



© fiv

## EFFETS DE LA DIVERSITÉ DES ESSENCES FORESTIÈRES SUR LA DÉCOMPOSITION DES LITIÈRES ET LE CYCLE DES ÉLÉMENTS

QUENTIN PONETTE

*Est-ce qu'une plus grande diversité d'essences au sein des peuplements favorise la décomposition de la litière ? Il semble que la réponse soit nuancée. Elle est abordée ici en considérant les facteurs principaux et les échelles en jeu.*

**La** croissance des arbres implique l'acquisition de ressources, parmi lesquelles le carbone, l'eau et les éléments minéraux sont les plus importantes. Contrairement à l'énergie, les éléments minéraux sont recyclés au sein des écosystèmes et entre ceux-ci. En considérant les limites du système sol-plante (de la profondeur d'enracinement au sommet de la canopée), les principales entrées en éléments minéraux sont les apports atmosphériques (sous forme de dépôts secs, de gaz ou vapeurs,

ou d'éléments dissous dans la pluie, le brouillard ou la neige), les apports latéraux, les remontées capillaires et, en présence d'essences fixatrices d'azote, la fixation d'azote atmosphérique. Les principales sorties sont le drainage sous la zone d'enracinement, les écoulements latéraux, la récolte de biomasse et, dans certaines conditions, la dénitrification (figure 1). Ces flux entrées-sorties sont connectés à un cycle interne, au sein de l'arbre. En effet, les éléments minéraux

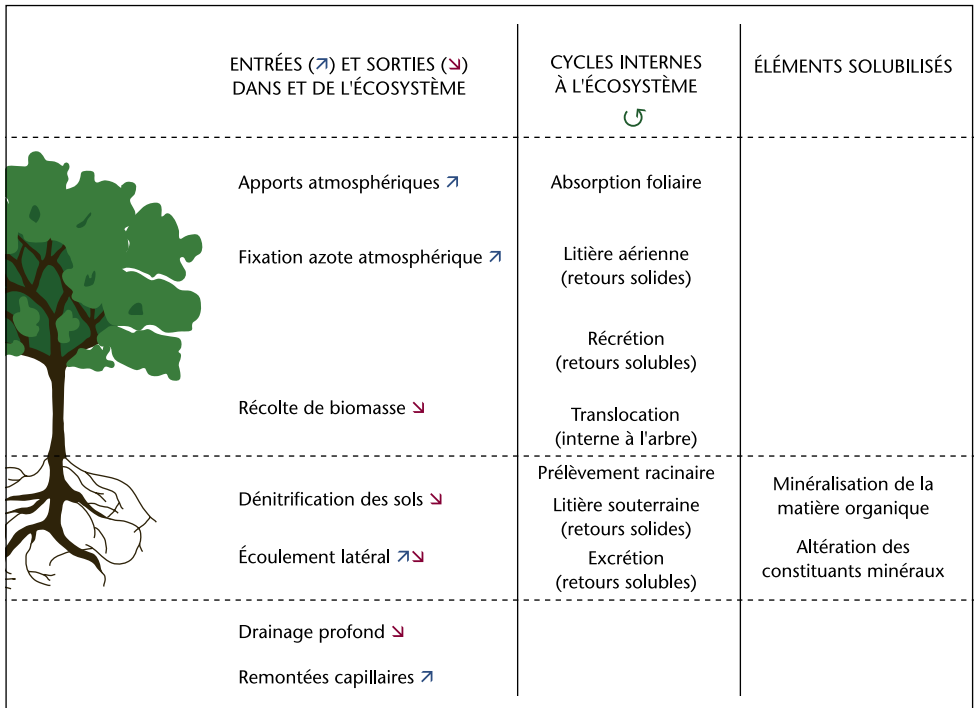
nécessaires à la croissance sont mobilisés à partir du sol (prélèvement racinaire), de l'atmosphère (absorption foliaire), ou de différents sites de stockage dans l'arbre (translocation). Seule une partie des éléments minéraux prélevés ou absorbés sont immobilisés à long terme dans les tissus ligneux ; la fraction non retenue par les arbres retourne au sol sous formes solide (litières aériennes et souterraines) ou solubles (récrétion foliaire, excrétion racinaire). Les éléments retenus dans le sol et la litière sous forme solide, sont solubilisés par deux processus essentiels : l'altération à partir des phases minérales, et la décomposition à partir des constituants organiques.

