



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-theses-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>



Université de Lorraine
Laboratoire des Interactions Ecotoxicologie, Biodiversité,
Ecosystèmes
LIEBE CNRS UMR 7146

Ecole Doctorale Sciences et Ingénierie Ressources
Procédés Produits Environnement
RP2E ED 410

Thèse de doctorat présentée par

Apolline AUCLERC

en vue de l'obtention du grade de Docteur de l'Université de Lorraine
mention Ecotoxicité, Biodiversité, Ecosystèmes

**EFFETS D'AMENDEMENTS CALCO-MAGNESIENS SUR LA
DIVERSITÉ DES MACROINVERTÉBRÉS DE SOLS FORESTIERS ET
SUR CERTAINS PROCESSUS FONCTIONNELS ASSOCIÉS.
Cas du massif vosgien (nord-est, France)**

Soutenue publiquement le 12 juin 2012 devant le jury composé de

RAPPORTEUR	Thierry GAUQUELIN - Professeur, Université de Provence, IMBE, MARSEILLE
RAPPORTEUR	Eric BLANCHART - Directeur de Recherche, IRD, MONTPELLIER
EXAMINATEUR	Mickael HEDDE - Chargé de Recherche, INRA, PESSAC
EXAMINATEUR	Arnaud LEGOUT - Chargé de Recherche, INRA, CHAMPENOUX
EXAMINATEUR	Jean-François PONGE - Professeur émérite, MNHN, BRUNOY

DIRECTEUR DE THESE	François GUEROLD - Professeur, Université de Lorraine, LIEBE, METZ
CO-ENCADRANTE	Johanne NAHMANI - Chargée de Recherche, CNRS, CEFÉ, MONTPELLIER



REMERCIEMENTS

Et voilà c'est le moment pour moi d'écrire cette partie tant désirée. Heureuse d'être arrivée jusque là, heureuse de pouvoir remercier tous les gens qui m'ont soutenue, qui ont cru en moi et que j'ai eu la chance de connaître tout au long de cette thèse, Ô période inoubliable de ma vie.

Tout d'abord mes remerciements les plus forts sont pour mes deux encadrants. Le premier François GUEROLD, qui a accepté d'accueillir une limousine (la vache, la voiture ou la fille) dans son gué rôle de directeur de thèse. Un grand merci pour tout ce que tu m'as inculqué (le savoir, la force que tu as à faire passer des messages difficile à faire passer, la patience, la vulgarisation scientifique...).

La deuxième Johanne NAHMANI (alias môman), merci d'avoir accepté toutes mes blagues pourries, de m'avoir fait connaître tous tes contacts, de m'avoir fait vivre l'expérience exceptionnelle mexicaine et de m'avoir tellement appris, les traits, le sol, la vie quoi... et sur les vers de terre (mais tu n'as pas réussi à me faire passer de l'autre côté de la force...mon cœur restera toujours avec les Collemboles).

J'adresse mes remerciements aux membres du jury qui ont accepté d'évaluer mon travail de thèse : Thierry GAUQUELIN, Eric BLANCHART, Mickael HEDDE, Arnaud LEGOUT et Jean-François PONGE. Merci beaucoup Jean-François, c'est grâce à toi que j'arrive ici et que mon chemin semble continuer dans la Recherche et promis je resterais toujours TON étudiante.

Merci à Jean-Pierre ROSSI que je n'ai jamais rencontré mais qui m'a tellement appris, aidé et conseillé pendant cette thèse. Merci à Yvan CAPOWIEZ, le maître végétarien de la tomographie et mondial en plus ! J'en profite pour faire la bise à tes deux p'tits bouts de choux et merci Line pour tes plats succulents.

Je tiens à remercier toutes les personnes qui ont aidé dans le projet avant et pendant la thèse (Jean-François MASFARAUD, Delphine ARAN (vive la CEC et les andosols!), Claudine, Chantal, Anne-Marie, Marie-Andrée, Antoinette, Aurore, Emmanuel L., Philippe R., Laetitia...) pour le tri manuel des bestioles pour lequel il vous a fallu du courage pour affronter les araignées géantes des Vosges. Bravo aux porteurs de plus de 500kg de sol vosgien (JF. M., Christophe PAGNOUT, Philippe W., Yvan, Hugues). Un grand merci à Philippe WAGNER, j'ai aimé tous ces moments passés sur le terrain et dans ton camion (surtout derrière), tu sais rendre les Vosges encore plus belles qu'elles ne le sont. Grâce à toi, j'ai eu l'honneur de faire la connaissance de Jérôme et Nadia, de rejouer aux échecs, de goûter à des spécialités régionales (master flambé au kirsch, le baeckeofe MIAM !), et de connaître des moments inoubliables de réchauffement

avec le Picon Bière après des journées de terrain dans la montagne vosgienne dans laquelle je n'ai pas réussi à observer la bête des Vosges, ni le loup... Je tiens également à remercier toutes les personnes participant au projet ANR Recover et principalement Thierry GAUQUELIN, Hussain RIZVI, Charles GERS, Virginie BALDY, Jean-Luc DUPOUEY..., et les financeurs du projet, l'ANR et la ZAM. Merci à Guy GEHIN (ONF Cornimont) pour son marc trop doux et son miel fait par une abeille qui a fait des heureux jusqu'en Limousin et merci à sa femme Ghislaine. Les belles vaches vosgiennes ont également fourni le munster à mon papa, merci à elles ! Merci à tous les agents ONF, Bruno VAXELAIRE, Pascal MOUGEL (ONF Cornimont), Sylvain LEBLOND (ONF moussey), Jean-Luc DEBIAS (ONF forêt de HUMONT). Merci à Philippe ROUSSELLE pour tous ses conseils chimiques et ses sourires, merci à Jean-François POINSAINT pour toutes les minutes de rire et la construction des mésocosmes. Chantal, je n'oublierai jamais les innombrables feuilles triées ensemble dès mon arrivée au labo. Merci à Maryline pour tous ces coups de mains et bisous à Gary, Mireille je te remercie pour ton Endnote si fabuleux.

Un très chaleureux remerciement à Etienne IORIO pour m'avoir offert une formation sur les chilopodes et à Alain PASQUET qui m'a fait connaître le monde des araignées tellement fascinant. J'en profite également pour remercier Jorg SPELDA (diplopodes), Emmanuel LAPIED (vers), Henry CALLOT (coléoptères) pour leur aide dans la détermination des individus échantillonnés durant cette thèse.

Merci à Charline FREYBURGER (INRA Nancy) pour le scan des colonnes de sol, Marc BUE (INRA Nancy) pour m'avoir initiée à l'enzymo, Etienne DAMBRINE et Bernd ZELLER pour leurs conseils sur l'isotopie, Jean-Pierre BOUDOT pour ses conseils sur l'aluminium dans les sols vosgiens. Un grand merci à François TOUTAIN pour la formation sur les humus et aux techniques de sorcier, Je tiens également à remercier Stephan HATTENSCHWILER pour la relecture du papier de Humont et Sandra BARANTAL qui m'a permise de décrocher un POSTDOC.

Une pensée très forte est adressée à Mickael HEDDE pour m'avoir intégrée dans le projet BETSI sur les traits de la faune du sol, et à son bras droit (ou gauche) Benjamin PEY mais c'est un faux problème... Merci à Jérôme CORTET pour son soutien et Nico j'ai adoré ta formation sur l'agrégation du sol !

Un grand merci est adressé à Michael DANGER qui a ramené un air Orséen dans un labo messin et qui amène chaque jour deux rayons de soleil : son sourire et sa femme Florence, avec laquelle j'ai adoré manipuler l'acide et discuter dans son bureau avec la nostalgie d'antan... bisous à Loïc. Sandrine c'était trop cool les dissections !

Merci aux trois stagiaires de Master (Jordan GUIZ, Sophie FLORSCH, Pierre HUGUIER) avec lesquels j'ai passé des très bons moments et qui m'ont appris la pédagogie et m'ont ouvert les yeux sur ma volonté de transmettre mes modestes connaissances, et qui m'ont montré comment calculer en 100 leçons.

Merci aux étudiants en thèse qui m'ont accueillie chaleureusement avec cette jolie poubelle vache dont je me sers tous les jours en pensant à vous (Eric, Audrey). Hugues, merci pour tes blagues en particulier celles sur les lépreux et ma préférée reste celle avec les tronçonneuses (ta mèèèèreee....). Manu, j'ai réussi à survivre à ton Fahrenheit et Jonathan j'ai aimé nos échanges dans le labo et nos chansons revisitées.

THANKS to Nano-Emilie et Fanny la blonde, mon duo de choc, la girl team de soutien dans les moments les plus messins. Et trop cool les paris sur la neige, les buffalos et puis aller j'mobalpa...

Cools les soirées avec El Papo, Eveline, Faustine (mon ptit), Mael (la touf), Pierrot que j'ai connu trop tard !!! mais vieux motard que jamais et pis je pense que c'est le début d'une longue histoire avec vous. Merci au beau sourire de Gabriel, au chocolat et aux conseils de Cyrielle et Kaïna et à tous les autres stagiaires que j'ai eu l'honneur de connaître...

Après ma venue du fond de la Creuse, merci à la ville de Metz pour m'avoir fait découvrir sa richesse historique et tous ses habitants sont tellement... le Lac Symphonie avec ses canards orangés et le golf pour toutes ces balades déstressantes du soir. Maintenant je pourrais placer précisément Metz sur la carte de France et même du Monde...

Je souhaite finir ces remerciements sur ma plus grosse pensée qui va à mes proches, Amandine et Martial qui sont venus user mon clic-clac et super les marchés de Noël ! Aurélie qui n'a pas chômé pendant 3 ans avec deux ptits garçons trop mignons, et Olivier et Socquette qui m'ont tellement soutenue, Papa y'aura plus de Munster... et Maman merci beaucoup d'être blonde...

Je dédie cette thèse à Dahli...

RESUME

Le recours à des épandages d'amendements calco-magnésiens dans les forêts acidifiées peut représenter une alternative intéressante pour corriger l'acidification des sols et la perte d'éléments nutritifs engendrés par des décennies de dépôts atmosphériques acides. Dans ce contexte, les **objectifs** de cette thèse sont d'évaluer les effets d'amendements calco-magnésiens sur (i) la diversité taxonomique et la structure des communautés des macroinvertébrés de sol forestier et sur (ii) deux processus fonctionnels associés notamment à l'activité des vers de terre, tels que la structuration du sol et l'évolution des humus.

Au cours de nos travaux, trois sites localisés dans les Vosges (nord-est, France) ont été étudiés : deux massifs forestiers (sur grès et granite) en moyenne montagne, ayant fait l'objet d'amendements aériens en 2003 et la forêt domaniale de Humont située dans les collines sous-vosgiennes, où des amendements en 1991 et 2008 ont été réalisés. Pour chaque site, l'effet de l'amendement est évalué par comparaison des caractéristiques de site amendé avec un site acide considéré comme site contrôle.

En moyenne montagne, après avoir caractérisé certains paramètres abiotiques susceptibles d'être modifiés 4 ans après l'épandage de l'amendement, l'abondance, la richesse spécifique, la structure des communautés et des réseaux trophiques ont été étudiés. Une recherche d'espèces indicatrices de l'amendement (IndVal) a également été entreprise. Ensuite, des expérimentations *in vitro* ont été réalisées afin d'évaluer les effets de l'amendement sur l'activité des vers de terre (test d'évitement, test de production de turricules, tomographie sur colonnes de sol). Dans la forêt de Humont, les effets d'amendement à moyen (4 ans après) et à long terme (20 ans après) ont été étudiés *in situ* sur la communauté de ver (diversité, densité, biomasse) ainsi que sur l'évolution des humus et la biostructuration des sols.

Les résultats montrent que 4 ans après amendement sur les bassins versants en moyenne montagne, l'abondance totale de la communauté de macrofaune a diminué, alors que les richesses spécifiques sont similaires. Cependant, la composition des communautés diffère avec moins de 50 % d'espèces communes aux sites amendés et témoins. De plus, 43 espèces ont été identifiées comme bioindicatrices de l'amendement. Une diminution de l'abondance des prédateurs a également été observée alors que la plupart des détritivores ont été favorisés par l'amendement. Les études *in vitro* montrent également son effet positif sur les activités de structuration du sol par les vers de terre (production de turricules et construction de galeries). En forêt de Humont, les amendements ont eu un effet majeur à moyen terme (4 ans) et à long terme (20 ans) sur la population d'*Aporrectodea velox*, espèce endémique des Vosges, dont la densité a été multipliée par dix. De part sa biomasse importante, cette augmentation de densité favorise l'amélioration des caractéristiques physico-chimiques du sol forestier tels que la structuration des sols et la morphologie des humus.

En conclusion, l'amendement agit comme une perturbation sur la communauté de macroinvertébrés du sol en modifiant sa composition. Par ailleurs, en favorisant des espèces détritivores et ingénieuses, nous pouvons attendre un meilleur fonctionnement du cycle des nutriments au sein de l'écosystème forestier suite à l'amendement.

Mots-clés : Macroinvertébrés - Acidification - Amendement calco-magnésien - Diversité - Dissimilarité des communautés - Espèces rares - Réseaux trophiques - Bioindicateur - Biostructures - Processus fonctionnels - Services écosystémiques.

SUMMARY

Effects of liming on macroinvertebrates diversity in forest soils and some associated functional processes in the Vosges Mountains (North-eastern, France)

The use of liming (Ca-Mg) on acidified forest can be interesting to counteract soil acidification and loss of nutrients caused by decades of acid atmospheric deposition. In this context, the aims of this work were to assess liming effect on (i) taxonomical diversity and community structure of soil macro-invertebrates and on (ii) two associated functional processes related to earthworms: soil structuration and humus evolution.

The PhD project was realised in three sites from the Vosges mountains (North-eastern, France): two forest mountain catchments (one lying on sandstone and the other on granite) limed in 2003 and the public hill forest of Humont at a lower altitude limed in 1991 and 2008. For each site, the liming effect was assessed by comparison between characteristics from a limed site with those in an acidic site considered as control. In mountain catchments, after an evaluation of some chemical parameters potentially modified 4 years after liming, the abundance, specific richness, composition and structure of soil macro-invertebrates community and food webs were studied. We searched also for species that could be considered as bioindicators of liming (IndVal). Furthermore, *in vitro* experiments were performed (avoidance tests, earthworm cast production tests, soil core tomography) to quantify the liming effects on earthworm behaviour and activity.

In the Humont forest, the medium term (4 years after liming) and long term (20 years after) effects of liming were evaluated on earthworm community (density, diversity and biomass) and on humus evolution and soil structuration.

Results showed that 4 years after liming in mountain forest, the total abundance of macro-invertebrates decreased, while the species richness were similar. However, the community structure strongly differed, and less than 50% of the species were common to limed and control sites. Moreover, 43 species appeared to be indicators of liming. Predator taxa abundance decreased whereas the detritivorous were favoured by lime addition. The *in vitro* experiments showed a positive effect of liming on soil structuration by earthworm activities (cast production and burrowing activities).

In the Humont forest, liming at medium-term (4 years) and long term (20 years) have an important effect on the *Aporrectodea velox* population, an endemic vosgian species with an increase of density by 10 fold. Related to its high biomass, this increase strongly improved soil physicochemical parameters such as soil structure and humus morphology.

These results tend to demonstrate that liming can be considered as a disturbance that have marked effects upon soil macro-invertebrate community. On the other hand by improving the abundance of saprophagous and engineers taxa we may hypothesize that liming induces a better nutrient cycle functioning within the forest ecosystem.

Keywords : Macroinvertebrates - Acidification - Liming - Diversity - Community Dissimilarity - Rare species - Food webs - Bioindicator - Biostructures - Functional process - Ecosystem services.

