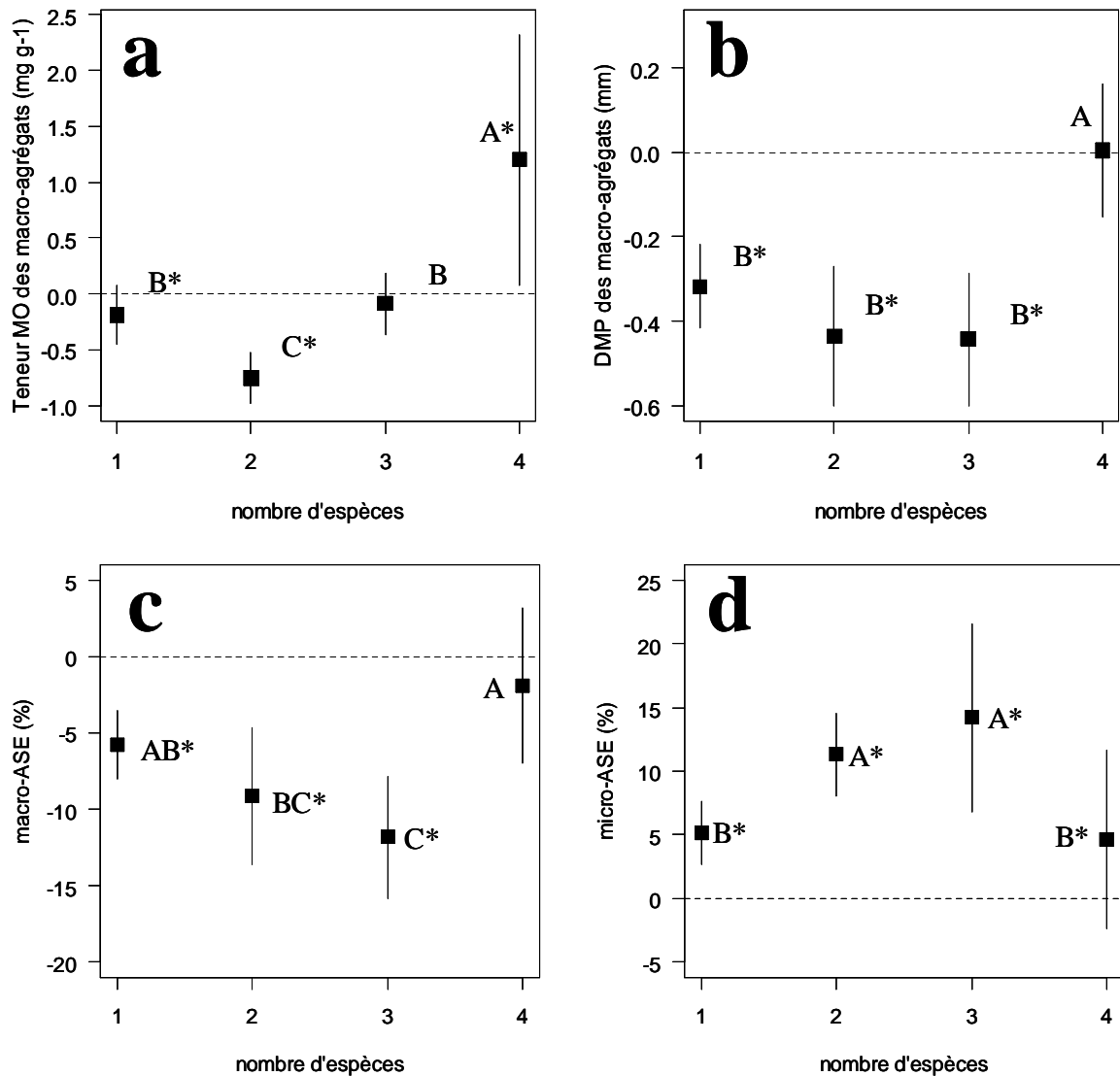


Figure 3: Effet net (moyenne \pm erreur standard) du nombre d'espèces de vers de terre dans les microcosmes sur (a) la teneur en MO des gros macro-agrégats, (b) le DMP et les pourcentages de (c) macro-ASE et (d) micro-ASE des gros macro-agrégats après désagrégation par l'eau. Des lettres différentes indiquent des différences significatives (test de Tukey HSD, $p < 0,05$). La présence d'un astérisque indique que la moyenne de l'effet est différente de celle observée dans les témoins sans animaux (test de student, $p < 0,05$).

III.2.2.4. Discussion

III.2.2.4.a. Effets spécifiques

L'effet des vers de terre sur la minéralisation du C a été l'objet de nombreuses publications, les lombriciens étant reconnus comme des régulateurs de l'activité des micro-organismes édaphiques, avec des impacts différents en fonction de l'espèce, du substrat ou des conditions d'incubation (Hendriksen, 1997; Binet *et al.*, 1998; Lavelle et Spain, 2001; Pati et Sahu, 2004; Amador *et al.*, 2005; Marhan et Scheu, 2005). Dans notre étude, seuls les GAP (Gut Associated Process) peuvent être à l'origine des modifications de dégagement de C-CO₂ observées (Devliegher et Verstraete, 1995). Les GAP des espèces endogées ont généralement des effets délétères sur les populations microbiennes et tendent à réduire la respiration du sol ingéré (Scheu *et al.*, 2002), ce qui pourrait expliquer l'absence de différences statistiques entre les dégagements de C en présence de *A. chlorotica*, *A. rosea* et *A. caliginosa* et les témoins. Il est cependant surprenant de constater que l'effet de *A. icterica* (espèce endogée) soit plus proche de celui de *A. longa* (espèce anécique) que de ceux des autres espèces endogées. Toutefois, un résultat similaire a déjà été observé entre *A. icterica* et *Lumbricus terrestris* (espèce anécique) (Bernier, 1998). Il semble donc que les groupes morphologiques définis par Bouché (1972) ne correspondent pas strictement à des groupes fonctionnels, tout du moins en ce qui concerne les fonctions étudiées dans notre travail.

L'absence de différence entre la teneur en MO des macro-agrégats produits en présence ou en absence de vers de terre concorde avec les observations de Schrader et Zhang (1997) obtenues avec *A. caliginosa*. D'autres auteurs ont cependant décrit une accumulation de C organique dans les déjections de vers de terre par rapport à un sol non ingéré (Zhang et Schrader, 1993; Buck *et al.*, 1999). Les résultats de la partie III.2.1 ont montré que l'effet des vers de terre sur la concentration de la MO dans les agrégats dépend de la teneur en MO initiale du sol. Cependant, (Decaëns *et al.*, 1999) ont montré que l'âge des agrégats a aussi un impact sur leur teneur en C total, cette dernière augmentait durant le vieillissement (11 mois) des turricules produits par *Martiodrilus* sp. à la surface de sol prairiaux colombiens. L'étude des modifications des propriétés des agrégats récoltés dans notre travail en fonction du vieillissement, par exemple en les soumettant à des cycles de déshydratation/ré humectation, permettrait de compléter nos résultats et d'avoir une vision plus précise de la dynamique de la MO dans ces bio-structures.

Nos résultats montrent que l'activité des vers de terre dans ce sol diminue la stabilité structurale des gros macro-agrégats en réduisant le pourcentage de macro-ASE les composant (Schrader et Haiquan, 1997). Inversement, Haynes et Fraser (1998) ont montré que les déjections de *A. caliginosa* sont plus stables que le sol témoin lorsque des résidus de plantes sont ajoutés au sol disponible. La proportion de matières organiques particulières (MOP) dans le substrat utilisé semble être déterminante pour expliquer la stabilité structurale des agrégats issus de l'activité des vers, les

MOP agissant comme des noyaux de formation des agrégats stables (Golchin, 1994). La faible teneur en MOP de ce sol de culture et leur probable consommation par les vers peuvent donc conjointement expliquer la diminution, au moins à court terme, des macro-ASE au sein des gros macro-agrégats. Toutefois comme pour la teneur en MO, le vieillissement des agrégats est un facteur déterminant qui doit être pris en compte dans les processus de stabilisation de la structure des macro-agrégats (Haynes et Fraser, 1998; Blanchart *et al.*, 2004).

III.2.2.4.b. Effet de la diversité spécifique

Les résultats de notre étude démontrent clairement que le nombre d'espèces de vers de terre au sein d'un assemblage a un impact sur la minéralisation du C et la stabilité de la structure du sol. Ces résultats sont en contradiction avec l'idée générale selon laquelle une forte redondance fonctionnelle existerait au sein des communautés faunistiques du sol (voir par exemple les travaux de Setälä (Mikola et Setälä, 1998; Laasko et Setälä, 1999; Setälä, 2002) sur la mésofaune détritivore). Cependant des travaux récents s'intéressant aux lombriciens ont montré un effet de la diversité spécifique, au moins à de faibles niveaux, sur les processus du sol (Scheu *et al.*, 2002; Heemsbergen *et al.*, 2004). Nos résultats sur la minéralisation du C indiquent que le dégagement net de C-CO₂ double quand le nombre d'espèces passe de 1 à 2, et que ensuite il n'augmente pas en présence de 3 et 4 espèces. Ce résultat est comparable à celui de Heemsbergen *et al.* (2004) qui ont trouvé une saturation de la minéralisation du C à partir de 2 espèces. La présence de plus de 2 espèces de vers de terre a donc un effet positif sur la protection de la MO qui peut être mise en évidence d'autre part par une augmentation de la teneur nette en MO dans les gros macro-agrégats obtenus en présence de vers de terre.

La diminution de la teneur nette en MO des gros macro-agrégats dans les assemblages contenant 1 et 2 espèces est très certainement due à l'assimilation d'un pool de MO facilement assimilable par les vers. L'augmentation de cette teneur nette lorsque le nombre d'espèces augmente de 2 à 4 (-0,8 à + 1,2 mg g⁻¹) est surprenante car l'absence d'ajout de MO au système expérimental restreint les processus en jeu au GAP. Les mécanismes de compétition entre animaux peuvent potentiellement expliquer ces résultats. Dans ce sol pauvre en MO, il est probable que les vers consomment préférentiellement les pools de C facilement assimilables. Cependant en présence de plusieurs espèces, la compétition inter-spécifique peut modifier le comportement des espèces vis-à-vis de la recherche de ressources trophiques (Bock, 1972; Landres et MacMahon, 1980). Le déplacement de niche, par la consommation d'autre pools de C plus humifiés, moins facilement biodégradables mais plus riches en MO, permettrait alors aux espèces de limiter le chevauchement de niche. Cette hypothèse est soutenue par la forte plasticité écologique généralement attribuée aux vers de terre (Lavelle et Spain, 2001).

La faible stabilité structurale des gros macro-agrégats est probablement due à la

déstructuration/restructuration du sol dans le tube digestif de ces vers (Barois *et al.*, 1993). La perte de stabilité structurale des gros macro-agrégats produits en présence de 1, 2 ou 3 espèces par rapport aux témoins est due à une diminution des macro-ASE aux dépens des micro-ASE (Six *et al.* (1999); partie III.2.1). Après passage dans le tube digestif, les macro-agrégats sont formés de micro-ASE dont les liaisons de cohésion sont faibles. L'interprétation des résultats de la partie III.2.1 a montré que ces faibles cohésions étaient certainement dues à une diminution de la teneur en MO. Ceci est confirmé par une stabilité structurale identique à celle des témoins quand la teneur en MO est supérieure à celle des témoins dans les pots contenant 4 espèces.

Peu d'auteurs se sont intéressés à la relation entre la minéralisation du C et la stabilité des micro-agrégats stables au sein des macro-agrégats formés en présence de vers de terre (Jongmans *et al.*, 2001), cependant Bossuyt et collaborateurs (Bossuyt *et al.*, 2004; Bossuyt *et al.*, 2005; Bossuyt *et al.*, 2006) ont récemment apportés une importante contribution à ce sujet. Contrairement à nos observations, ces auteurs ont montré qu'en moins de 15 jours *A. caliginosa* peut former un pool de MO protégée dans les micro-ASE au sein des gros macro-agrégats (Marinissen et Hillenaar, 1997). Les résultats de Bossuyt et collaborateurs ont cependant été obtenus sur un sol deux fois plus riche en carbone (18 gC kg^{-1}) que le sol utilisé dans notre étude, or il est bien connu que la qualité et de la quantité de la MO joue sur la stabilité structurale des déjections de vers de terre (Flegel *et al.*, 1998). La forte stabilité structurale a été attribuée, entre autre, à une forte quantité de MO particulière inter-micro-ASE (inter-MOP) au sein des gros macro-agrégats (Bossuyt *et al.*, 2006). Les faibles stabilités structurales après désagrégation observées dans notre étude peuvent alors être dues à la consommation des MOP par les vers de terre, réduisant la quantité des inter-MOP potentielles.

III.2.2.5. Conclusions

La comparaison des résultats de Bossuyt *et al.* (2006) et des nôtres permet de proposer un modèle empirique de la relation MO-stabilité structurale des macro-agrégats formés en présence de ver. Dans un sol riche en MO, la présence d'une seule espèce (*A. caliginosa*) permet de protéger la MO de la minéralisation par la formation de macro-ASE formés de micro-ASE dont la cohésion est en partie assurée par de fortes quantités inter-MOP. Dans un sol pauvre en MO, et notamment en MOP (voir le Chap. III.1.2), un nombre d'espèce de vers de terre inférieur à 3 diminue la stabilité des gros macro-agrégats formés, en augmentant la proportion de micro-ASE par rapport au témoins, certainement par défaut de MO permettant la cohésion de macro-ASE. Lorsqu'un plus grand nombre d'espèces co-existe, la compétition pour une MO facilement dégradable semble s'installer et aboutir à la consommation d'autres sources de C moins facilement dégradable, c'est à dire plus humifiées, donc plus concentrées en MO. Ce mécanisme conduirait donc à une augmentation de la teneur en MO dans les déjections des vers de terre, et une meilleure stabilité structurale par la formation de macro-ASE.

III.2.3. Principaux résultats obtenus sur les sols du LEGTA d'Yvetot

Les résultats obtenus par l'approche empirique et par les expérimentations en laboratoires sont résumés ici :

- *Les communautés de lombriciens :*
 - ✓ La biomasse moyenne était la plus faible dans les sols de culture intensive et prairie de 0,5 an ($< 35 \text{ g m}^{-2}$), la plus forte dans les sols de prairie de 1,5 à 7,5 ans ($150\text{-}180 \text{ g m}^{-2}$) et intermédiaire dans le sol de prairie permanente (100 g m^{-2}). La densité moyenne était faible dans les sols de culture intensive et prairie de 0,5 an ($< 65 \text{ ind m}^{-2}$) et importante dans les sols des autres prairies ($340\text{-}370 \text{ ind m}^{-2}$).
 - ✓ Neuf espèces ont été identifiées, la richesse spécifique moyenne était faible dans le sol de culture intensive ($1,3 \text{ esp m}^{-2}$) et maximale dans les sols de prairie de plus de 1,5 ans ($>6,8 \text{ esp m}^{-2}$).
 - ✓ La temps écoulé depuis le dernier labour et la variabilité intra-parcellaire sont les deux principaux facteurs qui contrôlent ces communautés.
 - ✓ L'utilisation d'un indice de recouvrement de niche montre que les espèces présentes préférentiellement dans les sols de culture et de jeune prairie se différencient de celles dont l'abondance relative est maximum dans les prairies âgées par leurs exigences en terme de teneur en carbone organique du sol.
 - ✓ La variabilité intra-parcellaire isole deux groupes d'espèces au sein desquelles les espèces présentes ont des traits morphologiques plus dispersés qu'au hasard.
 - ✓ Des hypothèses de relations inter-spécifiques ont été proposées pour expliquer les patrons observés :
 - dans la culture intensive et la prairie de 0,5 an, il existe une compétition entre un faible nombre d'espèce capable de supporter les conditions du milieu pour une ressource limitée,
 - dans les prairies, les interactions compétitives mènent à terme (prairie de plus de 7 ans) à une ségrégation spatiale des espèces potentiellement compétitrices.
- *La dynamique de la matière organique*
 - ✓ Quantités de C organique
 - Les valeurs moyennes mesurées pendant les années de prélèvement dans la couche 0-EqL montrent que la culture intensive possède le stock moyen de C organique le plus faible ($4,1 \text{ kgC m}^{-2}$), la prairie permanente le plus élevé ($8,3 \text{ kgC m}^{-2}$) et les prairies temporaires et de restauration ont des stocks de C organique intermédiaires ($5,6 \text{ à } 5,9 \text{ kgC m}^{-2}$).
 - Dans la couche 0-EqL des parcelles en rotation culture/prairie, il apparait un

stockage de C dans la phase prairie et un déstockage lors de la phase culture. Un gain de l'ordre de $1,3 \text{ kgC m}^{-2}$ sur 7 ans (soit + 32% par rapport à RC) est acquis durant la mise en prairie temporaire et n'est pas totalement anéanti par le labour associé à la 1ère année de remise en culture ($- 0,4 \text{ kgC m}^{-2}$). Le stock C après 1 an de culture reste cependant significativement supérieur à celui observé dans la référence RC.

- Dans la couche 0-EqL des parcelles en prairie de restauration, le stock de C organique augmente avec l'âge de la prairie, le stock est maximum pour une durée d'implantation de 6,5 années au moins. Le gain de C organique est de l'ordre de $247 \text{ g m}^{-2} \text{ an}^{-1}$ sur une durée de 8,5 ans. Dès la première année, le stock C est significativement supérieur à celui observé dans RC.
 - Globalement, on constate une augmentation rapide des stocks C sous les 2 types de systèmes prairiaux. Sous PT, le stock C tend à atteindre un niveau maximum en accord avec les conditions pédo-climatiques et les pratiques culturales. Sous PR, le stock C se reconstitue rapidement pour atteindre une valeur proche de celui des PT au bout de 8-9 ans et ce, bien que le niveau de stock C initial soit inférieur à celui des PT.
- ✓ Qualité du C organique
- Les C/N les plus discriminants ont été trouvés dans la couche superficielle (0-10 cm), $\text{RC} < \text{PT} = \text{PR} < \text{PP}$. Si l'on s'intéresse à l'évolution des valeurs de C/N dans les PT et les PR, on constate que dans la rotation culture/prairie (PT), le C/N devient significativement plus élevée que celui de RC dès 2,5 années de mise en prairie (PT-P2,5) dans le 0-EqL et dans la couche 0-10 cm. Comparativement, le C/N dans les PR ne devient significativement plus élevé que celui de RC qu'entre 3,5 et 7,5 années de mise en prairie.
 - Dans la couche 0-EqL, les teneurs en C-MOP dans la fraction 200-2000 μm sont significativement plus élevées dans les PT et les PR que dans les références RC et PP; pour la fraction 50-200 μm , seule la teneur en C-MOP de PR est significativement plus élevée que dans la référence PP. Dans la couche 0-10 cm, la teneur en C-MOP dans la fraction 200-2000 μm est significativement plus élevée dans les systèmes prairiaux que dans la référence RC. Pour la fraction 50-200 μm , les PT et PR se distinguent clairement des deux références : la teneur en C-MOP dans PT et PR est significativement plus élevée que dans RC et significativement plus faible que dans PP.
 - Dans la couche 0-EqL, il n'apparaît aucune différence significative entre le rapport "C-MOP/COT" quelle que soit la fraction. Dans la couche 0-10 cm, ce rapport pour la fraction 200-2000 μm dans PR et PP est significativement plus élevé que dans RC

et se rapproche de celui de PP; pour la fraction 50-200 μm , la valeur du rapport dans RC n'est pas significativement différent de celui de PT et PR mais est plus faible que celui dans PP.