Comme la décomposition de la matière organique est un processus qui exerce un contrôle majeur sur la disponibilité du carbone et des éléments minéraux, nous nous focaliserons ici sur les effets de la diversité des essences sur le processus de décomposition, et plus particulièrement sur les litières foliaires.

## DÉCOMPOSITION

D'un point de vue nutritionnel, la décomposition correspond au processus par lequel la litière, d'origine aérienne ou souterraine, est réduite en ses constituants chimiques élémentaires. Ceci implique un en-

Figure 1 – Principales composantes du cycle des éléments minéraux.



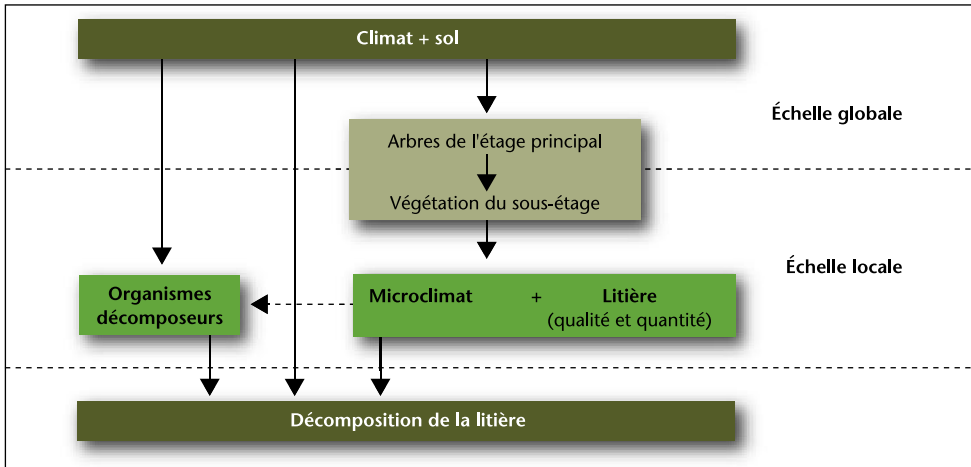


Figure 2 – Principaux facteurs contrôlant le processus de décomposition à différentes échelles.

semble complexe de processus chimiques, physiques et biologiques, qui agissent sur une large gamme de substrats organiques, eux-mêmes en évolution sous l'effet de ces processus<sup>2</sup>. Le processus de décomposition peut donc être subdivisé en plusieurs phases, durant lesquelles l'importance relative des différents mécanismes ainsi que l'impact de constituants de la litière, tels que l'azote, peuvent changer.

À l'échelle globale, la décomposition est contrôlée par le climat, les propriétés de la litière et les organismes du sol<sup>1</sup>. À l'échelle locale (peuplement, microsite), les mêmes facteurs sont impliqués ; comme le climat est toutefois beaucoup plus homogène, ce sont la qualité de la litière et les organismes du sol qui sont les déterminants majeurs de la décomposition à cette échelle (figure 2).

Bien que la qualité de la litière végétale dépende de propriétés tant physiques que chimiques<sup>16-10</sup>, celle-ci est plus communément décrite par ses seules propriétés chimiques.

À cet égard, les rapports entre le carbone et l'azote ( $C/N^{23}$ ) et entre la lignine et l'azote<sup>18</sup> de la litière fraîche ont été proposés comme indicateurs pour classer les essences selon la vitesse de décomposition de leur litière (figure 3). Puisque la décomposition résulte de différents processus dont l'importance relative change au cours du temps, ces indicateurs sont toutefois peu fiables quand ils sont utilisés dans des gammes relativement étroites ou à différents stades de décomposition<sup>5</sup>. D'autre part, l'impact relatif de la qualité de la litière sur la décomposition varie selon le site<sup>17</sup> ce qui signifie, entre autres, qu'une même espèce peut montrer des taux de décomposition contrastés en fonction des conditions de sol ou de climat.