TABLE DES MATIERES

INTRODUCTION GENERALE.....	1
CHAPITRE 1	
CONTEXTE, ENJEUX ET PRESENTATION DES SITES D'ETUDE.....	6
PARTIE 1 : Contexte et enjeux.....	7
I. La forêt et ses fonctions	7
I.1 La place de la forêt dans le Monde, en Europe et en France	7
I.2 Les fonctions de la forêt	7
I.3 Les services écosystémiques rendus par la forêt.....	9
I.4 La gestion forestière durable	10
I.5 La filière bois-énergie.....	11
I.6 Les conséquences possibles de l'intensification de la sylviculture sur les services écosystémiques de la forêt	12
II. L'acidification des sols forestiers : origines et effets.....	13
II.1 L'acidification des sols.....	13
II.2 Les origines des dépôts acides.....	15
II.3 Les conséquences des dépôts acides.....	15
II.4 La mise en place de protocoles pour limiter les dépôts acides	16
II.4.1 Les protocoles internationaux et nationaux.....	16
II.4.2 Les conséquences de la mise en place des protocoles.....	17
III. Un remède contre l'acidification : les amendements calcaires et calco-magnésiens ?	19
III.1 Les rôles et la composition des amendements	19
III.2. Les effets des amendements sur les sols forestiers et les peuplements	21
III.3. Les effets de l'amendement sur la faune du sol	24
III.3.1 Le regroupement de la faune du sol par classe de taille	24
III.3.2 Les rôles fonctionnels de la faune du sol.....	24
III.3.2.1 Le regroupement de la faune du sol par groupe trophique	24
III.3.2.2 Le regroupement de la faune du sol par groupe fonctionnel.....	26
III.3.3. Les effets de l'amendement sur la faune du sol.....	27
PARTIE 2 : Description des sites d'étude	33
I. Présentation des Vosges.....	33
I.1 Le climat des Vosges	33
I.2 La géologie des Vosges	33
I.3 Les sols vosgiens	34
I.3.1 La sensibilité des sols vosgiens	34
I.3.2 Les types de sols vosgiens.....	35
I.4 La forêt vosgienne	37
I.5 Le dépérissement forestier et les essais d'amendement dans les Vosges	37
II. Les sites d'étude de SENONES et CORNIMONT : amendement en forêt de moyenne montagne	41
II.1 Description de l'opération d'amendement	41
II.2 L'amendement dans les Vosges gréseuses : SENONES	47
II.3 L'amendement dans les Vosges cristallines : CORNIMONT.....	49
II.4 Etat des connaissances sur les effets des amendements sur les cours d'eau	51

III. Les sites d'étude de la forêt de HUMONT, amendements dans les collines sous-vosgiennes.	52
III.1 Description des opérations d'amendements.....	52
III.2 Description des parcelles étudiées	53
III.3. Etat des connaissances sur les effets de l'amendement de 1991	56

CHAPITRE 2

EFFETS D'AMENDEMENTS SUR LES COMMUNAUTES DE MACROINVERTEBRES DU SOL DE DEUX BASSINS VERSANTS FORESTIERS DE MOYENNE MONTAGNE : CORNIMONT ET SENONES	57
---	-----------

I. Introduction.....	58
-----------------------------	-----------

II Effets de l'amendement sur les communautés de macroinvertébrés.....	59
---	-----------

II.1 Protocole d'échantillonnage	59
II.2 Changements dans la structure des communautés de macrofaune du sol suite à l'amendement	60
II.2.1 Changes in soil macroinvertebrate communities following liming of acidified forested catchments in the Vosges Mountains (North-eastern France)	61
II.2.1.1 Introduction.....	62
II.2.1.2 Materials and methods	64
II.2.1.2.1 Study sites	64
II.2.1.2.2 Sampling of soil macroinvertebrates.....	65
II.2.1.2.3 Soil chemical parameters	66
II.2.1.2.4 Macroinvertebrate data analyses	66
II.2.1.2.4.1 Preparation of data	66
II.2.1.2.4.2 Communities dissimilarities.....	67
II.2.1.2.4.3 Total abundance, mean density and taxa richness.....	67
II.2.1.2.5 Relationship between community characteristics and soil parameters	68
II.2.1.3 Results.....	68
II.2.1.3.1 Chemical parameters.....	68
II.2.1.3.2 Communities comparison.....	69
II.2.1.3.2.1 Community dissimilarities	69
II.2.1.3.2.2 Taxa richness and density	70
II.2.1.3.3 Relationship between community structure and soil properties.....	72
II.2.1.4 Discussion	75
II.2.1.5 Conclusion	79
II.2.2 Compléments à l'article	80
II.2.2.1 Evaluation de l'effort d'échantillonnage.....	80
II.2.2.2 Effet de l'amendement sur les communautés en fonction du type de microhabitat (sol, litière, mousse) et des saisons.	82
II.3 Les taxa indicateurs des bassins versants témoins vs. amendés	84
Soil macroinvertebrates as indicators of forest soil liming.....	85
II.3.1 Introduction.....	86
II.3.2 Materials and methods	87
II.3.2.1 Study sites	87
II.3.2.2 Sampling method and soil macroinvertebrates collection.....	88
II.3.2.3 Community composition.....	89
II.3.2.4 Indicator values	89
II.3.3 Results.....	90
II.3.3.1 Communities description	90
II.3.3.2 Indicator taxa.....	91
II.3.4 Discussion	95
II.3.5 Conclusion	97

III. Etude des réseaux trophiques des macroinvertébrés sur bassins versants granitiques témoin vs. amendé	98
III.1 Approche Bibliographique.....	98
III.2 Approche isotopique	100
III.2.1 Introduction.....	100
III.2.2 Matériel et Méthodes	101
III.2.3 Résultats.....	102
III.2.3.1 Analyses isotopiques sur les sols et les litières.....	102
III.2.3.2 Signatures isotopiques naturelles des macro-invertébrés	102
III.2.3.2.1 Signature isotopique $\delta^{15}\text{N}$ des araignées	103
III.2.3.2.2 Signature isotopique $\delta^{15}\text{N}$ des chilopodes.....	104
III.2.3.2.3 Signature isotopique $\delta^{15}\text{N}$ des coléoptères (adultes et larves).....	105
III.2.3.2.4 Signature isotopique $\delta^{15}\text{N}$ des diplopodes.....	107
III.2.3.2.5 Signature isotopique des autres groupes	108
III.2.4. Discussion.....	110
III.2.4.1 Analyse des signatures des sols et des humus	110
III.2.4.2 Analyse des signatures des macro-invertébrés	110
III.2.4.2.1 description des réseaux et signatures dans les sites amendé et témoin.....	110
III.2.4.2.2 analyse de l'effet saison sur la signature des invertébrés	115
III.2.4.2.3 analyse de l'effet amendement sur la signature des invertébrés	116
III.2.5 Conclusion.....	118
IV. Effets de l'amendement sur certains processus fonctionnels associés aux vers : expérimentations in vitro	121
IV.1 Adapting ecotoxicological tests based on earthworm behavior to assess the potential effectiveness of forest soil liming	122
IV.1.1 Introduction	123
IV.1.2 Materials and methods.....	125
IV.1.2.1 Non-limed and <i>in situ</i> limed soil	125
IV.1.2.2 Modified avoidance test	126
IV.1.2.3 Statistical analyses.....	128
IV.1.2.4 Cast production study	128
IV.1.2.5 Statistical analyses.....	129
IV.1.3 Results	130
IV.1.3.1 Modified avoidance test	130
IV.1.3.2 Cast production bioassay	131
IV.1.4. Discussion.....	132
IV.1.4.1 Modified avoidance test	132
IV.1.4.2 Cast production bioassay	133
IV.1.5 Conclusion.....	134
IV.2 Using X-ray tomography to evaluate the impact of liming on the burrowing activity of earthworm in an acidic forest soil under laboratory conditions.	135
IV.2.1 Introduction	136
IV.2.2 Material and Methods.....	137
IV.2.2.1 Soils and earthworms	137
IV.2.2.2 Experimental procedure.....	138
IV.2.2.3 3D-reconstruction of the burrow system and topology analysis	139
IV.2.2.4 Final surface earthworm casts, soil core pH and earthworm biomass.....	140
IV.2.2.5 Statistical analysis	140
IV.2.3 Results	140
IV.2.3.1 Soil core pH.....	140
IV.2.3.2 Final earthworm biomass and surface cast production.....	141
IV.2.3.3 Burrowing patterns	144

IV.2.3.3.1 3D burrow system characteristics.....	144
IV.2.3.3.2 Mean cumulated volume of burrows as a function of depth	145
IV.2.4 Discussion	148
IV.2.5 Conclusion.....	150
V. Synthèse des résultats obtenus concernant les effets d'amendements sur les macroinvertébrés en forêt de moyenne montagne.....	151
CHAPITRE 3	
EFFETS D'AMENDEMENTS SUR LES COMMUNAUTES DE VERS DANS LES COLLINES SOUS-VOSGIENNES : FORÊT D'HUMONT	153
I- Introduction	154
II- Long and medium-term effects of liming in acidified forest soils (Vosges Mountains, north-eastern, France) on density and biomass of earthworms and on their activity.	155
II.1. Introduction.....	156
II.2. Material and Methods	157
II.2.1 Site and plots description	157
II.2.2 Sampling methods.....	157
II.2.3 Chemical analyses.....	159
II.2.4 Physical analyses.....	160
II.2.4.1 Aggregates study.....	160
II.2.4.2 X-ray tomography	160
II.2.5 Statistical analyses	161
II.3. Results.....	161
II.3.1 Litter and soil chemical parameters	161
II.3.2 Earthworm diversity, density and biomass	164
II.3.3 Physical parameters.....	168
II.4. Discussion	171
II.5. Conclusion	174
SYNTHESE GENERALE ET PERSPECTIVES.....	175
I. Synthèse générale.....	176
II. Perspectives de recherche.....	182
II. Perspectives de gestion.....	184
REFERENCES BIBLIOGRAPHIQUES	186
ANNEXES.....	212

LISTE DES FIGURES

CHAPITRE 1 CONTEXTE, ENJEUX ET PRESENTATION DES SITES D'ETUDE

Figure 1.1 : Carte de France représentant les placettes forestières IFN par classe de sensibilité des sols aux exportations minérales	14
Figure 1.2 : Cartes de France représentant l'évolution des dépôts atmosphériques de sulfate, nitrate et ammonium de 1993 à 1998	18
Figure 1.3 : pH des sols dans le massif vosgien	34
Figure 1.4 : Cartographie des différents types de roches et des sensibilités à l'acidification des sols forestiers dans le massif vosgien	35
Figure 1.5 : Déficits foliaires des hêtraies des Vosges	38
Figure 1.6 : Localisation des 4 bassins versants étudiés sur grès au Nord des Vosges et sur granite au Sud du Massif	42
Figure 1.7 : Epandage d'amendement sur les bassins versants de montagne	45
Figure 1.8 : Photographies des sites d'étude sur grès témoin SA (a) et sur amendé SL (b)	46
Figure 1.9 : Photographies des sites d'étude sur granite témoin GA (a) et sur amendé GL (b)	46
Figure 1.10 : Cartes géologique et pédologique des 2 bassins versants gréseux du Val de Senones (SA et SL)	48
Figure 1.11 : Cartes géologique et pédologique des 2 bassins versants granitique de Cornimont (GA et GL)	50
Figure 1.12 : Localisation du troisième site d'étude dans les Vosges et plan des parcelles forestières de la forêt de Humont	52
Figure 1.13 : Photographies des parcelles étudiées en forêt de Humont	54
Figure 1.14 : Carte géologique de la forêt de Humont	54
Figure 1.15 : Position des 3 parcelles étudiées dans la forêt domaniale de Humont	55

CHAPITRE 2 : EFFETS D'AMENDEMENTS SUR LES COMMUNAUTES DE MACROINVERTEBRES DU SOL DE DEUX BASSINS VERSANTS FORESTIERS DE MONTAGNE : CORNIMONT ET SENONES

Figure 2.1 : Disposition des transects sur un bassin versant	59
Figure 2.2 : Echantillonnage des litières et des blocs de sol et tri manuel des blocs de sol	60
Figure 2.3 : Location of the limed (GL and SL) and control catchments (GA and SA) (Vosges, North-eastern, France) on granite and sandstone.	65

Figure 2.4 : Projection in the first factorial plane of the Principal coordinate analysis (PCoA) performed on soil macroinvertebrates communities of the four catchments	70
Figure 2.5 : CCA ordination biplot of macrofaunal assemblages (x54 taxa) and chemical soil parameters (x5)	73
Figure 2.6 : Courbes de raréfaction (richesse spécifique vs. nombre d'échantillons) pour les macroinvertebrés échantillonnés dans les sols, litières aux deux saisons (automne, printemps) et sur grès et granite	81
Figure 2.7 : Site <i>a priori</i> classification for indicator value calculation.	89
Figure 2.8 : Significant indicator taxa for granite catchments	92
Figure 2.9 : Significant indicator taxa for sandstone catchments	93
Figure 2.10 : Signature moyenne (et écart-type) en $\delta^{15}\text{N}$ des sols et des litières sur site témoin et amendé	102
Figure 2.11 : Signature isotopique moyenne en $\delta^{15}\text{N}$ mesurées pour différentes espèces d'araignées appartenant à 6 familles.	103
Figure 2.12 : Signature isotopique moyenne en $\delta^{15}\text{N}$ mesurées pour différentes espèces de chilopodes appartenant à 3 familles.	105
Figure 2.13 : Signature isotopique moyenne en $\delta^{15}\text{N}$ mesurées pour différentes espèces de coléoptères adultes appartenant à 4 familles.	106
Figure 2.14 : Signature isotopique moyenne en $\delta^{15}\text{N}$ mesurées pour différentes morphoespèces de larves de coléoptères appartenant à 4 familles	106
Figure 2.15 : Signature isotopique moyenne en $\delta^{15}\text{N}$ mesurées pour les diplopodes appartenant à 4 familles.	108
Figure 2.16 : Signature moyenne $\delta^{15}\text{N}$ des gastéropode, vers, dermaptère et fourmi	109
Figure 2.17 : Signature moyenne $\delta^{15}\text{N}$ des larves de diptères à l'échelle de la morphoespèce.	109
Figure 2.18 : Structure trophique des communautés de macrofaune sur les deux bassins versants témoin et amendé granitiques	119-120
Figure 2.19 : Net response (mean $\pm$ standard deviation; n=5) calculated at the end of the avoidance test performed with <i>Eisenia fetida</i> (black squares) and <i>Lumbricus castaneus</i> (open squares) as a function of the limed soil pH measured for each of the three soil treatments	130
Figure 2.20 : Cast production (mean $\pm$ standard deviation; n=5) of <i>Lumbricus terrestris</i> after exposure to seven different soil treatments for 7 days expressed in mg of fresh casts g^{-1} fresh body mass d^{-1} as a function of soil $\text{pH}_{\text{H}_2\text{O}}$	131
Figure 2.21 : Examples of 3-D reconstructions of cores from each soil and earthworm treatment after X-ray computed tomography	146
Figure 2.22 : Mean cumulated volume of burrows in relation to soil depth for <i>Aporrectodea giardi</i> , <i>Aporrectodea caliginosa</i> treatments.	147

Figure 2.23 : Schéma récapitulatif des résultats obtenus concernant les effets des amendements sur la communauté de macroinvertébrés du sol en moyenne montagne **152**

CHAPITRE 3 : EFFETS D'AMENDEMENTS SUR LES COMMUNAUTES DE VERS DANS LES COLLINESOUS-VOSGIENNES : FORET DE HUMONT

Figure 3.1 : Schematic representation of the field experimental design in one cell of the virtual grid designed in each of the three studied forest plots **159**

Figure 3.2 : Results of principal component analysis (PCA) performed on 7 chemical properties of all samples for the three soil horizon of each plot. **165**

Figure 3.3 : Histogram of earthworm density (mean $\pm$ SD; ind.m⁻²) in each plot **166**

Figure 3.4 : Histogram of earthworm biomass (mean $\pm$ SD ; g f.w m⁻²) in each plot **167**

Figure 3.5 : Aggregates distribution of soil aggregates from three plots in nine size class. **169**

Figure 3.6 : 3D representation of *in situ* burrows obtained in soil core **170**

LISTE DES TABLEAUX

CHAPITRE 1 CONTEXTE, ENJEUX ET PRESENTATION DES SITES D'ETUDE

Tableau 1.1 : Valeurs proposées pour chacun des services écosystémiques rendus par la forêt	10
Tableau 1.2 : Exemples d'amendements calcaires et calco-magnésiens réalisés en forêts	20
Tableau 1.3 : Effets déjà rapportés de l'amendement sur certains paramètres physico-chimiques des sols et des humus	22-23
Tableau 1.4 : Contribution de la macrofaune du sol aux services écosystémiques	28
Tableau 1.5 : Exemples de résultats obtenus concernant les effets de différents types d'amendements sur la faune du sol	29-32
Tableau 1.6 : Composition chimique et minéralogique moyenne du granite du Ventron (type II à Cornimont) et du grès vosgien (à Senones)	43

CHAPITRE 2 : EFFETS D'AMENDEMENTS SUR LES COMMUNAUTES DE MACROINVERTEBRES DU SOL DE DEUX BASSINS VERSANTS FORESTIERS DE MONTAGNE : CORNIMONT ET SENONES