- Dans la couche 0-EqL, il n'existe aucune différence dans les C/N de la fraction 200-2000 μm ; par contre, pour la fraction 50-200 μm , le C/N des MOP des PT et PR est significativement plus élevé que celui des MOP dans RC. Dans la couche 0-10 cm, les C/N de la fraction 200-2000 μm sont les plus faibles dans RC et les plus élevés dans PP, PT et PR possédant des valeurs de C/N intermédiaires; parallèlement, le C/N des MOP de la fraction 50-200 μm est significativement plus élevé dans PR et PP que dans RC et PT.
- ✓ Stabilité structurale des agrégats du sol
 - Globalement, la stabilité structurale la plus faible est toujours obtenue dans le sol de RC et la plus forte dans le sol de la PP. Les PT et PR ont des stabilités intermédiaires. Selon la classification de Le Bissonnais et Souder (1995), basé sur le DMP moyen, on passe de la classe des sols instables sous culture à la classe des sols stables sous la culture de 1 an puis progressivement à la classe des sols très stables sous la prairie permanente. Les différences les plus significatives sont obtenues à l'issue du traitement "réhumectation rapide" qui apparaît comme être le plus discriminant, tandis que le traitement "réhumectation lente" est le moins destructif. Le DMP de la PT âgée de 6 mois est significativement plus important que le DMP de la référence RC et globalement, le DMP augmente avec l'âge des prairies. Dans la phase de culture de la rotation, quelque soit le traitement appliqué, les PT présentent une stabilité significativement plus grande que les prairies PR; ces dernières ne sont d'ailleurs pas significativement différentes de la RC. En rotation culture/prairie, la stabilité structurale diminue nettement pendant la phase culture puis augmente rapidement avec la durée de mise en prairie.
- *L'effet des lombriciens sur la dynamique de la MOS*
 - ✓ Les résultats présentés dans les parties précédentes mettent en évidence une augmentation simultanée de la diversité des vers, des stocks de C et de la stabilité de la structure du sol dans les premières années de prairie. Dans les prairies plus âgées, le stock de C et la stabilité de la structure continuent d'augmenter alors que la diversité des lombriciens reste globalement stable.
 - ✓ Dans le sol de prairie permanente (riche en MO), les présences de *A. icterica*, *A. chlorotica* et *A. caliginosa* provoquent une augmentation du pourcentage massique de gros macro-agrégats, dont une forte proportion est stable à l'eau (entre 30 et 40%) alors que les présences de *A. longa* et *A. rosea* induisent une faible production de gros macro-

agrégats, dont peu sont stables à l'eau. La teneur en MO et le dégagement de C-CO₂ ne sont pas modifiés par la présence de ces espèces.

- ✓ Dans un sol de prairie temporaire, il semble qu'aucune des cinq espèces étudiées n'ait d'impact significatif sur les variables mesurées.
- ✓ Dans le sol de culture intensive (pauvre en MO), les présences de *A. longa* et *A. icterica* provoquent un fort dégagement de C-CO₂ et la production d'une grande quantité de gros macro-agrégats (~70%) sensibles à la désagrégation par l'eau. D'autre part, la présence de *A. chlorotica*, *A. caliginosa* et *A. rosea* abouti à la création de 30-40% de gros macro-agrégats et à une certaine protection la MO (dégagement de C-CO₂ qui ne diffère pas de celui du sol sans vers de terre), les macro-agrégats créés ont une faible stabilité structurale.
- ✓ Un modèle de la relation MO-stabilité structurale des macro-agrégats formés en présence de ver a été proposé. Dans un sol riche en MO, la présence d'une seule espèce permet de protéger la MO de la minéralisation par la formation de macro-ASE. Dans un sol pauvre en MO la présence de 1 ou 2 espèces diminue la stabilité des gros macro-agrégats, en augmentant la proportion de micro-ASE au détriment des macro-ASE, certainement par défaut de MO permettant la cohésion de macro-ASE. Lorsque 3 ou 4 espèces co-existent, la compétition pour une MO facilement dégradable pourrait s'installer et aboutir à la consommation d'autres sources de C moins facilement dégradables, c'est-à-dire plus humifiées et donc plus concentrées en MO. En conséquence, on observe une augmentation de la teneur en MO dans leurs déjections et une meilleure stabilité structurale par la formation de macro-ASE.

IV. Conclusions générales et perspectives

La dynamique de la matière organique est régulée par sa décomposition au sein des écosystèmes, laquelle a été décrite comme un processus hiérarchisé (Lavelle *et al.*, 1993). Selon ce modèle, les processus de décomposition sont soumis à une hiérarchie de déterminants opérant à différentes échelles emboîtées de temps et d'espace. Selon ce modèle, les processus du sol sont influencés, aux échelles les plus importantes, par les conditions climatiques et pédologiques (principalement l'abondance et la nature des argiles et des éléments nutritifs). Viennent ensuite la quantité et qualité de la matière organique produite par la végétation et apportée au système détritique comme source de C et d'énergie. Enfin, à la base de l'échelle hiérarchique se trouve les systèmes de régulation biologique qui incluent les invertébrés du sol et les micro-organismes telluriques, acteurs véritables de la décomposition des MOS.

A facteurs climatiques et édaphiques constants, la composante autotrophe (communautés végétales) et la composante hétérotrophe (communautés de la faune du sol) régulent l'activité des micro-organismes sur la décomposition de la MO. Ainsi, je me suis intéressé à l'effet de rotations prairiales et forestières et à la diversité des macro-détritivores sur la dynamique de la MO. L'objectif de ce travail était d'étudier les relations entre la diversité des macro-détritivores et la dynamique de la MO dans les sols limoneux des plateaux de Haute-Normandie. Les modèles d'études retenus ont été les systèmes de prairie du LEGTA d'Yvetot et les sols forestiers de la forêt domaniale d'Eawy. Deux approches (descriptive et expérimentale) ont été adoptées. L'approche descriptive, m'a permis d'estimer de façon synchronique les patrons de variations des communautés de macro-détritivores et de la dynamique de la MOS dans les deux systèmes retenus. Puis, en conditions contrôlées au laboratoire, j'ai cherché à mettre en évidence l'impact fonctionnel des macro-détritivores sur des processus clefs de la dynamique de la MO (minéralisation du C, biodégradation des feuilles de hêtre, agrégation, stabilité de la structure et teneur en MO des agrégats). Dans cette approche expérimentale, je me suis intéressé successivement aux effets spécifiques d'un nombre réduit d'espèces ainsi qu'à l'impact de la diversité taxonomique de leurs assemblages.

IV.1. Conclusions générales

L'interprétation des résultats obtenus par les approches rappelées ci-dessus me permettent de réfuter ou de confirmer les deux hypothèses qui ont guidé ma démarche et mes réflexions:

(H1) La biodiversité et les matières organiques du sol sont influencées par les modifications environnementales induites lors d'une rotation forestière et d'une rotation prairiale;

(H2) Les communautés de macro-invertébrés détritiformes du sol influencent la dynamique de la matière organique du sol.

(H2.1) Les macro-détritivores présentent des différences spécifiques dans leurs rôles sur la dynamique des MOS

(H2.2) La biodiversité des assemblages de macro-détritivores influence la dynamique des MOS

IV.1.1. Validations des hypothèses initiales

IV.1.1.1. La biodiversité et les matières organiques du sol sont influencées par les modifications environnementales induites par la gestion forestière et agricole.

IV.1.1.1.a. *La biodiversité des macro-détritivores des sols limoneux de plateaux*

En tout 19 espèces de lombriciens, cloportes et mille-pattes ont été identifiées dans les sols de la forêt d'Eawy et 9 espèces de lombriciens l'ont été dans les sols des parcelles du LGTA d'Yvetot. Ces diversités spécifiques sont globalement en accord avec les résultats publiés dans d'autres études (Pižl, 1992 ; David *et al.*, 1993 ; Branquart *et al.*, 1995 ; Edwards et Bohlen, 1996). Ces deux ensembles d'espèces définissent les pools d'espèces effectifs (ESP) des deux systèmes étudiés, les assemblages d'espèces présents dans chaque parcelle sont assimilables aux pools d'espèce effectifs (ASP) (Kelt *et al.*, 1995). La diversité et la composition de chaque ASP identifié est le résultat de la sélection d'espèces au sein des deux ESP par des contraintes environnementales, assimilables à des filtres, agissant à différentes échelles d'espace et de temps (Weiher et Keddy, 1999). Les assemblages identifiés à l'échelle du point de prélèvement (1 m²) pourraient correspondre à un pool d'espèce ponctuel ou de patch (PSP), sélectionné au sein de l'ASP par des contraintes locales (par exemple, patch de ressource) ou par des interactions biologiques (compétition, complémentarité ou facilitation).

En prenant l'exemple des vers de terre, il est possible d'illustrer comment différents filtres environnementaux influencent la biodiversité à différentes échelles (Figure IV.1). Le pool régional identifié comprend vingt espèces de lombriciens (Decaëns *et al.*, soumis). Pour ma part, j'ai identifié douze espèces sur sol limoneux de plateau. Parmi celles-ci, cinq espèces épigées, et une espèce endogée anecdotique (*O. cyaneum*), ont été échantillonnées en sol forestier, neuf espèces (endogées, épigées et anéciques) l'ont été en sol prairial et trois (endogées et anécique) en sol de grande culture. On peut noter que *L. castaneus* est la seule espèce présente à la fois dans les sols forestiers et les sols prairiaux. Les espèces présentes pour une occupation du sol donnée sont présentes dans tous les stades dynamiques de cette occupation du sol (Figure IV.1). **Le vieillissement de la composante autotrophe des deux**

systèmes n'a donc pas d'effet sur la diversité des espèces lombriciennes, réfutant donc en partie l'hypothèse H1 de mon étude.

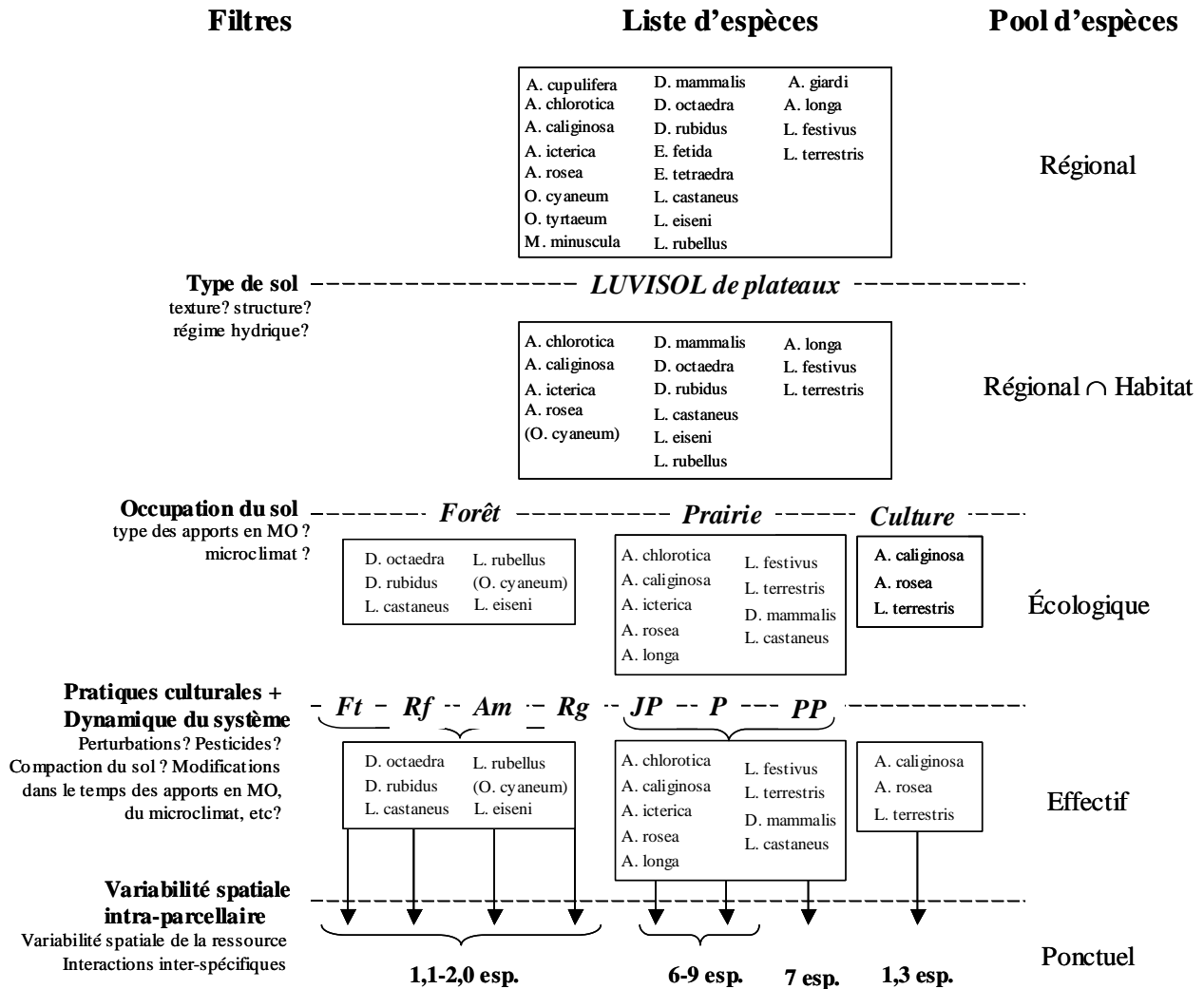


Figure IV.1 : Sélection des pools d'espèces effectifs à partir du pool d'espèce régional de vers de terre Ft= stade de plantation (~31 ans), Rf= stade de croissance (~62 ans), Am=stade d'amélioration (~132 ans), Rg= stade de régénération (~181 ans), JP= jeunes prairies (0-4 ans), P= prairies (4-10 ans) et PP= prairie permanente (>30 ans).

Le filtre environnemental contraignant le plus l'ASP des lombriciens est le type d'occupation du sol. En effet, le type de sol autorise la présence de 60% des espèces présentes dans la région alors que l'occupation du sol sélectionne 30%, 45% et 15% des espèces respectivement pour les sols forestiers, prairiaux et de culture intensive. De plus, la répartition des groupes écologiques (Bouché, 1972) au sein des pools sélectionnés est modifiée par ce filtre environnemental. Le filtre « futaie régulière de hêtre » n'autorise que les espèces épigées (62,5 % du pool régional). La déletion des espèces endogées et anéciques est très certainement due à plusieurs facteurs : (i) le traitement en futaie régulière de hêtre tend à acidifier un sol déjà acide, rendant le milieu peu propice à leur présence, (ii) l'apparition

d'essence à litière améliorante en fin de rotation, qui devrait induire un changement de communautés par une modification des ressources, n'est pas permise par la courte durée de la rotation forestière (Aubert *et al.*, 2003a) et (iii) la compaction du sol intervient au détriment des espèces creusant des galeries dans le sol (ce paramètre n'a pas été mesuré mais semble important à prendre en compte dans les études futures). Le filtre « prairie » permet l'installation des trois catégories écologiques, les endogées dominant les communautés. Les endogées se nourrissent principalement de MO du sol et de racines mortes (Bouché, 1972). La forte proportion de cette catégorie dans les sols prairiaux s'explique donc par une forte disponibilité de la ressource dans les horizons A épais qui caractérisent ces milieux. Le filtre « culture » empêche la présence des espèces épigées et limite celle des autres catégories par suppression de la ressource et/ou par élimination physique des populations (Lee, 1985; Fraser *et al.*, 1994; Edwards et Bohlen, 1996). Ces résultats empiriques correspondent aux conclusions obtenues à l'aide de modèles nuls à l'échelle de la région (Decaëns *et al.*, soumis).

Il faut également noter que le rapport entre le nombre d'espèce au sein de l'ASP et du PSP diffère en fonction du système étudié. Le rapport faible des sols forestiers ($PSP/ASP < 0,40$) indique une forte variabilité spatiale au sein du système, qui permet un niveau élevé de diversité à l'échelle de l'ASP, alors que le nombre d'espèces co-existant de façon effective à l'échelle d'un mètre carré reste faible. L'implication relative de l'hétérogénéité spatiale des ressources (litière) et des interactions interspécifiques (compétition ou facilitation) dans la détermination de ce patron reste à définir avec précision. Nos résultats semblent cependant démontrer que le développement et la variabilité des horizons holorganiques permettent une forte partition spatiale des ressources trophiques pour les espèces épigées (Partie II.1.1). Les rapports les plus élevés sont calculés pour les sols prairiaux ($> 0,68$), atteignant 0,95 dans une jeune prairie (1,5 ans). Cette différence avec les systèmes forestiers trouve une explication potentielle dans la forte plasticité écologique des espèces endogées et anéciques, qui conduit à une saturation rapide de l'espace écologique et à une relative uniformité des assemblages d'espèces dans ces sols (Lavelle et Spain, 2001; Wardle, 2002). La compétition entre espèces et la partition de niche explique ensuite la diminution de ce rapport dans les prairies plus âgées ($\sim 0,78$) (Partie III.1.1). Dans ces dernières, les espèces endogées dominant les communautés. La partition de niche découle probablement de la stratification verticale des activités trophiques, de la sélection de substrats nutritifs différents (litière, racines mortes, MO humifiée), et/ou d'une spécialisation vis-à-vis de la taille des particules (Rossi et Lavelle, 1998; Lavelle et Spain, 2001). Le rapport PSP/ASP proche de 0,5 obtenu en culture intensive (0,43) peut être expliqué par la faible disponibilité en ressources trophiques et l'importance

des perturbations qui caractérisent ce système. Peu d'espèces sont capables de s'y installer, et les populations y sont maintenues à des niveaux faibles, diminuant de ce fait la probabilité d'échantillonner chaque espèce à l'échelle d'une surface d'échantillonnage (Partie III.1.1).

La faible connaissance que nous avons des isopodes et diplopodes à l'échelle régionale, ainsi que la faible représentation de ce groupe dans les sols agricoles, ne permettent pas de réaliser une approche similaire pour ces deux groupes.

IV.1.1.1.b. La dynamique de la matière organique des sols limoneux de plateaux

Le fait que le sol de la culture intensive avec labour profond soit caractérisée par des stocks de C faibles dans la couche 0-Ce ($4,1 \text{ kg m}^{-2}$) ne constitue par un résultat surprenant. Cette valeur est très voisine de celles trouvées par Balesdent (1996a) ($4,0 \text{ kg m}^{-2}$) et des estimations de Arrouays *et al.* (2002) ($4,3 \text{ kg m}^{-2}$) pour les sols limoneux arables. D'autre part, la prairie permanente présente les stocks les plus importants ($8,0 \text{ kg m}^{-2}$). Durant les quatre années de mesure, les stocks moyens de C dans la prairie permanente et dans la culture intensive n'ont pas changé de façon significative, révélant qu'après plus de 30 ans d'une même utilisation du sol, le système acquiert une certaine stabilité vis-à-vis de cette propriété. Intermédiaires entre ces deux valeurs, les prairies et les forêts présentent des stocks proches, compris entre 5 et 7 kg m^{-2} .

Les stocks de C ne diffèrent pas entre les sols des différents stades sylvicoles ($6,4 \pm 0,1 \text{ kg m}^{-2}$) et réfutent ainsi l'hypothèse H1 pour les sols forestiers. Ces stocks sont légèrement plus faibles que les estimations de Balesdent (1996a) et de Arrouays *et al.* (2002) ($7,0 \text{ kg m}^{-2}$). La futaie régulière monospécifique est depuis très longtemps un traitement sylvicole contesté pour ses effets sur la diversité floristique et le fonctionnement du sol (Cochet, 1977; Becker, 1979; Carbiener, 1991). Dans ce débat, la forêt d'Eawy est un exemple d'effet neutre de la gestion sur les stocks de C dans l'horizon 0-Ce (Yanai *et al.*, 2000; Johnson et Curtis, 2001).

Les stocks de C calculés dans les prairies dépendent de l'âge de la prairie (entre 5 et 7 kg m^{-2}) et confirment l'hypothèse H1 pour les sols prairiaux. Les stocks de C dans la couche 0-Ce dans la rotation de prairie/culture ($5-7 \text{ kg m}^{-2}$) restent toujours significativement plus élevés que celui de la culture intensive et significativement plus faible que celui de la prairie permanente. La tendance générale correspond à ce que l'on pouvait attendre avec une augmentation dans la phase de prairie et un déstockage durant la phase de culture. Toutefois, le gain de C n'est pas totalement anéanti par la mise en culture. Ces résultats confirment l'intérêt potentiel de l'implantation de ce type de prairie pour le stockage rapide de C dans les sols limoneux de Haute-Normandie (Arrouays *et al.*, 2002). Il met également en évidence

qu'une partie du C stocké ne l'est que temporairement, puisqu'il est finalement minéralisé lors du retournement des prairies.