Lorsqu'on examine les effets de la diversité des essences sur la décomposition des litières, deux échelles spatiales présentent un intérêt particulier : celle du peuplement, liée à l'agencement spatial d'arbres de caractéristiques contrastées, et celle du microsite, qui traduit l'association locale

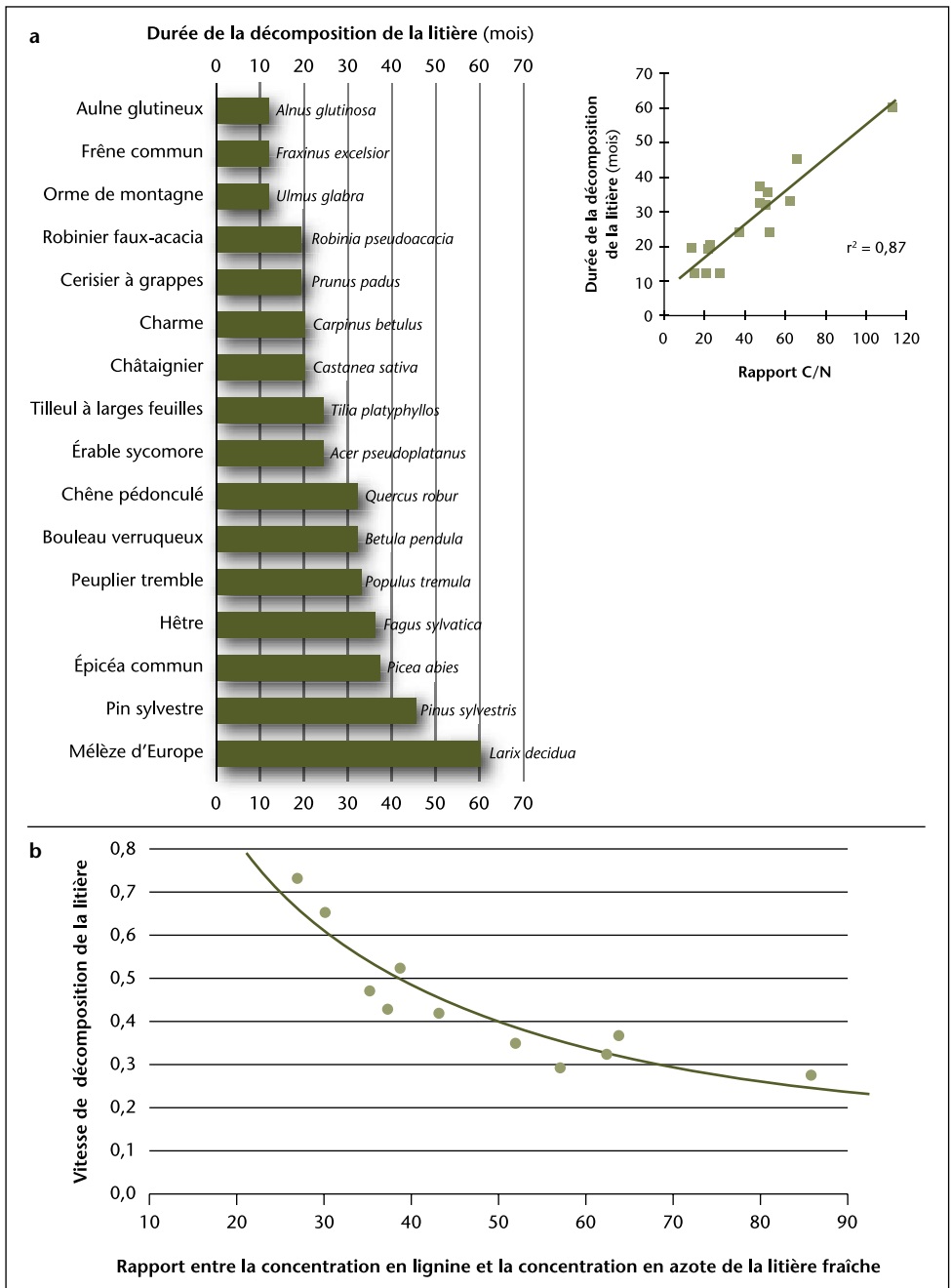


Figure 3 – Impacts de la qualité de la litière sur la décomposition. (a) Classement de quelques essences tempérées feuillues dans des conditions de milieu comparables, et effets du rapport C/N sur la vitesse de décomposition (d'après HÄTTENSCHWILLER<sup>10</sup>) ; (b) relation entre la vitesse de décomposition et le rapport lignine/azote de la litière fraîche (d'après MELILLO et al.<sup>18</sup>). La vitesse de décomposition est exprimée par la valeur de la constante de décomposition.

des constituants de la litière, et ses effets sur la qualité de la litière, le microclimat ou la structure de l'habitat.

