



AVERTISSEMENT

Ce document est le fruit d'un long travail approuvé par le jury de soutenance et mis à disposition de l'ensemble de la communauté universitaire élargie.

Il est soumis à la propriété intellectuelle de l'auteur. Ceci implique une obligation de citation et de référencement lors de l'utilisation de ce document.

D'autre part, toute contrefaçon, plagiat, reproduction illicite encourt une poursuite pénale.

Contact : ddoc-memoires-contact@univ-lorraine.fr

LIENS

Code de la Propriété Intellectuelle. articles L 122. 4

Code de la Propriété Intellectuelle. articles L 335.2- L 335.10

http://www.cfcopies.com/V2/leg/leg_droi.php

<http://www.culture.gouv.fr/culture/infos-pratiques/droits/protection.htm>

MASTER FAGE
Biologie et Ecologie pour la Forêt, l'Agronomie et
l'Environnement
Spécialité Fonctionnement et Gestion des Ecosystèmes

Joey ALLEN

**Dégradation de la matière organique dans les
ruisseaux vosgiens :
Effet indirect des amendements sur la qualité
des litières**



Stage réalisé au

LABORATOIRE INTERDISCIPLINAIRE DES ENVIRONNEMENTS CONTINENTAUX

Maitres de stage : **FRANCOIS GUEROLD** et **MICHAEL DANGER**

Remerciements

Je tiens tout d'abord à remercier mes deux maitres de stage, Michael Danger et François Guérolde pour avoir accepté de me prendre en stage avec en plus un sujet passionnant. Je vous remercie aussi pour toute l'aide et les conseils apportés.

En particulier merci Michael pour les heures passées avec moi au labo à ouvrir les sacs les mains dans l'eau glacée, ou sur le terrain lorsque l'on nous disait qu'on n'y arriverait pas et que l'on craignait de ne rentrer qu'à 20h.

Un grand merci également à Philippe Wagner pour m'avoir tant de fois accompagné sur le terrain,

Merci aussi à Julien, car même si tu as une fâcheuse tendance à toujours m'annoncer les mauvaises nouvelles, j'ai pu compter sur toi à chaque fois pour m'en sortir. Merci aussi pour m'avoir encouragé, conseillé et mis en garde, je dois te dire que tu avais raison.

Pour l'aide si souvent apportée au cours de mes manip, sur le terrain ou au labo, pour des démonstrations d'appareils ou de protocoles je voudrais remercier

- Pierre, pour toutes les démonstrations (de la machine à coudre et du pénétromètre jusqu'à des scripts de R)

-Florence (Je n'arrive plus à supporter la vue d'une tasse à café vide, ça prend combien de temps à passer ?)

-Julio, Clément, Vincent... toujours prêt à proposer de l'aide

-Philippe Rousselle pour les analyses

-Jonathan pour m'avoir aidé pour les déterminations d'invertébrés

Merci, à Michel Masson pour m'avoir permis de réaliser mes manip sur son terrain et éviter de craindre de ne pas retrouver mes échantillons.

<u>Introduction</u>	1
<i>Fonctionnement d'un ruisseau de tête de bassin versant</i>	1
<i>Acidification et effet sur les écosystèmes aquatiques</i>	2
<i>Amendements calco-magnésiens : objectifs et résultats</i>	3
<i>Objectifs de cette étude</i>	3
<u>Matériel et Méthodes</u>	5
Impact des amendements sur la qualité de la litière	
<i>Sélection de la litière</i>	5
<i>Caractérisation de la litière</i>	5
<i>Statistiques</i>	6
Etude <i>in situ</i> de la décomposition	
<i>Site de l'étude</i>	7
<i>Dispositif expérimental</i>	7
<i>Paramètres mesurés</i>	8
<i>Statistiques</i>	8
<u>Résultats</u>	10
<i>Caractérisation des feuilles</i>	10
<i>Cinétiques de décomposition</i>	11
<i>Biomasse fongique</i>	14
<i>Effet de la composition de la litière sur la décomposition</i>	15
<u>Discussion</u>	17
<i>Différences entre les sites et facteurs explicatifs de la décomposition</i>	17
<i>Effet du chaulage sur la décomposition de la litière</i>	18
<u>Conclusion</u>	19
<u>Bibliographie</u>	19

Liste des figures

Figure 1 : sacs à litière fines mailles (FM) et grosses mailles (GM) contenant les feuilles (**p. 8**).

Figure 2 : Taux de décomposition en sac grosses mailles et fines mailles calculée selon le modèle exponentiel pour chaque site d'origine de la litière (**p. 11**).

Figure 3 : Biomasse fongique en mg de mycélium par g de feuille sur les feuilles provenant des dix sites après 21 jours in situ mesuré par le dosage de l'ergostérol (**p. 14**).

Figure 4 : Cercle de corrélation d'après l'ACP réalisé sur a) les huit sites sur substrat acide, b) l'ensemble des sites. Les constantes de décomposition en sac grosses mailles (k.GM) et en fines mailles (k.FM) sont représentés mais n'entrent pas en jeu dans la construction des axes (**p. 16**).

Liste des tableaux

Tableau 1 : Description des dix sites d'origine de la litière (**p. 5**).

Tableau 2 : Caractéristiques chimiques du l'eau prélevé au niveau du site de l'étude. Toutes ses caractéristiques on été mesurés au laboratoire (y compris pH et conductivité déterminé à 25°C) (**p. 7**).

Tableau 3 : Design expérimental utilisé pour l'étude in situ de la décomposition (**p. 7**).

Tableau 4 : Caractérisation des litières. Concentration en éléments minéraux et carbone, résistance à la pénétration, masse surfacique(LMA) et concentration en lignine et en cellulose pour la litière provenant des différents sites. Les rapports C/N et C/P sont exprimé en ratio molaires. Les erreurs standard sont indiquées entre parenthèse. Une même lettrine indique une absence de différence significative ($\alpha=0,05$) (**p. 12**).

Tableau 5 : Caractérisation des litières sur substrat acide en fonction de l'amendement ou non (sites témoins) et résultats de l'ANOVA à deux facteurs (amendement en prenant en compte les couples de sites (P zones) (**p. 13**).

Tableau 6 : Importance des variables dans la projection (VIP) et pourcentage de variance expliqué (R^2Y) avec une régression PLS (**p. 15**).

Tableau 7 : Equations déterminées d'après les régressions linéaire multiples réalisées, et pourcentage de la variance expliquée (R^2) (**p. 15**).

Introduction

Fonctionnement d'un ruisseau de tête de bassin versant

La décomposition de la matière organique allochtone est un processus majeur dans les écosystèmes aquatiques forestiers de tête de bassin versant (Fisher et Likens 1972, Minshall 1966). En effet, dans ces systèmes, la production primaire est faible en raison de la faible intensité lumineuse (milieu forestier) et d'une eau très pauvre en nutriments (notamment azote (N) et phosphore (P)). La matière organique allochtone représente donc la principale source d'énergie pour le système. L'apport allochtone s'effectue en grande partie au travers des entrées de litière de feuilles.

Cette dépendance vis-à-vis de la matière allochtone implique un écosystème dominé par les organismes décomposeurs et les organismes détritivores capables de consommer cette ressource (Vannote et al., 1980). Ces organismes se répartissent en deux grands groupes, les décomposeurs, au premier rang desquels interviennent les champignons appartenant au groupe des hyphomycètes aquatiques, et les invertébrés déchetiers.

Les invertébrés déchetiers sont représentés dans les ruisseaux forestiers par des gammarus (*Gammarus fossarum* par exemple), des trichoptères, des plécoptères et des diptères. Ce groupe fonctionnel est défini sur la base d'adaptations morpho-comportementales permettant de fragmenter la matière organique grossière, notamment les feuilles. La densité de ces déchetiers a tendance à être positivement corrélée avec l'accumulation de litière (Graça 2001).

Les hyphomycètes aquatiques sont les formes aquatiques des ascomycètes et basidiomycètes (Bärlocher 2009). Les spores présentes dans l'eau colonisent rapidement la litière dès son entrée dans le milieu aquatique. Ils sont impliqués dans la dégradation de la litière de deux façons différentes.

D'une part, les hyphomycètes consomment directement la litière, dont ils dégradent les composés grâce à des enzymes extracellulaires. Ils contribuent à la perte de masse de la litière en utilisant la matière organique absorbée pour la croissance, la production de spores, la production d'enzymes extracellulaires (carbone organique dissous) et la respiration (Krauss et al. 2011, Gessner et Chauvet 1994).

D'autre part, les hyphomycètes aquatiques présents sur la litière augmentent considérablement son appétence pour les invertébrés déchetiers. En effet, ils sont capables d'utiliser des sources de nutriments autres que la litière, la feuille ainsi conditionnée par ces micro-organismes est alors enrichie en nutriments. De plus, ce conditionnement rend également la matière organique plus facilement assimilable (Graça et al. 1993).

Les changements de biodiversité au niveau de ces écosystèmes aquatiques se traduisent par une altération de la décomposition (Gessner et al. 2010). On considère que la décomposition est un indicateur du bon fonctionnement de l'écosystème (Gessner et Chauvet 2002).