Table 2.1 : Mean ($\pm$ SD) soil properties of the four sites	69
Table 2.2 : Soil macroinvertebrate diversity in sites	71
Table 2.3 : Observed taxa richness and shared taxa of soil macrofauna in four study sites.	71
Table 2.4 : Canonical correspondence analysis: Pearson intra-set correlations ($r \times 100$) of soil parameters (x6) with the first two axes of CCA.	73
Table 2.5 : Macroinvertebrate taxa (x54) recorded in the four catchments with code numbers used in CCA and coordinates along first two axes of CCA.	74
Tableau 2.6 : Valeurs totales, moyenne ($\pm$ écart-type) et médiane pour l'abondance (avec les fourmis / sans l'abondance des fourmis), la richesse spécifique, l'indice de Shannon, de Simpson et d'équitabilité calculés pour les communautés de macrofaune du sol sur les 4 bassins versants aux deux saisons, dans le sol et la litière pour une unité de surface (25 cm * 25 cm) ; richesse spécifique obtenue dans les mousses.	83
Table 2.7 : Total observed taxa richness and mean taxa richness in four catchments	91
Table 2.8 : Shared taxa in the four catchments for pool of data of macroinvertebrates dwelling in soil, litter and moss.	91
Tableau 2.9 : Abondance et richesse spécifique (totales et relatives) des quatre grands groupes trophiques présents sur les quatre bassins versants	98
Tableau 2.10 : Abondance et richesse moyenne des prédateurs et saprophages dans les quatre bassins versants.	99

Table 2.11 : Main physico-chemical characteristics of non-limed and <i>in situ</i> limed soils for the upper 25 cm-layer (mean $\pm$ standard deviation; n=15).	126
Table 2.12 : The three soil treatments used in the avoidance test	127
Table 2.13 : The seven soil treatments used in the CP bioassay	129
Table 2.14 : Presentation of the three soil treatments and two earthworm treatments	139
Table 2.15 : Soil pH _{H2O} before (T0) and at the end of experiment (Tf) in relation to the core depth for species and soil treatments (mean (SD)).	142
Table 2.16 : Final earthworm biomass (% of initial earthworm fresh biomass) and amount of surface casts sampled at the end of experiment (mg.g ⁻¹ .day ⁻¹)	142
Table 2.17 : Characteristics of burrow skeleton for the six treatments (mean (SD))	143

CHAPITRE 3: EFFETS D'AMENDEMENTS SUR LES COMMUNAUTES DE VERS DANS LES COLLINESOUS-VOSGIENNES : FORET DE HUMONT

Table 3.1 : Main chemical parameters for pure beech litter from the three studied plots	162
Table 3.2 : Main chemical parameters for the three soil horizons from the three studied plots	163
Table 3.3 : Physical attributes: mean ($\pm$ SD) of surface cast production and MWD (Mean Weight Diameter)	168
Table 3.4 : Mean characteristics of burrow systems in plot C and limed plot L91	169

Communication des travaux de recherche

Publications

AUCLERC, A., NAHMANI, J., ARAN, D., BALDY, V., CALLOT, H. GERS, C., IORIO, E., LAPIED, E., LASSAUCE, A., PASQUET, A., SPELDA, J., ROSSI, J-P., GUEROLD, F., 2012. Changes in soil macroinvertebrate communities following liming of acidified forested catchments in the Vosges Mountains (North-eastern France). *Ecological Engineering* 42, 260-269.

AUCLERC, A., NAHMANI, J., HUGUIER, P., CAPOWIEZ, Y., ARAN, D., GUEROLD, F., 2011. Adapting ecotoxicological tests based on earthworm behavior to assess the potential effectiveness of forest soil liming. *Pedobiologia*, 54S, S63-S68. 9th International symposium on earthworm ecology. Xalapa, Veracruz, Mexico.

IORO E., NAHMANI J., AUCLERC A., 2008. Une remarquable anomalie de segmentation chez un spécimen du genre *Lithobius* (s.str.) (Chilopoda, Lithobiomorpha, Lithobiidae). *Le Bulletin d'Arthropoda*, (38): 13-17.

Communications orales

AUCLERC A., NAHMANI J., CAPOWIEZ Y., WAGNER P., GUEROLD F., 2012. Impact d'amendements calco-magnésiens à moyen et long terme en milieu forestier sur les populations du ver endémique vosgien *Aporrectodea velox* et sur son rôle fonctionnel. 11èmes Journées d'étude des sols. 19-23 mars 2012- INRA Versailles.

AUCLERC A., HUGUIER P., CAPOWIEZ Y., GUÉROLD F., NAHMANI J., 2010. Using earthworm behaviour (avoidance, cast production and burrowing activities) to assess the effects of liming on the functioning of anthropogenically acidified forest soils. ISEE9. 9th International symposium on earthworm ecology. Xalapa, Veracruz, Mexico, 5-10/09/2010.

AUCLERC A., ARAN D., PAGNOUT C., WAGNER P., MASFARAUD J.-F., GUÉROLD F., NAHMANI J., 2009. Impact d'un amendement calco-magnésien sur la macrofaune du sol et sur certains processus fonctionnels associés dans les Vosges. 10èmes Journées d'Etude des Sols. Strasbourg, 12-14/05/2009.

CLIVOT H., ARAN D., ROUSSELLE P., AUCLERC A., DEVIN S., NAHMANI J., WAGNER P., BAUDA P., POUPIN P., PAGNOUT C., GUÉROLD F., 2009. Restauration de bassins versants acidifiés : effet sur la diversité des communautés bactériennes du sol. 10èmes Journées d'Etude des Sols. Strasbourg, 12-14/05/2009.

Communications affichées

AUCLERC A., NAHMANI J., ARAN, D., GUEROLD, F., 2010. Impact d'un amendement calco-magnésien sur la macrofaune du sol dans les Vosges. Séminaire de l'Ecole doctorale RP2E. Nancy, 28/01/2010.

INTRODUCTION

GENERALE

Les pouvoirs politiques et la société prennent peu à peu conscience des services écologiques qu'assurent les écosystèmes au profit de l'homme ^{1,2}. Les services écologiques doivent être considérés comme « les produits finis » (end-products) du fonctionnement des écosystèmes, ce fonctionnement étant lui-même caractérisé par un ensemble de processus fonctionnels assurés par une diversité d'acteurs microbiens, animaux et végétaux en constantes interactions. La fragmentation des habitats, les changements d'occupation des sols, les espèces invasives, la surexploitation des ressources et les pollutions chimiques constituent des causes majeures d'érosion de la biodiversité, pouvant générer *in fine* une altération des services écosystémiques.

Face à l'accroissement des besoins alimentaires et énergétiques des populations mais aussi des taux de pollution qu'elles engendrent, le maintien des services écosystémiques apparaît donc au centre des préoccupations sociétales. Dans ce contexte, des demandes réglementaires de directives européennes telles que la directive cadre sur l'eau (2000/60/CEE) et la future directive cadre pour la protection des sols ont été établies. Enfin, l'acquisition de connaissances fondamentales relatives au fonctionnement des écosystèmes figure dans les objectifs du plan stratégique pour la diversité 2011-2020 adopté en octobre 2010 à Nagoya et sur la très récente Stratégie Nationale pour la Biodiversité 2011-2020³ (SNB).

Parmi les différentes formes de pollutions atmosphériques générées par les activités humaines, les « pluies acides » ont soulevé au cours des décennies passées un intérêt considérable tant dans la communauté scientifique que politique. L'acidification des écosystèmes qui résulte des dépôts acides - en plus de l'acidification naturelle de certains sols se développant sur un substrat géologique pauvre en minéraux - se manifeste notamment dans des secteurs éloignés de centres urbains et exempts d'activités industrielles et agricoles. En France, des problèmes d'acidification se sont déclarés dans différentes régions mais c'est surtout dans les Vosges que leurs manifestations ont été le plus étudiées notamment en raison de signes de dépérissements forestiers et la déminéralisation des ruisseaux.

¹ MEA (*Millenium Ecosystem Assessment*) née en 2000 à la demande du Secrétaire général des Nations Unies. Instaurée en 2001, elle a pour objectif d'évaluer les conséquences des changements écosystémiques sur le bien-être humain.

² *L'approche économique de la biodiversité et des services liés aux écosystèmes. Contribution à la décision publique*. Rapport du groupe de travail présidé par B. Chevassus-au-Louis. Centre d'Analyse stratégique. Avril 2009. 376p

³ Stratégie nationale pour la biodiversité 2011-2020. Dévoilée le 19 mai 2011 Stratégie énoncée à partir des engagements internationaux actés à Nagoya en 2010 pour enrayer la perte de biodiversité. Elle s'intègre à toutes les politiques publiques et concerne notamment l'eau, les sols, le climat, l'énergie, l'agriculture, la forêt, l'urbanisme et les infrastructures.

Un objectif désormais affiché est de tenter de rétablir l'état de santé des écosystèmes forestiers dégradés par des décennies de dépôts acides. Dans cette optique, le recours à des épandages d'amendements calco-magnésiens peut représenter une alternative dans les situations les plus critiques pour tenter de restaurer les écosystèmes acidifiés. L'amendement permettrait ainsi de recouvrer les services rendus par la forêt tels que la fourniture d'une eau de qualité ou la production de biomasse.

C'est dans ce contexte que le projet Recover (2008-2012) financé par l'Agence Nationale de la Recherche a été défini (ANR Biodiversité) avec pour titre : « Amendements de bassins versants forestiers acidifiés et restauration de la biodiversité ». Dans ce projet, l'amendement est décrit comme une alternative possible pour contrer l'acidification et l'appauvrissement en bases plutôt que d'attendre la restauration spontanée des écosystèmes acidifiés. Une telle pratique doit permettre d'atteindre différents objectifs : éviter le déclin des forêts, préserver la ressource en eau et restaurer la biodiversité.

L'objectif du projet s'inscrit donc dans une démarche visant à évaluer, comprendre et prédire la dynamique temporelle de la diversité biologique et certains processus fonctionnels associés en réponse à l'acquisition progressive des nouvelles caractéristiques physico-chimiques des sols et des eaux induites par les amendements. Ces études sont essentielles pour apprécier de façon intégrative et globale, la pertinence sur le long terme de telles opérations de remédiation à l'échelle du bassin versant dans les Vosges. *In fine* elles doivent permettre de proposer et valider des pratiques de gestion forestière plus respectueuses des cycles biogéochimiques tout en favorisant le retour d'une diversité biologique.

Ce travail de thèse s'intègre directement dans les objectifs du projet en évaluant les effets d'amendements sur les macroinvertébrés du sol forestier. Ces organismes dont la diversité est importante jouent un rôle prépondérant dans le fonctionnement des sols. Ils sont ainsi impliqués dans la fourniture des services écosystémiques rendus par la forêt par leur rôle direct dans les processus de dégradation des litières (cycle des nutriments) et dans la structuration des sols.

L'originalité de ce travail de thèse réside dans un premier temps sur l'étude des effets d'une tentative de restauration d'écosystèmes forestiers par amendement calco-magnésien, opération réalisée pour la première fois à grande échelle en France et ce, sur deux substrats géologiques différents. Par ailleurs, afin de considérer au mieux la biodiversité des macro-invertébrés des sols présents sur les sites, tous les groupes taxonomiques - déterminés au niveau spécifique pour la plupart - qui composent la communauté dans les sols, les litières et les mousses ont été étudiés en prenant également en compte les larves d'insectes. Ensuite en plus d'évaluer les effets de l'amendement sur la biodiversité taxonomique, une quantification fonctionnelle de son effet a été également réalisée.

OBJECTIFS ET HYPOTHESES

Dans le cadre de cette étude en milieu forestier, nous poursuivrons deux objectifs à savoir l'évaluation des effets d'amendements calco-magnésiens sur (i) la diversité taxonomique et la structure des communautés des macroinvertébrés du sol et sur (ii) deux processus fonctionnels associés notamment à l'activité des vers de terre, tels que la structuration du sol et l'évolution des humus.

Suite aux opérations d'amendement, nous posons une première hypothèse selon laquelle les changements de conditions édaphiques (augmentation du pH et des concentrations en cations basiques) vont induire des modifications d'abondance, de composition, et de richesse spécifique au sein des communautés de macroinvertébrés et modifier la structure des réseaux trophiques.

Nous testerons ensuite l'hypothèse selon laquelle l'amendement, par ses effets positifs sur les communautés de vers de terre (augmentation de diversité, de densité, de biomasse), se traduit par une amélioration des processus fonctionnels associés (évolution des humus, structuration des sols).

Dans toutes les études présentées dans cette thèse, l'effet de l'amendement est évalué par comparaison des caractéristiques d'un site amendé avec un site acide considéré comme site contrôle.

ORGANISATION DU MANUSCRIT

Le manuscrit est structuré en quatre chapitres :

Le premier chapitre replace l'étude dans le contexte et les enjeux scientifiques et sociétaux liés à la gestion de la forêt française. Après le rappel des services écosystémiques rendus par la forêt tempérée, les impacts de certaines pressions anthropiques (*e.g.* intensification de la sylviculture et pollution atmosphérique) sur ces services sont présentés. Ensuite un état des connaissances sur les effets des amendements sur les écosystèmes forestiers ainsi que leurs effets déjà rapporté sur la faune du sol sont présentés. Ce premier chapitre se termine par la description des sites d'étude.

Le deuxième chapitre détaille les résultats de trois approches différentes utilisées afin d'évaluer les effets d'un amendement à moyen terme (4 ans) sur la structure et la composition de la communauté de macrofaune du sol de deux bassins versants forestiers de moyenne montagne sur deux substrats géologiques différents (granite et grès). Ensuite deux approches *in vitro* élaborées afin d'évaluer l'impact de l'amendement sur l'activité des vers de terre sont également détaillées.

Dans le troisième chapitre, une dernière étude *in situ* réalisée dans une forêt à plus basse altitude (collines sous-vosgiennes) est présentée. Le rôle de cette expérimentation est de mettre en évidence les effets d'amendements à moyen (3 ans) et long terme (20 ans) sur la communauté de ver de terre et leurs effets sur l'évolution des humus et la biostructuration des sols.

Les résultats des différentes études sont synthétisés et discutés dans le quatrième chapitre et de nouvelles perspectives de recherche et de gestion seront également proposées.

CHAPITRE 1

CONTEXTE, ENJEUX ET PRESENTATION DES SITES D'ETUDE

PARTIE 1 : Contexte et enjeux

I. La forêt et ses fonctions

I.1 La place de la forêt dans le Monde, en Europe et en France

Les forêts occupent 31 % de la superficie totale des terres à la surface de la planète, soit 4 milliards d'hectares (FAO, 2010). Les forêts européennes⁴ représentent environ 1 milliard d'hectares, soit 25 % de la superficie forestière mondiale et 45 % de la superficie totale des terres en Europe, de 0 à Monaco à 73 % en Finlande (FAO, 2011). La superficie forestière de l'Europe n'a cessé de croître entre 1990 et 2010. Cette expansion est le résultat de nouvelles plantations forestières et de l'expansion naturelle des forêts sur des terres précédemment dédiées à des usages agricoles. La forêt française recouvre une superficie de 15,7 millions d'hectares en métropole (28,6 % du territoire, IFN, 2008). Les superficies boisées sont en forte progression depuis plus de deux siècles, et en 50 ans, elles se sont accrues de 4 millions d'hectares supplémentaires. La forêt française abrite 138 espèces d'arbres: les feuillus, avec trois espèces dominantes (chêne, hêtre, châtaignier) représentent les 58 % de la superficie forestière, particulièrement en plaine. Les résineux (pins, épicéas, sapins et douglas) prédominent dans les forêts landaises et de montagne, alors que des forêts mixtes se rencontrent à l'interface entre plaine et montagne. La forêt publique, gérée par l'Office national des forêts (ONF) représente 26 % des forêts françaises et se répartit entre les forêts domaniales (1,5 M ha) et les autres forêts publiques (2,5 M ha, essentiellement des forêts des collectivités locales, communes) alors que la forêt privée correspond aux $\frac{3}{4}$ de la forêt française (11,69 M ha) et domine partout en France, sauf dans le Nord Est (63 % de forêts publiques).

I.2 Les fonctions de la forêt

La forêt assure 3 fonctions principales (MEA, 2005 ; Patterson *et al.*, 2009 ; Stenger *et al.* 2009) :

(i) une fonction environnementale puisqu'elle a un rôle central dans la régulation du climat par la séquestration du carbone; elle joue également un rôle dans la protection contre l'érosion

⁴ La Russie est incluse par la FAO dans la sous-région forestière de l'Europe (FAO, 2011)

en stabilisant les sols par les réseaux racinaires et la couverture de l'humus, et en présentant des obstacles physiques naturels aux fortes précipitations et aux ruissellements. Elle intervient dans la fixation des berges des cours d'eau, la protection des terrains montagneux et joue également un rôle non négligeable de tampon dans le cycle de l'eau (ralentissement du ruissellement, maintien de l'humidité des sols superficiels, alimentation des nappes souterraines, recyclage des eaux de pluie). Enfin, elle héberge une flore et une faune très variées (oiseaux, mammifères, insectes, *etc.*)

(ii) une fonction de production puisque 15 millions d'hectares de forêt ont une vocation de production en France et environ 60 millions de m³ de bois sont récoltés chaque année dans les forêts métropolitaines. Cette exportation de biomasse est destinée à la construction, à la fabrication de meubles, papiers, cartons, ou sert de bois de chauffage contribuant ainsi à l'économie verte⁵.