---

#### EFFETS DE LA DIVERSITÉ DES ESSENCES À L'ÉCHELLE DU PEUPEMENT

---

Dans les peuplements mélangés, la quantité et la qualité de la litière varient d'un endroit à l'autre en fonction de la disposition spatiale des arbres et de leurs caractéristiques. Cette hétérogénéité des apports de litière, de même que la variabilité du microclimat selon la structure locale du peuplement (densité et composition spécifique, par exemple), peuvent engendrer des taux de décomposition et d'accumulation des litières contrastés<sup>19</sup>. Dans ce contexte, la modélisation mécaniste de la dispersion des litières peut être utile pour prédire les situations, et évaluer les effets des principaux facteurs. Par exemple, il est possible de prédire, à partir du modèle développé pour les espèces feuillues par JONARD *et al.*<sup>14</sup>, que la zone d'influence d'arbres individuels sous des conditions données de vent augmente avec la hauteur totale de l'arbre et la production de litière foliaire (liée à la circonférence de l'arbre à hauteur de poitrine dans le modèle). Comme observé dans les peuplements mélangés comprenant des feuillus et des résineux, la litière des espèces feuillues peut être dispersée par le vent plus loin que les aiguilles des résineux<sup>20</sup>, conduisant à une redistribution inégale de la litière, tant en termes de quantité que de qualité.

Outre la modification de la quantité et de la qualité du substrat, la diversité des essences peut affecter le microclimat au niveau du sol et de la litière. De manière à évaluer l'importance de cet effet, beau-

coup d'études consacrées à la décomposition impliquent l'incubation d'une litière de référence dans plusieurs peuplements<sup>11</sup>. Dans la plupart des cas néanmoins, la comparaison directe entre peuplements est rendue délicate par le fait que les conditions de site diffèrent également d'un peuplement à l'autre. Dans le contexte des peuplements mélangés, toutefois, la variation des conditions de site est relativement réduite par rapport à celle des conditions du milieu imposées par les peuplements. S'appuyant sur des peuplements purs et mélangés de chêne et de hêtre, JONARD *et al.*<sup>15</sup> ont montré que la décomposition de la litière de chêne était significativement supérieure en hêtraie, alors que la décomposition de la litière de hêtre n'était pas significativement différente entre peuplements (chênaie, hêtraie, chênaie-hêtraie). Cet effet était toutefois dépendant du temps d'incubation, et a seulement été observé la troisième année d'incubation. En outre, par rapport à l'effet de la qualité de la litière (du chêne par rapport au hêtre), l'impact du peuplement était nettement plus réduit. Comme le microclimat moyen au niveau du sol était très proche d'un peuplement à l'autre, plusieurs hypothèses peuvent être avancées pour expliquer l'effet « peuplement » parmi lesquelles l'augmentation de la rétention en eau, ou encore, l'apport accru d'éléments minéraux et/ou de carbone soluble à partir des horizons hologaniques plus épais de la hêtraie. Par ailleurs, l'impact d'une dessiccation sur la décomposition de la litière de hêtre et de chêne s'est avérée non significative dans la chênaie, ce qui suggère que la décomposition dans ce peuplement pourrait être contrôlée par des processus relativement moins dépendants de la disponibilité en eau que dans les deux autres peuplements.



Finalement, outre leur impact sur la décomposition, les essences présentes sont susceptibles d'exercer un impact majeur sur la redistribution des éléments minéraux entre les espèces constitutives par les retombées de litières, sous l'effet d'une utilisation différente des éléments nutritifs ou d'un accès différent aux ressources (par exemple : hétérogénéité du site, profondeur d'enracinement...).

---

#### EFFETS DU MÉLANGE DE LITIÈRE À L'ÉCHELLE DU MICROSITE

---

##### **Situations**

Trois situations ont été observées pour la décomposition de litières mélangées à l'échelle du microsite (voir la figure 4

dans l'article de Verheyen et Branquart, page 10 dans ce numéro) :

- augmentation globale de la décomposition dans les mélanges par comparaison aux monocultures des espèces correspondantes (synergie) ;
- absence de différence significative entre les pertes de masse observées et attendues (effets additifs) ;
- décomposition plus lente que prévue (antagonisme).

Il semble que les effets non additifs soient les plus fréquents, la majorité des études montrant des effets de type synergie<sup>21-6</sup>. Dans la mesure où la majorité des études ont seulement considéré la décomposition totale sans analyser séparément la décomposition des litières constitutives, il est possible que les effets additifs soient en réalité le résultat de réponses opposées des litières constitutives ; un tel scénario a par exemple été observé par JONARD *et al.*<sup>15</sup> dans une expérience d'incubation impliquant des litières de hêtre et de chêne sessile.