La cinétique de décomposition des litières d'arbres dépend principalement de l'essence des feuilles. Les essences peuvent être classifiées par leur vitesse de décomposition (Bärlocher, 2005, Petersen et Cummins 1974). Bien que beaucoup d'études se soient intéressées aux

différences de décomposition entre espèces (Hladyz et al. 2009), celles portées sur la variabilité intraspécifique sont plus rares (Lecerf et Chauvet 2008).

De nombreux facteurs internes à la feuille peuvent expliquer les différences de décomposition : la composition en éléments minéraux surtout N et P (Enriquez et al., 1993), l'épaisseur, la déchirabilité, la composition en composés structuraux (lignine et cellulose) (Graça et Zimmer, 2005). Par exemple, Hladyz et al. (2009) qui ont mesuré la décomposition sur un grand nombre d'espèces différentes, montrent que les facteurs expliquant le mieux la décomposition sont les ratios lignine/N, lignine/P et C/N. De la même façon, Lecerf et Chauvet (2008) ont montré que pour une même espèce (aulne) mais collectée le long d'un gradient latitudinal et donc d'origine différente, le phosphore et la lignine représentent les principaux prédictors de la décomposition.

Les caractéristiques physiques, comme la lumière (Lagrue et al., 2011) par exemple, ou chimiques des ruisseaux considérés sont des facteurs importants pour la décomposition. Le cas de l'acidification, que nous allons voir dans la prochaine partie de cette introduction l'illustre bien.

Acidification et effet sur les écosystèmes aquatiques

Avec l'ère industrielle, les importantes émissions d'oxydes de soufre et d'azote dans l'atmosphère ont mené dans certaines régions du monde à une acidification des écosystèmes.

Cette acidification touche aussi bien les écosystèmes terrestres qu'aquatiques. Par contre, la géologie rend très variable les impacts de celle-ci. Sur granite, les amendements sont rapidement transférés au cours d'eau. Par contre sur grès, les éléments apportés s'infiltrent profondément dans des sols sableux, et n'atteignent pas les ruisseaux (Angeli 2006). Pour les écosystèmes terrestres, l'acidification a pour conséquence une diminution de la croissance au niveau des forêts, et une carence en Mg et en Ca (Sverdrup 1994).

Dans les écosystèmes aquatiques, l'acidification entraîne une perte dans la diversité et l'abondance des macro-invertébrés benthiques, ainsi que des remplacements d'espèces sensibles à l'acidité (Guéroid et al. 2000, Tixier 2004). L'augmentation de la concentration en aluminium dans l'eau provoquée par l'acidification, a pour conséquence une diminution de la diversité des hyphomycètes aquatiques (Baudoin et al. 2007) et donc ralentit la décomposition (Clivot et al. 2013). Les processus de décomposition sont ralentis par l'acidification (Dangles et al. 2004, Cornut 2012). La composition des communautés est aussi modifiée par l'acidité (Layer 2013).

La diminution des émissions, (surtout oxydes de soufre), a permis une réduction des dépôts acides, mais cela ne semble pas suffisant pour une restauration rapide dans les écosystèmes aquatiques (Layer 2013). Même dans les cours d'eau présentant une amélioration chimique la restauration biologique n'est pas effective du fait notamment d'épisodes acides persistants (Pye et al., 2012).

Amendements calco-magnésiens : objectifs et résultats.

Face au problème de l'acidification, des amendements calco-magnésiens (Ca-Mg) ont été réalisés, notamment sur plusieurs bassins versants des Vosges (Baudoin 2007). Ces amendements ont pour objectifs d'améliorer la qualité chimique des ruisseaux drainant ces bassins versants afin de pouvoir espérer une restauration des écosystèmes dégradés par l'acidification.

Les résultats de ces amendements sont contrastés. Au niveau du sol, on observe une diminution de l'abondance des macro-invertébrés ainsi qu'un changement important dans la composition de la communauté (Auclerc 2012). Ces résultats laissent toutefois penser que le recyclage des nutriments serait accéléré par ces amendements. Rizvi et al. (2012) ont étudié l'impact de l'amendement sur la morphologie de l'humus sept ans après l'amendement. Leurs résultats sont opposés entre les sites granitiques (augmentation de l'épaisseur) et les sites sur grès (diminution de l'épaisseur de l'humus).

Au niveau des écosystèmes aquatiques, un effet positif de l'amendement sur la décomposition a été rapporté (Merrix et al. 2006), bien que le pH de l'eau n'augmente que faiblement suite à l'amendement. Par contre, on observe de nouveau une différence entre substrat granitique et gréseux (Baudoin 2007). En effet, dans le cas de ces amendements réalisés dans les Vosges, le ruisseau dont le bassin versant granitique a été amendé (ruisseau Longfoigneux, Vosges) montre une augmentation du pH, de la concentration en cations basiques et une diminution de l'aluminium. Au niveau de la décomposition, l'amendement a permis une accélération de ce processus. La diversité des hyphomycètes aquatiques augmente et la structure de la communauté de macro-invertébrés se rapproche de celle d'un ruisseau neutre témoin. Un autre ruisseau, situé dans un bassin versant amendé sur grès (ruisseau Base des escaliers), ne montre pas de telles modifications, ni au niveau de la chimie de l'eau, ni au niveau des processus fonctionnels, ni au niveau des organismes aquatiques.

Etant donné que les amendements sont réalisés également pour améliorer la qualité du sol et que le type de sol a un impact important sur la composition des feuilles sénescentes (Sariyildiz et Anderson, 2005). Il est donc fort probable que l'amendement réalisé peut également modifier la composition chimique de la litière.

Objectifs de cette étude

De nombreuses études ont cherché à déterminer si les amendements avaient un impact direct, c'est à dire au travers d'une modification de la chimie de l'eau des ruisseaux, sur la décomposition de la matière organique, et ce, en utilisant la même litière dans différents ruisseaux chaulés ou non (Baudoin 2007, Merrix et al. 2006).

Les impacts que peuvent avoir les amendements sur la décomposition de la litière par l'intermédiaire de modification de la qualité chimique ou physique des feuilles sénescentes sont inconnus. L'hypothèse est que l'amendement entraîne une augmentation de la teneur en éléments minéraux dans les feuilles mortes. Cette richesse supérieure en nutriments serait susceptible de permettre une décomposition plus rapide de la litière.

Dans cette étude, la litière que nous utilisons provient de différents sites, amendés ou non. Tous ces types de litière sont incubés dans le même ruisseau. L'objectif de cette étude est de déterminer si les amendements peuvent avoir un impact indirect sur le fonctionnement de l'écosystème aquatique via une modification de la qualité de la litière.

Les facteurs déterminants la vitesse de décomposition ont beaucoup été étudiés en utilisant la litière de différentes essences (Hladyz et al. 2009 par ex.), plus rares sont les approches qui étudient la variabilité intraspécifique (Lecerf et Chauvet 2008).

Matériel et Méthodes

Impact des amendements sur la qualité de la litière

Sélection de la litière

Pour cette étude, des feuilles de hêtre (*Fagus sylvatica*) ont été utilisées. Le hêtre a été choisi car c'est l'espèce dominante sur les sites amendés des Vosges. De plus, cette espèce a été beaucoup étudiée, les données sur la composition de sa litière et les valeurs de vitesse de décomposition sont nombreuses dans la littérature. Les feuilles utilisées sont des feuilles ayant été récoltées à l'automne 2012. Pour cela, les feuilles sont collectées grâce à un filet placé dans le sous bois afin de récupérer les feuilles tombant naturellement lors de l'abscission. De cette façon, les feuilles n'entrent pas en contact avec le sol et le processus de décomposition ne commence pas avant le début de l'expérience. Au laboratoire, la litière ainsi récoltée a été séchée à l'air et triée afin d'éliminer les feuilles déjà détériorées.

Nom du site	substrat	Amendement	Coordonnées
Echarges	granite	Non amendé	
Longfoigneux	granite	Amendé en 2003	N 47°57'22.9'', E 06°52'55.6''
Gentil Sapin	grès	Non amendé	N 48°27'08.2'', E 007°04'49.5''
Basse des escaliers	grès	Amendé en 2003	N 48°27'58.4'', E 007°05'46.9''
Humont 1	grès	Amendé en 2008	N 47°59'814'', E 006°29'654''
Humont 2	grès	Amendé en 1991	N 47°59'874'', E 006°29'613''
Humont 3	grès	Non amendé	N 47°59'853'', E 006°29'539''
Xertigny	grès	Amendé en 2011	
Marieulles	calcaire	Non amendé	
Vezon	calcaire	Non amendé	

Tableau 1 : Description des dix sites d'origine de la litière

La litière utilisée provient de dix sites différents dans les Vosges et en Moselle. Cinq de ces dix sites sont des sites acides ayant reçu un amendement calco-magnésien entre 1991 et 2011, trois sont des sites acides non amendés, deux sont des sites calcaires de Moselle, ils ne peuvent pas être comparés aux sites calcaires mais permettent d'étendre le gradient de qualité. Les informations sur les sites d'origine sont présentées dans le tableau 1. Cette diversité a pour but d'obtenir un gradient de composition en éléments chimiques (Ca, Mg mais aussi N et P) dans les feuilles mortes.