(iii) une fonction sociale importante puisqu'elle offre un lieu de détente et de loisirs, certains d'entre eux générant une ressource financière non négligeable (*e.g.* la chasse).

Dans les écosystèmes forestiers, les sols assurent différentes fonctions déterminantes qui dépendent strictement des cycles biogéochimiques (Costanza *et al.*, 1997 ; Coleman *et al.*, 2004) :

(i) une fonction de production liée au pool d'éléments biodisponibles ;

(ii) une fonction écologique liée à la biodiversité fonctionnelle présente dans le sol avec les rétroactions ou le contrôle qu'elle exerce sur les cycles de C et N en particulier ;

(iii) une fonction environnementale telle que l'épuration des eaux de surface.

Les sols forestiers jouent également un rôle important dans le stockage du carbone organique, avec 650-800.10⁹ t stockés à la surface de la Terre, dont la moitié en forêt tempérée (Girard *et al.*, 2005). Les litières du sol représentent 5 à 15 % de la masse du Corg du sol (dans les forêts de feuillus : entre 2 et 20 t.ha⁻¹, résineux : 4 à plus de 50 t.ha⁻¹, avec les valeurs les plus fortes dans les sols acides). Les variations de stockage de carbone organique dans les sols forestiers sont liées à deux facteurs interactifs: les changements climatiques et les actions anthropiques.

⁵ Le Programme des Nations unies pour l'environnement (PNUE) définit l'économie verte dans les termes suivants: "*une économie qui engendre une amélioration du bien-être humain et de la justice sociale, tout en réduisant sensiblement les risques environnementaux et les pénuries écologiques*".

Ainsi les sols reçoivent de l'énergie qui circule au sein de l'écosystème forestier sous forme biologique avec la matière organique, physique (énergies liées aux infiltrations d'eau, drainage et variations de température) et chimique (oxydations et hydrolyses) (Lavelle, 1997).

I.3 Les services écosystémiques rendus par la forêt

La prise de conscience par l'homme des bienfaits que lui offrait la nature est difficile à dater. C'est à partir de l'après guerre que s'est réellement développée l'idée que ses bienfaits pouvaient être menacés par les activités humaines. Il a tout d'abord été question de « capital naturel » dans les années 1950, puis de services environnementaux dans les années 1970 avant l'apparition de l'expression « services écosystémiques ». Entre 2001 et 2005, le Millennium Ecosystem Assessment (MEA) a permis de rassembler des scientifiques et décideurs du monde entier et représente le premier programme évaluant les interactions entre les enjeux économiques, sociaux et écologiques à l'échelle mondiale. L'objectif était de mettre en évidence l'importance de la conservation de la biodiversité pour le maintien de l'activité économique et le bien-être des populations. Le MEA s'inscrit dans une approche anthropocentrée et utilitariste de la biodiversité visant à recenser et à quantifier les biens et services produits par les écosystèmes, qui ont un impact positif sur le bien-être humain: les services écosystémiques (MEA, 2005). 43 services écosystémiques sont retenus pour une évaluation du territoire français répartis en plusieurs registres: les services d'approvisionnement (biens produits par les écosystèmes et consommés par l'être humain), les services de régulation (services environnementaux ayant un impact positif sur le bien-être humain), les services culturels (bénéfices immatériels que l'être humain tire de la nature en termes de santé, loisirs, connaissance, plaisir esthétique, de liberté, et d'identité) et les services de soutien qui sont nécessaires aux autres services (*e.g.* cycles des éléments, production primaire et d'oxygène, pollinisation, formation et maintien des sols).

Les changements de biodiversité comme la perte d'essences forestières par exemple, conduisent à l'altération des services écosystémiques qui supportent et satisfont la vie de l'homme. La biodiversité participe en effet à la capacité d'adaptation des écosystèmes forestiers aux changements environnementaux (changements climatiques brusques, tempêtes, crues...) puisqu'elle contribue à la stabilité et la résilience des écosystèmes forestiers (Bengtsson *et al.*, 2000). La biodiversité joue également un rôle fonctionnel dans les écosystèmes par l'augmentation de la quantité et la qualité des services rendus, notamment

comme l'accroissement du rendement forestier. La méconnaissance de la valeur de la biodiversité peut conduire à une mauvaise gestion de la biodiversité qui peut engendrer son érosion, ou même quelque fois sa conservation peu justifiée. C'est ainsi que l'évaluation économique (analyse coûts-bénéfices) des services rendus par la biodiversité et les écosystèmes peut servir d'appui à la justification d'une décision ou à quantifier une action afin d'aboutir à des situations où les bénéfices sont supérieurs aux coûts. Dans ce contexte, le rapport « Approche économique de la biodiversité et des services liés aux écosystèmes » (Chevassus-au-Louis *et al.*, 2009) tend à montrer que l'ensemble des services rendus par la forêt a une valeur moyenne de l'ordre de 970 € / ha / an (Tableau 1.1).

Tableau 1.1 : Valeurs proposées pour chacun des services écosystémiques rendus par la forêt (€/ha/an). D'après Chevassus-au-Louis *et al.*, 2009

SERVICES	VALEUR PROPOSEE (€/ha/an)
Services de prélèvement	
- bois	75 € (75 à 160 €)
- autres produits forestiers	10 à 15 €
Services de régulation	
- fixation carbone	115 €
- stockage carbone	414 € (207 à 414 €)
- autres gaz atmosphérique	Non évaluée
- eau (quantité annuelle)	0 €
- eau (régulation des débits)	Non évaluée
- eau (qualité)	90 €
- protection (érosion, crues)	Non évaluée
- biodiversité	Non évaluée directement (par l'intermédiaire des autres services)
- autres services de régulation (santé, etc.)	Non évaluée
Services culturels	
- promenades (hors cueillette et chasse)	200 €
- chasse	55 – 69 €
- autres services culturels	Non évaluée
TOTAL	Env. 970 €

I.4 La gestion forestière durable

D'après les nombreux services rendus par la forêt, on comprend pourquoi il est nécessaire de conserver la biodiversité. Suite à la Conférence des Nations Unies sur l'environnement et le développement (Rio de Janeiro, 1992) qui a défini les grands principes du développement durable, la notion de gestion forestière durable a été créée lors de la Conférence d'Helsinki (1993) pour la protection des forêts en Europe. Elle consiste en « *la gestion et l'utilisation des forêts et des terrains boisés, d'une manière et à une intensité telles, qu'elles maintiennent leur diversité biologique, leur productivité, leur capacité de régénération, leur vitalité et leur capacité à satisfaire, actuellement et pour le futur, les*

fonctions écologiques, économiques et sociales pertinentes, aux niveaux local, national et mondial, et qu'elles ne causent pas de préjudice aux autres écosystèmes ». Cette définition a abouti à la détermination de critères (ressource forestière, santé des forêts, production et récolte, diversité biologique, fonctions de protection de la forêt et autres services rendus par la forêt) (Lisbonne, 1998) et à la création d'indicateurs d'une gestion forestière durable (*e.g.* surface de forêt, dépôts de polluants atmosphériques, déficit foliaire, propriétés chimiques des sols... IFN, 2010). L'engagement des pays à renseigner et améliorer régulièrement les critères et indicateurs a été confirmé en 2003 par la Conférence de Vienne. Cette dernière recommandait notamment l'intégration des critères et indicateurs dans la mise en œuvre des Programmes forestiers nationaux. Les conférences de Varsovie en 2008 et Oslo en 2011 ont validé les indicateurs comme outils des politiques forestières européennes. Ainsi depuis 1995, la France s'est attachée à publier tous les 5 ans un rapport intitulé « Les indicateurs de gestion durable des forêts françaises métropolitaines » qui présente des indicateurs dits « de Vienne » et des indicateurs spécifiquement français (*e.g.* gains et pertes de surface forestière, présence simultanée de plusieurs espèces d'ongulés, les forêts sous influence urbaine...).

I.5 La filière bois-énergie

Au niveau européen, l'objectif de la filière bois-énergie vise à doubler d'ici 2020, la part des énergies renouvelables dans la consommation énergétique des États membres, afin d'atteindre 20 % du mix énergétique. Pour la France, cet objectif est fixé à 23 % d'énergie renouvelable (Gaymard, 2010). Face à ce défi, les énergies issues de la biomasse, en particulier d'origine forestière, jouent un rôle déterminant, et vont probablement être plus que jamais mobilisées. La récolte forestière devra ainsi augmenter de 50 % pour répondre aux objectifs du « paquet énergie climat » européen, d'ici 2020 qui a été adopté en 2008 par la Commission Européenne (Auroy *et al.*, 2011). La France est le premier producteur et consommateur de bois-énergie en Europe et ce marché évolue très rapidement vers des unités collectives et industrielles de grosse puissance. La filière forêt-bois représente en France, 450 000 emplois pour 100 000 entreprises. Le bois est en effet considéré comme la première énergie renouvelable française (en 2006: 9,3 / 16,9 Mtep) qui permettrait la réduction des émissions de gaz à effet de serre (4 m^3 de bois = économie d'une tonne de pétrole, soit l'émission de 2 à 2,5 tonnes de CO_2 fossiles dans l'atmosphère). Le développement de la filière bois-énergie est également au cœur de plusieurs objectifs fixés par le Grenelle de l'Environnement (2007), et ainsi encouragé par de nombreux dispositifs d'aides publics

fiscaux, financiers, réglementaires, institutionnels. Ceux-ci visent à développer l'utilisation de la biomasse forestière comme une source d'énergie, contribuant ainsi à encourager un secteur économique prometteur. Ainsi, l'idée apparaît qu'il ne s'agit plus de « produire du bois en minimisant les contraintes environnementales ou de protéger la nature en tolérant la production ».

Les Assises de la forêt, organisées en novembre 2007, se clôturent sur un plan en trois axes: (i) produire plus de bois et valoriser mieux la ressource bois: il est prévu que 12 millions de m³ de forêt soient potentiellement mobilisables par an en 2012 et plus de 20 millions de m³ en 2020, en agissant à la fois sur l'offre et la demande; (ii) protéger mieux la diversité en forêt et garantir la gestion durable; (iii) adapter les forêts françaises et anticiper le changement climatique. La loi du 3 août 2009 (loi Grenelle I) fixe ainsi les objectifs qualitatifs et quantitatifs à l'action de l'Etat dans le domaine de l'Environnement dans lesquels le bois a toute sa part (*i.e.* valoriser durablement la ressource forestière, développer les performances énergétiques et environnementales du secteur de la construction). L'avenir de la forêt passerait ainsi soit par la multifonctionnalité par conciliation sur un même territoire des fonctions économique, écologique et sociale, soit par la spécialisation (production, loisir ou biodiversité) tout en composant parallèlement avec les ressources naturelles et l'économie: l'écologie face à l'économie.

I.6 Les conséquences possibles de l'intensification de la sylviculture sur les services écosystémiques de la forêt

Cependant, les écologues mettent en garde les gestionnaires sur les conséquences possibles d'une intensification de la sylviculture en pointant trois principales menaces sur la biodiversité (Landmann *et al.*, 2009) : (i) la réduction des révolutions liée à un rabaissement de l'âge d'exploitabilité pourrait induire une diminution des vieux arbres et des bois morts, habitats privilégiés pour la biodiversité inféodée aux forêts anciennes (*e.g.* insectes saproxyliques) ; (ii) la nécessaire mécanisation qui accompagne l'intensification des prélèvements pourrait générer des tassements de sol ; (iii) la réduction du capital sur pied induirait une plus forte mise en lumière du sol, néfaste pour certains taxons ombrophiles (*e.g.* mousses ou lichens). L'intensification de l'exploitation forestière pourrait également induire la raréfaction de nombreuses espèces par uniformisation, rajeunissement, et fragmentation des habitats. Les plantations mono-spécifiques peuvent engendrer également l'augmentation de l'érosion des sols, une perte de biodiversité et ainsi un bilan économique négatif avec des manques à gagner touristiques et l'augmentation des risques naturels. Le facteur « temps »

rentre également en compte puisqu'une jeune forêt de moins de 20 ans présente moins de possibilité d'habitats, une diversité spécifique plus faible, et procure ainsi moins de services qu'une forêt plus âgée. De plus, l'utilisation prévue des rémanents pour confectionner des plaquettes destinées à être brûlées représente une menace sérieuse pour l'écosystème forestier plus précisément en diminuant la fertilité du sol : l'exploitation de toutes les parties des arbres, y compris des rémanents (bois fort commercial, petit bois de la tige, menu bois et branches) se traduira par un accroissement important de l'exportation de cations nutritifs stockés dans la biomasse, générant ainsi un appauvrissement des sols notamment en calcium et magnésium, ce qui peut engendrer, dans les régions caractérisées par des sols pauvres, des carences en éléments nutritifs et des phénomènes d'acidification (Cacot *et al.*, 2006 ; Landmann *et al.*, 2009). En retour, cela affectera la nutrition des arbres et *in fine* l'état de santé des peuplements. La biomasse (bois) et la biodiversité sont deux richesses de la forêt qui dépendent étroitement l'une de l'autre.

Au niveau national, 62 % des parcelles IFN se trouvent dans la classe de sensibilité « faible » et 15 % dans la classe « forte » (Figure 1.1 ; ONF, 2007 ; IFN, 2008). Ces zones géologiques sensibles sont caractérisées par des roches pauvres en minéraux altérables (grès, gneiss et granites) et sont situées dans les Ardennes, le Nord, l'Ouest et le Centre des Vosges, le Bassin parisien, le Morvan, les Landes de Gascogne et certains secteurs du Massif Central (Party, 1999). Les sols sensibles sont caractérisés par une acidité naturelle qui peut être aggravée par des pressions anthropiques majeures en interaction : les effets de certaines pratiques sylvicoles décrites auparavant auxquelles peuvent s'ajouter les dépôts de polluants atmosphériques acides.

II. L'acidification des sols forestiers : origines et effets

II.1 L'acidification des sols

L'acidité est une caractéristique naturelle des sols se développant sur les roches pauvres en minéraux et difficilement altérables comme nous l'avons présenté précédemment. Ces sols sont alors pauvres en cations alcalins et alcalino-terreux (Duchaufour, 1991). L'apport direct ou indirect d'acides au sol a pour conséquence une diminution de sa capacité à neutraliser les acides (Party, 1999). En fonction du potentiel d'altération et du taux de saturation en bases⁶ des sols, l'apport acide se traduira ou non par une baisse de pH ou du taux de saturation suivant deux cas possibles : (i) les charges négatives du sol augmentent et le

pH s'abaisse sous l'effet d'une augmentation de la teneur en matière organique et/ou son acidité intrinsèque. Ceci peut induire l'évolution des humus de type mull vers le moder, sous l'influence de la densification, du vieillissement du peuplement forestier, ou des substitutions d'essences (production continue d'acides organiques par les racines et dégradation lente de la matière organique des litières) ; (ii) les charges négatives n'évoluent pas ou diminuent mais l'acidité d'échange (protons et Al) augmente et le taux de saturation en bases diminue.

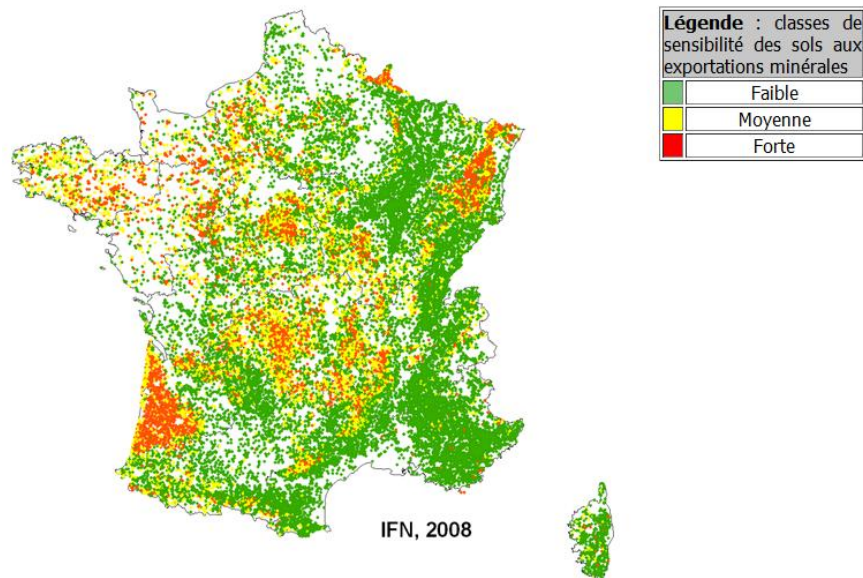


Figure 1.1: Carte de France représentant les placettes forestières IFN par classe de sensibilité des sols aux exportations minérales (IFN, 2008)

Aux altitudes élevées se cumulent plusieurs facteurs : une réserve utile en eau faible, des sols parfois appauvris par érosion, des températures basses, une pluviométrie élevée et des dépôts atmosphériques importants liés à l'exposition des crêtes et à la fréquence des brouillards acides persistants (Dambrine *et al.*, 1994 ; Angéli, 2006). Ceci aggrave les effets de l'acidification naturelle des sols. Les processus pédogénétiques sont alors amplifiés (acidolyse, complexolyse, décarbonatation, podzolisation) avec un lessivage des nutriments des sols vers les eaux de surface, conduisant à un appauvrissement progressif des sols (Krug et Frink, 1983 ; Blake, 2005).