La variabilité des réponses des espèces constitutives dans les mélanges a été documentée plus récemment, avec des résultats contrastés. La différence entre les effets « diversité » (nombre d'essences dans le mélange) et « identité » (nature des essences en présence) est difficile à appréhender puisque la plupart des expériences concernent des mélanges de deux essences (se référer toutefois à HANSEN et COLEMAN<sup>7</sup> pour des mélanges comprenant plus de deux espèces). Pour ces mélanges à deux essences, l'importance relative de l'effet « diversité » par comparaison aux effets « identité » et « type de peuplement » (milieu d'incubation) semble néanmoins réduite. Dans une étude récente comparant les vitesses de

décomposition en monocultures et dans toutes les combinaisons possibles de deux espèces pour huit essences, HOORENS *et al.*<sup>13</sup> ont montré que l'effet moyen d'une espèce sur la décomposition des espèces compagnes (effet « identité ») variait entre -2 % (antagonisme) et +4 % (synergie). Une autre observation importante, qui mérite cependant confirmation, était que le type d'effet (synergie, effet additif ou antagonisme) exercé par une essence sur la décomposition d'une autre semblait indépendante de l'essence associée, même si la magnitude de cet effet pouvait différer selon l'espèce. Cette étude a également montré que l'importance de l'effet tendait à dépendre du type de milieu, étant plus prononcé sur des sites plus fertiles.

### Mécanismes

HÄTTENSCHWILER *et al.*<sup>9</sup> ont identifié quatre mécanismes complexes susceptibles

d'expliquer les interactions observées dans les litières mélangées :

- transferts de nutriments entre types de litières ;
- effets stimulants ou inhibiteurs de composés spécifiques (polyphénols) ;
- modification des conditions de microclimat ou de la diversité des habitats ;
- et interactions entre niveaux trophiques (effets de la macrofaune saprophage).

Le mécanisme de transfert de nutriments implique que l'exploitation préférentielle de la litière de qualité supérieure par les microorganismes conduise au transfert d'éléments vers la litière de plus faible qualité, stimulant ainsi la décomposition globale. L'importance de ce processus est toutefois remis en question par des résultats de recherche récents. Comparant la décomposition observée à la décomposition attendue, HOORENS *et al.*<sup>12</sup> ont



montré que l'importance de l'interaction n'était pas liée à la différence de composition chimique initiale des litières constitutives ; un constat similaire a été établi par CHAPMAN et KOCH<sup>4</sup> qui ont observé que des mélanges de litières plus contrastées d'un point de vue fonctionnel ne montraient pas de synergies durant la décomposition. Dans une autre étude, HOORENS *et al.*<sup>13</sup> ont trouvé que l'addition d'une espèce à vitesse de décomposition relativement élevée résultait même en un ralentissement de la vitesse de décomposition globale du mélange.

Des composés spécifiques peuvent inhiber ou stimuler la décomposition. On s'attend par exemple à ce que des composés comme les polyphénols inhibent la décomposition. Comme mentionné par HÄTTENSCHWILER *et al.*<sup>9</sup>, les composés phénoliques peuvent toutefois avoir de nombreuses fonctions, ce qui nécessiterait d'analyser de manière approfondie leur implication fonctionnelle durant la décomposition de litières mélangées.

À l'échelle du microsite, la diversité des constituants des litières est supposée donner lieu, par la structure qui en résulte, à des microhabitats ainsi qu'à des conditions microclimatiques contrastés, qui exerceraient à leur tour des effets indirects sur la décomposition. Un tel mécanisme a été démontré par WARDLE *et al.*<sup>24</sup> qui ont observé une décomposition accrue en présence de mousses, probablement en raison de la grande capacité de rétention en eau de ces dernières.

Un exemple d'interactions entre niveaux trophiques a été montré par HÄTTENSCHWILER et BRETSCHER<sup>8</sup>. Comparant le taux de consommation de litières d'essences

différentes en monoculture et en mélange par des isopodes (cloportes...), ils ont observé une préférence accrue de certains types de litières en mélange.