Les valeurs de stock de C dans la couche 0-Ce, sensiblement identiques en forêt et en prairies (hors prairie permanente) d'un point de vue quantitatif, diffèrent cependant par plusieurs aspects fondamentaux liés à la dynamique de la MO:

- 1) La susceptibilité de ces stocks aux perturbations diffère entre les deux systèmes. Dans les sols prairiaux les stocks augmentent avec l'âge de la prairie ($\sim 150-200 \text{ g m}^{-2} \text{ an}^{-1}$) et sont diminués de 400 g m^{-2} lors du retournement du sol (1^{ère} année après labour). Dans les sols forestiers, ces stocks ne varient pas de façon significative au cours du cycle sylvicole. Ces résultats peuvent s'expliquer (i) par une différence du point de vue de l'intensité des perturbations qui caractérisent chaque système, (ii) par une plus forte sensibilité des sols prairiaux à la perturbation et (iii) par une forte hétérogénéité spatiale de la répartition des perturbations dans les sols forestiers (ornières dues au passage d'engins, ouverture puis re-fermeture de la canopée lors des coupes, etc).
- 2) La répartition verticale du C nous renseigne sur les mécanismes d'incorporation du C dans le sol. Dans les sols forestiers, l'horizon organo-minéral contient 30 à 40% de la masse de C (kg m^{-2}) de la couche 0-Ce et est le plus soumis aux modifications environnementales intervenant lors de la rotation forestière. Il contient principalement des matières organiques particulières (MOP), dont l'origine n'a pas été déterminée dans ce travail (probablement des débris de feuilles et/ou de racines), qui s'accumulent dans les premiers centimètres du sol. Ces derniers sont faiblement agrégés faute d'organismes bioturbateurs (Aubert *et al.*, 2003b). Dans les sols prairiaux, la masse de C dans la couche 0-5 cm représente 20 à 30% de celle de la couche 0-Ce, certainement du fait de la translocation verticale de la MO par les lombriciens (Lavelle et Spain, 2001). De plus, la forte stabilité structurale des agrégats des sols prairiaux permet une protection physique de la MO dans des macro-agrégats (Six *et al.*, 1999). En comparaison, le faible rapport ($<15\%$) calculé pour le sol de culture intensive reflète l'effet du labour annuel sur l'homogénéisation des MOS (Franzluebbers, 2002).
- 3) Le traitement des hêtraies sur limons en futaie régulière pure est à l'origine du développement quasi-systématique des formes d'humus à tendance moder (Brêthes, 1984). Les C/N calculés pour les premiers centimètres du sol sont compris entre 16 et 17 pour l'horizon A forestier et entre 10 et 12 pour la couche 0-5 cm des sols prairiaux. D'après Duchaufour (1997), un C/N de 15 représente la charnière entre les formes d'humus de type mull (10-15) et les formes d'humus de type moder (15-25). S'il est évident que les sols prairiaux sont des mulls, les humus présents pendant la rotation forestière étudiée peuvent

être classés parmi les moder « actifs ».

L'implantation de prairies dans les sols agricoles étudiés a donc un effet très bénéfique sur le stockage du C à court terme. Cependant, il ne faut pas oublier que les efforts pour stocker du carbone dans les sols sont associés à une série complexe d'impacts sur l'économie de l'exploitation agricole. Les revenus de la ferme changent si l'exploitant qui stocke du carbone dans ses sols augmente ou diminue la vente de sa production et ses services, ou s'il vend de nouveaux produits ou de nouveaux services. En adoptant des pratiques de stockage du carbone impulsées par l'autorité publique, les exploitants modifient leurs ventes de produits et de services par rapport à ce qu'ils auraient fait en l'absence de régulation. Le manque à gagner est spécialement élevé dans le cas de l'afforestation, dans le cas de la plantation de cultures énergétiques ou dans le cas d'une conversion de sols cultivés en prairie, parce que les exploitants abandonnent alors totalement leur production initiale (Arrouays *et al.*, 2002). Il serait maintenant nécessaire d'évaluer le coût de la modification de l'occupation des sols à l'échelle régionale afin d'évaluer sa faisabilité économique.

En conclusion, dans les LUVISOLS de Seine-Maritime, la plus forte capacité de stockage dans la couche 0-Ce a été trouvée dans la prairie permanente. Les stocks des sols forestiers et des autres prairies sont inférieurs de 12 à 35% et ceux du sol de culture intensive, inférieurs de 50%. Le stockage dans les sols forestiers et de prairie implique cependant des pas de temps différents, la mise en réserve de pools de MO différents et une susceptibilité à la perturbation différentes.

IV.1.1.2. Les communautés de macro-détritivores influencent la dynamique des MOS

Les organismes du sol peuvent être séparés en plusieurs groupes basés sur différentes classifications (partie I.I.5.1). Il est ainsi possible de définir trois groupes fonctionnels sur la base du type et des caractéristiques des biostructures produites par les animaux et de leur effet sur les micro-organismes: les microprédateurs, les transformateurs de litière et les ingénieurs écologiques (Jones *et al.*, 1994; Lavelle et Spain, 2001). Mon travail s'est intéressé exclusivement aux macro-invertébrés transformateurs de litière et ingénieurs écologiques.

IV.1.1.2.a. *Effets au terrain vs effets au laboratoire*

Alors que des résultats probants ont été obtenus lors des expérimentations en laboratoire, les observations récoltées sur le terrain ne permettent pas de mettre en évidence une relation significative entre la diversité des macro-détritivores et les stocks de C dans les horizons considérés. Cette discordance peut être due, entre autres, à :

- 1) Un niveau de résolution trop faible lors des études descriptives. Un stade sylvicole ou une prairie d'un âge donné présentent une forte variabilité du point de vue de la répartition spatiale de la MO.
- 2) Des modèles trop simplifiés lors de la phase expérimentale. Dans le sol, il y a une très forte ségrégation écologique des animaux en fonction de la variabilité de la ressource. Au terrain les espèces se répartissent sur des axes écologiques diversifiés alors que dans les microcosmes, la simplification du nombre d'axes écologiques exacerbe les relations potentielles entre organismes.

IV.1.1.2.b. Les ingénieurs écologiques du sol

Conformément aux résultats des études les plus récentes, les agrégats produits par les vers de terre sont des micro-sites qui régulent la dynamique de la MO (Blanchart *et al.*, 2004; Pulleman *et al.*, 2005; Bossuyt *et al.*, 2006). Nos résultats montrent que les espèces de vers de terre étudiées ont des effets différents sur les propriétés du sol. **Ces résultats valident donc l'hypothèse H2.1.** Cependant, la magnitude et la direction des modifications apportées au fonctionnement du sol (ici la minéralisation du C et la structuration du sol) en présence de vers est avant tout dépendante de la teneur en MO initiale du sol.

Pour un même sol présentant un gradient d'enrichissement en C organique, la présence des espèces étudiées peut augmenter, diminuer, ou ne pas modifier la stabilité structurale et la teneur en C des macro-agrégats, la minéralisation du C et la proportion de macro-agrégats. Ce résultat est en accord avec le modèle hiérarchique de décomposition de la MO dans lequel la nature des apports en MO (qui dépend lui-même principalement de la nature de la végétation) occupe un niveau hiérarchique supérieur à celui des systèmes de régulation biologique (Lavelle *et al.*, 1993).

L'étude expérimentale montre que la diversité spécifique des vers de terre a un effet important sur la dynamique de la MO dans le sol de culture, pauvre en MO, **validant ainsi l'hypothèse H2.2.** En présence de une ou deux espèces de vers de terre, la stabilité des gros macro-agrégats formés diminue. L'augmentation de la proportion de micro-ASE aux dépens de macro-ASE (comparée au témoins) est certainement liée aux faibles teneurs en MO ne permettant pas la formation de macro-ASE. Lorsqu'un plus grand nombre d'espèces co-existe, elles sont en compétition pour la MO facilement dégradable et doivent compléter leur apports par des sources de C moins facilement dégradables, c'est à dire plus humifiées, donc plus concentrées en MO. La conséquence est une augmentation de la teneur en MO dans leurs déjections et la formation de macro-ASE.

IV.1.1.2.c. *Les transformateurs de litière*

Les macro-détritivores de la litière de la forêt d'Eawy ne sont pas capables de dégrader les feuilles récemment tombées mais ont un effet sur les feuilles partiellement décomposées de l'horizon OF. Cela souligne la nécessité de l'intervention préalable des micro-organismes dans la dégradation de substances délétères (Hassall et Rushton, 1984; Zimmer et Topp, 2002). Il est possible de séparer les 8 espèces étudiées en groupes distincts sur la base de leurs effets spécifiques sur la biodégradation des feuilles partiellement décomposées de l'horizon OF. **Ce résultat valide l'hypothèse H2.1.** La minéralisation du C n'est activée que dans les déjections de vers de terre, alors que les pelotes fécales de macro-arthropodes ne semblent pas fonctionner comme des rumens externes (*sensu* Lavelle et Spain, 2001). Ce résultat est peut être du soit à la courte durée de l'expérience (3 semaines), soit au fait que les déjections aient séché.

Les résultats de la partie II.2.2. montrent que la diversité des communautés de macro-détritivores influencent la dynamique des MOS et **valide ainsi l'hypothèse H.2.2.** L'effet de deux dimensions de la diversité (spécifique et fonctionnelle) ont été mesurés. L'augmentation du nombre d'espèces de 1 à 3 augmente la perte de masse et le dégagement de C-CO₂ des feuilles partiellement décomposées de l'horizon OF. Les résultats des microcosmes contenant 4 espèces posent des problèmes d'interprétation car un seul assemblage a été mis en place. D'autre part, la diversité fonctionnelle, mesurée par la dissimilarité morphologique des espèces, présente de très fortes relations avec la perte de masse des feuilles partiellement décomposées de l'horizon OF. Ces résultats se conforment à la théorie de la complémentarité de niche (Hooper, 1998; Loreau, 1998). Ainsi, une forte similarité morphologique au sein des assemblages est associée à une faible perte de masse des feuilles, suggérant que des interactions compétitives entre espèces morphologiquement proches abouti à de faibles effets. Les performances les plus fortes sont observées pour des assemblages présentant une similarité morphologique intermédiaire. Ce niveau optimal de similarité pourrait correspondre à un point d'équilibre entre interactions compétitive et complémentarité au sein des assemblages. Enfin, des valeurs plus élevées de dissimilarité sont liées à une faible mais significative baisse de l'efficacité des assemblages sur la perte de poids des feuilles. Cela peut refléter un effet négatif d'un trop grand espacement entre les niches des espèces.

IV.1.1.2.d. *Interactions entre espèces et performances des communautés*

Les résultats de mes études en microcosmes montrent que les relations interspécifiques, *i.e.* compétition ou complémentarité, ont un impact sur les performances des assemblages sur les processus écologiques étudiés. L'importance de ces interactions interspécifiques dans le sol,

au sein d'un groupe trophique, n'a été démontrée à l'heure actuelle qu'au sein des communautés fongiques (Hooper, 1998; Tuinov et Scheu, 2005; Wardle, 2006).

Mes résultats peuvent être simultanément expliqués par deux approches: *species interactions-dependant* versus *resource-dependant effects* (Wardle, 2006). En effet, la simplification de la ressource dans les microcosmes mis en place (un seul type de feuilles d'un état de décomposition donné ou un sol d'une teneur en MO donnée mais sans horization verticale) peut avoir eu un effet non négligeable sur les interactions entre espèces. Cela permet de mettre en évidence les relations entre espèces dans le cas de faible ressources. D'autre part, la compétition qui semble apparaître entre les 4 espèces de macro-détritivores forestiers peut ne pas exister en conditions réelles. Au champ, ces espèces mettent probablement en place des stratégies pour éviter cette compétition par de la partition de niche (Friggens et Brown, 2005; Willis *et al.*, 2005). Cette dernière peut entrer en jeu sur plusieurs axes de la niche, de façon simultanée ou indépendante. En conclusion, de futurs travaux réalisés au champ sont maintenant nécessaires pour tester l'effet des ressources disponibles sur l'impact des espèces sur la dynamique de la MO.

IV.2. Perspectives

Traits fonctionnels des espèces. Il apparaît de travaux récents que les structures produites par les organismes du sol reflètent leurs attributs fonctionnels et peuvent être considérés comme des "traits fonctionnels durs" (Decaëns *et al.*, 2001; Diaz et Cabido, 2001; Hedde *et al.*, 2005). Des études supplémentaires sont nécessaires afin de déterminer les modifications de ces traits en fonction des conditions environnementales.

Quelle diversité ? Les résultats de ce travail montrent que la prise en compte les traits écomorphologiques, plus que la diversité spécifique des macro-détritivores, permet de prédire l'importance fonctionnelle de la structure des communautés vis à vis de la dynamique de la MO. Si l'utilisation de certains traits morphologiques comme traits fonctionnels est courante en écologie des communautés végétales, cet aspect doit encore être développé en écologie du sol.

Interactions trophiques et interactions indirectes. Sur la base de l'article de Jones *et al.* (1994), de nombreux travaux ont été réalisés sur les interactions non-trophiques ("engineering interactions") entre organismes (Decaëns et Rossi, 2001; Bossuyt *et al.*, 2004; Mora *et al.*, 2005). Des hypothèses de travail intégrant les interactions trophiques et non-trophiques doivent être testées pour déterminer l'impact exact des ingénieurs écologiques du sol et de la litière.

Changement d'échelles. Les conclusions obtenues à partir des données terrain différent

considérablement de celles proposées à partir des expérimentations en laboratoire. Au terrain, l'étude de la relation entre les communautés d'invertébrés du sol et la dynamique de la MO doit certainement se faire à l'échelle des domaines fonctionnels, i.e. les parties du sol transformées par les organismes régulateurs (invertebrés) en biostructures (turricules et autres déjections, galeries, etc) (Lavelle, 2002). De même, les futures études en laboratoire sur l'effet de la diversité doivent tenir compte de l'hétérogénéité de la ressource afin de modéliser au mieux l'effet des assemblages observés au terrain.

Economie du stockage de C. Ce volet n'a pas du tout été appréhendé dans mon travail. Une étude sur l'impact économique, à l'échelle pédo-régionale, de l'implantation de prairie est nécessaire afin de quantifier l'impact économique de ce changement de pratique pour les exploitants. Il serait alors possible de déterminer le type d'incitations et le coût nécessaire pour sa mise en oeuvre.

Modèles de dynamique de C. Il serait maintenant intéressant d'acquérir d'autres données concernant la dynamique de la MO (stocks dans la végétation, retombées de litière, restitution par les bouses de bovins, etc) afin de pouvoir proposer des modèles de flux de C entre les différentes composantes des écosystèmes en tenant compte de l'effet des invertébrés du sol.

Références bibliographiques

- Aarssen, L.W., Laird, R.A. & Pither, J. (2003).** Is the productivity of vegetation plots higher or lower when there are more species? Variable predictions from interaction of the 'sampling effect' and 'competitive dominance effect' on the habitat templet. *Oikos* **102**, 427-432.
- AFES (1995).** *A sound reference base for soils - "Référentiel Pédologique"*. Paris: INRA éditions, collections techniques et pratiques.
- Agosta, S.J. & Janzen, D.H. (2005).** Body size distributions of large Costa Rican dry forest moths and the underlying relationship between plant and pollinator morphology. *Oikos* **108**, 183-193.
- Alard, D. & Poudevigne, I. (2000).** Diversity patterns in grasslands along a landscape gradient in northwestern France. *Journal of Vegetation Science* **11**, 287-294.
- Alard, D. & Poudevigne, I. (2002).** Biodiversity in changing landscapes: from species or patch assemblages to system organisation. In *Application of geographic information systems and remote sensing in river studies*, pp. 9-24. Edited by R. S. E. W. Leuven, I. Poudevigne & R. M. Teeuw. Leiden, Netherlands: Blackhuys Publishers.
- Alatalo, R. & Alatalo, R. (1977).** Components of diversity: multivariate analysis with interaction. *Ecology* **58**, 900-906.
- Albrecht, M. & Gotelli, N.J. (2001).** Spatial and temporal niche partitioning in grassland ants. *Oecologia* **126**, 134-141.
- Allen, T.F.H. & Hoekstra, T.W. (1991).** Role of heterogeneity in scaling of ecological systems under analysis. In *Ecological heterogeneity*. Edited by J. Kosala & T. A. Pickett. New-York: Springer-Verlag.
- Allen, T.F.H. & Starr, T.B. (1982).** *Hierarchy. Perspectives for ecological complexity*. Chicago: University of Chicago Press.
- Amador, J.A., Gorres, J.H. & Savin, M.C. (2005).** Role of soil water content in the carbon and nitrogen dynamics of *Lumbricus terrestris* L. burrow soil. *Applied Soil Ecology* **28**, 15-22.
- Amato, M. & Ladd, J.N. (1992).** Decomposition of ¹⁴C-labelled glucose and legum material in soil: properties influencing the accumulation of organic residue C and microbial biomass C. *Soil Biology and Biochemistry* **24**, 455-464.
- Amelung, W., Martius, C., Bandeira, A.G., Garcia, M.V.B. & Zech, W. (2002).** Lignin characteristics and density fractions of termite nests in an Amazonian rain forest-indicators of termite feeding guilds. *Soil Biology and Biochemistry* **34**, 367-372.
- Amézketa, E. (1999).** Soil aggregate stability: a review. *Journal of Sustainable Agriculture* **14**, 83-151.
- Amthor, J. (1998).** *Terrestrial ecosystem responses to global change. A research strategy*. Oak Ridge, Tennessee: National Laboratory, .

- Amundson, R. (2001).** The carbon budget in soils. *Annual Review of Earth and Planetary Science* **29**, 535-562.
- Anderson, J.M. (1975).** The enigma of soil animal species diversity. In *Progress in Soil Zoology*, pp. 51-58. Edited by J. Vanek.
- Anderson, J.M. (1988).** Spatiotemporal effects of invertebrates on soil processes. *Biology and Fertility of Soils* **6**, 216-227.
- Anderson, J.M. & Bignell, D.E. (1980).** Bacteria in the food, gut contents and faeces of the litter-feeding millipede *Glomeris marginata* Villers. *Soil Biology and Biochemistry* **12**, 251-254.
- Anderson, T.H. (1994).** Physiological analysis of microbial communities in soil: applications and limitations. In *Beyond the biomass*, pp. 67-76. Edited by K. Ritz, J. Dighton & K. E. Giller. London: BSSS.
- Anderson, T.H. & Domsch, K.H. (1993).** The metabolic quotient for CO₂ as specific activity parameter to assess the effects of environmental conditions, such as pH, on the microbial biomass of forest soils. *Soil Biology and Biochemistry* **25**, 393-395.
- André, H.M., Ducarme, X. & Lebrun, P. (2002).** Soil biodiversity: myth, reality or conning? *Oikos* **3-24**.
- André, H.M., Noti, M.I. & Lebrun, P. (1994).** The soil fauna: the other last biotic frontier. *Biodiversity and Conservation* **3**, 45-56.
- Andrén, O. & Balandreau, J. (1999).** Biodiversity and soil functioning--from black box to can of worms? *Applied Soil Ecology* **13**, 105-108.
- Angers, D.A. & Chenu, C. (1998).** Dynamics of Soil Aggregation and C Sequestration. In *Advances in Soil Sciences: Soil Processes and carbon cycles*, pp. 199-206. Edited by R. Lal, J. M. Kimble, R. F. Follet & B. A. Stewart. New York: CRC Lewis publishers.
- Angers, D.A., Samson, N. & Legendre, A. (1993).** Early changes in water-stable aggregation induced by rotation and tillage in a soil under barley production. *Canadian Journal of Soil Science* **73**, 51-59.
- Angers, D.A., Voroney, R.P. & Coté, D. (1995).** Dynamics of soil organic matter and corn residues affected by tillage practices. *Soil Science Society of America Journal* **59**, 1311 - 1315.
- Arpin, P., David, J.F., Guittonneau, G.G., Kilbertus, G., Ponge, J.-F. & Vannier, G. (1986).** Influence du peuplement forestier sur la faune et la microflore du sol et des humus I.- description des stations et étude de la faune du sol. *Revue d'Ecologie et de Biologie du sol* **23**, 89-118.
- Arpin, P., Ponge, J.-F., Faille, A. & Blandin, P. (1998).** Diversity and dynamics of eco-units in the biological reserves of the Fontainebleau forest (France): contribution of soil biology to a functional approach. *European Journal of Soil Biology* **34**, 167-177.
- Arrouays, D., Balesdent, J., Germon, J.C., Jayet, P.A., Soussana, J.F. & Stengel, P. (2002).** Contribution à la lutte contre l'effet de serre : stocker du carbone dans les sols agricoles de France

? Paris: Institut National de la Recherche Agronomique.