⁶ capacité d'échange cationique d'un sol (CEC): quantité maximale de cations qu'un sol peut absorber. Taux de saturation en bases: rapport entre la somme des cations basiques échangeables (Ca^{2+} , Mg^{2+} , K^+ , Na^+ , etc.) et la CEC (Duchaufour, 1991)

II.2 Les origines des dépôts acides

L'aire industrielle a fortement contribué et contribue encore à la pollution atmosphérique globale (Vance, 2002). Parmi les polluants émis, l'ammoniac (NH_3), le dioxyde de soufre (SO_2) et d'azote (NO_x) sont à l'origine de dépôts acides. Provenant principalement de la combustion de combustibles fossiles (Campbell et Lee, 1996 ; Ayers *et al.*, 2000 ; Driscoll *et al.*, 2001), les polluants acides peuvent être transportés sur de longues distances (centaines de km) et relargués sous forme de pluies, neige, grésil, grêle ou brouillard acides. En Europe centrale, les pluies acides sévissent particulièrement en Allemagne, Pologne et République Tchèque, zone dénommée « le Triangle noir ». La petite taille des différents pays européens implique que les émissions dans une région industrielle peuvent impacter les forêts, lacs et villes d'un autre pays. En France, les valeurs d'émissions totales de soufre pour l'année 2000 étaient de 329 600 T avec comme principaux pays récepteurs la France (33 %), l'Allemagne, la Russie, la Belgique et l'Italie (CITEPA, 2011).

II.3 Les conséquences des dépôts acides

Dès les années 70, l'un des effets marquants des dépôts atmosphériques acides concernait sans nul doute le dépérissement des forêts (jaunissement des feuilles, lésions foliaires, nécrose des feuilles et des bourgeons). L'acidification chronique peut également altérer la disponibilité en nutriments et les patterns d'absorption par les racines. Les dépôts acides sont impliqués dans l'apport d'ions H^+ et d'anions vecteurs (SO_4^{2-} et NO_3^-) qui induisent le transport des ions Mg^{2+} et Ca^{2+} hors du profil de sol (principe d'électroneutralité). Ainsi les pluies acides impliquent indirectement des carences en calcium et surtout en magnésium pour les arbres (Vance, 2002). Le dépérissement des forêts est alors dû à la conjonction de différents facteurs : (i) l'affaiblissement de la santé des forêts par les carences du fait de stress acides ; (ii) l'attaque par les parasites des peuplements ainsi affaiblis ; (iii) les stress hydriques qui sont déclencheurs du dépérissement forestier (jaunissement et perte anormale de feuillage des résineux, branches desséchées, perte de vitalité des arbres, ralentissement de la croissance Landmann *et al.*, 1995 ; Landmann et Bouhot-Delduc, 1995). Les dépôts acides impliquent également l'acidification et la déminéralisation des eaux de surface (Likens *et al.*, 1996 ; Party, 1999 ; Driscoll *et al.*, 2001 ; van der Heijden *et al.*, 2011) provoquant des effets délétères sur les organismes et l'érosion de la biodiversité (Dangles et Guérold, 2000 ; Rusek and Marshall, 2000).

De plus une concentration élevée en H^+ est accompagnée le plus souvent d'une toxicité manganique et aluminique pour les organismes terrestres et aquatiques (Dambrine *et al.*, 1995 ; Girard *et al.*, 2005). L'acidité des eaux augmente également les risques de saturnisme chez l'Homme du fait d'une intoxication par le plomb provenant de la corrosion des canalisations par l'acidité de l'eau (Dambrine *et al.*, 1999).

II.4 La mise en place de protocoles pour limiter les dépôts acides

II.4.1 Les protocoles internationaux et nationaux

Le premier protocole international mis en place afin de diminuer les émissions de polluants (NH_3 , SO_2 , NO_x) a vu le jour en 1979 (Genève, Convention sur la pollution atmosphérique transfrontalière à longue distance CLRTAP). Cette convention fut signée dans le cadre de la Commission Economique pour l'Europe des Nations Unies (CEE - NU). Elle est appliquée depuis 1983 et définit les EMEP : programme de surveillance et d'évaluation du transport à longue distance des polluants atmosphériques en Europe (Angéli, 2006). Elle a permis de définir le concept de «charge critique»⁷ et de mettre en place de nombreuses lois environnementales au niveau international. D'autres protocoles ont succédé à la Convention de Genève (Genève, 1984 ; Helsinki 1985 ; Sofia, 1988 et 1991 ; Oslo, 1994 ; Aahrus, 1998 ; Göteborg, 1999). Les Clean Air Acts ont également été mis en place aux Etats-Unis (1955, 1963, 1970, 1990) ainsi que le programme Clean Air for Europe (CAFE). A la suite du Protocole d'Helsinki en 1985, 6 programmes de coopération internationale ont vu le jour dont le programme ICP Forests (Programme international de coopération sur l'évaluation et la surveillance des effets de la pollution atmosphérique sur les forêts).

En France, l'Office National des Forêts (ONF), en collaboration avec l'INRA et la Direction des Forêts, a mis en place en 1983 un réseau d'observation sur l'ensemble du massif vosgien: le DEFORPA (DEpérisssement FORestier attribué à la Pollution Atmosphérique). Ce programme de recherche visait à mieux comprendre le dépérisssement forestier observé dans les Vosges suite à la combinaison de trois facteurs : des années sèches et des sols très pauvres en nutriments que la pollution acide a encore plus appauvris (Bonneau, 1985). Ce programme portait principalement sur l'aspect général de l'arbre, la chute d'aiguilles ou des feuilles, et les colorations anormales du feuillage.

⁷ La charge critique est définie comme étant « une évaluation quantitative de la mesure de l'exposition à un ou plusieurs polluants en dessous de laquelle les éléments de l'environnement ne subissent aucun dommage significatif à court ou long terme, selon les connaissances actuelles » (UBA 2004)

En 1985, ce réseau sera étendu à l'ensemble du territoire forestier français avec pour objectifs d'évaluer l'ampleur des dommages, suivre leur évolution, mesurer les différents polluants, effectuer des recherches sur leurs effets, et enfin étudier les remèdes possibles. Alors que le programme DEFORPA est désormais depuis longtemps terminé, depuis 1992, l'ONF s'investit dans le suivi à long-terme des écosystèmes forestiers avec le réseau RENECOFOR (Réseau National de suivi à long terme des ECOSystèmes FORestiers) qui a pour mission de détecter d'éventuels changements à long terme dans le fonctionnement d'une grande variété d'écosystèmes forestiers et mieux comprendre les raisons de ces changements. RENECOFOR constitue la partie française d'un ensemble de sites permanents de suivi des écosystèmes forestiers installés dans 34 pays européens. Depuis 2008, l'impact du changement climatique et l'érosion de la biodiversité ont été également ajoutés aux questions sur l'impact de la pollution atmosphérique (sous-réseau CAETENAT : Charge Acide Totale d'origine Atmosphérique dans les Ecosystèmes Naturels Terrestres).

II.4.2 Les conséquences de la mise en place des protocoles

Les suivis des émissions et dépôts atmosphériques montrent une diminution significative des émissions de dioxyde de soufre SO_2 de 50 % au Canada et 40 % pour les Etats-Unis depuis les années 80 (McMurray *et al.*, 2004). Cette diminution est de 70 % en Europe (EMEP ; Fowler *et al.*, 2005) et de 25 % pour les émissions d'oxyde d'azote NO_x avec des disparités importantes entre les pays d'Europe de l'ouest (30 % de réduction) et les pays du sud de l'Europe (pas de changement, voire une augmentation). Les émissions d'ammoniac ont également chuté de 20 % en 20 ans (WGE, 2004). Ceci peut s'expliquer par la mobilité des sources d'émissions d'azote contrairement aux autres polluants (Fottova, 2003) mais également par le nombre de protocoles plus important concernant les émissions de SO_2 comparés à ceux visant les émissions de NO_x . Parallèlement, la diminution des émissions d'oxydes est directement liée à la diminution des dépôts acides (Likens *et al.*, 2001 ; Pretchel *et al.*, 2001 ; Cooper, 2005).

En France, les valeurs en 2009 présentées dans le rapport du CITEPA de juin 2011 montrent une diminution de 90 % des émissions de soufre entre 1980 et 2009, de 41 % pour les oxydes d'azote et de 6,2 % pour l'ammoniaque. Les dépôts de nitrates et d'ammonium suivi de 1993 à 1998 sont plus élevés dans le nord-est de la France par rapport aux autres sites (Figure 1.2).

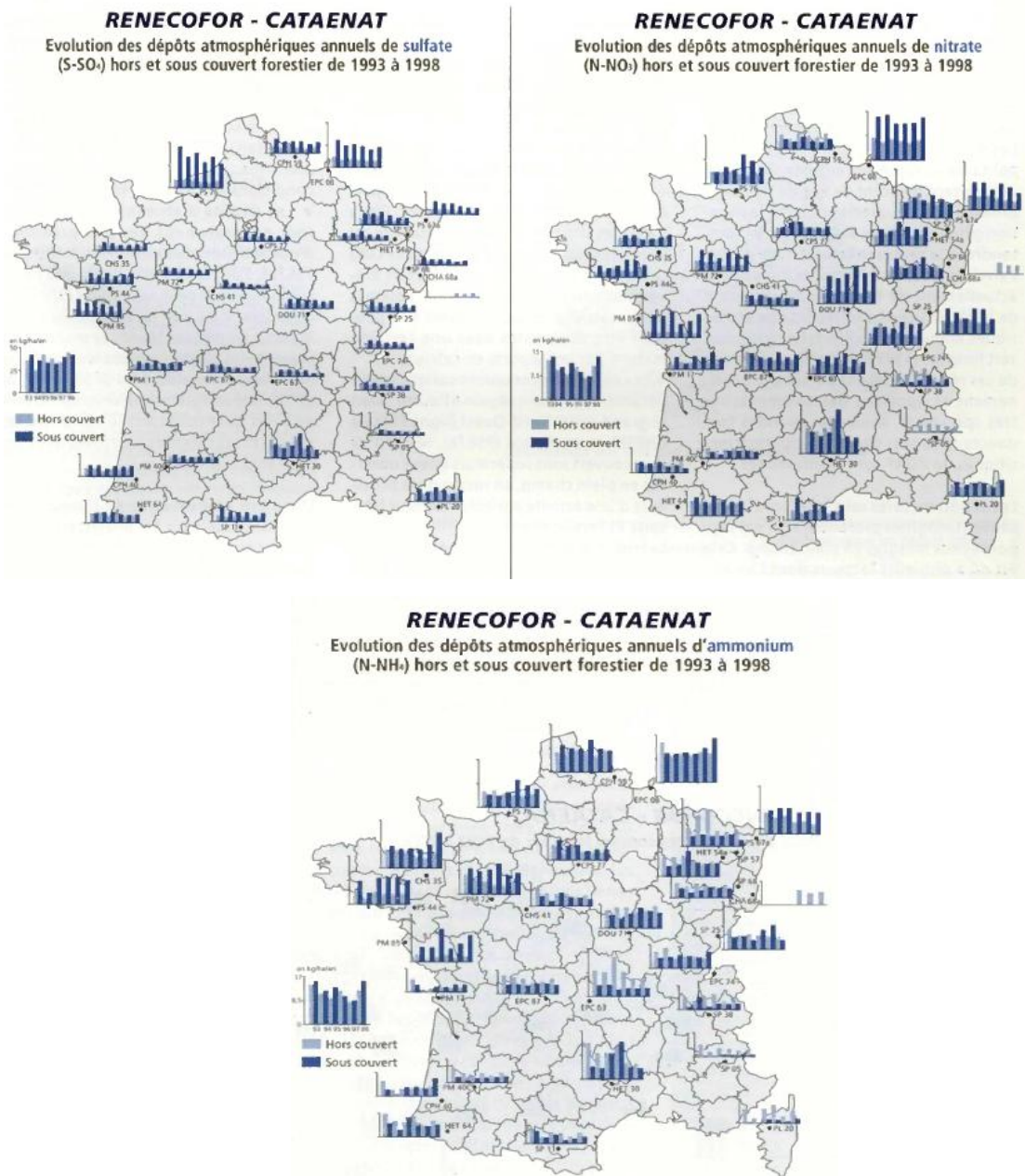


Figure 1.2: Cartes de France représentant l'évolution des dépôts atmosphériques de sulfate, nitrate et ammonium de 1993 à 1998 (RENECOFOR, 2000).

Malgré quelques signes d'amélioration de la santé des écosystèmes terrestres et aquatiques (*e.g.* augmentation du pH, amélioration de la santé des forêts) suite à la diminution des dépôts atmosphériques comme observés dans certaines régions d'Amérique du Nord, et Europe du Nord (Stoddard *et al.*, 1999 ; Fölster and Wilander, 2002 ; Kirk *et al.*, 2010), la restauration des écosystèmes dans la plupart des régions du monde reste lente et la situation tend même localement à se détériorer (Alewell *et al.*, 2000 ; Likens *et al.*, 2001 ; Oulehle *et al.*, 2006). En effet, la réduction des dépôts acides est souvent couplée avec la réduction des dépôts alcalins (calcium, magnésium et potassium).

Parallèlement, même si les dépôts atmosphériques ont nettement diminué, des sulfates se sont accumulés dans les sols. En effet les sulfates s'accumulent dans les sols en fonction de leur concentration en solution. Ainsi si leur concentration est élevée, leur adsorption est élevée, c'est ainsi que dans les années 80 les sulfates se sont accumulés dans les sols. Alors que les dépôts diminuent aujourd'hui les sulfates sont alors désorbés et par drainage ils entraînent des cations nutritifs en acidifiant d'autant les sols. De même le lessivage des nitrates induit leur présence dans les eaux de surface et peuvent provoquer une pollution des eaux (Stoddard, 1994). Tous ces processus impliquent que le temps de résilience des écosystèmes risque d'être long. Dans un tel contexte, les exportations d'éléments nutritifs par l'exploitation de bois jouent un rôle décisif dans l'appauvrissement des sols forestiers (van der Heijden *et al.*, 2011).

Les émissions de SO₂ et NO_x ont progressé respectivement de 47 % et 102 % en Asie entre 1985 et 1997 (Streets *et al.*, 2001). L'augmentation des émissions et donc des dépôts dans les pays au développement économique important comme le Japon, la Malaisie, l'Inde, et la Chine implique l'appauvrissement des sols jusqu'au déclin des pinèdes (Laarsen *et al.*, 1999 ; Aggarwal *et al.*, 2001 ; Tang *et al.*, 2001 ; Ayers *et al.*, 2002 ; Chiwa *et al.*, 2003 ; Zhao *et al.*, 2009). L'acidification représente donc toujours une menace écologique et économique pour les écosystèmes et les services qu'ils rendent.

III. Un remède contre l'acidification : les amendements calcaires et calco-magnésiens ?

III.1 Les rôles et la composition des amendements

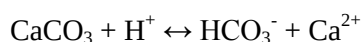
Afin de corriger le déficit en éléments minéraux et de prévenir, ou enrayer le dépérissement des forêts, certains pays ont envisagé dès la fin des années 70, l'emploi de solutions curatives plus rapides que les seules restrictions d'émissions: les amendements calcaires et calco-magnésiens. L'objectif principal de ces amendements, tel qu'il a été défini en 1985 par le gouvernement allemand, est de « *parvenir à une amélioration du sol minéral et de l'approvisionnement en nutriments et ainsi améliorer la résistance des peuplements forestiers* » (Huettl et Zoettl, 1993). Ces méthodes consistent à appliquer du calcaire sur les écosystèmes terrestres et/ou aquatiques dégradés (amendement calcaire; chaulage; « liming » en anglais). Les amendements permettraient ainsi de neutraliser une acidité excessive des sols tout en diminuant la déficience en calcium et en magnésium. Ils peuvent

être naturels (broyat de roches calcaires contenant du CaCO_3 ; dolomie ($\text{Ca}_{0.5} \text{Mg}_{0.5}\text{CO}_3$) ou manufacturés (contenant de la chaux vive CaO) (Conyers, 2006).