Les sites ont été sélectionnés de façon à associer à chaque site amendé un site témoin dans la même zone géographique. Ainsi, on peut associer les sites Echarges et Longfoigneux, Gentil Sapin et base des escaliers, Humont 1, 2 et 3 (voir Auclerc 2012, Baudoin 2007). Les trois derniers sites n'ont pas de lien entre eux.

Caractérisation de la litière

Pour chaque site d'origine de la litière, afin de caractériser les feuilles, les concentrations en Ca, Mg, Al, C, N, P, lignine et cellulose ont été déterminées ainsi que la LMA (leaf mass area, masse surfacique) et la pénétrabilité.

Eléments minéraux : Les analyses pour les concentrations en calcium, magnésium et aluminium dans les feuilles ont été réalisées par le SARM (Nancy). Le taux de carbone et d'azote est déterminé avec un analyseur élémentaire CHN (NA 2100 Protein, ThermoQuest CE Instruments, Milano, Italy). Le phosphore est déterminé après l'oxydation au persulfate de sodium en condition alcaline puis par dosage colorimétrique au molybdate d'ammonium (AFNOR, 1990).

Lignine et cellulose ont été approximées par gravimétrie (Gessner, 2005). Cette méthode consiste en une succession d'attaques visant à éliminer les composés de la feuille par étapes. Durant l'analyse, les échantillons sont maintenus dans des creusets poreux, de cette façon, les fibres sont maintenues dans le creuset alors que les autres composés passent à travers la porosité et sont éliminés. L'analyse comporte les étapes suivantes :

1) Attaque à l'acide et au détergent (20mL de Cetyltriméthylammonium bromide à 20 g.L⁻¹ dans de l'acide sulfurique à 0,5 M et 0,4mL de Decahydronaphtalène), cette étape permet d'éliminer tous les composés non fibreux (oligosaccharides, polyphénols).

2) Attaque à l'acide fort concentré (H₂SO₄ à 72%), cette étape a pour but d'éliminer la cellulose et de ne laisser dans les creusets que la lignine.

3) Combustion complète de la matière organique par passage au four à moufle (chauffage à 500°C pendant 6 heures), afin de déterminer la masse de matière minérale restant dans l'échantillon.

Après chacune de ces étapes, l'échantillon est séché puis pesé, permettant de déterminer la masse de fibres au détergent et à l'acide (FDA), la cellulose au détergent et à l'acide (CDA) et la lignine au détergent et à l'acide (LDA).

La Leaf Mass Area (LMA ou masse surfacique) : pour chaque origine de feuille, 4 lots de 10 feuilles prises au hasard sont séchées à l'étuve puis pesées. Les feuilles sont ensuite ré-humidifiées pour les assouplir et les aplatir sans les briser sous une plaque en verre. Chaque lot de feuilles ainsi mis à plat est photographié. La surface totale du lot de 10 feuilles est déterminée à partir de l'image en utilisant le logiciel ImageJ. La LMA est le rapport entre la masse et la surface mesurée :
$$LMA = \frac{Masse_{feuille}}{Surface_{feuille}}$$

La pénétrabilité est mesurée comme décrit dans Graça et Zimmer (Graça et Zimmer, 2005) par la méthode du pénétromètre. La méthode consiste à appliquer un poinçon sur la feuille en évitant les nervures primaires et secondaires. On augmente progressivement la pression sur le poinçon en ajoutant de l'eau dans un récipient reposant dessus. La valeur mesurée est la masse totale (poinçon + récipient + eau), convertie en une force nécessaire pour que le poinçon traverse la feuille. Deux mesures sont réalisées par feuille, trois lorsque les deux premières mesures ont une différence supérieure à ½. Dix feuilles ont été utilisées pour les sites « Echarges » et « Gentil Sapin », cinq pour les autres sites.

Statistiques

Des différences significatives entre les litières provenant des différents sites ont été recherchées en utilisant une ANOVA suivie du test post-hoc de Tukey lorsque les conditions de normalité et d'homoscédacité sont respectées (vérifiées par les tests de Shapiro-Wilks et de Durbin-Watson), dans les cas où ces conditions ne sont pas respectées, les données sont

remplacées par leur log. Si les transformations ne suffisent pas, un test de Kruskal-Wallis est réalisé. Pour tous les tests réalisés, le seuil de significativité est fixé à $\alpha = 0,05$.

Etude *in situ* de la décomposition

Site de l'étude

L'étude est située dans les Vosges, sur le ruisseau « La Maix » à 4900 m de la source, à une altitude de 400 m. Ce site a déjà été utilisé pour d'autres études (Baudoin 2007), ses caractéristiques sont donc bien connues. Il s'agit d'un cours d'eau d'ordre 2 drainant un bassin versant constitué de grès vosgien. Des analyses chimiques de l'eau sont réalisées lors de la mise en place du dispositif expérimental et à chaque date de prélèvement (tableau 2).

La température de l'eau est mesurée tout au long de l'expérience grâce à des enregistreurs automatiques. La végétation au niveau du site est constituée principalement de *Abies alba* et *Fagus sylvatica*, la fin de la portion du cours d'eau utilisée est bordée de prairie.

Dispositif expérimental

Le design expérimental est schématisé dans le tableau 3. Des lots de 3,5 g ($\pm 0,005$ g) de litière séchée à l'air ont été utilisés pour remplir chacun des 400 sacs à litière confectionnés.

10 origines	x	2 types de mailles	x	20 blocs (chaines)	
				()
Origines listées dans tableau 1	x	Grosses mailles (200 sacs au total) et Fines mailles (200 sacs au total)	x	Prélèvements de 4 chaines à chaque date : t =	
				-21 j	
				-44 j	
				-70 j	
				-99 j	
-128 j					

Tableau 3 : design expérimental utilisé pour l'étude *in situ* de la décomposition

Les deux types de sacs utilisés se différencient par la taille de l'espace entre les mailles. Les sacs « grosses mailles » (GM) ont un vide de maille de 5mm, ce qui permet aux macroinvertébrés d'accéder à la litière. Les sacs « fines mailles » ont un espace entre les mailles de 0,5 mm afin d'exclure les invertébrés déchetueurs sans perturber la colonisation par les hyphomycètes aquatiques (figure 1).

Les sacs ont été mis en place le 11/02/2013 et prélevés à cinq dates, pour une durée totale de 128 jours passé dans la rivière. Les sacs sont fixés au fond du cours d'eau à l'aide de chaines. Sur chaque chaîne sont positionnés un sac GM et un FM pour chaque origine, soit 20 sacs par chaîne. A chaque date, quatre chaines sont relevées, ce qui fait quatre répétitions pour chaque type de maille. Au total, 400 sacs sont utilisés, 200 GM et 200 FM.

	moyenne	écart-type
pH	7.55	0.12
Conductivité (μ S/cm)	79.2	6.2
ANC (μ eq/L)	497.8	60.1
Cl (mg/L)	1.52	0.11
NO3 (mg/L)	2.44	0.16
SO4 (mg/L)	5.52	0.43
Ca (mg/L)	6.34	0.80
Mg (mg/L)	3.37	0.29
Na (mg/L)	0.95	0.05
K (mg/L)	1.38	0.08
Al (μ g/L)	55.5	26.9

Tableau 2 : Caractéristiques chimiques de l'eau prélevée au niveau du site de l'étude. Toutes ses caractéristiques ont été mesurées au laboratoire (y compris pH et conductivité déterminé à 25°C)



Figure 1 : sacs à litière fines mailles (FM, à gauche) et grosses mailles (GM, à droite) contenant les feuilles

A chaque date de prélèvement, 4 chaînes choisies aléatoirement le long du site utilisé sont prélevées. Chaque sac GM est récupéré individuellement, en prenant garde à conserver tous les macro-invertébrés avec le sac à litière. Les sacs GM et FM sont conservés au frais dans l'eau du ruisseau jusqu'au moment où ils seront traités. Le traitement est réalisé le plus rapidement possible après le prélèvement afin d'éviter une dégradation des échantillons après leur prélèvement.

Les sacs à litière sont ouverts au laboratoire. Les feuilles restantes dans les sacs sont nettoyées dans l'eau du ruisseau pour éliminer la matière organique particulaire et le sable déposé sur les feuilles. Pour chaque sac FM, cinq feuilles sont prises au hasard. Dans chacune de ces feuilles, quatre disques de 14 mm de diamètre sont découpés avec un emporte-pièce, on obtient donc quatre lots de cinq disques. Ces quatre lots sont destinés à d'autre analyse : 1) dosage de l'ergostérol, 2) détermination du taux de sporulation et détermination des communautés fongiques sporulantes, 3) test de consommation, 4) analyse des communautés fongiques par DGGE. Pour chaque sac GM, les invertébrés sont conservés dans l'alcool.