Arrouays, D. & Pelissier, P. (1994). Changes in carbon storage in temperate humic loamy soils of France. *Plant and Soil* **160**.

Aubert, M. (2003). Biodiversité et processus écologiques à l'interface sol-végétation dans les hêtraies sur limon de Haute-Normandie. In *Biologie*, pp. 168. Rouen: Université de Rouen.

Aubert, M., Alard, D. & Bureau, F. (2003a). Diversity of plant assemblages in managed temperate forests: a case study in Normandy (France). *Forest Ecology and Management* **175**, 321-337.

Aubert, M., Bureau, F., Alard, D. & Bardat, J. (2004). Effect of tree mixture on the humic epipedon and vegetation diversity in managed beech forests (Normandy, France). *Canadian Journal of Forest Research* **34**, 233-248.

Aubert, M., Hedde, M., Decaëns, T., Bureau, F., Margerie, P. & Alard, D. (2003b). Effects of tree canopy on earthworms and other macro-invertebrates in beech forests of Upper Normandy (France). *Pedobiologia* **47**, 904-912.

Augusto, L., Bonneaud, P. & Ranger, J. (1998). Impact of tree species on forest soil acidification. *Forest Ecology and Management* **105**, 67-78.

Baize, D. & Girard, M.C. (1995). *Référentiel pédologique*: INRA.

Baker, J.M., Ochsner, T.E., Ventera, R.T. & Griffis, T.J. (2006). Tillage and soil carbon sequestration - What do we really know? *Agriculture, Ecosystems and Environment* **sous presse**.

Balabane, M. & Balesdent, J. (1995). Medium-term transformations of organic N in a cultivated soil. *European Journal of Soil Science* **46**, 497-505.

Balabane, M. & Plante, A.F. (2004). Aggregation and carbon storage in silty soil using physical fractionation techniques. *European Journal of Soil Science* **55**, 415-427.

Balent, G. (1991). Construction of a reference frame for studying changes in species composition in grasslands : the example of an old field succession. *Options Méditerranéennes* **15**, 73-81.

Balesdent, J. (1996a). Un point sur l'évolution des réserves organiques des sols en France. *Etude et Gestion des Sols* **3**, 245-260.

Balesdent, J. (1996b). The significance of organic separates to carbon dynamics and its modelling in some cultivated soils. *European Journal of Soil Science* **47**, 485-493.

Balesdent, J. (1997). La matière organique des sols : dynamique du carbone. *Comptes Rendus de l'Académie d'Agriculture de France* **83**, 99-110.

Balesdent, J. & Balabane, M. (1996). Major contribution of roots to soil carbon storage inferred from maize cultivated soils. *Soil Biology and Biochemistry* **28**, 1261-1263.

Balesdent, J. & Chenu, C. (2000). Relationship of soil organic matter dynamics to physical protection and tillage. *Soil and Tillage Research* **53**, 215-230.

Balesdent, J. & Guillet, B. (1982). Les datations par le ¹⁴C des matières organiques des sols.

Contributions à l'étude de l'humification et du renouvellement des substances humiques. *Science du sol* **2**, 93-112.

Balesdent, J. & Nys, C. (1996). Potentiel de stockage de carbone dans les sols de France., pp. 57. rapport DGAD/SRAE: Ministère de l'environnement.

Balesdent, J., Pétraud, J.-P. & Feller, C. (1991). Effets des ultrasons sur la distribution granulométrique des matières organiques des sols. *Science du sol* **29**, 95-106.

Balesdent, J. & Recous, S. (1997). Les temps de résidence du carbone et le potentiel de stockage de carbone dans quelques sols cultivés français. *Canadian Journal of Soil Science* **77**, 187-193.

Ballard, T.M. (2000). Impacts of forest management on northern forest soils. *Forest Ecology and Management* **133**, 37-42.

Bardgett, R., Usher, M. & Hopkins, D. (2005). *Biological diversity and function in soils.* Cambridge: Cambridge University Press.

Bardgett, R.D. & Shine, A. (1999). Linkages between plant litter diversity, soil microbial biomass and ecosystem function in temperate grasslands. *Soil Biology and Biochemistry* **31**, 317-321.

Barker, G.M. & Mayhill, P.C. (1999). Patterns of diversity and habitat relationships in terrestrial mollusc communities of the Pukeamaru Ecological District, northeastern New Zealand. *Journal of Biogeography* **26**, 215-238.

Barois, I., Villemin, G., Lavelle, P. & Toutain, F. (1993). Transformation of the soil structure through *Pontoscolex corethrurus* (Lumbricidae) intestinal tract. *Geoderma* **56**, 57-66.

Barthès, B. & Roose, E. (2001). Topsoil aggregate stability, an indicator of soil susceptibility to runoff and erosion; validation at several scales. *Cahiers Agricultures* **10**, 185-193.

Batjes, N.H. (1998). Mitigation of atmospheric CO₂ concentrations by increased carbon sequestration in the soil. *Biology and Fertility of Soils* **27**, 230-235.

Beare, M., Hendrix, P. & Coleman, D. (1994). Water-stable aggregates and organic matter fractions in conventional and no-tillage soils. *Soil Science Society of America Journal* **58**, 777-786.

Becker, M. (1979). Influence du traitement sylvicole sur la flore forestière : cas de la futaie et du taillis sous futaie. *Vegetatio* **40**, 155-161.

Behan-Pelletier, V.M. (1999). Oribatid mites biodiversity in agroecosystems : role for bioindication. *Agriculture, Ecosystems and Environment* **74**, 411-423.

Belyea, L.R. & Lancaster, J. (1999). Assembly rules within a contingent ecology. *Oikos* **86**, 402-416.

Bengtsson, J., Nilsson, S.G., Franc, A. & Menozzi, P. (2000). Biodiversity, disturbances, ecosystem function and management of European forests. *Forest Ecology and Management* **132**, 39-50.

Beniamino, F., Ponge, J.-F. & Arpin, P. (1991). Soil acidification under the crown of oak trees: I. Spatial distribution. *Forest Ecology and Management* **40**, 221-232.

- Berg, B. & McClaugherty (2003).** *Plant litter. Decomposition, Humus formation, Carbon sequestration*. Berlin: Springer.
- Bergstrom, D.W., Monreal, C.M. & St. Jacques, E. (2001).** Influence of tillage practice on carbon sequestration is scale-dependent. *Canadian Journal of Soil Science* **81**, 63-70.
- Bernier, N. (1998).** Earthworm feeding activities and development of the humus profile. *Biology and Fertility of Soils* **26**, 215-223.
- Bernier, N. & Ponge, J.F. (1993).** Dynamique et stabilité des humus au cours du cycle sylvogénétique d'une pessière d'altitude. *Comptes Rendus de l'Académie des Sciences de Paris. Série III - Sciences de la Vie* **316**, 647-651.
- Bernier, N. & Ponge, J.-F. (1994).** Humus form dynamics during the silvigenetic cycle in a mountain spruce forest. *Soil Biology and Biochemistry* **26**, 183-220.
- Bignell, D.E. (1989).** Relative assimilations of ¹⁴C-labelled microbial tissues and ¹⁴C-plant fibre ingested with leaf litter by the millipede *Glomeris marginata* under experimental conditions. *Soil Biology and Biochemistry* **21**, 819-827.
- Binet, F., Fayolle, L. & Pussard, M. (1998).** Significance of earthworms in stimulating soil microbial activity. *Biology and Fertility of Soils* **27**, 79-84.
- Binet, F. & Le Bayon, R.C. (1999).** Space-time dynamics in situ of earthworm casts under temperate cultivated soils. *Soil Biology and Biochemistry* **31**, 85-93.
- Blanchard, A. (2001).** Etude et caractérisation des sols du lycée agricole d'Yvetot dans le cadre du programme GESSOL- projet DMOSTRA. Rouen: Laboratoire d'Ecologie, ECODIV.
- Blanchart, E., Albrecht, A., Alegre, J., Duboisset, A., Villenave, C., Pashanasi, B., Lavelle, P. & Brussaard, L. (1999).** Effects of earthworms on soil structure and physical properties. In *Earthworms Management in Tropical Agro-Ecosystems*. Edited by P. Lavelle, L. Brussaard & P. F. Hendrix. Wallingford: CAB-I.
- Blanchart, E., Albrecht, A., Brown, G., Decaens, T., Duboisset, A., Lavelle, P., Mariani, L. & Roose, E. (2004).** Effects of tropical endogeic earthworms on soil erosion. *Agriculture, Ecosystems and Environment* **104**, 303-315.
- Blanchart, E., Lavelle, P., Braudeau, E., Le Bissonnais, Y. & Valentin, C. (1997).** Regulation of soil structure by geophagous earthworm activities in humid savannas of Cote d'Ivoire. *Soil Biology and Biochemistry* **29**, 431-439.
- Blower, J.G. (1955).** Millipeds and centipeds as soil animals. In *Soil Biology*, pp. 138-151. Edited by K. M. Kevan. London: Buuterworths.
- Bock, W.J. (1972).** *Species interactions and macroevolution*. New York: Meredith Corp.
- Bocock, K.L. (1963).** The digestion and assimilation of food by *Glomeris*. In *Soil organisms*, pp. pp. 85-91. Edited by J. Doeksen & J. Van der Drift. Amsterdam: North Holland.
- Bohlen, P.J. & Edwards, C.A. (1995).** Earthworm effects on N dynamics and soil respiration in

- microcosms receiving organic and inorganic nutrients. *Soil Biology and Biochemistry* **27**, 341-348.
- Boiffin, J. & Fleury, A. (1974).** Quelques conséquences agronomiques de retournement des prairies permanentes. *Annales Agronomiques* **25**, 437-573.
- Bond-Lamberty, B., Wang, C. & Gower, S.T. (2004).** A global relationship between the heterotrophic and autotrophic components of soil respiration? *Global Change Biology* **10**, 1756-1766.
- Bongiovanni, M.D. & Lobartini, J.C. (2006).** Particulate organic matter, carbohydrate, humic acid contents in soil macro- and microaggregates as affected by cultivation. *Geoderma* **sous presse**.
- Bonkowski, M., Scheu, S. & Schaefer, M. (1998).** Interactions of earthworms (*Octolasion lacteum*), millipedes (*Glomeris marginata*) and plants (*Hordelymus europaeus*) in a beechwood on a basalt silt hill : implications for litter decomposition and soil formation. *Applied Soil Ecology* **9**, 161-166.
- Bonneau (1995).** *Fertilisation des forêts dans les pays tempérés : théorie, bases du diagnostic, conseils pratiques, réalisations expérimentales.*: INRA.
- Boone, R.D. (1994).** Light-fraction soil organic matter: origin and contribution to net nitrogen mineralization. *Soil Biology and Biochemistry* **26**, 1459-1468.
- Boone, R.D., Sollins, P. & Cromack, K. (1988).** Stand and soil changes along a mountain hemlock death and regrowth sequence. *Ecology* **69**, 714-722.
- Bossuyt, H., Six, J. & Hendrix, P.F. (2004).** Rapid incorporation of carbon from fresh residues into newly formed stable microaggregates within earthworm casts. *European Journal of Soil Science* **55**, 393-399.
- Bossuyt, H., Six, J. & Hendrix, P.F. (2005).** Protection of soil carbon by microaggregates within earthworm casts. *Soil Biology and Biochemistry* **37**, 251-258.
- Bossuyt, H., Six, J. & Hendrix, P.F. (2006).** Interactive effects of functionally different earthworm species on aggregation and incorporation and decomposition of newly added residue carbon. *Geoderma* **130**, 14-25.
- Bouché, M. (1972).** *Lombriciens de France. Ecologie et Systématique.* Paris: Institut National de Recherches Agronomiques.
- Boullard, B. (1994).** Regards sur la forêt Haut-Normande. *Etude Normande* **3**, 5-20.
- Bouwman, A.F. (1990).** Exchange of greenhouse gases between terrestrial ecosystems and the atmosphere. In *Soils and Greenhouse Effect*. Edited by A. F. Bouwman. New York City: John Wiley & Sons.
- Boyle, T.J.B. & Boonchoob, B. (1995).** *Measuring and monitoring biodiversity in tropical and temperate forests.* Bogor: Center for International Forestry Research.
- Bradford, M.A., Jones, T.H., Bardgett, T.H., Black, H.I.J., Boag, B., Bonkowski, A., Cook, R., Eggers, T., Gange, A.C., Grayston, S.J., Kandeler, E., McCaig, A.E., Newington, J.E., Prosser,**

- J.I., Setälä, H., Staddon, P.L., Tordoff, G.M., Tscherko, D. & Lawton, J.H. (2002).** Impacts of soil faunal community composition on model grassland ecosystems. *Science* **298**, 615-618.
- Brais, S., Camire, C. & Pare, D. (1995).** Impacts of whole-trees harvesting and winter windrowing on soil-pH and base status of clayey sites of northwestern Quebec. *Canadian Journal of Forest Research* **25**, 997-1007.
- Brandl, R. & Topp, W. (1985).** Size structure of *Pterostichus* spp. (Carabidae): aspects of competition. *Oikos* **44**, 234-238.
- Branquart, E., Kime, R.D., Dufrière, M., Tavernier, J. & Wauthy, G. (1995).** Macroarthropod-habitat relationships in oak forests in south Belgium. I. Environment and communities. *Pedobiologia* **39**, 243-263.
- Brêthes, A. (1984).** *Catalogue des stations forestières du nord de la Haute-Normandie*. Paris: Office National des Forêts.
- Bronick, C.J. & Lal, R. (2005).** Soil structure and management: a review. *Geoderma* **124**, 3-22.
- Brown, G. (1995).** How do earthworms affect microfloral and faunal community diversity? *Plant and Soil*, 209-231.
- Bruce, J.P., Frome, M., Haites, E., Janzen, H., Lal, R. & Paustian, K. (1999).** Carbon sequestration in soils. *Journal of Soil and Water Conservation* **54**, 382-389.
- Bruno, J.F., Stachowicz, J.J. & Bertness, M.D. (2003).** Inclusion of facilitation into ecological theory. *Trends in Ecology and Evolution* **18**, 119-125.
- Buck, C., Langmaack, M. & Schrader, S. (1999).** Nutrient content of earthworm casts influenced by different mulch types. *European Journal of Soil Biology* **35**, 23-30.
- Buyanovsky, G.A., Aslam, M. & Wagner, G.H. (1994).** Carbon turnover in soil physical fractions. *Soil Science Society of America Journal* **58**, 1167- 1173.
- Caley, M.J. & Schluter, D. (1997).** The relationship between local and regional diversity. *Ecology* **78**, 70-80.
- Cambardella, C.A. & Elliott, E.T. (1992).** Particulate soil organic matter changes across a grassland cultivation sequence. *Soil Science Society of America Journal* **56**, 777-783.
- Carbiener, R. (1991).** Les écosystèmes forestiers : aspects fonctionnels liés à l'évolution biogéographique et aux influences anthropiques. *Colloques Phytosociologiques* **20**, 73-99.
- Cárcamo, H.A., Abe, T.A., Prescott, C.E., Holl, F.B. & Chanway, C.P. (2000).** Influence of millipedes on litter decomposition, N mineralization, and microbial communities in a coastal forest in British Columbia, Canada. *Canadian Journal of Forest Research* **30**, 817-826.
- Cassini de Thury, C.-F.-. (1759).** "Carte de Cassini" Forges-les-Eaux - Neufchâtel. N °24. 30e Flle. Paris: Observatoire puis Dépôt de la Guerre.
- Chamberlain, P.M., McNamara, N.P., Chaplow, J., Stott, A.W. & Black, H.I. (in press).** Translocation of surface litter carbon into soil by Collembola. *Soil Biology and Biochemistry*.

- Chapin III, F.S., Zavaleta, E.S., Eviner, V.T., Naylor, R.L., Vitousek, P.M., Reynolds, H.L., Hooper, D.U., Lavorel, S., Sala, O.E., Hobbie, S.E., Mack, M.C. & Diaz, S. (2000).** Consequences of changing biodiversity. *Nature* **405**, 234-242.
- Chaussod, R., Zuvia, M., Breuil, M.C. & Hetier, J.M. (1992).** Biomasse microbienne et "statut organique" des sols tropicaux : exemple d'un sol vénézuélien des Llanos sous différents systèmes de culture. *Cahier de l'Orstom, série Pédologie XXVII*, 59-67.
- Chauvat, M. (2004).** Soil biota during forest rotation: Successional changes and implications for ecosystem performance. In *Naturwissenschaftlichen Fakultät*, pp. 100. Gießen: Justus-Liebig-Universität Gießen.
- Chauvel, A., Grimaldi, M., Barros, E., Blanchart, E., Desjardins, T., Sarrazin, M. & Lavelle, P. (2000).** Pasture damage by an Amazonian earthworm. *Nature* **398**, 32-33.
- Chenu, C., Le Bissonnais, Y. & Arrouays, D. (2000).** Organic Matter Influence on Clay Wettability and Soil Aggregate Stability. *Soil Science Society of America Journal* **64**, 1479-1486.
- Cheshire, M.V. (1979).** *Nature and origins of carbohydrates in soils*. London: Academic Press.
- Chessel, D., Lebreton, J.D. & Prodon, R. (1982).** Mesures symétriques d'amplitude d'habitat et de diversité intra-échantillon dans un tableau espèces-relevés : cas d'un gradient simple. *Comptes Rendus de l'Académie des Sciences de Paris. Série III* **295**, 83-90.
- Chollet, F. (1997).** La régénération naturelle du Hêtre. *Bulletin Technique - ONF* **32**, 15-25.
- Christensen, B.T. (1992).** Physical fractionation of soil and organic matter in primary particle size and density separates. *Advances in Soil Science* **20**, 1-90.
- Christensen, B.T. (2001).** Physical fractionation of soil and structural and functional complexity in organic matter turnover. *European Journal of Soil Science* **52**, 345-353.
- Claridge, M.F., Dawah, H.A. & Wilson, M.R. (1997).** *Species: the units of biodiversity*. London: Chapman & Hall.
- Clarke, K.R. & Warwick, R.M. (2001).** A further biodiversity index applicable to species lists: variation in taxonomic distinctness. *Marine Ecology Prog. Serie* **216**, 265-278.
- Cochet, P. (1977).** Etude et culture de la forêt. Nancy: Ecole Nationale du Génie Rural des Eaux et Forêt.
- Cole, D.W. & Van Miegroet, H. (1989).** Chronosequence: A technique to assess ecosystem dynamics. In *Research Strategies for Long-term Site Productivity*, pp. 5-23. Edited by W. J. Dyck & C. A. Mees. Seattle, WA: Forest Research Institute, New Zealand.
- Colwell, R.K. & Futuyma, D.J. (1971).** On the measurement of niche breadth and overlap. *Ecology* **52**, 567-576.
- Conant, R.T. & Paustian, K. (2002).** Spatial variability of soil organic carbon in grasslands: implications for detecting changes at different scales. *Environmental Pollution* **116**, 127-135.
- Conant, R.T., Paustian, K. & Elliott, E.T. (2001).** Grassland management and conversion into

grassland: Effects on soil carbon. *Ecological Applications* **11**, 343-345.