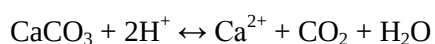
Les réactions chimiques qui interviennent pour neutraliser l'acidité (les ions H^+) sont les suivantes:

Les ions CO_3^{2-} neutralisent les protons présents dans les solutions de sols et les eaux de surface augmentant ainsi les valeurs du pH des milieux selon les équations suivantes :

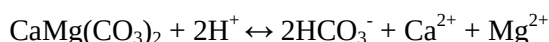
Roches calcaires :



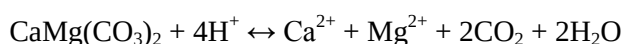
soit



Dolomie :



soit



La quantité d'amendement épandue dans les écosystèmes forestiers varient entre 50 et 8000 kg ha^{-1} mais les plus communément utilisés sont compris entre 2000 et 5000 kg ha^{-1} . Les amendements peuvent être réalisés à la main, par soufflerie ou par largage à partir d'hélicoptère. Les premières opérations ont été réalisées dans des forêts de conifères du Nord de l'Europe au début du 20ème siècle afin d'améliorer la croissance des arbres (Finlande et Suède; Lundström *et al.*, 2003). En Allemagne, le recours à des épandages calco-magnésiens est une pratique courante, et ainsi près d'un million d'hectares de forêts (particulièrement de résineux et quelques forêts de feuillus) ont été amendés dans les années 80 – 90 (Huettl et Zoettl, 1993) avec une quantité moyenne d'application de 3 t.ha^{-1} (exemples d'opération d'amendement présentés dans le Tableau 1.2).

Tableau 1.2: Exemples d'amendements calcaires et calco-magnésiens réalisés en forêts; d'après Godbold, 2003

SITE	ANNEE	TYPE D'AMENDEMENT	QUANTITE APPLIQUEE (kg ha^{-1})
Belgique (Fagne de Chimay)	1989	Calcite	50 à 8000
Allemagne (Kahleberg)	1985	Dolomie (50 % CaCO_3 , 30 % MgCO_3)	7000
Allemagne (Eggegebirge)	1985	Calcite / dolomie	3000 / 3500
Allemagne (Grunewald)	1986	Calcite/dolomie	6100
Allemagne (Forêt Noire)	1990	Dolomie (9,6 ha)	4000
Allemagne (Höglwald)	1984 à 1990	Dolomie	4000
Allemagne (Fichtel montagnes)	1983	Dolomie	10000
Allemagne (Thuringer)	1988	Dolomie (16 % MgO)	De 500 à 8000
Allemagne (Hils montagne)	1984	Calcite	2000-3500
Suède (Aseda)	1977	Calcite	5000
Suède (Farabol)	1976 à 1987	Calcite	500 par an
Suède (Faxboda)	1980	Dolomie	412 Ca, 230 Mg
Finlande (différents sites)	1959 à 1962 + entre 1979 et 1982	Calcite	2000 puis 4000

III.2. Les effets des amendements sur les sols forestiers et les peuplements

Suite aux réactions chimiques qui succèdent à l'addition d'amendements calco-magnésiens, le pH du sol augmente (*e.g.*, 0,1 à 2,4 unités dans les sols cités par Lundström *et al.* (2003)). Les études s'accordent sur le fait que le pH augmente particulièrement dans les horizons organiques et minéraux les plus superficiels du sol (*e.g.*, Kreutzer, 1995 ; Formanek et Vranova, 2002 ; Lundsdröm *et al.*, 2003). De même, les amendements permettent dans la plupart des cas l'augmentation du stock de calcium et magnésium échangeables et l'amélioration de la qualité de l'humus forestier. Le tableau 1.3 résume les effets des amendements calco-magnésiens déjà rapportés sur la chimie des sols et des humus et la physique des sols. Ces études mettent en avant que les effets mesurés de l'amendement sur les paramètres chimiques du sol dépendent du temps attendu après l'application de l'amendement sur le sol ainsi que de la solubilité du produit et la quantité d'amendement utilisée. De même, l'historique, les méthodes de gestion (type de végétation), les conditions environnementales, les caractéristiques édaphiques initiales (sol et humus) qui diffèrent entre les écosystèmes forestiers rendent difficile la définition d'une seule et unique réponse des sols forestiers à l'amendement.

Les amendements n'ont pas seulement des effets favorables sur les écosystèmes. En effet, même si en général les changements dans la composition chimique du sol permettent l'amélioration de la qualité des eaux de surface (Sucker *et al.*, 2009), il peut y avoir comme conséquence un lessivage de nitrate dans les eaux de surface. Ceci peut alors influencer les communautés biologiques en milieu aquatique (perturbation des communautés ; Weatherley, 1988 ; Bradley et Ormerod, 2002 ; McKie *et al.*, 2006). De même, il a été montré que l'amendement peut réduire le taux de germination des espèces végétales acidophiles et stimuler celle des espèces ubiquistes. La flore peut passer ainsi d'une communauté composée d'espèces acidophiles à une autre avec des espèces plus nitrophiles et/ou neutrophiles dans les zones amendées (Hallbäcken et Zhang, 1998). Par conséquent les habitats et les espèces d'intérêt communautaire (*e.g.*, mousses acidophiles, cf. Directive Habitat Faune Flore DHFF 92/43/CEE) doivent être protégés et l'épandage d'amendements doit alors y être limité.

Tableau 1.3: Effets déjà rapportés de l'amendement sur certains paramètres physico-chimiques des sols et des humus

IMPACTS DES AMENDEMENTS SUR:	CONSEQUENCES	EXPLICATION	REMARQUES
LES HORIZONS ORGANIQUES / HORIZONS DES HUMUS Persson <i>et al.</i> , 1989 ; Huettl, 1989 ; Derome, 1990 ; Huettl et Zoettl, 1993 ; Belkacem et Nys, 1995 ; Kreutzer, 1995 ; Borken et Brumme, 1997 Haynes et Naidu, 1998 ; Hüttl et Schneider, 1998 Ingerslev, et Hallbäck, 1999 ; Formanek et Vranova, 2002 ; Frank et Stuanes, 2003 ; Godbold, 2003 ; Lunsdtröm <i>et al.</i> , 2003 ; Rosenberg <i>et al.</i> , 2003 ; Huber <i>et al.</i> , 2006 ; Rosberg <i>et al.</i> , 2006 ; Schaaf et Hüttl, 2006 ; Moore <i>et al.</i> , 2008 ; Löfgren <i>et al.</i> , 2009	- augmentation du pH	par réaction d'échanges cationiques (déprotonation des groupements carboxyliques de la matière organique)	- corrélation entre la quantité d'amendements ajoutés et l'augmentation du pH - désacidification des eaux de surface
	- augmentation de la CEC et du taux de saturation en bases - augmentation de la concentration en Ca et en Mg dans la solution du sol - diminution de la concentration en Al	par réactions d'échanges cationiques. Les cations basiques Ca^{2+} et Mg^{2+} sont retenus par les colloïdes du sol; les ions Ca^{2+} sont plus facilement retenus et les ions Mg^{2+} se retrouvent plus en profondeur ou lessivés	- lorsque la granulométrie de l'amendement est fine l'effet bénéfique de l'amendement est plus rapide et permet un pH plus élevé dans les horizons organiques et une saturation en bases plus forte dans les premiers horizons minéraux - la liaison des cations aux colloïdes dépend des forces de liaison et de l'accessibilité des sites d'échanges cationiques du sol - il peut y avoir une augmentation de la concentration en Al à court terme suite à l'amendement due à un relargage d'une grande quantité d'Al présente sur le complexe d'échange dans des sols riches en Al
	- mobilisation des métaux lourds	par complexation avec la matière organique	dans les humus pollués l'amendement induit le lessivage des métaux sous forme de complexes organo-métalliques / mobilisation de Cu et de Pb dans le sol
	- diminution de la concentration en N organique	par minéralisation / nitrification	réincorporation possible de NH_3 dans l'humus / stabilisation d'N organique
	- augmentation de la concentration en NO_3^- dans la solution du sol	par augmentation de l'activité des micro-organismes, minéralisation de la matière organique	dépend de l'état de l'azote du site; du rapport C/N; des dépôts atmosphériques ; de l'historique de la gestion de la forêt; risque d'acidification des horizons minéraux et pollution des eaux de surfaces et en profondeur par lessivage de NO_3^-
	- diminution de la concentration en C organique dans les humus ; - augmentation de la concentration en C organique dissous dans la solution du sol - augmentation du phosphore disponible	perte par respiration et sous forme de CO_2 surtout dans les sols particulièrement riches en azote	importance du rapport C/N ; libération de CO_2 , diminution de la quantité de carbone séquestré dans les humus ; effet sur le bilan carbone des écosystèmes forestiers

IMPACTS DES AMENDEMENTS SUR:	CONSEQUENCES	EXPLICATION	REMARQUES
LES PREMIERS HORIZONS MINERAUX (effets positifs de l'amendement observés plus rarement) Kreutzer, 1995 ; Formanek et Vranova, 2002 ;	- augmentation du pH plus faible que dans les horizons organique - gradient de pH avec la profondeur	du fait d'une faible solubilité de l'amendement et / ou du temps d'observation après amendement	avec des quantités d'amendement très élevées ou dans des études à très long terme des changements chimiques positifs ont été observés en profondeur
	- augmentation de la concentration en Ca et Mg échangeable et de la CEC	par réaction d'échanges cationiques	augmentation de la mobilité de Cu, Pb, Fe et Zn également observée / immobilisation de Mn et Cd
	- augmentation de la quantité en N et C totaux	présence d'N et de C organique dissous issu de l'humus/ meilleure humification	dépend des propriétés d'absorption du N organique dissous
	- augmentation de l'intensité de la nitrification - augmentation de la quantité et disponibilité en phosphore	par immobilisation et développement de phosphates insolubles	
LA QUALITE DES HUMUS FORESTIERS Kreutzer, 1995	- dégradation de la couche d'humus	dégradation de la matière organique	si les sols sont pauvres en azote, l'amendement ne stimule pas la décomposition de la matière organique mais augmente la carence en azote
	- transformation d'un humus de type moder/mor à mull	étroitement liée à l'activité de la faune	
LA DIFFUSION DES GAZ Lunsdtröm <i>et al.</i> , 2003	- augmentation du coefficient de diffusion des gaz	liée à l'activité des vers de terre	
LA STRUCTURE DES AGREGATS Haynes et Naidu, 1998 Musil et Pavlicek, 2002	-floculation et action de ciment -amélioration des conditions physiques du sol - augmentation de la stabilité des agrégats	mécanismes de dispersion et floculation, cations présents a coté d'argiles chargés négativement/ par augmentation de la biomasse microbienne, de l'activité enzymatique, par la minéralisation du N et S / fabrication par les micro-organismes de polysaccharides extra-cellulaires gélatineux et stabilisation par le réseau d'hyphes et de racines	si le pH devient trop important, augmentation de la dispersion des argiles et réduction des taux d'infiltration, ceci arrive aussi 1 à 3 mois après amendement

III.3. Les effets de l'amendement sur la faune du sol

III.3.1 Le regroupement de la faune du sol par classe de taille

La faune du sol peut être regroupée par classe de taille :

- La microfaune qui vit dans les pores du sol les plus petits. Les organismes appartenant à cette classe ont une taille inférieure à 0.2mm (Protozoaires, Nématodes, Tardigrades, Rotifères) ;
- La mésofaune qui comprend les microarthropodes (surtout collemboles et acariens) et les petits oligochètes (Enchytréides) d'une taille comprise entre 0,2 et 2 mm et vivant dans les pores, remplis d'air, du sol et des litières ;
- La macrofaune (macro-invertébrés) qui inclut les invertébrés dont la largeur dépasse les 2 mm en moyenne ;
- La mégafaune qui regroupe des mammifères vivant dans des terriers, ou encore certains reptiles et batraciens.

III.3.2 Les rôles fonctionnels de la faune du sol

III.3.2.1 Le regroupement de la faune du sol par groupe trophique

Les plantes, les animaux et les microorganismes sont en constante interaction et influencent notamment le fonctionnement des sols. Parmi ces interactions, les relations trophiques – ou chaînes trophiques - relient chacun de ces organismes en fonction de leur besoins nutritifs (Brussaard, 1998 ; Scheu, 2002). A la base des chaînes, on trouve les producteurs primaires (plantes) qui produisent des composés organiques alimentant des consommateurs primaires (phytophages sur matière vivante, saprophages sur matière morte), qui, à leur tour, peuvent être prédatés par des consommateurs secondaires (prédateurs I aires) eux-mêmes prédatés par des consommateurs tertiaires (prédateurs II aires).

Parmi les phytophages, on distingue les rhizophages (racines), les herbivores (feuilles et tiges), les xylophages (bois vivant), et d'autres groupes tels que les frugivores. Leur rôle fonctionnel est ici la régulation de la biomasse végétale. Les organismes qui se nourrissent de matière végétale ou animale morte, sont regroupés sous le terme de saprophages parmi lesquels se trouvent les décomposeurs (microorganismes) et selon la nature de leur ressource

les saprorhizophages (racines mortes), les détritivores (organismes qui se nourrissent de débris), les nécrophages (de cadavres), les coprophages (de déjections),... Les saprophages sont considérés comme décomposeurs primaires s'ils décomposent la litière fraîche et décomposeurs secondaires s'ils décomposent de la matière déjà décomposée (Brussaard, 1998). Leur rôle fonctionnel est majeur car par l'intervention de différents taxons d'invertébrés, de taille de plus en plus petite qui vont se succéder sur cette ressource trophique, la matière organique va peu à peu être entièrement minéralisée - sauf les éléments très difficilement dégradables qui auront été recombinaés en acides organiques plus ou moins complexes de l'humus. D'autre part, l'humus s'enrichit en humine microbienne issue des colonies participant précédemment à la minéralisation. A chaque stade de cette succession, la fragmentation de plus en plus fine de la matière organique entraîne une augmentation de sa surface ainsi que la libération des contenus cellulaires qui permet le développement des activités de minéralisation et de sécrétion de la microflore permettant à la fin de ce cycle d'apporter des éléments minéraux nutritifs pour les plantes. Les prédateurs, en haut de la chaîne trophique, ont quant à eux une fonction de régulateurs des communautés (Scheu, 2002 ; Coleman *et al.*, 2004).

La stabilité des réseaux trophiques face à des perturbations environnementales dépendra en partie des similarités trophiques entre espèces. Des chaînes trophiques très simples peuvent être fortement modifiées par la disparition d'une ou quelques espèces. Dans des systèmes plus complexes, la disparition d'une ou quelques espèces peut n'avoir aucune influence sur les réseaux trophiques de part la présence d'espèces partageant un même niveau trophique (de Ruiter *et al.*, 1998). L'analyse de la structure des réseaux trophiques dans les sols a été assez peu étudiée car il est difficile d'échantillonner la totalité des organismes qui interviennent dans les réseaux. Les études réalisées pour évaluer les liens trophiques entre les espèces mesurent la signature naturelle des espèces en ^{15}N et en ^{13}C (*e.g.* Ponsard et Ardit, 2000 ; Scheu et Falca, 2000 ; Pollierer *et al.* 2009). L'utilisation de litière marquée en ^{15}N (Caner *et al.*, 2004) peut permettre plus précisément de suivre les flux de matière au sein du réseau trophique pour mieux répondre à la question qui mange qui ?