Paramètres mesurés

Perte de masse :

La litière récupérée est séchée à l'étuve à 65°C jusqu'à masse constante puis pesée à 0,1mg près. La masse sèche sans cendre (ash free dry mass – AFDM) est déterminée en passant au four à moufle un échantillon de la litière après séchage et broyage grossier. Le four à moufle permet une combustion complète de la matière organique, il est alors possible de calculer le pourcentage de cendres dans l'échantillon et l'AFDM. Cette mesure a l'avantage de limiter la variabilité due au sable resté fixé sur les feuilles. Pour la litière ayant été contenue dans les FM, la masse sèche des disques prélevé est estimée à partir de celle de deux lots de disques ayant été lyophilisés sur les quatres.

Le taux de décomposition k est calculé en ajustant un modèle exponentiel $M_t = M_0 e^{-kt}$ sur les valeurs de perte de masse (Bärlocher, 2005).

Biomasse fongique :

La biomasse fongique est déterminée par le dosage de l'ergostérol avec un facteur de conversion ergostérol/biomasse fongique de 5,5mg/g (Gessner et Chauvet 1993). L'ergostérol est un constituant des cellules fongiques et ne se retrouve pas chez d'autres

types d'organismes. Un lot de cinq disques de feuilles pour chaque sac FM (voir ci-dessus) a été lyophilisé, l'ergostérol est extrait dans une solution de KOH dans du méthanol, l'extrait est partiellement purifié en utilisant des cartouches d'extraction en phase solide (Oasis HLB, 60 mg, 3 mL; Waters Corporation, Milford, Massachusetts, USA). Le dosage est réalisé par HPLC. La concentration d'ergostérol est déterminée grâce à une courbe d'étalonnage réalisée avec une solution mère de concentration standard.

Un lot de disques par sac est placé dans un erlenmeyer contenant 25mL d'eau du cours d'eau filtré. Les fioles sont incubées à 10°C sous agitation pendant 48h. Cette opération est réalisée au plus vite après l'ouverture des sacs. L'objectif est de favoriser la sporulation des hyphomycètes aquatiques présents sur les feuilles. Après 48h l'eau est récupérée. Les spores sont conservées par l'ajout de formol afin d'avoir une concentration finale de formol de 2,4%. Les disques de feuilles récupérés sont lyophilisés et pesés. La solution contenant les spores est conservée pour être analysés par la suite.

Statistiques

Une ANCOVA (analyse de la covariance) a été utilisée pour comparer l'ensemble des cinétiques de décomposition. Dans les deux cas, un test post-hoc de Tukey est effectué pour les comparaisons deux à deux.

Des régressions linéaires multiples sont réalisées pour déterminer quels facteurs influencent le plus la décomposition. Les variables sont ajustées une à une, le nouveau modèle n'est conservé que si l'augmentation de la variance expliquée est significative.

Une régression PLS (Partial Least Square) est également réalisée. Cette analyse a l'avantage de permettre l'utilisation d'un nombre de variables supérieur au nombre d'observations.

Une ACP est réalisée pour déterminer les relations entre les sites et entre les variables mesurées. Pour la biomasse fongique, les différences entre origines sont testées avec une ANOVA et les comparaisons deux à deux avec un test post-hoc de Tukey. L'effet de l'amendement sur la biomasse fongique est testé avec une ANOVA en utilisant un deuxième facteur « zones d'origine » pour associer chaque site à son témoin.

Résultats

Caractérisation des feuilles

La teneur en calcium et magnésium est plus élevée sur les sites amendés que sur leurs témoins (tableau 4). Les plus fortes concentrations de ces deux éléments sont logiquement observées dans les feuilles provenant des sites calcaires (Vezon et Marieulles) suivis de près par le site amendé sur substrat granitique Longfoigneux. Pour le Mg, aucune différence significative n'a été observée entre ce site et les sites calcaires, par contre, le Ca y est significativement inférieur, mais supérieur à tous les autres sites. Le site de la forêt de Humont amendé en 1991 est plus riche en Ca que celui amendé en 2008. Le site amendé en 2011 (Xertigny) est parmi les plus faibles concentrations.

Aucun effet significatif de l'amendement sur la teneur en phosphore n'est observé entre les sites acides ($P=0,32$). Une interaction très significative ($P = 9.10^{-5}$, les sites calcaires exclus) entre le facteur amendement et la zone d'origine des feuilles montre l'effet important de la zone d'origine sur l'effet de l'amendement. Les deux sites calcaires fournissent des feuilles beaucoup plus riches en phosphore. Les feuilles provenant du site Vezon sont plus de cinq fois plus riches en P que la moyenne des sites sur roche acide et deux fois plus riche que l'autre site calcaire. Le rapport des éléments C : P, ne permet pas plus de différencier les sites amendés ou non ($P = 0,31$).

La teneur en carbone de la litière provenant de sites amendés est significativement inférieure ($P = 0,04$) à celle des témoins acides non amendés (probablement du fait de l'augmentation du Ca). Les différences de teneur en azote (supérieure pour les sites non amendés) et du ratio C : N (inférieur pour ces mêmes sites) sont presque significatives ($P = 0,06$ pour ces deux variables).

Ni la nature du substrat ni l'amendement n'a d'effet significatif sur la pénétrabilité, aucune origine ne se différencie des autres. La LMA est inférieure dans deux sites (Longfoigneux et Gentil sapin) mais aucun effet de l'amendement n'est détectable.

Le taux de lignine est affecté par la zone géographique d'origine de la litière ($P = 7.10^{-5}$) mais pas par l'amendement. Le taux de cellulose est identique entre les différentes origines, on ne trouve pas d'effet ni de l'amendement ni de la zone d'origine.

Cinétiques de décomposition

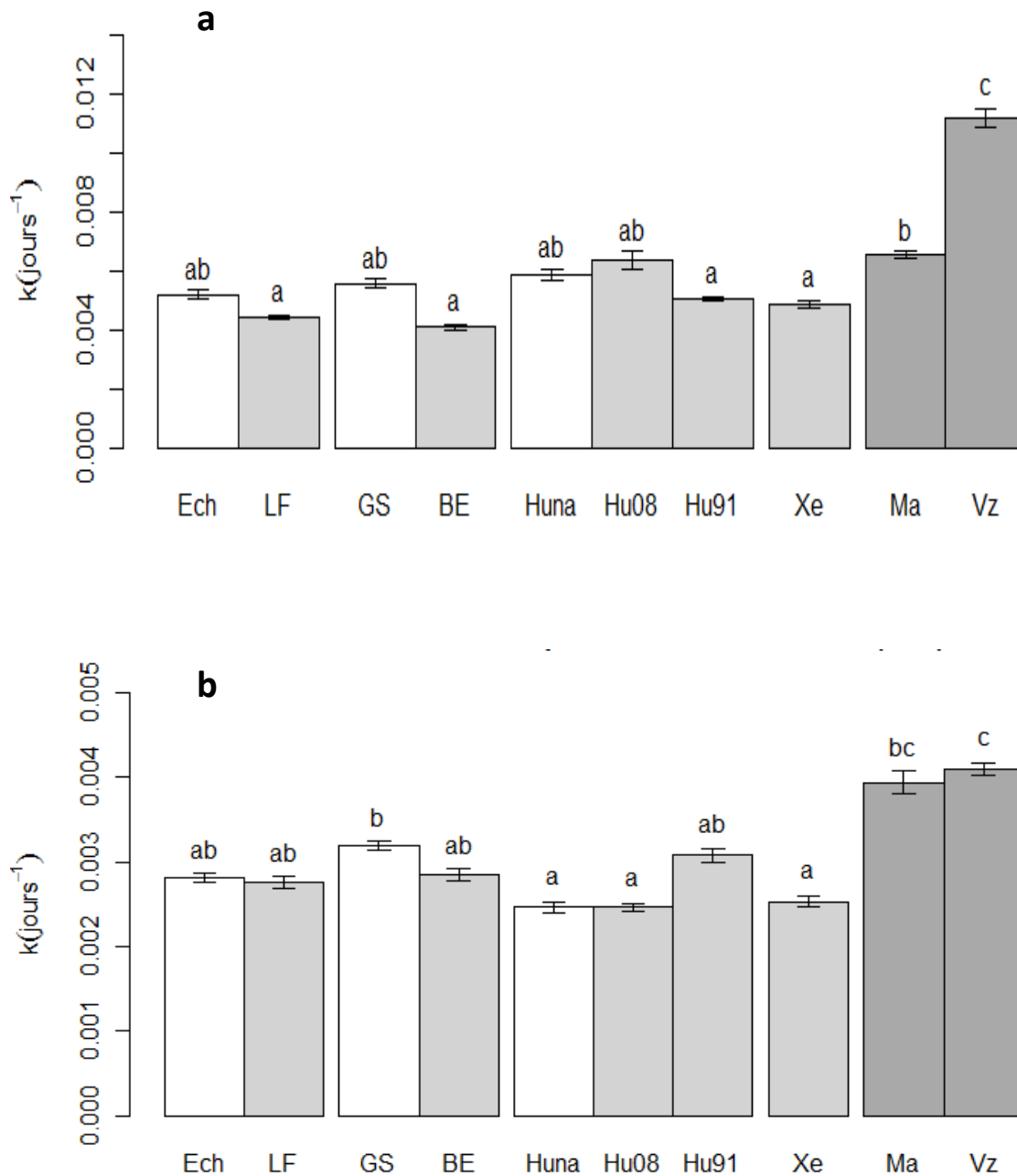


Figure 2 : Taux de décomposition (k) en sac grosses mailles (a) et fines mailles (b) calculée selon le modèle exponentiel pour chaque site d'origine de la litière (Ech = Echarges, LF = Longfoigneux, GS = Gentil sapin, BE = Base des escaliers, Huna = Humont 3, Hu08 = Humont 1, Hu91 = Humont 2, Xe = Xertigny, Ma = Marieulles, Vz = Vezon, les caractéristiques des sites sont dans le tableau 1). En blanc : sites non amendés, en gris clair : sites amendés, en gris sombre : sites calcaires. Les barres d'erreur représentent l'intervalle de confiance à 95% (IC_{95}). Une même lettrine indique une absence de différence significative ($\alpha=0,05$). Les comparaisons multiples sont réalisées avec une ANCOVA et les comparaisons deux à deux sont réalisées avec un test post hoc de Tukey.