Conant, R.T., Six, J. & Paustian, K. (2003). Land use effects on soil carbon fractions in the southeastern United States. I. Management intensive versus extensive grazing. *Biology and Fertility of Soils* **38**, 386-392.

Cook, B.D., Jastrow, J.D. & Miller, R.M. (1988). Root and mycorrhizal endophyte development in a chronosequence of restored tallgrass prairie. *New Phytologist* **110**, 355-362.

Cosentino, D., Chenu, C. & Le Bissonnais, Y. Aggregate stability and microbial community dynamics under drying-wetting cycles in a silt loam soil. *Soil Biology and Biochemistry* **38**, 2053-2062.

Cousins, S.H. (1991). Species diversity measurement—choosing the right index. *Trends in Ecology and Evolution* **6**, 190–192.

Coûteaux, M.-M., Aloui, A. & Kurz-Besson, C. (2002). Pinus halepensis litter decomposition in laboratory microcosms as influenced by temperature and a millipede, *Glomeris marginata*. *Applied Soil Ecology* **20**, 85-96.

Covington, W.W. (1981). Changes in the forest floor organic matter and nutrient content following clear cutting in northern hardwoods. *Ecology* **62**, 41-48.

Cromack, K.J., Miller, R. & Helgerson, O. (1999). Soil carbon and nutrients in a coastal Oregon Douglas-Fir plantation with Red Alder. *Soil Science Society of America Journal* **63**, 32-239.

David, J.F. (1987). Relations entre les peuplements de diplopedes et les types d'humus en Forêt d'Orléans. *Revue d'Ecologie et de Biologie du sol* **24**, 515-525.

David, J.F. (1989). Les peuplements de Diplopedes d'une forêt tempérée: variations spatiales et stabilité dans le temps. *Revue d'Ecologie et de Biologie du sol* **26**, 75-90.

David, J.F. & Gillon, D. (2002). Annual feeding rates of the millipede *Glomeris marginata* on holm oak (*Quercus ilex*) leaf litter under Mediterranean conditions. *Pedobiologia* **46**, 42-52.

David, J.F., Ponge, J.-F. & Delecour, F. (1993). The saprophagous macrofauna of different types of humus in beech forests of the Ardennes (Belgium). *Pedobiologia* **37**, 49-56.

Davis, M.R., Allen, R.B. & Clinton, P.W. (2003). Carbon storage along a stand development sequence in a New Zealand *Nothofagus* forest. *Forest Ecology and Management* **177**, 313-321.

De Noni, G., Blavet, D., Laurent, J.-Y., Le Bissonnais, Y. & Asseline, J. (2002). Proposal of soil indicators for spatial analysis of carbon stocks evolution. In *17th World Congress of Soil Science*, pp. 13. Bangkok, Thaïland.

Deacon, L.J., Janie Pryce-Miller, E., Frankland, J.C., Bainbridge, B.W., Moore, P.D. & Robinson, C.H. (2006). Diversity and function of decomposer fungi from a grassland soil. *Soil Biology and Biochemistry* **38**, 7-20.

Decaëns, T. (2005). Déterminismes et fonctions des communautés d'oligochètes terrestres - Implications dans la mise à disposition de services écosystémiques. In *Biologie*. Rouen: Université

de Rouen.

- Decaëns, T., Bureau, F. & Margerie, P. (2003).** Earthworm communities in a wet agricultural landscape of the Seine Valley (Upper Normandy, France). *Pedobiologia* **47**, 479-489.
- Decaëns, T., Galvis, J.H. & Amezquita, E. (2001).** Propriétés des structures produites par les ingénieurs écologiques à la surface du sol d'une savane colombienne. *Comptes Rendus de l'Académie des Sciences de Paris. Série III* **324**, 465-477.
- Decaëns, T., Jiménez, J.J., Gioia, C., Measey, G.J. & Lavelle, P. (in press).** The values of soil animals for conservation biology. *European Journal of Soil Biology*.
- Decaëns, T., Jimenez, J.J. & Lavelle, P. (1999).** Effect of exclusion of the anecic earthworm *Martiodrilus carimaguensis* Jimenez and Moreno on soil properties and plant growth in grasslands of the eastern plains of Colombia. *Pedobiologia* **43**, 835-841.
- Decaëns, T., Margerie, P., Hedde, M., Aubert, M. & Bureau, F. (soumis).** Assembly rules within earthworm communities in France ? A regional analysis.
- Decaëns, T. & Rossi, J.-P. (2001).** Spatio-temporal structure of earthworm community and soil heterogeneity in a tropical pasture. *Ecography* **24**, 671-682.
- Deckmyn, G., Muys, B., Garcia Quijano, J. & Ceulemans, R. (2004).** Carbon sequestration following afforestation of agricultural soils: comparing oak/beech forest to short-rotation poplar coppice combining a process and a carbon accounting model. *Global Change Biology* **10**, 1482-1491.
- Degryze, S., Six, J., Paustian, K.I.T.H., Morris, S.J., Paul, E.A. & Merckk, R. (2004).** Soil organic carbon pool changes following land-use conversions. *Global Change Biology* **10**, 1120-1132.
- Deleporte, S. (2001).** Changes in earthworm community of an acidophilous lowland beech forest during a stand rotation. *European Journal of Soil Biology* **37**, 1-7.
- DeLong, D.C.J. (1996).** Defining biodiversity. *Wildlife Society Bulletin* **24**, 738-749.
- Demange, J.M. (1981).** *Les milles-pattes, Myriapodes*. Paris: Boubée.
- Devliegher, W. & Verstraete, W. (1995).** *Lumbricus terrestris* in a soil core experiment: Nutrient-enrichment processes (NEP) and gut-associated processes (GAP) and their effect on microbial biomass and microbial activity. *Soil Biology and Biochemistry* **27**, 1573-1580.
- Diamond, J.M. (1975).** Assembly of species community. In *Ecology and evolution of communities*, pp. 342-444. Edited by M. L. Cody & J. M. Diamond. Cambridge: Harvard Univ. Press.
- Diaz, S. & Cabido, M. (2001).** Vive la difference: plant functional diversity matters to ecosystem processes. *Trends in Ecology and Evolution* **16**, 646-655.
- Diaz, S., Cabido, M., Zak, M., Carretero, E.M. & Aranibar, J. (1999).** Plant functional traits, ecosystem structure and land-use history along a climatic gradient in central-western Argentina. *Journal of Vegetation Science* **10**, 651-660.

- Diden, W.A.M. (1993).** Ecology of terrestrial Enchytraeidae. *Pedobiologia* **37**, 2-29.
- Dolédec, S. & Chessel, D. (1994).** Co-inertia analysis: an alternative method for studying species-environment relationships. *Freshwater Biology* **31**, 277-294.
- Drake, J.M. (2003).** Why does grassland productivity increase with species richness? Disentangling species richness and composition with tests for overyielding and superyielding in biodiversity experiments. *Proceedings of the Royal Society of London* **270**, 1713–1719.
- Duchaufour, P. (1997).** *Abrégé de pédologie : sol, végétation, environnement*. Paris: Masson.
- Duelli, P. & Obrist, M.K. (2003).** Biodiversity indicators: the choice of values and measures. *Agriculture, Ecosystems and Environment* **2063**, 1-12.
- Edney, E.B. (1954).** Woodlice and the land habitat. *Biological Reviews* **29**, 185-219.
- Edwards, C.A. & Bohlen, P.J. (1996).** Role of earthworms in soil structure, fertility and productivity. In *Biology and Ecology of earthworms*. Edited by C. A. Edwards & P. J. Bohlen: Chapman et Hall.
- Edwards, C.A. & Shipitalo, M.J. (1998).** Consequences of earthworms in agricultural soils: aggregation and porosity. In *Earthworm ecology*, pp. 147-161. Edited by C. A. Edwards. Ankeny, IA: Soil and Water Conservation Society.
- Ehrlich, P.R. & Ehrlich, A.H. (1981).** *Extinction. The causes and consequences of the disappearance of species*. New York: Random House.
- Ellert, B.H. & Gregorich, E.G. (1995).** Management induced changes in the activity cycling fractions of soil organic matter. In *Carbon forms and functions in forest soils*, pp. 119-138. Edited by M. J. Kelly. Madison: Soil Science Society of America inc.
- Elliot, P.W., Knight, D. & Anderson, J.M. (1990).** Denitrification in earthworm casts and soil from pastures under different fertilizer and drainage regimes. *Soil Biology and Biochemistry* **22**, 601-605.
- Elliott, E.T. & Cambardella, C.A. (1991).** Physical separation of soil organic matter. *Agriculture, Ecosystems and Environment* **34**, 407-419.
- Erwin, T.L. (1983).** Tropical forest canopies: the last biotic frontier. *Bulletin of the Entomological Society of America* **29**, 14-19.
- Faith, D.P. (2002).** Quantifying biodiversity: a phylogenetic perspective. *Conservation Biology* **16**, 248–252.
- Falinski, J.B. (1986).** Vegetation dynamics in temperate lowland primeval forest, Ecological studies in Bialowieza forest. *Geobotany* **8**, 15-37.
- FAO, I.I. (1998).** *World reference bases for soil resources*. Rome.
- Feller, C. & Beare, M.H. (1997).** Physical control of soil organic matter dynamics in the tropics. *Geoderma* **79**, 69-116.
- Fitter, A.H. (2005).** Darkness visible: reflections on underground ecology. *Journal of Ecology* **93**,

231-243.

Flegel, M., Schrader, S. & Zhang, H. (1998). Influence of food quality on the physical and chemical properties of detritivorous earthworm casts. *Applied Soil Ecology* **9**, 263-269.

Follett, R.F. (2001). Soil management concepts and carbon sequestration in croplands soils. *Soil and Tillage Research* **61**, 77-92.

Fox, B.J. (1987). Species assembly and the evolution of community structure. *Evolutionary Ecology* **1**, 201-221.

Fox, B.J. & Fox, M.D. (2000). Factors determining mammal species richness on habitat islands and isolates: habitat diversity, disturbance, species interactions and guild assembly rules. *Global Ecology and Biogeography* **9**, 19-37.

Franklin, J.F. (1993). Preserving biodiversity: Species, ecosystem, or landscapes? *Ecological Applications* **3**, 202-205.

Franzén, D. (2004). Plant species coexistence and dispersion of seed traits in a grassland. *Ecography* **27**, 218-224.

Franzluebbbers, A.J. (2002). Soil organic matter stratification ratio as an indicator of soil quality. *Soil and Tillage Research* **66**, 95–106.

Franzluebbbers, A.J. & Arshad, M.A. (1997). Soil microbial biomass and mineralisable carbon of water-stable aggregates. *Soil Science Society of America Journal* **61**, 1090-1097.

Franzluebbbers, A.J., Stuedemann, J.A., Schomberg, H.H. & Wilkinson, S.R. (2000). Soil organic C and N pools under long-term pasture management in the Southern Piedmont USA. *Soil Biology and Biochemistry* **32**, 469-478.

Franzluebbbers, A.J., Zuberer, D.A. & Hons, F.M. (1995). Comparison of microbiological methods for evaluating quality and fertility of soil. *Biology and Fertility of Soils* **19**, 135-140.

Fraser, P.M., Beare, M.H., Butler, R.C., Harrison-Kirk, T. & Piercy, J.E. (2003). Interactions between earthworms (*Aporrectodea caliginosa*), plants and crop residues for restoring properties of a degraded arable soil. *Pedobiologia* **47**, 870–876.

Fraser, P.M., Haynes, R.J. & Williams, P.H. (1994). Effects of pasture improvement and intensive cultivation on microbial biomass, enzyme activities, and composition and size of earthworm populations. *Biology and Fertility of Soils* **17**, 185-190.

Freibauer, A. & Rounsevell, M.D.A. (2002). Background paper on carbon sequestration in agricultural soils under Article 3.4 of the Kyoto protocol., pp. 50: Contract report n°2001.40.CO001 within the framework of the Communication on "EU policies and measures to reduce greenhouse gas emission: Towards a European Climate Change Program (ECCP)", COM (2000) 88, Working Group Sinks, Subgroup Soils,.

Fridley, J.D. (2001). The influence of species diversity on ecosystem productivity : how, where, and why ? *Oikos* **93**, 514-546.

- Friggens, M.M. & Brown, J.H. (2005).** Niche partitioning in the cestode communities of two elasmobranchs. *Oikos* **108**, 76-84.
- Garvin, M.H., Martinez, F., Jesus, J.B., Gutierrez, M., Ruiz, P. & Cosin, D.J.D. (2001).** Effect of *Hormogaster elisae* (Oligochaeta; Hormogastridae) on the stability of soil aggregates. *European Journal of Soil Biology* **37**, 273-276.
- Gaston, K.J. (1996).** *Biodiversity: A Biology of Numbers and Difference*. Oxford: Blackwell Scientific.
- Gaston, K.J. & Spicer, J.I. (1998).** *Biodiversity. An introduction*: Blackwell Science Ltd.
- Gijsman, A.J. & Thomas, R.J. (1995).** Aggregate size distribution and stability of an Oxisol under legume-based and pure grass pasture in Eastern Colombian savannas. *Australian Journal of Soil Research* **33**, 153-165.
- Giller, P.S. (1996).** The diversity of soil communities, the 'poor man's tropical rainforest'. *Biodiversity and Conservation* **5**, 135-168.
- Gisin, H. (1943).** Okologie und Lebensgemeinschaften der Collembolen im Schweizerischen Exkursionsgebiet Basels. *Revue Suisse de Zoologie* **50**, 131-224.
- Gitay, H. & Noble, I.R. (1997).** What are functional types and how should we seek them? In *Plant Functional Types. Their Relevance to Ecosystem Properties and Global Change*, pp. 3-19. Edited by T. M. Smith, H. H. Shugart & F. I. Woodward. Cambridge: Cambridge University Press.
- Gitay, H., Wilson, J.B. & Lee, W.G. (1996).** Species redundancy: a redundant concept? *Journal of Ecology* **84**, 121-124.
- Gloagen, J.C. & Touffet, J. (1974).** Production de litière et apports au sol d'éléments minéraux dans une hêtraie atlantique. Relations avec les caractères climatiques. *Oecol. Plant.* **9**, 11-28.
- Gobat, J.M., Aragno, M. & Matthey, W. (1998).** *Le sol vivant: base de pédologie, biologie des sols*: Presse Polytechnique et Universitaire Romande.
- Golchin, A., Baldock, J.A. & Oades, J.M. (1998).** A model Linking Organic Matter Decomposition, Chemistry, and Aggregate Dynamics. In *Advances in Soil Sciences: Soil Processes and carbon cycles*, pp. 245-266. Edited by R. Lal, J. M. Kimble, R. F. Follet & B. A. Stewart: CRC Lewis publishers.
- Golchin, A., Oades, J.M., Skjemstad, J.O. & Clarke, P. (1994).** Soil structure and carbon cycling. *Australian Journal of Soil Research* **32**, 1043-1068.
- Golchin, A., Oades, J.M., Skjemstad, J.O. & Clarke, P. (1995).** Structural and dynamics properties of soil organic matter as reflected by ¹³C natural abundance, pyrolysis mass spectrometry and solid-state ¹³C NMR spectroscopy in density fractions of an Oxisol under forest and pasture. *Australian Journal of Soil Research* **33**, 59-76.
- Gotelli, N.J. (2001).** Research frontiers in null model analysis. *Global Ecology and Biogeography* **10**, 337-343.

- Gotelli, N.J. & Ellison, A.M. (2002).** Assembly rules for New England ant assemblages. *Oikos* **99**, 591–599.
- Gotelli, N.J. & Entsminger, G.L. (2001).** Ecosim: Null Models Software for Ecology.: Acquired Intelligence Inc. & Kesey-Bear.
- Gregorich, E.G., Carter, M.R., Angers, D.A., Monreal, C.M. & Ellert, B.H. (1994).** Towards a minimum data set to assess soil organic matter quality in agricultural soils. *Canadian Journal of Soil Science* **74**, 367-385.
- Grigal, D. & Ohmann, L. (1992).** Carbon storage in upland forest of the lake states. *Soil Science Society of America Journal* **56**, 935-943.
- Grime, J.P. (1974).** Vegetation classification by reference to strategies. *Nature* **250**, 26-31.
- Guggenberger, G., Thomas, R.J. & Zech, W. (1996).** Soil organic matter within earthworm cast of an anecic-endogeic tropical pasture community, Colombia. *Applied Soil Ecology* **3**, 263-274.
- Guo, L.B. & Gifford, R.M. (2002).** Soil carbon stocks and land use change: a meta analysis. *Global Change Biology* **8**, 345-360.
- Hagedorn, F., Maurer, S., Egli, P., Blaser, P., Bucher, J.B. & Siegwolf, R. (2001).** Carbon sequestration in forest soils: effects of soil type, atmospheric CO₂ enrichment, and N deposition. *European Journal of Soil Science* **52**, 619-628.
- Hanlon, R.D.G. & Anderson, J.M. (1980).** Influences of macro-arthropod feeding activities on microflora in decompositn oak leaves. *Soil Biology and Biochemistry* **12**, 152-161.
- Harmon, M.E., Ferrell, W.K. & Franklin, J.F. (1990).** Effects on carbon storage of conversion of old-growth forests to young forests. *Science* **247**, 699-702.
- Hassall, M. & Rushton, S.P. (1984).** Feeding behaviour of terrestrial isopods in relation to plant defences and microbial activity. *Symposia of the Zoological Society of London* **53**, 487-505.
- Hassall, M., Turner, J.G. & Rands, M.R.W. (1987).** Effects of terrestrial isopods on the decomposition of woodland leaf litter. *Oecologia* **12**, 587-604.
- Hättenschwiler, S. & Bretscher, D. (2001).** Isopod effects on decomposition of litter produced under elevated CO₂, N deposition and different soil types. *Global Change Biology* **7**, 565-579.
- Haynes, R.J. (1999).** Labile organic matter fractions and aggregate stability under short-term, grass-based leys. *Soil Biology and Biochemistry* **31**, 1821±1830.
- Haynes, R.J. (2000).** Labile organic matter as an indicator of organic matter quality in arable and pastoral soils in New Zealand. *Soil Biology and Biochemistry* **32**, 211±219.
- Haynes, R.J. & Beare, M.H. (1996).** Aggregation and organic matter storage in meso-thermal, humid soils. In *Advances in Soil Sciences: Structure and organic Matter Storge in Agricultural Soils*, pp. 213-262. Edited by M. R. Carter & B. A. Stewart. Boca Raton: CRC Lewis publishers.
- Haynes, R.J. & Fraser, P.M. (1998).** A comparison of aggregate stability and biological activity in earthworm casts and uningested soil as affected by amendment with wheat or lucerne straw.

European Journal of Soil Science **49**, 629-636.

Haynes, R.J., Fraser, P.M., Piercy, J.E. & Tregurtha, R.J. (2003). Casts of *Aporrectodea caliginosa* (Savigny) and *Lumbricus rubellus* (Hoffmeister) differ in microbial activity, nutrient availability and aggregate stability: The 7th international symposium on earthworm ecology, Cardiff, Wales, 2002. *Pedobiologia* **47**, 882-887.

Hector, A. (1998). The effect of diversity on productivity: detecting the role of species complementarity. *Oikos* **82**, 597-599.

Hector, A. (2002). Biodiversity and the functioning of grassland ecosystems: multi-site comparisons. In *Functional consequences of biodiversity: experimental progress and theoretical extensions.*, pp. 71-95. Edited by A. Kinzig, D. Tilman & S. Pacala. Princeton, New Jersey, USA: Princeton University Press.

Hector, A., Bazeley-White, E., Loreau, M., Otway, S.J. & Schmid, B. (2002). Overyielding in grassland communities: testing the sampling effect hypothesis with replicated biodiversity experiments. *Ecology Letters* **5**, 502-511.

Hector, A., Beale, A., Minns, A., Otway, S. & Lawton, J.H. (2000). Consequences of loss of plant diversity for litter decomposition: mechanisms of litter quality and microenvironment. *Oikos* **90**, 357-371.

Hedde, M., Aubert, M., Bureau, F., Margerie, P. & Decaëns, T. (in press). Soil detritivore macro-invertebrate assemblages throughout a managed beech rotation. *Annals of Forest Science*.