III.3.2.2 Le regroupement de la faune du sol par groupe fonctionnel

Les invertébrés peuvent également être classés dans des groupes en fonction de leurs interactions avec la microflore du sol et leur capacité à créer des biostructures ayant des propriétés particulières (Lavelle, 1997; Wardle, 2002). Ainsi le premier groupe correspond aux micro-prédateurs (*e.g.* protozoaires et nématodes) qui font parti intégrante de la « micro-food web » en tant que prédateurs des bactéries et champignons permettant ainsi leur régulation. Ensuite le groupe des transformateurs de litière rassemble une grande partie des saprophages (micro-, méso- et macro- arthropodes). Ils dégradent physiquement les litières, la matière organique fraîche en créant des boulettes fécales de plus en plus fines permettant la colonisation des micro-organismes. Comme les conditions sont favorables à l'intérieur de ces déjections (humidité, chaleur) il y a stimulation des activités de minéralisation de la matière organique par les micro-organismes. Ainsi la décomposition de la matière organique est activée. Ensuite le troisième groupe correspond aux ingénieurs écologiques décrits par Jones *et al.*, 1994 comme des espèces qui par leur activité modifient leur habitat en influençant les autres espèces présentes dans cet habitat. Ces organismes ont la particularité de produire des déjections formées d'un mélange de matière organique et de matières minérales. De plus, ces organismes interagissent avec les microorganismes directement au niveau de leur tube digestif (digestion interne ; paradoxe de la « belle au bois dormant ») et dans les structures qu'ils créent (déjections, turricules, galeries, dômes). Les boulettes fécales sont larges (0,1 à 2 cm et plus) et peuvent être des composants élémentaires de structures macro-agrégées. Ces fèces participent à la formation de structures stables dans le temps (Schrader and Zhang, 1997 ; Edwards, 2004) et jouent un rôle considérable dans les processus de structuration du sol. En milieu tempéré, les ingénieurs écologiques sont représentés particulièrement par les fourmis et les lombricidés dont l'écologie et la biologie sont bien documentées (Bouché, 1972 ; Lavelle, 1988 ; Edwards, 2004). Ces organismes ingénieurs construisent également des galeries (surtout les vers anéciques et endogés) qui jouent un rôle important pour la croissance des racines, l'infiltration des gaz et de l'eau dans le sol. Il est possible de quantifier la construction de galeries en scannant des colonnes de sol (tomographie aux rayons X). Il s'agit à partir de l'ensemble des images en 2D obtenues après passage au scanner de la colonne de sol de reconstruire le réseau de galeries en 3D (*e.g.* Jégou *et al.*, 2001 ; Capowiez *et al.*, 2001 ; Bastardie *et al.*, 2003 et Capowiez *et al.*, 2011). Grâce à cette méthode on peut évaluer le comportement des vers (*e.g.* Jégou *et al.*, 1997 et 1999 ; Pierret *et al.*, 2002) et l'effet d'une perturbation sur le rôle fonctionnel des vers de terre (Nahmani *et al.*, 2005 ; Dittbrenner *et al.*,

2011). De même l'étude de la production de turricules par les vers (Capowiez *et al.*, 2009), de leur stabilité (Blanchart *et al.*, 1993 ; Jouquet *et al.*, 2008) et des processus qui ont lieu à l'intérieur de la drilosphère font l'objet de nombreuses études (*e.g.* Lavelle, 1988 ; Edwards et Bohlen, 1996 ; Brown *et al.*, 2000 ; Lavelle, 2002 ; Edwards, 2004 ; Hedde *et al.*, 2005).

La macrofaune du sol assure ainsi plusieurs fonctions : la dégradation et la dynamique de la matière organique (détritivores), la régulation des communautés aussi bien de micro-organismes ou de mésofaune (zoophages), la régulation des plantes (herbivore). La faune joue également un rôle dans la formation et le maintien de la structure du sol et elle permet la fourniture d'eau et de nutriments aux plantes. Enfin les organismes du sol représentent aussi des proies potentielles pour de nombreux vertébrés. Les invertébrés du sol interviennent ainsi directement dans la provision des services écosystémiques rendus par les sols et les écosystèmes (Tableau 1.4).

III.3.3. Les effets de l'amendement sur la faune du sol

La majorité des études dont le but est d'étudier les effets des amendements sur la faune du sol sont principalement réalisées dans des agro-écosystèmes (*e.g.* Bruneau *et al.*, 2004 ; Bishop *et al.*, 2008). Les études relatives aux effets d'amendement en forêt ne concernent qu'un ou quelques groupes appartenant à la faune du sol (Tableau 1.5).

La réponse à l'amendement est variable d'un groupe taxonomique à l'autre, au sein d'un même groupe taxonomique et d'une espèce à l'autre. La majorité des études concernent la mésofaune et les vers de terre. Leurs résultats s'accordent sur le fait que l'amendement permet l'augmentation de l'abondance, de la biomasse des vers de terre et de leur activité (construction de galeries et production de turricules). Le temps qui sépare l'application de l'amendement et le prélèvement de la faune doit être pris en compte pour analyser le comportement des organismes face à l'amendement (*i.e.* temps de résilience face à l'amendement Bengston *et al.*, 2002). A notre connaissance, peu d'études se sont intéressées à l'impact des amendements sur les processus fonctionnels associés à la macrofaune en milieu forestier ce qui est surprenant compte tenu du rôle important qu'elle joue dans la fourniture des services rendus par les écosystèmes.

Tableau 1.4: Contribution de la macrofaune du sol aux services écosystémiques rendus par les sols. Traduit de Lavelle *et al.*, 2006

TYPE DE SERVICES	BIENS/SERVICES	PROCESSUS ECOSYSTEMIQUES	CONTRIBUTION DES INVERTEBRES DU SOL	INDICATEURS DE CONTRIBUTION DE LA FAUNE
PRODUCTION	approvisionnement en eau	infiltration et stockage de l'eau dans les pores du sol	construction et maintenance d'une porosité stable par activité de bioturbation et creusement	proportion et arrangement des structures biogéniques dans le sol; capacité de rétention d'eau
SUPPORT	cycle des nutriments	décomposition	comminution, sélection, activation des activités microbiennes	décomposition (sac à litière)
		humification		analyses de la matière organique
		régulation des pertes des nutriments (lessivage dénitrification)		
	formation du sol	pédogénèse	bioturbation	analyses des structures biogéniques
			dépôts de surface	
			sélection de particules	
	production primaire	stimulation de l'activité symbiotique dans le sol	activation microbienne sélective	morphologie des sols et des humus
		production indirecte d'"hormones" pour les plantes	contrôle des maladies par les interactions biologiques; amélioration de la capacité de réponse des plantes	analyses ADN du sol
		protection contre les maladies		études de la vigueur des plantes
REGULATION	contrôle des crues et de l'érosion	régulation du ruissellement	création de la surface rugueuse par production de structures biogéniques	études de la production des structures biogéniques
		infiltration et stockage de l'eau dans le sol	fabrication et maintenance d'une porosité stable (bioturbation, creusement)	morphologie des sols et des humus
	régulation du climat	production et consommation de gaz à effet de serre	séquestration de matière organique instable dans les macro-agrégats biogéniques	macro-agrégats biogéniques stables
		stockage de matière organique dans le sol et dans la biomasse	amélioration de la formation de composés humiques stables	

Tableau 1.5: Exemples de résultats obtenus concernant les effets de différents types d'amendements sur la faune du sol

TAXA	IMPACT DE L'AMENDEMENT SUR L'ABONDANCE	SITE ET AMENDEMENT	REFERENCE
COLLEMBOLÉS	14 espèces diminution, 13 augmentation ; 16 espèces absentes sur non-amendé présentes sur amendé ; 5 ne sont plus présentes sur amendé	Canada, Erable à sucre, Bouleau, Hêtre américain, podzol, pH=4 amendement en 1994 autour de chaque arbre (5m), dolomite (22% Ca 11% Mg), 0, 2, 20 t ha ⁻¹ étude 2 ans après amendement	Chagnon <i>et al.</i> , 2001
communauté	diminution	piège lumineux, Berlèse-Tullgren	Deleporte & Tillier, 1999
Epi-édaphiques	diminution		
Eu-édaphiques	diminution		
communauté	diminution		
<i>Anurophorus septentrionalis</i>	diminution	Finlande, à coté d'une fonderie Cu-Ni, pins sylvestres, 900m ² amendé 2t ha ⁻¹ épandus en 1992, étude en 1995 3 ans après amendement, wet and dry funnel	Haimi & Mätäsniemi, 2002
<i>Isotoma notabilis</i>	augmentation		
ENCHYTREIDES	Diminution		
communauté	diminution		
<i>Cognettia sphagnetorum</i>	diminution		
<i>Enchytronia parva</i>	augmentation		
<i>Enchytraeus buchholzi</i>	augmentation		
<i>Enchytraeus norvegicus</i> ; <i>Bryodrilus ehlersi</i> , <i>Fredericia paroniana</i> , <i>F. bulboides</i> , <i>Achaeta sp.</i>	pas d'effet	Norvège, conifère (sapin, pin) bouleau, plaine de sédiments, podzol, sol sableux, pH du sol = 3.7-4,4 CaO, 500, 1500, 4500 kg.ha ⁻¹ sur 15m ² , 150m ² , 16m ² , 75m ² wet funnel	Abrahamsen, 1983
<i>Mesenchytraeus pelicensis</i>	diminution		
<i>Cognettia sphagnetorum</i>	pas d'effet		Haimi & Mätäsniemi, 2002
Communauté	augmentation		Räty & Huhta, 2003
Communauté	augmentation		Persson <i>et al.</i> , 1989
<i>Cognettia sphagnetorum</i>	augmentation		
ACARIENS			
Oribates	augmentation	France, Bretagne, hêtre, sol brun-acide amendement 1600m ² en 1973, 1500 kg ha ⁻¹ CaCO ₃ , étude en 1995 (22 ans après amendement) Berlèse-Tullgren	Deleporte & Tillier, 1999
Gamasides	pas d'effet		
NEMATODES	pas d'effet		Haimi & Mätäsniemi, 2002
communauté	augmentation		
bacterial-feeders	augmentation	containers en plastique 14L, ajout de 6g de CaCO ₃ par kg de sol pH=6,1, expérience pendant 32 semaines et introduction de vers de terre	Räty & Huhta, 2003
funeral-feeders	diminution		
communauté	diminution		
Root/fungal feeders	diminution	Suède, Jädraås et Fexboda; expérimentation en laboratoire; avec OF et OH, pins sylvestres, podzol, mor, pH=3,8-4,5	Persson <i>et al.</i> 1989
Bacterial feeders	diminution	dans containers cylindriques 50cm ² , CaCO ₃ en poudre pendant 55 jours	
omnivores	diminution		
prédateurs	pas d'effet		

TAXA	IMPACT DE L'AMENDEMENT SUR L'ABONDANCE	SITE ET AMENDEMENT	REFERENCE
SYMPHILES	diminution	France, Bretagne, hêtre, sol brun-acide	Deleporte & Tillier, 1999
PSEUDOSCORPIONS	pas d'effet	amendement 1600m ² en 1973, 1500 kg ha ⁻¹ CaCO ₃ , étude en 1995 (22 ans après amendement) Berlèse-Tullgren	
OPIIONS	pas d'effet (4 espèces)	Pays de Galles, 3 bassins versants, amendements en 1987/88, 5 ans après amendement, zones humides (Carex, Sphaignes), pièges	Buckton & Ormerod, 1997
COLEOPTERES	augmentation (113 espèces, 21 familles)		
Staphylinidae	peu d'effet		Haimi & Mätäsniemi, 2002
Staphylinidae	augmentation		
Carabidae <i>Trechus obtusus</i> ; <i>Nargus sp.</i> <i>Stenichnus collaris</i>	diminution augmentation diminution		Buckton & Ormerod, 1997
communauté larves d' <i>Athous subfuscus</i> Curculionidae <i>Phyllobius argentatus</i> Carabidae <i>Pterostichus oblongopunctatus</i> Staphylinidae Aleocharinae <i>Othius punctulatus</i>	augmentation pas d'effet pas d'effet pas d'effet augmentation augmentation pas d'effet augmentation pas d'effet	coupe à blanc et amendement (grain fin carbonate, magnésium) 3t ha ⁻¹ (50m ²) en 1989, échantillonnage en 1992 photoeclecteurs et appareil de Kempson	Theenhaus et Schaefer, 1995
Hémiptères	diminution	1987/1988 9, 20 et 30 t.ha ⁻¹ sur tout le bassin versant 750-4000m ² Pays de Galles, 5 ans après amendement, 3 bassins versants, zones humides sphaignes, carex, tourbes et gleys, pièges	Ormerod & Rundle, 1998
LEPIDOPTERES	diminution		Haimi & Mätäsniemi, 2002
Macroarthropodes communauté	augmentation		
DIPTERES			Theenhaus et Schaefer, 1995
Empididae Fanniidae / Tipulidae / "surface-scrapers" / macrohumiphages zoophages	diminution augmentation pas d'effet		
LARVES DE DIPTERES	augmentation	Finlande, à coté d'une fonderie Cu-Ni, pins sylvestres, 900m ² amendé 2t ha ⁻¹ en 1992, étude en 1995 3 ans après / wet and dry funnel method	Haimi & Mätäsniemi, 2002
FOURMIS	présentes que sur le site amendé		Buckton & Ormerod, 1997
ARAIGNEES	pas d'effet (8 familles)total		
Lycosidae Linyphidae Tetragnathidae	diminution augmentation augmentation		Ormerod & Rundle, 1998
communauté	diminution		
communauté (151 espèces, 21 familles)	aucun effet significatif sur la communauté	Allemagne, montagne Krusne hory, cambisol, bouleaux, sorbiers, hêtres, sapins, myrtilles 1.5, 3, 6 t.ha ⁻¹ , dolomite en 2003, échantillon entre 2003 et 2006; pièges	Korenko <i>et al.</i> , 2008

TAXA	IMPACT DE L'AMENDEMENT SUR L'ABONDANCE	SITE ET AMENDEMENT	REFERENCE
LOMBRICIENS	augmentation		
<i>Dendrobaena octaedra</i>	augmentation		
<i>Dendrobaena rubida tenuis</i>	pas d'effet		
<i>Eisenia eiseni</i>	pas d'effet		
<i>Lumbricus rubellus</i>	pas d'effet		
		France, Bretagne, hêtre, sol brun-acide amendement 1600m ² en 1973, 1500 kg ha ⁻¹ CaCO ₃ , étude en 1995 (22 ans après amendement) Berlèse-Tullgren	Deleporte & Tillier, 1999
<i>Dendrobaena octaedra</i>	pas d'effet	Norvège, conifère (sapin, pin) bouleau, plaine de sédiments, podzol, sol sableux, pH du sol = 3.7-4,4 CaO, 500, 1500, 4500 kg.ha ⁻¹ sur 15m ² ,150m ² , 16m ² ,75m ² wet funnel	Abrahamsen, 1983
Vers de terre/ abondance	corrélation positive avec le pH		
Epigeic	absent du site non-amendé; dominant dans les sites acides (pH<5,2)		
<i>Lumbricus rubellus</i>	augmentation		
<i>Dendrobaena octaedra</i>	augmentation		
<i>Dendrodrilus rubidus</i>	augmentation		
<i>Lumbricus castaneus</i>	augmentation		
Endogeic	dominance dans le site non-amendé		
Anecic	absents des sites acides		
<i>Lumbricus terrestris</i>	présent acide et amendé / différence non significative	Allemagne, hêtres, cambisol, pH = 3,4-4,2 amendement sur 1 ha (3 sites) 6t ha ⁻¹ en 1983, une deuxième application de 6t ha ⁻¹ en 1990, 3t de plus sur un site, 6t de plus sur un autre, le troisième avec des cendres échantillonnage en 1998, 1999, ou 2000 formaldéhyde	Potthoff <i>et al.</i> 2008
Biomasse totale	corrélation positive avec le pH		
Biomasse épi-gés	augmentation		
communauté	augmentation	Allemagne, Solling, grès, sol brun-acide, pHKCl = 4,2, moder, hêtres	Theenhaus et Schaefer, 1995
communauté (biomasse)	pas d'effet		Deleporte & Tillier, 1999
ISOPODES	pas d'effet	1987/1988 9, 20 et 30 t.ha ⁻¹ sur tout le bassin versant 750-4000m ² Pays de Galles, 5 ans après amendement, 3 bassins versants, zones humides sphaignes, carex, tourbes et gleys, pièges	Ormerod & Rundle, 1998
CHILOPODES Lithobiidae	augmentation		Theenhaus et Schaefer, 1995
BIOMASSE MICROBIENNE	augmentation	Expérience en laboratoire, Finlande, bouleaux, podzol avec un humus de type mor, pH=4,9	Räty & Huhta, 2003
HYPHES FONGIQUES	pas d'effet (longueur)	Suède, Jädraås et Fexboda; expérimentation en laboratoire; avec OF et OH, pins sylvestres, podzol, mor, pH=3,8-4,5	Persson et al., 1989
BACTERIES	augmentation		
ACTINOMYCETES	augmentation	Allemagne, Höglwald, pH CaCl2 2,9-3,2, avril 1984, 4t ha ⁻¹ , étude 6 à 8 ans après amendement	Kreutzer, 1995