Origine	Amendement	Mg (%)	Ca (%)	P (%)	C (%)	N (%)	C/P	C/N	Résistance (N)	LMA (g.m ⁻²)	Cellulose (%)	Lignine (%)
Echarges (granite)	Non amendé	0.045 ^c (0.004)	0.463 ^{de} (0.02)	0.04 ^{cd} (0.001)	50 ^{ab} (0.45)	0.88 ^{ab} (0.021)	3226 ^{ab} (92)	66.4 ^{ab} (1.57)	2.68 ^a (0.21)	63.3 ^a (2.5)	26.7 ^a (0.4)	30.6 ^b (0.007)
Long Foigneux (granite)	Amendé en 2003	0.134 ^a (0.01)	1.12 ^b (0.03)	0.061 ^c (0.006)	47.1 ^{cd} (0.29)	0.823 ^b (0.007)	3865 ^a (80)	66.8 ^{ab} (0.95)	1.75 ^a (0.07)	36.1 ^c (1.3)	30.3 ^a (0.005)	29.7 ^b (0.015)
Gentil Sapin (grès)	Non amendé	0.042 ^c (0.002)	0.53 ^d (0.05)	0.033 ^d (0.001)	49.2 ^b (0.13)	0.887 ^{ab} (0.043)	2759 ^{abc} (196)	65 ^{ab} (3.06)	2.35 ^a (0.34)	40.7 ^{bc} (1.3)	28.9 ^a (0.021)	30.2 ^b (0.003)
Basse des escaliers (grès)	Amendé en 2003	0.063 ^{bc} (0.004)	0.63 ^{cd} (0.03)	0.047 ^{cd} (0.004)	50 ^{ab} (0.16)	0.99 ^a (0.049)	2054 ^c (240)	59.2 ^b (2.74)	3.16 ^a (0.54)	53.5 ^{ab} (2)	29.4 ^a (0.007)	35.6 ^{ab} (0.013)
Humont (grès)	Amendé en 2008	0.059 ^{bc} (0.005)	0.383 ^{ef} (0.05)	0.035 ^d (0.001)	50.4 ^a (0.25)	0.78 ^b (0.036)	3764 ^a (108)	75.7 ^a (3.4)	2.59 ^a (0.47)	59.4 ^a (2.6)	28.7 ^a (0.022)	36.9 ^a (0.006)
Humont (grès)	Amendé en 1991	0.083 ^b (0.014)	0.797 ^c (0.05)	0.041 ^{cd} (0.005)	49.8 ^{ab} (0.1)	0.81 ^b (0.01)	3187 ^{ab} (377)	71.7 ^a (0.92)	2.59 ^a (0.55)	59.3 ^a (3.8)	30.6 ^a (0.008)	35.0 ^{ab} (0.017)
Humont (grès)	Non amendé	0.054 ^{bc} (0.003)	0.23 ^g (0.01)	0.057 ^c (0.004)	50.1 ^{ab} (0.21)	0.893 ^{ab} (0.012)	2290 ^{bc} (157)	65.5 ^{ab} (1.04)	2.31 ^a (0.36)	61.2 ^a (2)	29.8 ^a (0.004)	37.4 ^a (0.012)
Xertigny (grès)	Amendé en 2011	0.048 ^c (0.004)	0.29 ^{fg} (0.01)	0.034 ^d (0.001)	49.3 ^{ab} (0.32)	0.817 ^b (0.023)	3738 ^a (45)	70.5 ^a (1.55)	2.81 ^a (0.32)	55.2 ^a (5.7)	26.5 ^a (0.021)	31.2 ^{ab} (0.009)
Marieulles (calcaire)	Non amendé	0.131 ^a (0.011)	1.837 ^a (0.12)	0.12 ^b (0.015)	47.7 ^c (0.04)	0.78 ^b (0.029)	1043 ^d (132)	71.5 ^a (2.59)	1.7 ^a (0.29)	62 ^a (2.3)	24.8 ^a (0.004)	21.9 ^c (0.01)
Vezeon (calcaire)	Non amendé	0.149 ^a (0.016)	1.753 ^a (0.05)	0.247 ^a (0.021)	46.3 ^d (0.12)	0.923 ^{ab} (0.032)	493 ^e (46)	58.7 ^b (2.16)	1.82 ^a (0.41)	58.9 ^a (3.3)	18.3 ^a (0.059)	29.3 ^b (0.025)

Tableau 4 : Caractérisation des litières. Concentration en éléments minéraux et carbone, résistance à la pénétration, masse surfacique(LMA) et concentration en lignine et en cellulose pour la litière provenant des différents sites. Les rapports C/N et C/P sont exprimés en ratio molaires. Les erreurs standards sont indiquées entre parenthèse. Une même lettrine indique une absence de différence significative ($\alpha=0,05$).

	Mg (%)	Ca (%)	P (%)	C (%)	N (%)	C/P	C/N	Résistance (N)	LMA (g.m ⁻²)	Cellulose (%)	Lignine (%)
Sites témoins	0.047	0.41	0.043	49.8	0.887	3127	65.6	2.47	55.1	28.5	32.7
Sites amendés	0.077	0.64	0.044	49.3	0.844	3100	68.8	2.58	52.7	29.1	33.7
P amendement	0.001	0.001	0.319	0.040	0.059	0.308	0.063	0.761	0.274	0.528	0.255
P zone	0.000	0.000	0.005	0.000	0.006	0.005	0.004	0.793	0.000	0.206	0.000
interaction	0.009	0.009	0.000	0.000	0.005	0.000	0.010	0.024	0.000	0.353	0.009

Tableau 5 : Caractérisation des litières sur substrat acide en fonction de l'amendement ou non (sites témoins) et résultats de l'ANOVA à deux facteurs (amendement en prenant en compte les couples de sites (P zones)).

La litière issue des sites calcaires se décompose plus rapidement quelque soit le type de maille, la différence entre le site « Vezon » et les sites acides est toujours significative, par contre ces résultats sont plus contrastés pour l'autre site calcaire dont la cinétique de décomposition n'est pas toujours différente de certains sites acides.

La vitesse de décomposition des feuilles issues des sites amendés est légèrement plus faible que celle des sites non amendés, mais cette différence n'est significative ni en FM ($P = 0,24$) ni en GM ($P = 0,06$) toutefois, dans ce dernier cas les valeurs sont proches du seuil choisi de la significativité ($\alpha = 0,05$).

Biomasse fongique

Le dosage de l'ergostérol n'a pu être réalisé que pour la première date de prélèvement. Au bout de 21 jours, peu de différences sont observables, seules les feuilles de Xertigny se distinguent par la faible biomasse d'hyphomycètes contenue et les feuilles de Vezon par la forte quantité. La biomasse fongique est corrélée avec la concentration de P ($R^2 = 0.58$, $P = 0.006$) et le taux de décomposition en FM ($R^2 = 0.41$, $P = 0.04$) et en GM ($R^2 = 0.47$, $P = 0.02$).