---

## CONCLUSIONS

---

Dans les peuplements mélangés, l'hétérogénéité de l'apport des litières de même que la variabilité des conditions microclimatiques au niveau du sol sous l'effet de la structure locale du peuplement (par exemple densité et composition spécifique) sont susceptibles de générer des taux de décomposition et d'accumulation des litières contrastés. Par comparaison à l'effet de la qualité des litières, le rôle des modifications du microclimat induites par le couvert semble très réduit.

En ce qui concerne les effets du mélange de litières, tant des effets non additifs (synergie ou antagonisme) que des effets additifs ont été observés ; en outre, certains de ces effets se sont avérés dépendre du temps et différer, au moins dans leur magnitude, selon le site. Des études récentes suggèrent que l'importance relative des facteurs contrôlant la décomposition des litières décroît selon : la qualité de la litière (effet « espèce »), ensuite le type de peuplement, et enfin l'essence associée dans le mélange (effet « identité »).

En outre, bien que la plupart des résultats concernent des mélanges de deux litières seulement, il semble que l'identité de l'essence compagne soit plus importante que la diversité spécifique comme telle pour déterminer l'effet global sur la décomposition. À ce stade, différents mécanismes



ont été identifiés pour expliquer les effets interactifs. Comme ces mécanismes peuvent être actifs simultanément, il est encore impossible de prédire les effets combinés sur la décomposition.

Comme suggéré par ROTHE et BINKLEY<sup>21</sup>, la compréhension accrue des processus en jeu passe à la fois par une approche statistique pour mieux documenter la fréquence des différents effets, ainsi que par une approche basée sur l'identification des processus de manière à relier les observations à des traits fonctionnels.

Alors que la diversité des litières végétales ne semble pas avoir d'effets unidirectionnels sur la décomposition, la diversité accrue des communautés de décomposeurs semble par contre s'accompagner d'une augmentation systématique des taux de décomposition<sup>22</sup>. Les mécanismes sous-tendant les effets contrastés de la diversité des détritivores et de celle des substrats végétaux sur la vitesse de décomposition sont encore loin d'être bien compris. De la même façon, les relations entre diversité des litières végétales et diversité des organismes décomposeurs sont encore obscures ; il semble toutefois que l'identité des espèces végétales en présence, davantage que leur diversité, constitue le moteur de la diversité des organismes du sol<sup>25</sup>.

En définitive, comme la nature de l'essence exerce l'influence majeure sur la décomposition des litières, le choix des essences peut s'appuyer, en pratique, sur des indicateurs tels que le rapport C/N ou le rapport lignine/N (figure 3). Les connaissances actuelles suggèrent que l'effet global des associations d'essences sur la décomposition à l'échelle du peuplement ne sera pas très différent de celui attendu

sur la base des apports respectifs de litières de chacune des essences constitutives du mélange. ■

---

## BIBLIOGRAPHIE

---

- <sup>1</sup> AERTS R. [1997]. Climate, leaf litter chemistry and leaf litter decomposition in terrestrial ecosystems : a triangular relationship. *Oikos* **79** : 439-449.
- <sup>2</sup> BERG B., MCCLAUGHERTY C. [2003]. *Plant litter. Decomposition, humus formation, carbon sequestration*. Springer, Berlin, Germany, 286 p.
- <sup>3</sup> CHAPIN E.S., MATSON P.A., MOONEY H.A. [2002]. *Principles of terrestrial ecosystem ecology*. Springer, New York, USA, 436 p.
- <sup>4</sup> CHAPMAN S.K., KOCH G.W. [2007]. What type of diversity yields synergy during mixed litter decomposition in a natural forest ecosystem. *Plant Soil* **299** : 153-162.
- <sup>5</sup> FISHER R.F., BINKLEY D. [2000]. *Ecology and management of forest soils*, 3<sup>rd</sup> ed. John Wiley & Sons, New York, USA, 489 p.
- <sup>6</sup> GARTNER T.B., CARDON Z.G. [2004]. Decomposition dynamics in mixed-species leaf litter. *Oikos* **104** : 230-246.
- <sup>7</sup> HANSEN R.A., COLEMAN D.C. [1998]. Litter complexity and composition are determinants of the diversity and species composition of oribatid mites (*Acari : Oribatida*) in litterbags. *Applied Soil Ecology* **9** : 17-23.
- <sup>8</sup> HÄTTENSCHWILER S. BRETSCHER D. [2001]. Isopod effects on decomposition of litter produced under elevated CO<sub>2</sub>, N deposition and different soil types. *Global Change Biology* **7** : 565-579.
- <sup>9</sup> HÄTTENSCHWILER S., TIUNOV A.V., SCHEU S. [2005]. Biodiversity and litter decomposition in terrestrial ecosystems. *Annu. Rev. Ecol. Evol. Syst.* **36** : 191-218.
- <sup>10</sup> HÄTTENSCHWILER S. [2005]. *Effects of tree species diversity on litter quality and decomposition*. In : SCHERER-LORENZEN M., KÖR-