Hedde, M., Lavelle, P., Joffre, R., Jimenez, J.J. & Decaëns, T. (2005). Specific functional signature in soil macro-invertebrate biostructures. *Functional Ecology* **19**, 783-795.

Heemsbergen, D.A., Berg, M.P., Loreau, M., van Hal, J.R., Faber, J.H. & Verhoef, H.A. (2004). Biodiversity effects on soil processes explained by interspecific functional dissimilarity. *Science* **306**, 1019-1020.

Hendriksen, N.B. (1997). Earthworm effects on respiratory activity in a dung-soil system. *Soil Biology and Biochemistry* **29**, 347-351.

Hendrix, P. (1996). Nearctic earthworm fauna in the southern USA, biodiversity and effects on ecosystem processes. *Biodiversity and conservation* **5**, 223-234.

Herben, T., During, H.J. & Law, R. (2000). Spatio-temporal Patterns in Grassland Communities. In *The Geometry of Ecological Interactions: Simplifying Spatial Complexity*, pp. 48-64. Edited by Dieckmann U, R. Law & J. Metz: Cambridge University Press.

Hillebrand, H. (2005). Regressions of local on regional diversity do not reflect the importance of local interactions or saturation of local diversity. *Oikos* **110**, 195-198.

Hooper, D.U. (1998). The role of complementarity and competition in ecosystem responses to variation in plant diversity. *Ecology* **79**, 704-719.

Hooper, D.U., Chapin III, F.S., Ewel, J.J., Hector, A., Inchausti, P., Lavorel, S., Lawton, J.H.,

- Lodge, D.M., Loreau, M., Naeem, S., Schmid, B., Setälä, H., Symstad, A.J., Vandermeer, J. & Wardle, D.A. (2005).** Effects of biodiversity on ecosystem functioning: a consensus of current knowledge. *Ecological Monographs* **75**, 3–35.
- Hooper, D.U. & Dukes, J.S. (2004).** Overyielding among plant functional groups in a long-term experiment. *Ecology Letters* **7**, 95–105.
- Hooper, D.U. & Vitousek, P.M. (1997).** The Effects of Plant Composition and Diversity on Ecosystem Processes. *Science* **277**, 1302-1305.
- Hopkins, S. (1991).** A key to the woodlice of Britain and Ireland. *Field studies* **7**, 599-650.
- Houghton, R.A. (2003).** Revised estimates of the annual net flux of carbon to the atmosphere from changes in land use and land management. *Tellus B* **55**, 378-390.
- Houghton, R.A. (2005).** *The contemporary carbon cycle*. Amsterdam: Elsevier Science.
- Hövmeyer, P. (1984).** Die dipterengemeinschaft eines Buchenwaldes auf Kalkstein: Production an Imagines, Abundanz und räumliche Verteilung insbesondere der Larven. *Pedobiologia* **26**, 1-15.
- Huet, S. (2004).** La hêtraie de plaine, puits ou source de carbone ? cas du site atelier de la forêt de Fougères., pp. 369. Rennes: Université de Rennes 1.
- Hunt, H.W. & Wall, D.H. (2002).** Modelling the effects of loss of soil biodiversity on ecosystem function. *Global Change Biology* **8**, 33-50.
- Huston, M.A. (1997).** Hidden treatments in ecological experiments: re-evaluating the ecosystem function of biodiversity. *Oecologia* **110**, 449±460.
- Huston, M.A. & al, e. (2000).** No Consistent Effect of Plant Diversity on Productivity. *Science* **289**.
- Ineson, P. & Anderson, J.M. (1985).** Aerobically isolated bacteria associated with the gut and faeces of the litter feeding macroarthropods *Oniscus asellus* and *Glomeris marginata*. *Soil Biology and Biochemistry* **17**, 843–849.
- IPCC (2001).** Third Assessment Report (TAR)- Climate Change 2001: Synthesis Report., pp. 34: <http://www.ipcc.ch/>.
- IPCC (2000).** Land use, land use change and forestry. In *Special Report of the Intergovernmental Panel on Climate Change*. Edited by R. T. Watson, I. R. Noble, B. Bolin, N. H. Ravindranath, D. J. Verardo & D. J. Dokken. Cambridge: Cambridge University.
- Irmeler, U. (2000).** Changes in the fauna and its contribution to mass loss and N release during leaf litter decomposition in two deciduous forests. *Pedobiologia* **44**, 105-118.
- Jamagnes, M. (1967).** Bases et techniques d'une cartographie des sols. *Annales d'Agronomie* **18** (Hors-série), 142.
- Jastrow, J.D. (1996).** Soil aggregate formation and the accrual of particulate and mineral-associated organic matter. *Soil Biology and Biochemistry* **28**, 665-676.
- Jastrow, J.D. & Miller, R.M. (1998).** Soil Aggregate Stabilization and Carbon Sequestration:

- Feedbacks through Organomineral Associations. In *Advances in Soil Sciences: Soil Processes and carbon cycles*. Edited by R. Lal, J. M. Kimble, R. F. Follet & B. A. Stewart. New York: CRC Lewis publishers.
- Jastrow, J.D., Miller, R.M. & Lussenhop, J. (1997).** Interactions of biological mechanisms contributing to soil aggregate stabilization in restored prairie. *Soil Biology and Biochemistry*.
- Jegou, D., Cluzeau, D., Hallaire, V., Balesdent, J. & Trehen, P. (2000).** Burrowing activity of the earthworms *Lumbricus terrestris* and *Aporrectodea giardi* and consequences on C transfers in soil. *European Journal of Soil Biology* **36**, 27-34.
- Jenkinson, D.S., Hart, P.B.S., Rayner, J.H. & Parry, L.C. (1987).** Modelling the turnover of organic matter in long-term experiments at Rothamsted. *INTECOL Bull.* **15**, 1-8.
- Jiménez, J.J. & Lal, R. (2006).** Mechanisms of C sequestration in soils of Latin America. *CRPS*.
- Jimenez, J.J., Rossi, J.-P. & Lavelle, P. (2001).** Spatial distribution of earthworms in acid-soil savannas of the eastern plains of Colombia. *Applied Soil Ecology* **17**, 267-278.
- Johnson, D.W. (1992).** Effects of forest management on soil carbon storage. *Water Air Soil Pollution* **64**, 83-120.
- Johnson, D.W. & Curtis, P.S. (2001).** Effects of forest management on soil C and N storage: meta analysis. *Forest Ecology and Management* **140**, 227-238.
- Jones, C.G., Lawton, J.H. & Shachak, M. (1994).** Organisms as ecosystem engineers. *Oikos* **69**, 373-386.
- Jongmans, A.G., Pulleman, M.M. & Marinissen, J.C.Y. (2001).** Soil structure and earthworm activity in a marine silt loam under pasture versus arable land. *Biology and Fertility of Soils* **33**, 279-285.
- Kalbitz, K., Solinger, S., Park, J.-H., Michalzik, B. & Matzner, E. (2000).** Controls on the dynamics of dissolved organic matter in soils: a review. *Soil Science Society of America Journal* **165**, 277-304.
- Kautz, G., Zimmer, M. & Topp, W. (2002).** Does *Porcellio scaber* (Isopoda: Oniscidae) gain from coprophagy? *Soil Biology and Biochemistry* **34**, 1253-1259.
- Kay, B.D. (1998).** Soil Structure and Organic Carbon: A Review. In *Advances in Soil Sciences: Soil Processes and carbon cycles*, pp. 169-197. Edited by K. J. M. Lal R., Follet R.F., Stewart B.A. New York: CRC Lewis publishers.
- Keddy, P. (1992).** A pragmatic approach to functional ecology. *Functional Ecology* **6**, 621-626.
- Keddy, P. & Weiher, E. (1999).** The scope and goals of research on assembly rules. In *Ecological assembly rules. Perspectives, advances, retreats*, pp. 1-20. Edited by E. Weiher & P. Keddy. Cambridge: Cambridge University Press.
- Kelt, D.A., Taper, M.L. & Meserve, P.L. (1995).** Assessing the impact of competition on community assembly: a case study using small mammals. *Ecology* **76**, 1283-1296.

- Kemper, W.D. & Rosenau, R.C. (1986).** Aggregate stability and size distribution. In *Methods of Soil Analysis: Part 1, Physical and Mineralogical Methods*, pp. 425-442. Edited by A. Klute.
- Klein Goldewijk, C.G.M. & Battjes, J.J. (1997).** A Hundred Years (1890-1990) Database for integrated Environmental assessment (HYDE, version 1.1)., pp. 196.
- Klinger, L.F. & Short, S.K. (1996).** Succession in the Hudson Bay lowland, northern Ontario, Canada. *Arctic and Alpine Research* **28**, 172-183.
- Kolari, P., Pumpanen, J., Rannik, U., Ilvesniemi, H., Hari, P. & Berninger, F. (2004).** Carbon balance of different aged Scots pine forests in Southern Finland. *Global Change Biology* **10**, 1106–1119.
- Korthals, G.W., Smilauer, P., Van Dijk, C. & Van der Putten, W.H. (2001).** Linking above- and belowground diversity: abundance and trophic complexity in soil as a response to experimental plant communities on abandoned arable land. *Functional Ecology* **16**, 506–514.
- Laasko, J. & Setälä, H. (1999).** Sensitivity of primary production to change in the architecture of belowground food webs. *Oikos* **87**, 57-64.
- Lagomarsino, A., Moscatelli, M.C., De Angelis, P. & Grego, S. (2006).** Labile substrates quality as the main driving force of microbial mineralization activity in a poplar plantation soil under elevated CO₂ and nitrogen fertilization. *Science of The Total Environment* **sous presse**.
- Lal, R. (2002).** Soil carbon dynamics in cropland and rangeland. *Environmental Pollution* **116**, 353-362.
- Lal, R. (2004).** Soil Carbon Sequestration Impacts on Global Climate Change and Food Security. *Science* **304**, 1623-1626.
- Lal, R. (2005).** Forest soils and carbon sequestration. *Forest Ecology and Management* **220**, 242–258.
- Lal, R., Follett, R.E., Kimble, J. & Cole, C.V. (1999).** Managing U.S. cropland to sequester carbon in soil. *Journal of Soil and Water Conservation* **54**, 374-381.
- Lal, R., Logan, T.J., Eckert, D.J., Dick, W.A. & Shipitalo, M.J. (1994).** Conservation tillage in the corn belt of the United States. In *Conservation Tillage in Temperate Agroecosystems*, pp. 73-114. Edited by M. R. Carter. Boca Raton: Lewis Publishers.
- Landres, P.B. & MacMahon, J.A. (1980).** Guilds and community organization: analysis of an oak woodland avifauna in Sonora, Mexico. *The Auk* **97**, 351-365.
- Landsberg, J. (1999).** Response and effect - different reasons for classifying plant functional types under grazing. In *People and rangelands: building the future*, pp. 911-915. Edited by E. D. & F. D. Townsville, Australia.
- Lanier, L. (1994).** *Précis de sylviculture*. Nancy: ENGREF.
- Lavelle, P. (1997).** Faunal activities and soil processes: adaptive strategies that determine ecosystem function. *Advances in Ecological Research* **27**, 93-132.

- Lavelle, P. (2002).** Functional domains in soils. *Ecological Research* **17**, 441-450.
- Lavelle, P., Bignell, D., Austen, M., Brown, V., Behan-Pelletier, V.M., Garey, J., Giller, P., Hawkins, S., Brown, G. & St John, M. (2004).** Connecting soil and sediment biodiversity: the role of scale and implication for management. In *Sustaining biodiversity and ecosystem services in soil and sediments*, pp. 193-224. Edited by D. H. Wall: Island Press.
- Lavelle, P., Blanchart, E., Martin, A. & Martin, S. (1993).** A hierarchical model for decomposition in terrestrial ecosystems: application to soils of the humid tropics. *Biotropica* **25**, 130-150.
- Lavelle, P. & Martin, A. (1992).** Small-scale and large-scale effects of endogeic earthworms on soil organic matter dynamics in soils of the humid tropics. *Soil Biology and Biochemistry* **24**, 1491-1498.
- Lavelle, P., Pashanasi, B., Charpentier, F., Gilot, C., Rossi, J.P., Derouard, L., André, J., Ponge, J.F. & Bernier, N. (1998).** Large-scale effects of earthworms on soil organic matter and nutrient dynamics. In *Earthworm Ecology*. Edited by C. A. Edwards. Boca Raton: St. Lucies Press.
- Lavelle, P. & Spain, A.V. (2001).** *Soil Ecology*. Dordrecht: Kluwer Academic Publishers.
- Lavorel, S. & Garnier, E. (2002).** Predicting changes in community composition and ecosystem functioning from plant traits: revisiting the Holy Grail. *Functional Ecology* **16**, 545-556.
- Lavorel, S., Mc Intyre, S., Landsberg, J. & Forbes, T.D.A. (1997).** Plant functional classifications: from general groups to specific groups based on response to disturbance. *Trends in Ecology and Evolution* **12**, 474-478.
- Lawton, J.H. & Brown, V.K. (1994).** Redondancy in ecosystems. In *Biodiversity and Ecosystem Function*, pp. 255-270. Edited by E. D. Schulze & H. A. Mooney. Berlin, Germany: Springer-Verlag.
- Le Bissonnais, Y. (1996).** Aggregate stability and measurement of soil crustability and erodibility : I.Theory and methodology. *European Journal of Soil Science* **47**, 425-437.
- Le Bissonnais, Y. & Arrouays, D. (1997).** Aggregate stability and assessment of soil crustability and erodibility. II. Application to humic loamy soils with various organic carbon content. *European Journal of Soil Science* **48**, 39-48.
- Le Bissonnais, Y. & Le Souder, C. (1995).** Mesure de la stabilité structurale des sols pour évaluer leur sensibilité à la battance et à l'érosion. *Etude et gestion des sols* **2**, 43-56.
- Le Bissonnais, Y., Montier, C., Daroussin, J. & King, D. (1998).** Cartographie de l'aléa "Erosion des sol" en France., pp. 77: Ministère de l'Aménagement du Territoire et de l'Environnement, rapport INRA-IFEN, Collection Etudes et Travaux n° 18.
- Le Bissonnais, Y., Thorette, J., Bardet, C. & Daroussin, J. (2002).** L'érosion hydrique des sols en France., pp. 106: Rapport INRA-IFEN.
- Lebret, M., Nys, C. & Forgeard, F. (2001).** Litter production in an Atlantic beech (*Fagus*

- sylvatica* L.) time sequence. *Annals of Forest Science* **58**, 755-768.
- Lee, K.E. (1985).** *Eartwhworms. Their Ecology and Relationships with Soils and Land Use.* Orlando: Academic Press.
- Legout, C., Leguedois, S. & Le Bissonnais, Y. (2005).** Aggregate breakdown dynamics under rainfall compared with aggregate stability measurements. *European Journal of Soil Science* **56**, 225-238.
- Lia, J.D., Boutton, T.W. & Jastrow, J.D. (2006).** Organic matter turnover in soil physical fractions following woody plant invasion of grassland: Evidence from natural ^{13}C and ^{15}N . *Soil Biology and Biochemistry* **sous presse**.
- Lindenmayer, D.B. (2000).** Factors at multiple scales affecting distribution patterns and their implications for animal conservation-Leadbeater's Possum as a case study. *Biodiversity and Conservation* **9**, 15-35.
- Loiseau, P., Soussana, J.F., Casella, E. & Chaussod, R. (1995).** *Evolution des stocks de matières organiques sous prairies : quantification, évolution, modélisation.* Paris: INRA éditions.
- Loreau, M. (1998).** Biodiversity and ecosystem functioning: A mechanistic model. *Proceedings of the National Academy of Sciences, USA* **95**, 5632–5636.
- Loreau, M. (2000).** Are communities saturated? On the relationship between α , β and γ diversity. *Ecology Letters* **3**, 73-76.
- Loreau, M., Naem, S., Inchausti, P., Bengtsson, J., Grime, J.P., Hector, A., Hooper, D.U., Huston, M.A., Raffaelli, D., Schmid, B., Tilman, D. & Wardle, D.A. (2001).** Biodiversity and Ecosystem Functioning: Current Knowledge and Future Challenges. *Science* **294**, 804–808.
- Loreau, M.M. (2004).** Does functional redundancy exist? *Oikos* **104**, 606-611.
- M.A.P. (1999).** Orientations régionales forestières. Paris: Ministère de l'agriculture et de la pêche.
- MacArthur, R. & Levins, R. (1967).** The limiting similarity, convergence, and divergence of coexisting species. *The American Naturalist* **101**, 377-385.
- Makeschin, F. (1997).** Earthworms (Lombriidae: Oligochæta): important promoters of soil development and soil fertility. In *Fauna in soil ecosystems*, pp. 173-223. Edited by G. Benckiser. New York: Marcel Dekker.
- Manlay, R.J., Feller, C. & Swift, M.J. (2006).** Historical evolution of soil organic matter concepts and their relationships with the fertility and sustainability of cropping systems. *Agriculture, Ecosystems and Environment* **sous presse**.
- Manly, B.J.F. (1995).** A note on the analysis of species co- occurrences. *Ecology* **76**, 1109-1115.
- Marashi, A.R.A. & Scullion, J. (2003).** Earthworm casts form stable aggregates in physically degraded soils. *Biology and Fertility of Soils* **37**, 375–380.
- Maraun, M., Alpei, J., Bonkowski, M., Migge, S., Peter, M., Schaefer, M. & Scheu, S. (1999).** Middens of earthworm *Lumbricus terrestris* (Lumbricidae): micro-habitats for micro- and meso-

fauna in forest soil. *Pedobiologia* **43**, 276-287.

Maraun, M., Martens, H., Migge, S., Theenhaus, A. & Scheu, S. (2003). Adding to "the enigma of soil diversity" : fungal feeders and saprophagous soil invertebrates prefer similar food substrates. *European Journal of Soil Biology* **39**, 89-95.

Maraun, M. & Scheu, S. (1996). Changes in microbial biomass, respiration and nutrient status of beech (*Fagus sylvatica*) leaf litter processed by millipedes (*Glomeris marginata*). *Oecologia* **107**, 131-140.

Margerie, P., Decaëns, T., Bureau, F. & Alard, D. (2001). Spatial distribution of earthworm species assemblages in a chalky slope of the Seine Valley (Normandy, France). *European Journal of Soil Biology* **37**, 291-296.

Marhan, S. & Scheu, S. (2005). Effects of sand and litter availability on organic matter decomposition in soil and in casts of *Lumbricus terrestris* L. *Geoderma* **128**, 155-166.

Marinissen, J. & Dexter, A. (1990). Mechanisms of stabilization of earthworm casts and artificial casts. *Soil Biology and Biochemistry* **13**, 163-167.

Marinissen, J.C.Y. & Hillenaar, S.I. (1997). Earthworm-induced distribution of organic matter in macro-aggregates from differently managed arable fields. *Soil Biology and Biochemistry* **29**, 391-395.

Marinissen, J.C.Y. & Ruiters, P.C. (1993). Contribution of earthworms to carbon and nitrogen cycling in agro-ecosystems. *Agriculture, Ecosystems and Environment* **47**, 59-74.

Marquez, C., Cambardella, C. & Isenhardt, T. (1999). Assessing soil quality in a riparian buffer by testing organic matter fractions in central Iowa, USA. *Agroforestry Systems* **44**, 130-140.

Marris, E. (2006). Black is the new green. *Nature* **442**, 624-626.

Marshall, V.G. (2000). Impacts of forest harvesting on biological processes in northern forest soils. *Forest Ecology and Management* **133**, 43-60.

Martin, A. (1991). Short- and long-term effects of the endogeic earthworm *Millsonia anomala* (Omodeo) (Megascolecidae, Oligochaeta) of tropical savannas, on soil organic matter. *Biology and Fertility of Soils* **11**, 134-138.

Martin, J.L., Gower, S.T., Plaut, J. & Holmes, B. (2005). Carbon pools in a boreal mixedwood logging chronosequence. *Global Change Biology* **11**, 1883-1894.

Mather, J.G. & Christensen, O. (1988). Surface migration of earthworms in grassland. *Pedobiologia* **36**, 51-57.