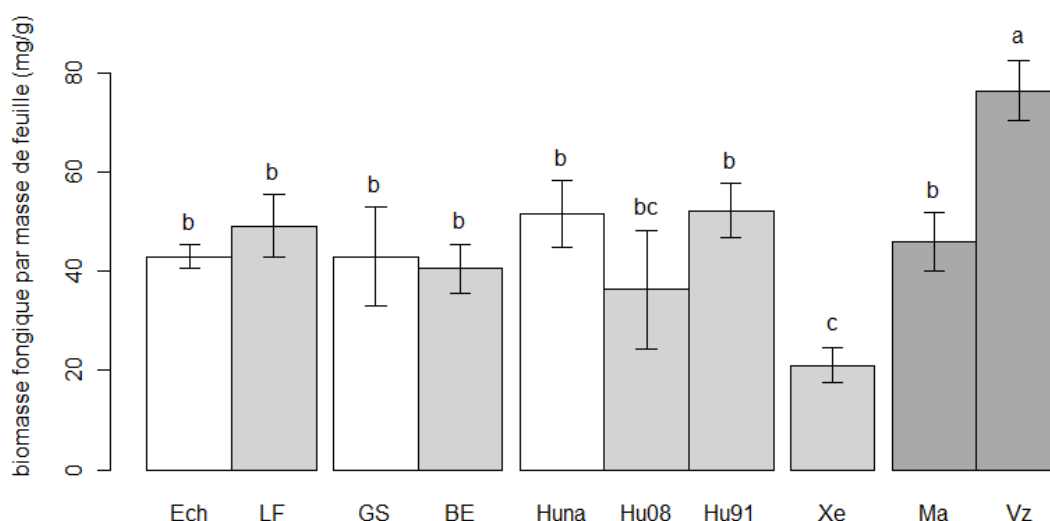


Figure 3 : biomasse fongique en mg de mycélium par g de feuille sur les feuilles provenant des dix sites après 21 jours *in situ* mesuré par le dosage de l'ergostérol. Ech = Echarges, LF = Longfoigneux, GS = Gentil sapin, BE = Base des escaliers, Hna = Humont 3, Hu08 = Humont 1, Hu91 = Humont 2, Xe = Xertigny, Ma = Marieulles, Vz = Vezon). En blanc : sites non amendés, en gris clair : sites amendés, en gris sombre : sites calcaires. Les barres d'erreur représentent l'écart type. Une même lettrine indique une absence de différence significative ($\alpha=0,05$). Les comparaisons multiples sont réalisées avec une ANOVA et les comparaisons deux à deux sont réalisées avec un test post hoc de Tukey.

Effet de la composition de la litière sur la décomposition

Type de maille	ensemble des origines				Sites d'origine sur roche acide			
	variables	VIP	comp	R ² Y	variables	VIP	comp	R ² Y
GM	P	1.49	2	0.86	C.N	1.24	3	0.92
	cellulose	1.49			Ca	1.23		
	P.lign	1.40	N.lign		1.21			
	C.P	1.05	pénétrabilité		1.07			
	Ca	0.99	C		1.04			
	C	0.97	P.lign		1.02			
	Mg	0.93	Mg		1.02			
	pénétrabilité	0.84	N		1.00			
	N.lign	0.77	C.P		0.85			
	LMA	0.71	LMA		0.83			
	lignine	0.70	lignine		0.79			
	C.N	0.47	P		0.78			
	N	0.18	cellulose		0.43			
	FM	Ca	1.32		1	0.79		
P.lign		1.29	Ca	1.41				
P		1.20	LMA	1.20				
N.lign		1.17	lignine	1.17				
cellulose		1.09	cellulose	1.11				
C.P		1.08	P	0.92				
C		1.08	C.N	0.89				
lignine		1.05	C.P	0.84				
Mg		1.04	C	0.83				
pénétrabilité		0.88	P.lign	0.74				
C.N		0.47	N	0.69				
LMA		0.18	Mg	0.55				
N		0.11	Pénétrabilité	0.46				

Tableau 6 : Importance des variables dans la projection (VIP) et pourcentage de variance expliqué (R²Y) avec une régression PLS. comp : nombres de composantes conservées dans le modèle

L'ACP réalisée nous permet de déterminer quelles variables permettent le mieux d'expliquer la dégradation de la litière issue des différents sites. Les relations entre ces variables changent si l'on inclut ou non les sites calcaires dans l'analyse. Ces deux sites ayant des concentrations en Ca, Mg et P très supérieures à celles des autres sites, ainsi qu'un taux de lignine et de cellulose beaucoup plus faible. Ces valeurs pour les sites calcaires donnent de précieuses informations sur les facteurs guidant la décomposition mais risquent de cacher les effets de

l'amendement sur les sites.

Les régressions linéaires multiples réalisées donnent deux modèles significatifs en prenant en compte les sites calcaires.

Variable réponse	équation	R ²
k _{FM}	$2,649.10^{-3} + 1,721.10^{-3}Ca - 1,254.10^{-2}Mg$	0,90
k _{GM}	$1,098.10^{-4} + 4,322.10^{-2}P + 1,031.10^{-6}C/P$	0,89

Tableau 7 : Equations déterminées d'après les régressions linéaire multiples réalisées, et pourcentage de la variance expliquée (R²). Ca, Mg, P, et C/P correspondent aux concentrations et ratios de ces éléments tel qu'indiqué dans le tableau 4.

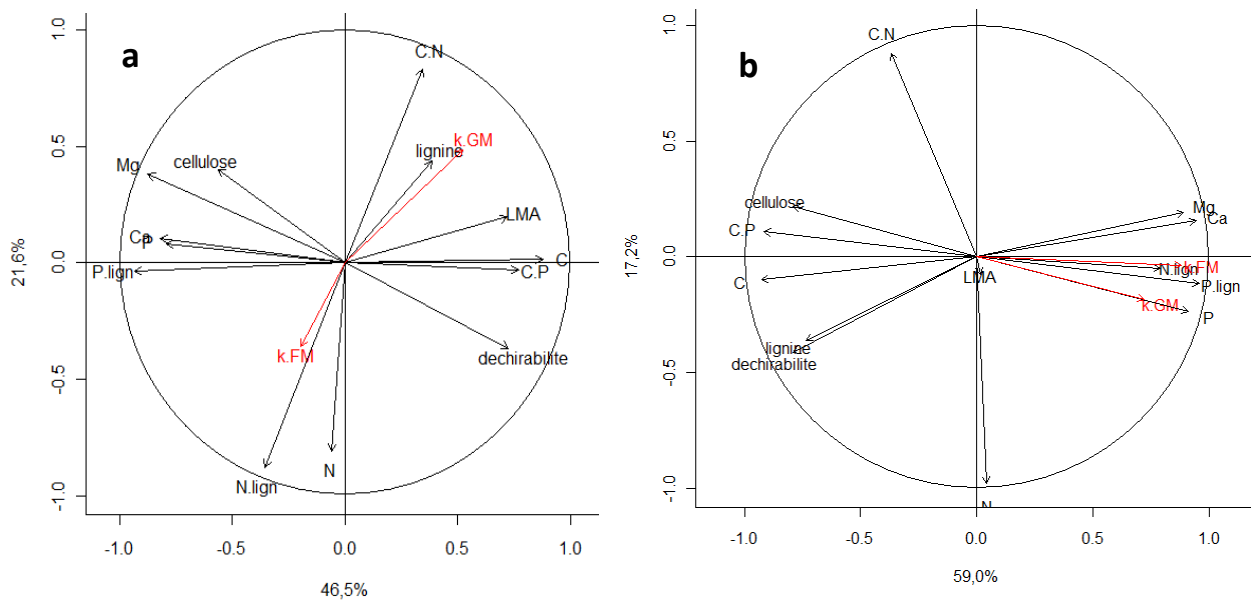


Figure 4 : Cercle de corrélation d'après l'ACP réalisé sur a) les huit sites sur substrat acide, b) l'ensemble des sites. Les constantes de décomposition en sac grosses mailles (k.GM) et en fines mailles (k.FM) sont représentées mais n'entrent pas en jeu dans la construction des axes. Les pourcentages indiqués représentent le pourcentage de variance expliqué par chaque axe.

La régression PLS réalisée (tableau 6) désigne comme variables ayant le plus d'importance le phosphore, la cellulose, ainsi que les ratios phosphore/lignine et C : P pour la constante de décomposition en GM. Les variables Ca, phosphore/lignine, phosphore et azote/phosphore expliquent mieux la constante de décomposition en FM.

Au sein des sites acides seuls, la régression linéaire multiple n'a pas permis de trouver de modèle significatif. La régression PLS donne comme variables expliquant le mieux la décomposition en GM les variables C : N, Ca, azote/lignine, et la pénétrabilité et en FM azote/lignine, Ca, LMA, lignine et cellulose.

Discussion

Différences entre les sites et facteurs explicatifs de la décomposition

Cette étude révèle des différences de décomposition marquées en fonction du site d'origine de la litière. La litière provenant du site « Vezon » a une décomposition deux fois plus rapide que celle provenant des autres sites. Ces différences sont importantes, si l'on se base sur la classification utilisée par Petersen et Cummins (1974) les feuilles de hêtre utilisées pourraient être considérées comme ayant une décomposition lente pour trois des origines, moyenne pour six et rapide pour l'une d'entre elles. Cet effet de la qualité de la feuille reste faible par rapport à l'impact que peut avoir le milieu, par exemple Baudoin (2007) révèle un taux de décomposition doublé dans un ruisseau amendé par rapport à son témoin et des variations du taux de décomposition entre les ruisseaux de 0,0160 à 0,0011.

Les litières sélectionnées représentent différentes qualités, en effet, la quasi-totalité des variables mesurées (sauf la pénétrabilité et la teneur en cellulose) montrent des différences significatives en fonction du site d'origine.