- NER CH., SCHULZE E.-D. (eds), *Forest diversity and function : temperate and boreal systems*. Springer-Verlag, Berlin Heidelberg, Germany, p. 149-164.
- <sup>11</sup> HOBBIÉ S., REICH P.B., OLEKSYN J., OGDALH M., ZYTKOWIAK R., HALE C., KAROLEWSKI P. [2006]. Tree species effects on decomposition and forest floor dynamics in a common garden. *Ecology* **87** : 2288-2297.
- <sup>12</sup> HOORENS B., AERTS R., STROETENGA M. [2003]. Does initial litter chemistry explain litter mixture effects on decomposition ? *Oecologia* **137** : 578-586.
- <sup>13</sup> HOORENS B., COOMES D., AERTS R. [2010]. Neighbour identity hardly affects litter-mixture effects on decomposition rates of New Zealand forest species. *Oecologia* **162** : 479-489.
- <sup>14</sup> JONARD M., ANDRÉ F., PONETTE Q. [2006]. Modeling leaf dispersal in mixed hardwood forests using a ballistic approach. *Ecology* **87** : 2306-2318.
- <sup>15</sup> JONARD M., ANDRÉ F., PONETTE Q. [2008]. Tree species mediated effects on leaf litter dynamics in pure and mixed stands of oak and beech. *Canadian Journal of Forest Research* **38** : 528-538.
- <sup>16</sup> KIMMINS J.P. [2004]. *Forest ecology. A foundation for sustainable forest management and environmental ethics in forestry*. Prentice Hall, 3<sup>rd</sup> ed. Upper Saddle River, USA, 611 p.
- <sup>17</sup> MEENTEMEYER V. [1978]. Macroclimate and lignin control of litter decomposition rates. *Ecology* **59** : 465-472.
- <sup>18</sup> MELILLO J.M., ABER J.D., MURATORE J.F. [1982]. Nitrogen and lignin control of hardwood leaf litter decomposition dynamics. *Ecology* **63** : 621-626.
- <sup>19</sup> PELLETIER B., FYLES J.W., DUTILLEUL P. [1999]. Tree species control and spatial structure of forest floor properties in a mixed-species stand. *Ecoscience* **6** : 79-91.
- <sup>20</sup> ROTHE A. [1997]. *Influence of tree species composition on rooting patterns, hydrology, elemental turnover, and growth in a mixed spruce-beech stand in Southern Germany (Höglwald)*. Forstl. Forschungsber. München, 163 p.
- <sup>21</sup> ROTHE A., BINKLEY D. [2001]. Nutritional interactions in mixed species forests : a synthesis. *Canadian Journal of Forest Research* **31** : 1855-1870.
- <sup>22</sup> SRIVASTAVA D.S., CARDINALE B.J., DOWNING A.L., DUFFY J.E., JOUSEAU C., SANKARAN M., WRIGHT J.P. [2009]. Diversity has stronger top-down than bottom-up effects on decomposition. *Ecology* **90** : 1073-1083.
- <sup>23</sup> TAYLOR B.R., PARKINSON D., PARSONS W.F.J. [1989]. Nitrogen and lignin content as predictors of litter decay : a microcosm test. *Ecology* **70** : 97-104.
- <sup>24</sup> WARDLE D.A., NILSSON M.-C., ZACKRISSON O., GALLET C. [2003]. Determinants of litter mixing effects in a Swedish boreal forest. *Soil Biology and Biochemistry* **35** : 827-835.
- <sup>25</sup> WARDLE D.A., YEATES G.W., BARKER G.M., BONNER K.I. [2006]. The influence of plant litter diversity on decomposer abundance and diversity. *Soil Biology and Biochemistry* **38** : 1052-1062.

QUENTIN PONETTE

quentin.ponette@uclouvain.be  
 Earth and Life Institute (ELI),  
 Université catholique de Louvain  
 Place Croix du Sud, 2 bte 9  
 B-1348 Louvain-la-Neuve