Mathers (2000). Recent advances in the application of ¹³C and ¹⁵N NMR spectroscopy to soil organic matter studies. *Australian Journal of Soil Research* **38**, 769-787.

Mattson, K.G. & Smith, H.C. (1993). Detrital organic matter and soil CO₂ efflux in forests regenerating from cutting in West Virginia. *Soil Biology and Biochemistry* **25**, 1241-1248.

McCay, T.S., Lovallo, M.J., Mark Ford, W. & Menzel, M.A. (2004). Assembly rules for

- functional groups of North American shrews: effects of geographic range and habitat partitioning. *Oikos* **107**, 141-147.
- McClain, C.R., Johnson, N.A. & Rex, M.A. (2004).** Morphological disparity as a biodiversity metric in lower bathyal and abyssal gastropod assemblages. *Evolution* **58**, 338–348.
- McInerney, M. & Bolger, T. (2000).** Decomposition of *Quercus petraea* litter: influence of burial, comminution and earthworms. *Soil Biology and Biochemistry* **32**, 1989±2000.
- McInerney, M., Little, D.J. & Bolger, T. (2001).** Effect of earthworm cast formation on the stabilization of organic matter in fine soil fractions. *European Journal of Soil Biology* **37**, 251-254.
- McNaughton, S.J. (1994).** Biodiversity and function of grazing ecosystems. In *Biodiversity and ecosystem function*, pp. 532. Edited by E.-D. Schulze & H. A. Mooney. Berlin: Springer-Verlaag.
- MIES (2001).** Troisième communication nationale à la Convention cadre des Nations unies sur les changements climatiques., pp. 186. Paris: Ministère de l'Ecologie et du Développement Durable.
- Mikola, J., Bardgett, R.D. & Hedlund, K. (2002).** Biodiversity and ecological functioning: synthesis and perspectives. Edited by M. Loreau, S. Naeem & P. Inchausti. Paris.
- Mikola, J. & Setälä, H. (1998).** Relating species diversity to ecosystem functioning: mechanistic backgrounds and experimental approach with a decomposer food web. *Oikos* **83**, 180-194.
- Miles, D.B. & Ricklefs, R.E. (1994).** Ecological and evolutionary inferences from morphology: an ecological perspective. In *Ecological morphology: Integrative organismal biology*. Edited by P. C. Wainwright & S. M. Reilly. Chicago, IL: University of Chicago Press.
- Miller, R.M. & Jastrow, J.D. (1992).** Extraradical hyphal development of vesicular-arbuscular mycorrhizal fungi in a chronosequence of prairie restorations. In *Mycorrhizas in Ecosystems*, pp. 29-44. Edited by D. J. Read, D. H. Lewis, A. H. Fitter & I. J. Alexander. United Kingdom: CAB International.
- Molfetas, S. (1982).** Etude d'un écosystème forestier mixte. VIII. - Les Isopodes. *Revue d'Ecologie et de Biologie du Sol* **19**, 427-438.
- Mora, P., Miambi, E., Jimenez, J.J., Decaens, T. & Rouland, C. (2005).** Functional complement of biogenic structures produced by earthworms, termites and ants in the neotropical savannas. *Soil Biology and Biochemistry* **37**, 1043-1048.
- Mund, M., Kummerow, E., Hein, M., Bauer, G.A. & Schulze, E.-D. (2002).** Growth and carbon stocks of a spruce forest chronosequence in central Europe. *Forest Ecology and Management* **171**, 275–296.
- Naeem, S., Loreau, M. & Inchausti, P. (2002).** Biodiversity and ecosystem functioning: the emergence of a synthetic ecological framework. In *Biodiversity and ecosystem functioning: synthesis and perspectives*. Edited by M. Loreau, S. Naeem & P. Inchausti. Oxford: Oxford university press.
- Noss, R.F.I. (1990).** Indicators for monitoring biodiversity: a hierarchical approach. *Conservation*

Biology **4**, 355-364.

Nsabimana, D., Haynes, R.J. & Wallis, F.M. (2004). Size, activity and catabolic diversity of the soil microbial biomass as affected by land use. *Applied Soil Ecology* **26**, 81-92.

Nyland, R.D. (2001). *Silviculture: concepts and applications*. Boston: McGraw-Hill.

Nys, C., Dupouey, J.L. & Balesdent, J. (1995). Cycle du carbone dans l'écosystème forestier: impact du milieu et de la sylviculture sur les immobilisations et les flux. In *Agriculture et gaz à effet de serre*, pp. 49-55. Edited by A. C. Perrier: Dossiers de l'Environnement de l'INRA, n°10, INRA.

Oades, J.M. (1988). The retention of organic matter in soils. *Biogeochemistry* **5**, 35-70.

Oades, J.M. (1995a). An overview of processes affecting the cycling of organic carbon in soils. In *The role of non-living organic matter in the earth's carbon cycling*, pp. 293-303. Edited by R. G. Zepp & C. Sonntag. New York: John Wiley and Sons.

Oades, J.M. (1995b). Recent advances in organo-mineral interactions: Implications for carbon cycling and soil structure. In *Environmental Impact of Soil Component Interactions. Natural and Anthropogenic Organics*, pp. 217-233. Edited by P. M. Huang, J. Berthelin, J.-M. Bollag, W. B. McGill & A. L. Page. Boca Raton: CRC Press.

Oades, J.-M. (1993). The role of biology in the formation, stabilization and degradation of soil structure. *Geoderma* **56**, 357-400.

Oades, J.M. & Waters, A.G. (1991). Aggregate hierarchy in soils. *Australian Journal of Soil Research* **29**, 815-828.

ONF (1948). Forêt domaniale d'Eawy, révision des possibilités (1948-1967). Rouen: Office National des Forêts.

ONF (1989). Forêt domaniale d'Eawy, procès verbal d'aménagement. Rouen: Office National des Forêts.

Ouvry, J.-F. (1992). L'évolution de la grande culture et l'érosion des terres dans le Pays de Caux. *Bulletin de l'Association de Géographie Française* **2**, 107-113.

Palmer, M.W. (1990). The estimation of species richness by extrapolation. *Ecology* **71**, 1195-1198.

Pansu, M. & Gautheyrou, J. (2003). *L'analyse du sol minéralogique, organique et minérale*. Paris: Springer.

Parkin, T.B. & Berry, E.C. (1994). Nitrogen transformations associated with earthworm casts. *Soil Biology and Biochemistry* **26**, 1233-1238.

Parton, W.J., Schimel, D.S., Cole, C.V. & Ojima, D.S. (1987). Analysis of factors controlling soil organic matter levels in Great Plains grasslands. *Soil Science Society of America Journal* **51**, 1173-1179.

Pati, S.S. & Sahu, S.K. (2004). CO₂ evolution and enzyme activities (dehydrogenase, protease and amylase) of fly ash amended soil in the presence and absence of earthworms (*Drawida willsi*

- Michaelsen) under laboratory conditions. *Geoderma* **118**, 289-301.
- Paul, E.A., Follett, R.F., Leawitt, S.W., Halverson, A., Peterson, G.A. & Lyon, D.J. (1997).** Radiocarbon dating for determination of soil organic matter pool sizes and fluxes. *Soil Science Society of America Journal* **61**, 1058-1067.
- Paustian, K., Six, J., Elliott, E.T. & Hunt, H.W. (2000).** Management options for reduce CO₂ emissions from soils. *Biogeochemistry* **48**, 147-163.
- Persson, T. (1989).** Role of soil animals in C and N mineralisation. *Plant and Soil* **115**, 241-245.
- Petchey, O.L. & Gaston, K.J. (2002).** Functional diversity (FD), species richness and community composition. *Ecology Letters* **5**, 402-411.
- Petersen, H. (2002).** General aspect of collembolan ecology at the turn of the millenium. *Pedobiologia* **46**, 246-260.
- Pielou, E.C. (1975).** *Ecological diversity*. New York, NY.: John Wiley and Sons.
- Pižl, V. (1992).** Succession of earthworm populations in abandoned fields. *Soil Biology and Biochemistry* **24**, 1623-1628.
- Ponge, J.-F. (1993).** Biocenoses of Collembola in Atlantic temperate grass-woodland ecosystems. *Pedobiologia* **28**, 73-114.
- Ponge, J.-F., André, J., Zackrisson, O., Bernier, N., Nilsson, M.-C. & Gallet, C. (1998).** The forest regeneration puzzle. *Bioscience* **48**, 523-528.
- Ponge, J.F. & Delhaye, L. (1995).** The heterogeneity of humus profiles and earthworm communities in a virgin beech forest. *Biology and Fertility of Soils* **20**, 20-24.
- Post, W.M. & Kwon, K.C. (2000).** Soil carbon sequestration and land-use change: Processes and Potentials. *Global Change Biology* **6**, 317-327.
- Postma-Blaauw, M.B., de Vries, F.T., de Goede, R.G.M., Bloem, J., Faber, J.H. & Brussaard, L. (2005).** Within-trophic group interactions of bacterivorous nematode species and their effects on the bacterial community and nitrogen mineralization. *Oecologia* **142**, 428-439.
- Pregitzer, K. & Euskirchen, E. (2004).** Carbon cycling and storage in world forests: biome patterns related to forest age. *Global Change Biology* **10**, 2052-2077.
- Puget, P., Chenu, C. & Balesdent, J. (1995).** Total and young organic matter distributions in aggregates of silty cultivated soils. *European Journal of Soil Science* **46**, 449-459.
- Puget, P., Chenu, C. & Balesdent, J. (2000).** Dynamics of soil organic matter associated with particle-size fractions of water-stable aggregates. *European Journal of Soil Science* **51**, 595-605.
- Pulleman, M.M., Six, J., Uyl, A., Marinissen, J.C.Y. & Jongmans, A.G. (2005).** Earthworms and management affect organic matter incorporation and microaggregate formation in agricultural soils. *Applied Soil Ecology* **29**, 1-15.
- Purvis, A. & Hector, A. (2000).** Getting the measure of biodiversity. *Nature* **405**, 212-219.
- R Development Core Team (2004).** R: A language and environment for statistical computing.

Vienna, Austria: R Foundation for Statistical Computing.

Rasmussen, L. (1998). Effects of afforestation and deforestation on the deposition, cycling and leaching of elements. *Forest Ecology and Management* **67**, 153-159.

Ribera, I., Dolédec, S., Downie, I.S. & Foster, G.N. (2001). Effect of land disturbance and stress on species traits of ground beetle assemblages. *Ecology* **82**, 1112–1129.

Ricklefs, R.E. (2004). A comprehensive framework for global patterns in biodiversity. *Ecology Letters* **7**, 1-15.

Ricklefs, R.E. & Travis, J. (1980). A morphological approach to the study of avian community organization. *The Auk* **97**, 321-338.

Rossi, J.-P. (2003). Short-range structures in earthworm spatial distribution. *Pedobiologia* **47**.

Rossi, J.P. & Lavelle, P. (1998). Earthworm aggregation in the savanna of Lamto (Côte d'Ivoire). *Applied Soil Ecology* **7**, 195-199.

Roux, M. (1991). Basic procedures in hierarchical cluster analysis. In *Applied multivariate analysis in SAR and environmental studies*, pp. 115-136. Edited by J. Devillers & W. Karcher. Dordrecht: Kluwer Academic Publishers.

Roy, K. & Foote, M. (1997). Morphological approaches to measuring biodiversity. *Trends in Ecology and Evolution* **12**, 277–281.

Sanders, N.J., Gotelli, N.J., Heller, N.E. & Gordon, D.M. (2003). Community disassembly by an invasive species. *Proceedings of the National Academy of Sciences, USA* **100**, 532-535.

Schaefer, M. & Schauer mann, J. (1990). The soil fauna of beech forests: comparison between a mull and a moder soil. *Pedobiologia* **34**, 299-314.

Scheiner, S. (1992). Measuring pattern diversity. *Ecology* **73**, 1860-1867.

Scheu, S. (1992). Changes in the lumbricid coenosis during secondary succession from a wheat field to a beechwood on limestone. *Soil Biology and Biochemistry* **24**, 1641-1646.

Scheu, S. & Falca, M. (1999). The soil food web of two beech forests (*Fagus sylvatica*) of contrasting humus type : stable isotope analysis of a macro- and a mesofauna-dominated community. *Oecologia* **123**, 285-296.

Scheu, S. & Parkinson, D. (1994). Effects of earthworms on nutrient dynamics, carbon turn over and microorganisms in soils from the cool temperate forest of the Canadian Rocky Mountains - laboratory studies. *Applied Soil Ecology* **1**.

Scheu, S., Schlitt, N., Tuinov, A.V., Newington, J.E. & Helfin, J.T. (2002). Effects of the presence and community composition of earthworms on microbial community functioning. *Oecologia* **133**, 254-260.

Schiermeier, Q. (2006). Putting the carbon back. *Nature* **442**, 620-623.

Schimmel, D.S. (1995). Terrestrial ecosystems and the carbon cycle. *Global Change Biology* **1**, 77-91.

- Schlesinger, W.H. (1997).** *Biogeochemistry: An Analysis of Global Change*. New York: Academic Press.
- Schnitzer, S.A. & Carson, W.P. (2000).** Have we forgotten the forest because of the trees? *Trends in Ecology and Evolution* **15**, 375-376.
- Schofield, J.A., Hagerman, A.E. & Harold, A. (1998).** Loss of tannins and other phenolics from willow leaf litter. *Journal of Chemical Ecology* **24**, 1409-1421.
- Schöning, I. & Kögel-Knabner, I. (in press).** Chemical composition of young and old carbon pools throughout Cambisol and Luvisol profiles under forests. *Soil Biology and Biochemistry*.
- Schrader, S. & Haiquan, Z. (1997).** Earthworm casting: stabilization or destabilization of soil structure? *Soil Biology and Biochemistry* **29**, 469-475.
- Schulze, E.D. & Mooney, H.A. (1992).** *Biodiversity and Ecosystem Function*: Springer-Verlag.
- Schuman, G.E., Janzen, H.H. & Herrick, J.E. (2002).** Soil carbon dynamics and potential sequestration by rangelands. *Environmental Pollution* **116**, 391-396.
- Seely, B., Welham, C. & Kimmins, H. (2002).** Carbon sequestration in a boreal forest ecosystem: results from the ecosystem simulation model, FORECAST. *Forest Ecology and Management* **169**, 123–135.
- Setälä, H. (2002).** Sensitivity of ecosystem functioning to changes in trophic structure, functional group composition and species diversity in belowground food webs. *Ecological Research* **17**, 207-215.
- Sheehan, C., Kirwan, L., Connolly, J. & Bolger, T. (2006).** The effects of earthworm functional group diversity on nitrogen dynamics in soils. *Soil Biology and Biochemistry* **38**, 2629–2636.
- Shipitalo, M. & Protz, R. (1988).** Factors influencing the dispersibility of clay in worm casts. *Soil Science Society of America Journal* **52**, 764-769.
- Siepel, H. & De Ruyter-Dijkman, E.M. (1993).** Feeding guilds of oribatid mites based on their carbohydrase activities. *Soil Biology and Biochemistry* **25**, 1491-1497.
- Sims, R.W. & Gerard, B.M. (1985).** *Earthworms*. London: Linnean Society of London.
- Six, J., Callewaert, P., Lenders, S., De Gryze, S., Morris, S.J., Gregorich, E.G., Paul, E.A. & Paustian, K. (2002a).** Measuring and Understanding Carbon Storage in Afforested Soils by Physical Fractionation. *Soil Science Society of America Journal* **66**, 1981-1987.
- Six, J., Conant, R.T., Paul, E.A. & Paustian, K. (2002b).** Stabilization mechanisms of soil organic matter: implications for C-saturation of soils. *Plant and Soil* **241**, 155-176.
- Six, J., Elliott, E.T. & Paustian, K. (1998).** Aggregate and SOM dynamics under conventional and no-tillage systems. *Soil Science Society of America Journal* **63**, 1350– 1358.
- Six, J., Elliott, E.T. & Paustian, K. (2000).** Soil macroaggregates turnover and microaggregates formation: a mechanism for C sequestration under no-tillage agriculture. *Soil Biology and Biochemistry* **32**, 2099-2103.

- Six, J., Elliott, E.T., Paustian, K. & Doran, J.W. (1999).** Aggregation and soil organic matter accumulation in cultivated and native grassland soils. *Soil Science Society of America Journal* **62**, 1367–1377.
- Smit, A.-M. & Van Aarde, R.J. (2001).** The influence of millipedes on selected soil elements: a microcosm study on three species occurring on coastal sand dunes. *Functional Ecology* **15**, 51-59.
- Smit, J.L. & Paul, E.A. (1990).** The significance of microbial biomass estimations., pp. 357-396. Edited by J.-M. Bollag & G. Stotzky.
- Smith, B. & Wilson, J.B. (1996).** A consumer's guide to evenness indices. *Oikos* **76**, 70-82.
- Sohlenius, B. (2002).** Influence of clear-cutting and forest age on the nematode fauna in a Swedish pine forest soil. *Applied Soil Ecology* **19**, 261-277.
- Solbrig, O.T. (1994).** Biodiversity: an introduction. In *Biodiversity and Global Change*, pp. 13-20. Edited by O. T. Solbrig, H. M. V. Emden & P. G. W. J. Oort. Paris: CAB-I.
- Sollins, P., Homann, P. & Caldwell, B.A. (1996).** Stabilization and destabilization of soil organic matter : mechanisms and controls. *Geoderma* **74**, 65-105.
- Sørensen (1948).** A method of establishing groups of equal amplitude in plant sociology based on similarity of species content and its application to analysis of the vegetation on Danish commons. *Biol. Srk.* **5**, 1-34.
- Souadi, T., King, C., Bourguignon, A., Maurizot, P., Denis, L., Le Bissonnais, Y., Souchere, V. & Lecour, A. (2000).** Cartographie régionale de l'aléa "érosion des sols" en région Haute-Normandie.: BRGM - INRA, rapport BRGM.
- Sparling, G.P. (1997).** Soil microbial biomass, activity and nutrient cycling as indicators of soil health. In *Biological indicators of soil health*, pp. 195-207. Edited by C. E. Pankhurst, B. M. Doube & V. V. R. S. Gupta. New-York: CAB-Interantional.
- Spehn, E.M., Joshi, J., Schmid, B., Diemer, M. & Körner, C. (2000).** Above-ground resource use increases with plant species richness in experimental grassland ecosystems. *Functional Ecology* **14**, 326–337.
- Striganova, B.R. (1971).** A comparative account of the activity of different groups of soil invertebrates in the decomposition of forest litter. *Soviet Journal of Ecology* **2**, 316-321.
- Stubbs, W.J. & Wilson, J.B. (2004).** Evidence for limiting similarity in a sand dune community. *Journal of Ecology* **92**, 557-567.
- Sun, O.J., Campbell, J., Law, B.E. & Wolf, V. (2004).** Dynamics of carbon stocks in soils and detritus across chronosequences of different forest types in the Pacific Northwest, USA. *Global Change Biology* **10**, 1470–1481.
- Swenson, T. & Weiher, E. (2000).** Nellie: Ecological Null Models for the PC. Eau Claire: University of Wisconsin.
- Symstad, A.J., Tilman, D., Willson, J. & Knops, J.M.H. (1998).** Species loss and ecosystem

- functioning: effects of species identity and community composition. *Oikos* **81**, 389–397.
- Tenenhaus, M. & Young, F.W. (1985).** An analysis and synthesis of multiple correspondence analysis, optimal scaling, dual scaling, homogeneity analysis and other methods for quantifying categorical multivariate data. *Psychometrika* **50**, 91-119.
- Tessier, D., Bruand, A., Le Bissonnais, Y. & Dambrine, E. (1998).** Chemical and physical properties of soils in France. Spatial context and evolution. *Geologia Carpathica* **6**, 121-131.
- Teuben, A. & Roelofsma, T.A.P.J. (1990).** Dynamic interactions between functional groups of soil arthropods and microorganisms during decomposition of coniferous litter in microcosm experiments. *Biology and Fertility of Soils* **9**, 145–151.
- Thiebaut, B. & Vernet, P. (1981).** Biologie de la reproduction sexuée. In *Le Hêtre*, pp. 118-135. Edited by T. d. Cros. Paris: INRA.
- Thioulouse, J. & Chessel, D. (1992).** A method for reciprocal scaling of species tolerance and sample diversity. *Ecology* **73**, 670-680.
- Thioulouse, J., Dufour, A.-B. & Chessel, D. (2004).** ade4: Analysis of Environmental Data : Exploratory and Euclidean methods in Environmental sciences.
- Thompson, J.N., Reichman, O.J., Morin, P.J., Polis, G.A., Power, M.E., Sterner, R.W., Couch, C.A., Gouch, L., Holt, R.D., Hooper, D.U., Keesing, F., Lovell, C.R., Milne, B.T., Molles, M.C., Roberts, D.W. & Strauss, S.Y. (2001).** Frontiers of Ecology. *Bioscience* **51**.
- Tillman, D. (1997).** Distinguishing between the effects of species diversity and species composition. *Oikos* **80**, 185.
- Tilman, D., Knops, J., Wedin, D., Reich, P., Ritchie, M. & Siemann, E. (1997).** The Influence of Functional Diversity and Composition on Ecosystem Processes. *Science* **277**, 1300-1302.
- Tisdall, J.M. & Oades, J.M. (1982).** Organic matter and water-stable aggregates in soils. *Journal of Soil Science* **3**, 141–161.
- Tomlin, A.D., Shipitalo, M.J., Edwards, M.W. & Protz, R. (1995).** Earthworms and their influence on soil structure and infiltration. In *Earthworm ecology and biogeography in North America*, pp. 159–183. Edited by P. F. Hendrix. Boca Raton: Lewis.
- Topoliantz, S., Ponge, J.-F. & Viaux, P. (2000).** Earthworm and enchytraeid activity under different arable farming systems, as exemplified by biogenic structures. *Plant and Soil* **225**, 39-51.
- Tuinov, A.V. & Scheu, S. (2005).** Facilitative interactions rather than resource partitioning drive diversity-functioning relationships in laboratory fungal communities. *Ecology Letters* **8**, 618–625.
- Twolan-Strutt, L. & Keddy, P. (1996).** Above- and below-ground competition intensity in wetland plant communities. *Ecology* **77**, 259-270.
- Ulrich, W. (2004).** Species co-occurrences and neutral models: reassessing J. M. Diamond's assembly rules. *Oikos* **107**, 603-609.