Dans le cas des sacs GM, les facteurs influençant le plus ont été le phosphore, la cellulose et les rapports phosphore/lignine et C : P. L'importance des variables phosphore et lignine dans ces résultats correspond à ce qui a été observé sur de l'aulne par Lecerf et Chauvet (2008), ou par Hladyz et al. (2008) sur un ensemble d'espèces pour lesquelles les rapports lignocellulose/P et lignine/N permettent au mieux de prédire le taux de décomposition. La biomasse fongique mesurée est également corrélée au P et à la décomposition en GM, ce qui tend à confirmer dans cette expérimentation l'importance primordiale du P.

Dans le cas des sacs FM où la décomposition n'est réalisée que par les microorganismes, les facteurs importants sont le calcium, le magnésium, le phosphore ainsi que les rapports phosphore/lignine et azote/lignine. Pour la part de la décomposition due aux microorganismes, le calcium est le facteur expliquant le mieux la constante de décomposition en FM. Le lien entre cet élément et la décomposition a très peu été étudié. Les autres facteurs expliquant la décomposition en sacs FM sont les mêmes que pour la décomposition en sacs GM, avec le rapport P/lignine arrivant juste après ce rapport. Les deux variables P et lignine sont très souvent citées comme les principaux facteurs expliquant la décomposition en FM (Hladyz et al. 2008, Lecerf et Chauvet 2008). Cependant, d'autres études ont montré un résultat inverse, c'est-à-dire que la décomposition par les microorganismes n'était pas en lien avec la composition initiale en P. Cependant, la lignine conservait une grande importance (Gessner et Chauvet 1994).

Il est possible que la corrélation entre la teneur en Ca de la litière et la décomposition de celle-ci soit plus liée à la forte corrélation entre le Ca et le P (les deux sites sur sol calcaire sont très riches en Ca et en P, et se décomposent beaucoup plus facilement). La lignine est connue pour être particulièrement réfractaire (Valachovic et al. 2004) et P est considéré comme un facteur limitant dans l'écosystème étudié et très important pour les organismes impliqués dans la décomposition (Danger et al., 2013)

L'analyse des communautés fongiques associées à la décomposition des différents types de litière utilisés permettrait de mieux répondre à la question de l'importance des différentes caractéristiques de la litière. La biomasse fongique bien supérieure sur le site le plus riche en

phosphore laisse supposer que la différence n'est sûrement pas seulement quantitative mais aussi qualitative.

Effet du chaulage sur la décomposition de la litière

La litière provenant des sites amendés ne se décompose pas plus rapidement que celle de leurs témoins non amendés. La tendance (non significative) est même opposée à notre hypothèse de départ. Les hyphomycètes ne représentent pas une biomasse supérieure sur la litière issue de sites amendés.

Pourtant, les opérations de chaulage ont entraîné une augmentation de la teneur en Ca et en Mg dans les feuilles sénescents. Cette augmentation est toujours effective plus de vingt ans après l'amendement. Cela permet de dire que le Ca et le Mg ne sont certainement pas des facteurs très importants pour la décomposition dans notre cas. Cette faible importance peut résulter de la relative richesse du cours d'eau en ces éléments (6,34mg.L⁻¹ pour le Ca et 3,37mg.L⁻¹ pour le Mg).

Même dans le site où les feuilles sont le plus enrichies en Ca et Mg (Longfoigneux) la décomposition se fait au même rythme que pour les feuilles du site contrôle (Echarges). Le site d'origine est situé dans les Vosges granitiques, où Rizvi et al. (2012) ont constaté une augmentation de l'épaisseur de l'humus, ce qui indique une décomposition plus lente de la litière.

Les autres facteurs ne sont pas influencés par ce traitement à l'exception de la teneur en carbone légèrement inférieure dans les sites amendés probablement du fait de l'augmentation de la contribution du Ca au poids sec de la feuille.

On pouvait s'attendre à une plus forte concentration de N et de P dans les sites amendés suite au recyclage plus rapide des nutriments (Auclerc 2012). Il est probable que, en favorisant la production d'une biomasse foliaire plus importante, le chaulage provoque également une dilution de cet élément dans les feuilles sénescents (Ferreira & Chauvet 2011).

Lorsque l'on exclut les sites calcaires, le phosphore n'a plus une grande importance dans la décomposition alors que le calcium est important, comme facteur affectant négativement la décomposition en GM et positivement en FM. Toutefois, au vu de la faible variation de la vitesse de décomposition entre ces sites, les conditions ne sont pas idéales pour déterminer quels facteurs influencent la décomposition. Cela montre l'intérêt d'avoir élargi le gradient en utilisant des sites calcaires.

Le fait que le chaulage ne permette pas une accélération du processus de décomposition ne remet pas en cause l'intérêt de ces amendements pour la restauration des écosystèmes impactés par l'acidification. L'amélioration de la décomposition dans certains ruisseaux amendés (Merrix et al., 2006, Baudoin 2007) montre une restauration au moins partielle du fonctionnement de l'écosystème, mais il n'y a pas d'effet supplémentaire attendu d'une amélioration de la qualité de la ressource.

Le site utilisé pour cette étude est un ruisseau neutre, il est possible que les résultats seraient plus dans le sens de l'hypothèse de départ si un ruisseau acide avait été choisi étant donné que les éléments Ca et Mg sont plus limitant en milieu acide. Il serait judicieux d'approfondir la question en travaillant sur des ruisseaux acides, plus pauvres en nutriments et sur les ruisseaux dont le bassin versant a été amendé. Bien que dans ces cas, la décomposition soit plus réduite, les changements de la qualité de la litière pourraient avoir plus d'impact sur sa décomposition.

Conclusion

Cette étude a permis de montrer que dans le cadre d'un cours d'eau neutre, la décomposition des litières issues de sites amendés ne diffère pas de celles issues de sites témoins, cela malgré une augmentation significative du calcium et du magnésium dans les feuilles sénescentes. Les résultats semblent indiquer une grande importance de ces éléments comme facteurs explicatifs de la décomposition, mais la lignine et le phosphore sont plus sûrement les paramètres les plus importants dans ce processus.

La variabilité intraspécifique est importante, même en restant dans une même zone géographique, aussi bien au niveau de la composition et de la structure de la feuille qu'au niveau du taux de décomposition.

Bibliographie

- AFNOR (1990) Eaux-Méthodes d'Essais. Association Française de Normalisation, Ed. AFNOR, Paris
- Angeli N. *Evolution de la composition chimique des ruisseaux vosgiens: Analyse rétrospective et effet d'un amendement calco-magnésien*. Thèse de doctorat. France : Université Henri Poincaré Nancy 1. Faculté des sciences et techniques, 2006. 458 p.
- Auclerc A. *Impact d'amendements calco-magnésiens sur la diversité des macroinvertébrés de sols forestiers et sur certains processus fonctionnels associés. Cas du massif vosgien (nord-est, France)*. Thèse de doctorat. France : LIEBE - Laboratoire Interactions Ecotoxicologie Biodiversité Ecosystèmes - UMR 7146, 2012.
- Bärlocher F. « Leaf Mass Loss Estimated by Litter Bag Technique ». In : Graça MAS, Bärlocher F, Gessner MO (éd.). *Methods to Study Litter Decomposition: A Practical Guide*: Springer Netherlands, 2005. p. 37-42. ISBN : 978-1-4020-3348-3, 978-1-4020-3466-4.
- Bärlocher F. « Reproduction and dispersal in aquatic hyphomycetes ». *Mycoscience*. janvier 2009. Vol. 50, n°1, p. 3-8.
- Baudoin J.-M. *Biodiversité et fonctionnement de cours d'eau forestiers de tête de bassin: effet de l'acidification anthropique et d'une restauration*. Thèse de doctorat. France : LIEBE - Laboratoire Interactions Ecotoxicologie Biodiversité Ecosystèmes - UMR 7146, 2007. 221 p.
- Clivot H., Danger M., Pagnout C., Wagner P., Rousselle P., Poupin P., Guerold F. « Impaired Leaf Litter Processing in Acidified Streams ». *Microb. Ecol.* janvier 2013. Vol. 65, n°1, p. 1-11.

- Cornut J., Clivot H., Chauvet E., Elger A., Pagnout C., Guerold F. « Effect of acidification on leaf litter decomposition in benthic and hyporheic zones of woodland streams ». *Water Res.* 1 décembre 2012. Vol. 46, n°19, p. 6430-6444.
- Danger M., Funck J. A., Devin S., Heberle J., Felten V. « Phosphorus content in detritus controls life-history traits of a detritivore ». *Funct. Ecol.* juin 2013. Vol. 27, n°3, p. 807-815.
- Dangles O., Gessner M. O., Guerold F., Chauvet E. « Impacts of stream acidification on litter breakdown: implications for assessing ecosystem functioning ». *J. Appl. Ecol.* 2004. Vol. 41, n°2, p. 365-378.
- Enriquez S., Duarte C., Sandjensen K. « Patterns in Decomposition Rates Among Photosynthetic Organisms - the Importance of Detritus C-N-P Content ». *Oecologia.* juillet 1993. Vol. 94, n°4, p. 457-471.
- Ferreira V., Chauvet E. « Future increase in temperature more than decrease in litter quality can affect microbial litter decomposition in streams ». *Oecologia.* 2011. Vol. 167, n°1, p. 279-291.
- Fisher S. G., Likens G. E. « Stream Ecosystem: Organic Energy Budget ». *BioScience.* janvier 1972. Vol. 22, n°1, p. 33-35.
- Gessner M. O. « Proximate Lignin and Cellulose ». In : Graça MAS, Bärlocher F, Gessner MO (éd.). *Methods to Study Litter Decomposition: A Practical Guide* : Springer Netherlands, 2005. p. 115-120. ISBN : 978-1-4020-3348-3, 978-1-4020-3466-4.
- Gessner M. O., Chauvet E. « Importance of stream microfungi in controlling breakdown rates of leaf litter ». *Ecology.* 1994. Vol. 75, n°6, p. 1807-1817.
- Gessner M. O., Chauvet E. « A case for using litter breakdown to assess functional stream integrity ». *Ecol. Appl.* 2002. Vol. 12, n°2, p. 498-510.
- Gessner M. O., Chauvet E. « Ergosterol-to-biomass conversion factors for aquatic hyphomycetes ». *Appl. Environ. Microbiol.* 1993. Vol. 59, n°2, p. 502-507.
- Gessner M. O., Swan C. M., Dang C. K., McKie B. G., Bardgett R. D., Wall D. H., Hättenschwiler S. « Diversity meets decomposition ». *Trends Ecol. Evol.* 2010. Vol. 25, n°6, p. 372-380.
- Graça M. A. S. « The Role of Invertebrates on Leaf Litter Decomposition in Streams – a Review ». *Int. Rev. Hydrobiol.* 2001. Vol. 86, n°4-5, p. 383-393.
- Graça M. A. S., Maltby L., Calow P. « Importance of fungi in the diet of *Gammarus pulex* and *Asellus aquaticus* I: feeding strategies ». *Oecologia.* 1 février 1993. Vol. 93, n°1, p. 139-144.
- Graça M. A. S., Zimmer M. « Leaf Toughness ». In : Graça MAS, Bärlocher F, Gessner MO (éd.). *Methods to Study Litter Decomposition: A Practical Guide* : Springer Netherlands, 2005. p. 121-125. ISBN : 978-1-4020-3348-3, 978-1-4020-3466-4.

- Guérol F., Boudot J. P., Jacquemin G., Vein D., Merlet D., Rouiller J. « Macroinvertebrate community loss as a result of headwater stream acidification in the Vosges Mountains (N-E France) ». *Biodivers. Conserv.* juin 2000. Vol. 9, n°6, p. 767-783.
- Hladyz S., Gessner M. O., Giller P. S., Pozo J., Woodward G. « Resource quality and stoichiometric constraints on stream ecosystem functioning ». *Freshw. Biol.* mai 2009. Vol. 54, n°5, p. 957-970.
- Krauss G.-J., Solé M., Krauss G., Schlosser D., Wesenberg D., Bärlocher F. « Fungi in freshwaters: ecology, physiology and biochemical potential ». *FEMS Microbiol. Rev.* 2011. Vol. 35, n°4, p. 620-651.
- Laguerue C., Kominoski J. S., Danger M., Baudoin J.-M., Lamothe S., Lambrigot D., Lecerf A. « Experimental shading alters leaf litter breakdown in streams of contrasting riparian canopy cover ». *Freshw. Biol.* octobre 2011. Vol. 56, n°10, p. 2059-2069
- Layer K., Hildrew A. G., Woodward G. « Grazing and detritivory in 20 stream food webs across a broad pH gradient ». *Oecologia.* février 2013. Vol. 171, n°2, p. 459-471.
- Lecerf A., Chauvet E. « Intraspecific variability in leaf traits strongly affects alder leaf decomposition in a stream ». *Basic Appl. Ecol.* 2008. Vol. 9, n°5, p. 598-605.
- Merrix F. L., Lewis B. R., Ormerod S. J. « The effects of low pH and palliative liming on beech litter decomposition in acid-sensitive streams ». *Hydrobiologia.* novembre 2006. Vol. 571, p. 373-381.
- Minshall G. W. « Role of Allochthonous Detritus in the Trophic Structure of a Woodland Springbrook Community ». *Ecology.* janvier 1967. Vol. 48, n°1, p. 139.
- Petersen R. C., Cummins K. W. « Leaf processing in a woodland stream ». *Freshw. Biol.* 1974. Vol. 4, n°4, p. 343-368.
- Pye M. C., Vaughan I. P., Ormerod S. J. « Episodic acidification affects the breakdown and invertebrate colonisation of oak litter ». *Freshw. Biol.* novembre 2012. Vol. 57, n°11, p. 2318-2329.
- Rizvi S. H., Gauquelin T., Gers C., Guérol F., Pagnout C., Baldy V. « Calcium-magnesium liming of acidified forested catchments: Effects on humus morphology and functioning ». *Appl. Soil Ecol.* novembre 2012. Vol. 62, p. 81-87.
- Sariyildiz T., Anderson J. M. « Variation in the chemical composition of green leaves and leaf litters from three deciduous tree species growing on different soil types ». *For. Ecol. Manag.* 16 mai 2005. Vol. 210, n°1-3, p. 303-319.
- Sverdrup H., Warfvinge P., Nihlgaard B. « Assessment of soil acidification effects on forest growth in Sweden ». *Water. Air. Soil Pollut.* 1994. Vol. 78, n°1-2, p. 1-36.

Tixier G. *L'acidification anthropique des eaux de surface: effets sur les communautés de macro invertébrés benthiques : Autoécologie et réponses d'espèces caractéristiques des ruisseaux de tête de bassin des Vosges*. Thèse de doctorat. France : LBFE - Laboratoire biodiversité et fonctionnement des écosystèmes, 2004. 270 p.

Valachovic Y. S., Caldwell B. A., Cromack Jr K., Griffiths R. P. « Leaf litter chemistry controls on decomposition of Pacific Northwest trees and woody shrubs ». *Can. J. For. Res.* 2004. Vol. 34, n°10, p. 2131–2147.

Vannote R. L., Minshall G. W., Cummins K. W., Sedell J. R., Cushing C. E. « The River Continuum Concept ». *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* janvier 1980. Vol. 37, n°1, p. 130–137.

Dégradation de la matière organique dans les ruisseaux vosgiens :
Effet indirect des amendements sur la qualité des litières

Résumé : Les amendements calco-magnésiens sont utilisés afin de favoriser la restauration des écosystèmes aquatiques de tête de bassin versant face à l'acidification anthropique. L'effet de ces amendements sur le processus de décomposition a fait l'objet de plusieurs études, mais l'effet indirect sur la décomposition par l'intermédiaire d'une modification de la qualité de la litière n'a jamais été étudié. L'hypothèse de départ est que les sites amendés produiront une litière plus riche qui se décomposera plus rapidement. Pour répondre à cette question, de la litière de hêtre (*Fagus sylvatica*) provenant de cinq sites amendés et de trois témoins acides a été incubée dans un ruisseau unique. La litière provenant de deux sites calcaires a été ajoutées afin d'élargir le gradient de qualité de litière. L'utilisation de litière de qualité différente avait pour but de déterminer quelles caractéristiques influencent le taux de décomposition. L'analyse chimique de cette litière a révélé une augmentation de la concentration en Ca et en Mg de la litière provenant de sites amendés et une diminution du pourcentage de carbone. Par contre, aucun des autres facteurs étudiés n'a montré de différence liée à l'amendement. Des différences de décomposition marquées ont été observées. La litière issue des sites calcaires se décompose beaucoup plus rapidement. Les concentrations en phosphore et en lignine semblent être les facteurs les plus importants expliquant le taux de décomposition. Par contre, l'amendement ne permet pas une décomposition plus rapide, la tendance étant même inverse.

Mots clés : Décomposition, amendement calco-magnésien, ruisseau forestier, qualité de la litière.

Breakdown of organic matter in streams: Indirect effects of liming on litter quality

Abstract: Calcium–magnesium liming is a currently used method to enhance headwater stream ecosystems recovery from anthropogenic acidification. The effect of liming on ecological processes such as decomposition was the subject of many studies, but indirect effects on breakdown rate caused by a change in litter quality have never been studied. The original hypothesis was that liming would produce a richer litter that would decompose more rapidly. To answer this question, Beech (*Fagus sylvatica*) litter from five limed areas and from three acid controls have been submerged in the same river. Litter from two calcareous sites where added to extend the litter quality gradient. The use of litter of different quality aimed to determine factors in litter structure and composition that influence breakdown rate. Chemical analysis showed higher level of Ca and Mg concentrations in litter from limed sites and lower level of carbon. None of the other factors studied had significant differences between limed and control samples. Differences in litter breakdown rates were important. Litter from calcareous sites decomposed faster. Phosphorous and lignin content seem to be the most important factor to predict breakdown rate. However, decomposition of litter from limed sites was not faster, in fact the opposite trend was observed.

Keywords: Litter decomposition, calcium-magnesium liming, forest stream, litter quality