- UNEP (1995).** *Global Biodiversity Assessment*. Cambridge: Cambridge University Press.
- UNFCC (1992).** United Nations Framework Convention on Climate Change., pp. 31: United Nations.
- van Ruijven, J. & Berendse, F. (2005).** Diversity–productivity relationships: Initial effects, long-term patterns, and underlying mechanisms. *Proceedings of the National Academy of Sciences, USA* **102**, 695–700.
- van Vliet, P.C.J., Beare, M.H., Coleman, D.C. & Hendrix, P.F. (2004).** Effects of enchytraeids (Annelida: Oligochaeta) on soil carbon and nitrogen dynamics in laboratory incubations. *Applied Soil Ecology* **25**, 147-160.
- Van Wemsen, J., Verhoef, H.A. & Van Straalen, N.M. (1993).** Litter degradation stage as a prime factor for isopod interaction with mineralization process. *Soil Biology and Biochemistry* **25**, 1175-1183.
- Vance, E.D., Brookes, P.C. & Jenkinson, D.S. (1987).** An extraction method for measuring soil microbial biomass C. *Soil Biology and Biochemistry* **19**, 703-707.
- Vandel (1960).** *Isopodes terrestres (2 vol.)*. Paris: Paul Lechevallier.
- Vandermeer, J.H. (1989).** *The ecology of intercropping*. Cambridge, UK: Cambridge University Press.
- Vitousek, P.M. & Hooper, D.U. (1993).** Biological diversity and terrestrial ecosystem biogeochemistry. In *Biodiversity and ecosystem function*, pp. 3–14. Edited by E.-D. Schulze & H. A. Mooney. Berlin, Germany: Springer-Verlag.
- Von Lützow, M., Leifeld, J., Kainz, M., Kögel-Knabner, I. & Munch, J.C. (2002).** Indications of soil organic matter quality in soils under different management. *Geoderma* **105**, 243-258.
- Walker, B.H. (1992).** Biological diversity and ecological redundancy. *Conservation Biology* **6**, 18-23.
- Wall, D.H. (2004).** *Sustaining biodiversity and ecosystem services in soils and sediments*. Washington, DC.
- Wallwork, J.A. (1970).** *Ecology of soil animals*. London: McGraw-Hill.
- Wanniarachi, S.D., Voroney, R.P., Vyn, T.J., Beyaer, R.P. & MacKenzie, A.F. (1999).** Tillage effects on the dynamics of total and corn-residue-derived soil organic matter in two southern Ontario soils. *Canadian Journal of Soil Science* **79**, 473-480.
- Ward, J.H. (1963).** Hierarchical grouping to optimise an objective function. *Journal of the American Statistician Association* **58**, 283-290.
- Wardle, D.A. (2002).** *Communities and ecosystems - Linking the aboveground and belowground components.*: Princeton university Press.
- Wardle, D.A. (2006).** The influence of biotic interactions on soil biodiversity. *Ecology Letters* **9**, 870-886.

- Wardle, D.A., Bonner, K.I., Barker, G.M., Yeates, G.W., Nicholson, K.S., Bardgett, R.D., Watson, R.N. & Ghani, A. (1999).** Plant removals in perennial grassland: vegetation dynamics, decomposers, soil biodiversity, and ecosystem properties. *Ecological Monographs* **69**, 535–568.
- Wardle, D.A., Bonner, K.I. & Nicholson, K.S. (1997).** Biodiversity and plant litter: experimental evidence which does not support the view that enhanced species richness improves ecosystem function. *Oikos* **79**, 247–258.
- Webster, R. & Oliver, M. (1990).** *Statistical methods in soil and land resource survey*. New York: Oxford University Press.
- Weihher, E., Clarke, G.D.P. & Keddy, P. (1998).** Community assembly rules, morphological dispersion, and the coexistence of plant species. *Oikos* **81**, 309–322.
- Weihher, E. & Keddy, P. (1999).** Assembly rules as general constraints on community composition. In *Ecological assembly rules. Perspectives advances, retreats*, pp. 251–271. Edited by E. Weihher & P. Keddy. Cambridge: Cambridge University Press.
- West, T.O. & Post, W.M. (2002).** Soil organic carbon sequestration rates by tillage and crop rotation: a global data analysis. *Soil Science Society of America Journal* **66**, 1930–1946.
- Williams-Linera, G. & Tolome, J. (1996).** Litterfall, temperate and tropical dominant trees, and climate in a Mexican lower montane forest. *Biotropica* **28**, 649–656.
- Willis, S.C., Winemiller, K.O. & Lopez-Fernandez, H. (2005).** Habitat structural complexity and morphological diversity of fish assemblages in a Neotropical floodplain river. *Oecologia* **142**, 284–295.
- Wilson, J.B. (1989).** A null model of guild proportionality, applied to stratification of New Zealand temperate rain forest. *Oecologia* **80**, 263–267.
- Wolters, V. (2001).** Biodiversity of soil animals and its function. *European Journal of Soil Biology* **37**, 221–227.
- Wolters, V. (2004).** The influence of omnivorous elaterid larvae on the microbial carbon cycle in different forest soils. *Oecologia* **80**, 405–413.
- Wu, J., Joergensen, R.G., Pommerehning, B., Chaussod, R. & Brookes, P.C. (1990).** Measurement of soil microbial biomass by fumigation-extraction. An automated procedure. *Soil Biology and Biochemistry* **22**, 1167–1169.
- Wyss, E. & Glasstetter, M. (1992).** Tillage treatments and earthworm distribution in a Swiss experimental corn field. *Soil Biology and Biochemistry* **24**, 1635–1639.
- Yamashita, T., Flessa, H., John, B., Helfrich, M. & Ludwig, B. (2006).** Organic matter in density fractions of water-stable aggregates in silty soils: Effect of land use. *Soil Biology and Biochemistry* **sous presse**.
- Yanai, R.D., Arthur, M.A., Siccama, T.G. & Federer, C.A. (2000).** Challenges of measuring forest floor organic matter dynamics: Repeated measures from a chronosequence. *Forest Ecology*

and Management **138**, 273-283.

Yanai, R.D., Currie, W.S. & Goodale, C.L. (2003). Soil Carbon Dynamics after Forest Harvest: An Ecosystem Paradigm Reconsidered. *Ecosystems* **6**, 197–212.

Yang, X.M. & Wander, M.M. (1999). Tillage effects on soil organic carbon distribution and storage in a silt loam soil in Illinois. *Soil and Tillage Research* **52**, 1-9.

Yeates, G.W., Shepherd, T.G. & Francis, G.S. (1998). Contrasting response to cropping of populations of earthworms and predacious nematodes in four soils. *Soil Tillage Research* **48**, 255-264.

Yoo, G., Spomera, L.A. & Wander, M.M. (2006). Regulation of carbon mineralization rates by soil structure and water in an agricultural field and a prairie-like soil. *Geoderma* **135**, 16-25.

Zech, W., Senesi, N., Guggenberger, G., Kaiser, K., Lehmann, J., Miano, T.M., Miltner, A. & Schroth, G. (1997). Factors controlling humification and mineralization of soil organic matter in the tropics. *Geoderma* **79**, 117-161.

Zhang, H. & Schrader, S. (1993). Earthworm effects on selected physical and chemical properties of soil aggregates. *Biology and Fertility of Soils* **15**, 229-234.

Zimmer, M. (2002). Nutrition in terrestrial isopods (Isopoda: Oniscidea): an evolutionary-ecological approach. *Biological Reviews* **77**, 455-493.

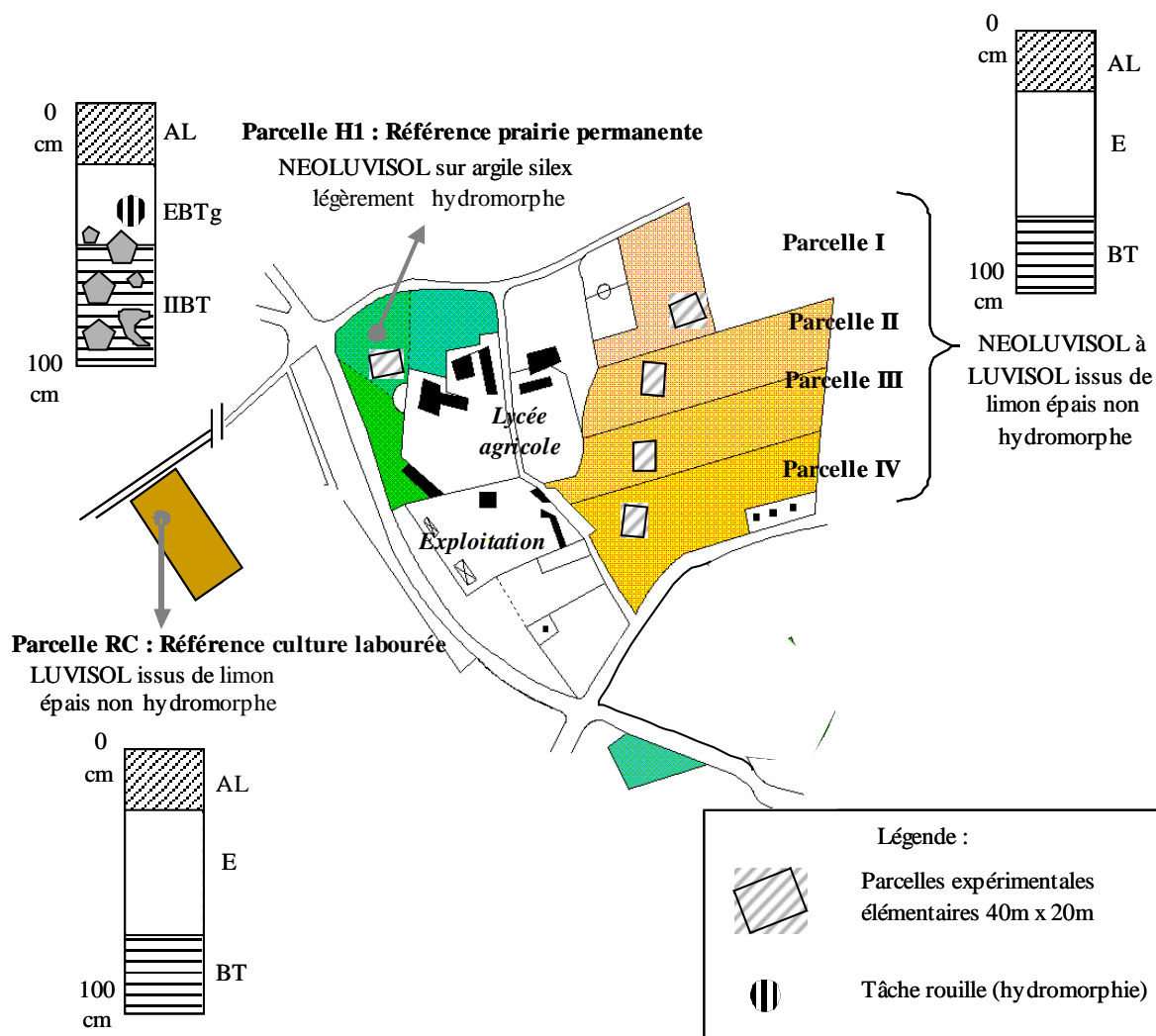
Zimmer, M., Kautz, G. & Topp, W. (2003). Leaf litter-colonizing microbiota : supplementary food source or indicator of food quality for *Porcellio scaber* (Isopoda : Oniscidea) ? *European Journal of Soil Biology* **39**, 209-216.

Zimmer, M., Kautz, G. & Topp, W. (2005). Do woodlice and earthworms interact synergistically in leaf litter decomposition? *Functional Ecology* **19**, 7-16.

Zimmer, M. & Topp, W. (2002). The role of coprophagy in nutrient release from faeces of phytophagous insects. *Soil Biology and Biochemistry* **34**, 1093-1099.

Annexes

Annexe 1



Localisation et profils pédologiques des parcelles de l'exploitation du lycée agricole d'Yvetot. Les sols et les horizons sont dénommés en utilisant le Référentiel pédologique (Baize et Girard, 1995).

Annexe 2

Historique cultural depuis 1980 (année de septembre à septembre) des parcelles sélectionnées sur l'exploitation du lycée agricole d'Yvetot.

Notation	PR	PR	PT	PT	PP	RC
Parcelle	I	II	III	IV	H1	Référence Culture
2004	blé	maïs	prairie	prairie	prairie	lin
2003	maïs	prairie	blé	prairie	prairie	blé
2002	Prairie	prairie	maïs	prairie	prairie	betterave
2001	prairie	prairie	prairie	prairie	prairie	blé
2000	prairie	prairie	prairie	blé	prairie	blé
1999	pois	prairie	prairie	maïs	prairie	blé
1998	blé	prairie	prairie	prairie	prairie	maïs
1997	maïs	prairie	prairie	prairie	prairie	blé
1996	blé	prairie	prairie	prairie	prairie	betterave
1995	maïs	prairie	prairie	prairie	prairie	lin
1994	lin	blé	prairie	prairie	prairie	blé
1993	maïs	maïs	blé	prairie	prairie	blé
1992	blé	blé	maïs	blé	prairie	
1991	Maïs/RGI (dérobé)	pois	prairie	maïs	prairie	
1990	blé	maïs	prairie	prairie	prairie	
1989	betterave	lin	prairie	prairie	prairie	
1988	blé	blé	prairie	prairie	prairie	
1987	lin	maïs	prairie	prairie	prairie	
1986	blé	prairie	blé	blé	prairie	
1985	maïs	prairie	maïs	maïs	prairie	
1984	prairie	prairie	prairie	prairie	prairie	
1983	prairie	blé	prairie	prairie	prairie	
1982	prairie	maïs	prairie	prairie	prairie	
1981			prairie	prairie	prairie	
1980			prairie	prairie	prairie	

Résumé

L'objectif de ce travail est d'étudier les relations entre la diversité des macro-invertébrés détritivores et la dynamique de la matière organique (MO) dans les sols limoneux des plateaux de Haute-Normandie. Ce travail vise à répondre à deux hypothèses : (H1) la biodiversité et les MO du sol sont influencées par les modifications environnementales induites par les gestions agricole et forestière et (H2) les assemblages de macro-détritivores influencent la dynamique de la MO du sol. Les systèmes étudiés incluent une culture intensive et des prairies d'âge croissant (0,5 à 33 ans), ainsi que des parcelles gérées en futaie régulière de hêtre (30 à 200 ans). La relation a été étudiée à l'échelle de la parcelle ainsi que dans des microcosmes réalisés au laboratoire.

Dans les sols forestiers, la diversité spécifique des macro-détritivores diminue avec l'âge du peuplement. Les stocks de C dans le sol ne varient pas au cours de la rotation forestière, alors qu'ils augmentent dans l'épisolum humifère jusqu'à 120-140 ans avant de se stabiliser. Si ces résultats empiriques ne permettent d'établir un lien entre diversité des macro-détritivores et stocks de C, une relation apparaît toutefois avec certaines fractions des horizons holorganiques. L'impact des macro-détritivores sur la biodégradation des feuilles de hêtre a donc été testé en conditions expérimentales. Les résultats expérimentaux permettent de classer les macro-détritivores en groupes distincts à partir de leurs effets spécifiques sur la biodégradation des feuilles. En faisant varier le nombre d'espèces dans les assemblages expérimentaux, nous mettons en évidence que la biodégradation est davantage liée à la diversité fonctionnelle (mesurée ici par la dissimilitude morphologique) qu'à la diversité spécifique. Les assemblages sont plus performants lorsqu'ils présentent une similarité morphologique intermédiaire. Ce niveau optimal de similarité pourrait correspondre à un point d'équilibre entre interactions compétitives et complémentarité au sein des assemblages.

Dans les sols agricoles, il existe une augmentation simultanée de la diversité spécifique des vers de terre, des stocks de C et de la stabilité de la structure du sol dans les premières années de prairie. Cependant, dans les prairies plus âgées, le stock de C et la stabilité de la structure continuent d'augmenter alors que la diversité des lombriciens reste stable. Il n'y a donc pas de lien net entre la diversité des lombriciens et les stocks de C ou la stabilité structurale.

Les résultats obtenus en conditions contrôlées montrent que les effets des vers de terre sur le dégagement de C-CO₂, la teneur en MO et la stabilité structurale des gros macro-agrégats dépendent de l'espèce impliquée et du taux de MO initial du sol. De plus, dans un sol pauvre en MO (sol de culture intensive), l'augmentation de la diversité spécifique des lombriciens stabilise la minéralisation du C et augmente la stabilité structurale et la teneur en MO des agrégats. Ce résultat peut être expliqué par l'augmentation de la protection physique de la MO dans des agrégats stables avec la diversité spécifique des vers.

D'une façon générale, les résultats obtenus au champ montrent que la richesse spécifique des macro-détritivores est plus influencée par le type d'occupation du sol que par la dynamique des systèmes, réfutant ainsi en partie l'hypothèse H1. D'autre part, les stocks de C dans les sols ne varient pas avec l'âge du peuplement de hêtre alors qu'ils augmentent avec l'âge des prairies, réfutant ainsi en partie l'hypothèse H1. D'autre part, les résultats des expérimentations en microcosmes permettent de classer les espèces en fonction de leurs effets sur la dynamique de la MO. En outre, la dynamique de la MO est modifiée lorsque la diversité des macro-détritivores change, confirmant donc l'hypothèse H2. Les recherches futures devront maintenant se pencher sur les relations complexes qui relient : les traits fonctionnels des macro-détritivores, les interactions entre ces espèces et les processus écologiques dans le système sol.

Mots Clefs : biodiversité, fonctionnement des écosystèmes terrestres, pédofaune, dynamique de la matière organique du sol, forêts, agro-écosystèmes, episolum humifère, stockage du carbone, agrégats, écologie des communautés.