PROCESSUS FONCTIONNELS LIES A LA FAUNE	IMPACT DE L'AMENDEMENT	SITE	REFERENCE
activité d'enfouissement de l'amendement			
Vers de terre Anécique <i>Aporrectodea longa</i> Endogés <i>Aporrectodea trapezoides</i> <i>Aporrectodea caliginosa</i> <i>A. longa</i> + <i>A. caliginosa</i>	augmentation du pH en profondeur augmentation du pH entre 10-15cm augmentation du pH entre 2,5cm-5cm augmentation du pH entre 2,5cm et 10cm augmentation du pH entre 2,5cm et 15cm	Australie, ultisol, alfisol, pH Ca =3,9 et 4,1 utilisation de cages dans lesquelles des vers de terre sont inoculés pour 6 mois	Chan <i>et al.</i> , 2004
STRUCTURATION DU SOL production de turricules			
par la communauté de vers de terre par les endogés (<i>Allolobophora chlorotica</i>) et épigés (<i>Lumbricus rubellus</i> , <i>L. terrestris</i> , <i>Octolasion cyaneum</i>)	quantité de C plus importante dans les turricules sur site amendé d'après le spectre ¹³ C NMR, les vers géophages ingèrent de la matière organique de meilleure qualité avec l'amendement plus de C dans les turricules de vers endogés que les vers épigés	Ecosse, prairie avec un sol brun forestier, pH=3,5 amendement 240m ² , 6t CaCO ₃ ha ⁻¹ chaque année entre 1999 et 2002 échantillonnage des vers à la main	Bishop <i>et al.</i> , 2008
POROSITE DU SOL			
boulettes fécales d'Enchytréides turricules de vers de terre boulettes fécales indifférenciées stabilité des agrégats	augmentation augmentation dans horizon H augmentation dans horizon LF diminution pas d'effet	Ecosse, prairie, sur sol acide, sol sableux équivalent à un podzol, pH=3,4 amendement (39% Ca) 600g m ⁻² , 240m ² chaque année de 1999 à 2001 analyse de lames minces pour différencier le type d'excrément	Bruneau <i>et al.</i> , 2004 Davidson <i>et al.</i> , 2004 Grieve <i>et al.</i> , 2005
ACTIVITE DE CREUSAGE			
par <i>Lumbricus terrestris</i> Nombre de galeries	galeries jusqu'à 50cm concentration en Ca, Mg et pH plus important dans les galeries que le sol autour	Allemagne, Solling, pHCaCl ₂ : 3-4, forêt épicéas amendement sur 0,1ha en 1975 (4,4t ha ⁻¹) et en 1980 + inoculation en forêt 10000 individus <i>L. terrestris</i> sur 400m ² en 1986 échantillonnage en 1988, 1989, 1990 au formol	Judas <i>et al.</i> , 1997

PARTIE 2 : Description des sites d'étude

I. Présentation des Vosges

I.1 Le climat des Vosges

Le climat des Vosges est océanique avec une influence continentale et de type montagnard inférieur. La température moyenne annuelle est de 8°C à 600m et de 5°C à 1200m. Au dessus de 800m d'altitude, la neige recouvre le sol entre novembre et avril. Les précipitations moyennes sont comprises entre de 900 à 2300 mm/an en fonction de l'altitude et de la latitude, se renforçant du nord vers le sud du massif. La pluviométrie serait un facteur influençant le degré d'acidification des cours d'eau vosgiens, d'autant plus fortement que la roche mère est pauvre en minéraux altérables (Nedeltcheva, 2005).

I.2 La géologie des Vosges

Le massif des Vosges est situé au Nord-Est de la France, il culmine à 1424 m et s'étend sur 180 km en bordant trois régions (Lorraine, Alsace et Franche-Comté) pour une surface totale de près de 6000 km².

En tenant compte des caractéristiques géologiques et géomorphologiques il est possible de distinguer trois régions dans les Vosges (Bonneau *et al.*, 1978) :

- (i) les Vosges du Nord ou Basses-Vosges situées au nord de la Saverne. Elles sont gréseuses avec une altitude moyenne de 500m (pentes abruptes, buttes isolées et vallées profondes) ;
- (ii) les Vosges centrales ou Vosges moyennes délimitées au sud par la ligne Sélestat-Saint Dié avec une altitude entre 500m et 1000m (hauteurs érodées qui surplombent le bassin de St Dié). Le substratum géologique est varié: schistes, granites, gneiss, migmatiques, dépôts glaciaires ;
- (iii) les Hautes-Vosges avec un substratum géologique formé de granite et de gneiss, situées au Sud du massif. Elles portent les plus hauts sommets: ballon de Guebwiller (1421m), le Honeck (1360m) et le Ballon d'Alsace (1250m).

I.3 Les sols vosgiens

I.3.1 La sensibilité des sols vosgiens

Du fait de la pauvreté des roches vosgiennes en cations basiques, les sols qui s'y développent sont pauvres en nutriments et particulièrement acides. Les pH les plus bas se trouvent au niveau des substrats gréseux et granitiques les plus pauvres, dans les zones les plus froides et les plus pluvieuses, dans lesquelles les résineux dominent. Les sols les plus acides s'étendent du nord à l'ouest, en passant par le centre du massif (Figure 1.3). Les Vosges présentent ainsi une large gamme de sols particulièrement sensibles à l'acidification anthropique (Figure 1.4, Party, 1999).

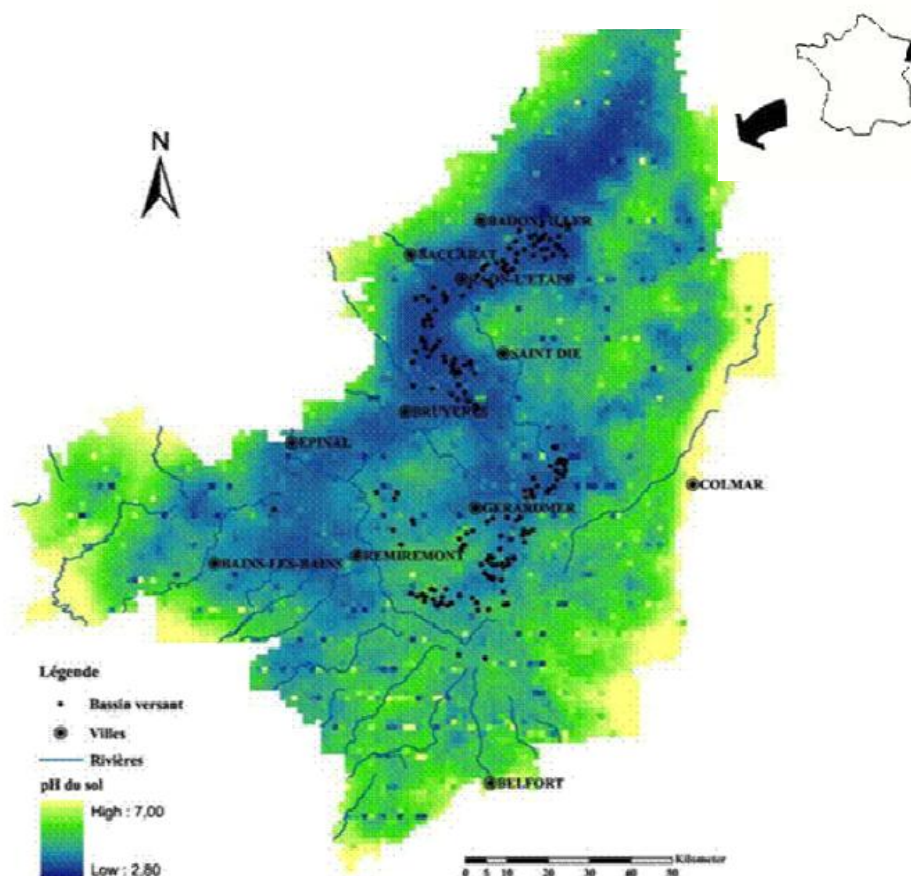


Figure 1.3: pH des sols dans le massif vosgien au pas de 1 km²
(Gégout et Piedallu, 2002; Baudoin, 2007)

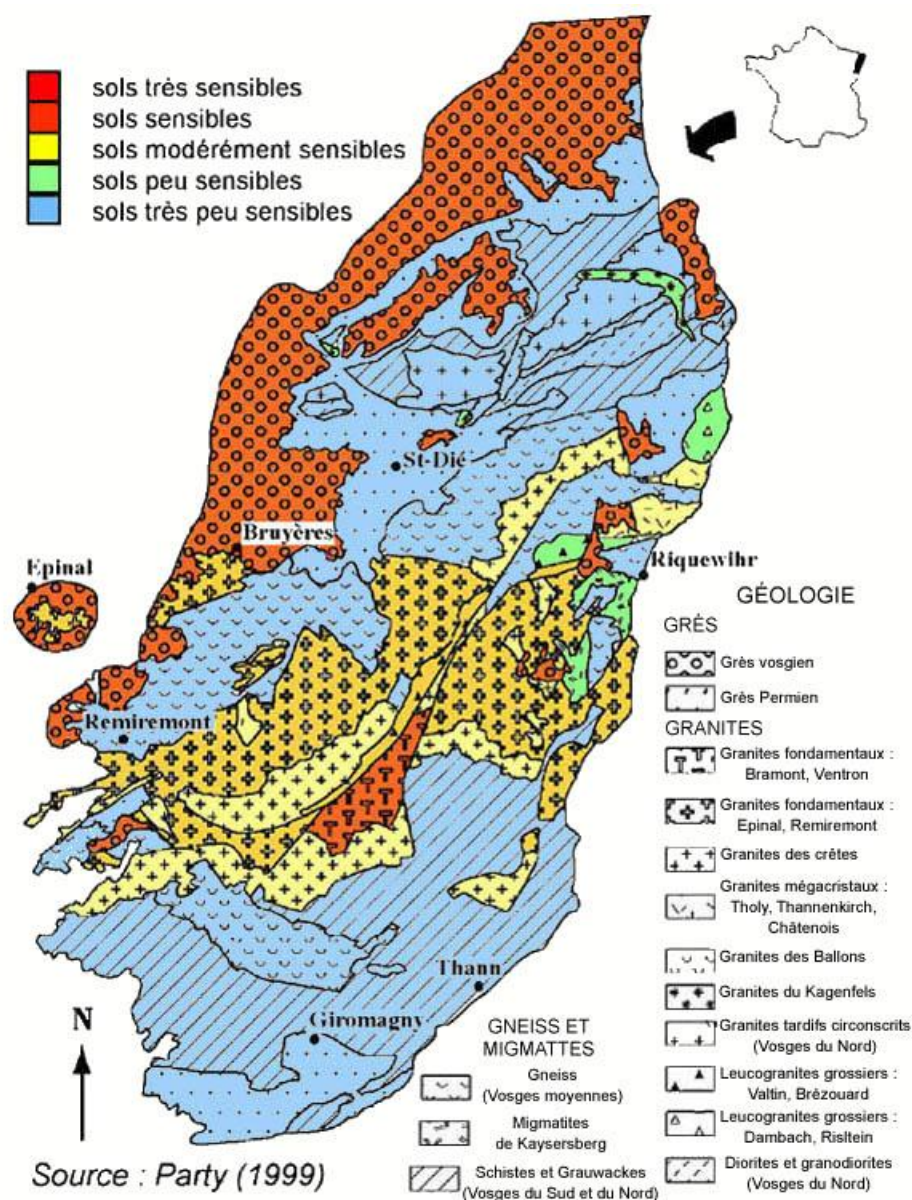


Figure 1.4: Cartographie des différents types de roches et des sensibilités à l'acidification des sols forestiers dans le massif vosgien (d'après Party, 1999).

I.3.2 Les types de sols vosgiens

Les principaux types de sols rencontrés dans les Vosges sont :

- Les sols bruns (ou brunisols) qui correspondent à la forme classique des sols évolués sous forêt feuillues en zone tempérée. Ils se forment surtout sur les granites riches en minéraux altérables et à basse altitude sur tous les types de substrat. Les sols brunifiés possèdent un horizon brun coloré par les oxydes de fer étroitement liés aux argiles (Duchaufour, 1991). Ils

portent généralement un humus de type mull. La combinaison entre les argiles et les composés organiques provenant de la litière donne des complexes argilo-humiques agrégés et stables dans le sol. Les brunisols ont des caractéristiques minéralogiques et chimiques très favorables (Lal, 2002).

Les alocrisols (RF ; Baize & Girard, 2008) ou Dystric Cambisols (WRB, 2006) sont des sols bruns acides développés à partir d'altérites de grès, de schistes ou de roches cristallines modérément acides. La forme d'humus la plus typique est un oligomull ou moder. En forêt, leur fertilité dépend du niveau des réserves d'éléments nutritifs et du recyclage des éléments minéraux issus de la minéralisation: ces sols sont parfois très pauvres, notamment en phosphore. Ils sont très fragiles biologiquement et chimiquement et sensibles aux apports atmosphériques acidifiants (faible charge critique).

Les podzosols (sols podzolisés) sont assez fréquents surtout au Nord des Vosges, dans les Hautes-Vosges et Basses-Vosges gréseuses. On y trouve des sols ocres podzoliques (ou podzosols ocriques, RF, 2008 ; Entic Podzols, WRB, 2006) caractérisés par une podzolisation faible et modérée sur granite et les grès à haute et moyenne altitude.

Les sols podzoliques au sens strict se forment sur les granites et les grès les plus pauvres en minéraux altérables à haute altitude (Souchier, 1971 ; Bonneau *et al.*, 1978 ; Duchaufour, 1983). La podzolisation est due à la présence d'une végétation dite acidifiante et d'un humus de type mor ou moder qui produit des acides organiques solubles qui migrent en profondeur et provoquent l'altération par complexolyse des minéraux argileux: acido-complexolyse (Duchaufour, 1983 ; Lundström *et al.*, 2000 ; Baize & Girard, 2008). Des complexes organo-métalliques ou chélates mobiles de fer et d'aluminium sont libérés en solution (chéluviation). Par migration de ces complexes, l'aluminium, le fer et les autres cations (Ca^{2+} , Mg^{2+} , Na^+ , K^+) sont lessivés en profondeur. Les podzols (ou podzosols) sont des sols très pauvres chimiquement et très acides, caractères aggravés par une très lente minéralisation des matières organiques. Il en résulte parfois des toxicités (notamment aluminiques) et des carences.

La texture des sols vosgiens est le plus souvent sableuse (51 %) ou limoneuse (31 %). Les humus rencontrés sont le plus généralement de type moder dans les Basses-Vosges et Hautes-Vosges gréseuses. Les dysmull sont également fréquemment rencontrés sur les Vosges cristallines alors que dans les collines sous-vosgiennes ce sont les mull qui dominent (IFN, 2007).

I.4 La forêt vosgienne

Le taux de boisement de l'ensemble du massif vosgien est élevé: 60,2 % (548 530 ha boisés sur une superficie totale de 911 685 ha) et dépend de la région forestière considérée. Ce sont les Basses-Vosges gréseuses qui sont les plus boisées avec 83,1 % de leur surface. Les peuplements dominés par les conifères représentent 55,5 % en surface sur le massif. Les essences résineuses principales les plus importantes sont le sapin pectiné *Abies alba* (Miller, 1768) (43 % des peuplements de conifères et 24 % du total) et l'épicéa commun *Picea abies* (L.) Karst. 1881 (36 % des conifères et 20 % du total) (IFN, 2007). Le hêtre *Fagus sylvatica* L. 1753 représente 24 % du peuplement total et 54 % des feuillus. Parmi les autres arbres forestiers, le chêne rouvre (sessile) (11 %) ainsi que le pin sylvestre (8 %) sont les plus fréquents sur l'ensemble du massif vosgien.

I.5 Le dépérissement forestier et les essais d'amendement dans les Vosges

Bonneau en 1989 rapporte les causes du dépérissement forestier en France. Il rappelle que les premiers pronostics très alarmistes ont été formulés en 1983, lorsque le dépérissement des forêts s'est étendu de l'Allemagne à la France. La description des symptômes du jaunissement et du dépérissement des arbres, particulièrement des résineux, a débuté dans les Vosges en 1985 (Bonneau et Fricker, 1985 ; Bonneau et Landmann, 1988). Les causes du dépérissement correspondent à l'association de plusieurs facteurs: des sécheresses extrêmes (*e.g.* celles de 1976, 1981, 1983 et 2003), des conditions stationnelles (relief, peuplement âgés et denses) et des problèmes nutritionnels conditionnés par des sols très acides et acidifiés par des dépôts atmosphériques (Bonneau *et al.*, 1991 ; Landmann et Bonneau, 1995 ; Dambrine *et al.*, 1998 ; Party, 1999 ; Boudot *et al.*, 2000). Ainsi affaiblis, les peuplements forestiers résistent mal aux attaques d'insectes (*e.g.* Bostryches ; *Ips typographus*) et aux tempêtes (*e.g.* celle de 1999). Les dégâts forestiers récents les plus sévères ont été provoqués par la sécheresse-canicule de 2003. Ainsi les arbres ont été soumis à des difficultés de débourrement, des pertes foliaires et de spectaculaires fructifications en 2004. Le volume de bois dépérissant récolté est ainsi passé de 18 000 m³ en 2002 et 2003 à 38 000 m³ en 2004 dans les Vosges (DSF, 2005, 2011). De même, les pertes foliaires dans les hêtraies acides apparaissent maximales en 2005 atteignant jusqu'à 37 % (Figure 1.5).

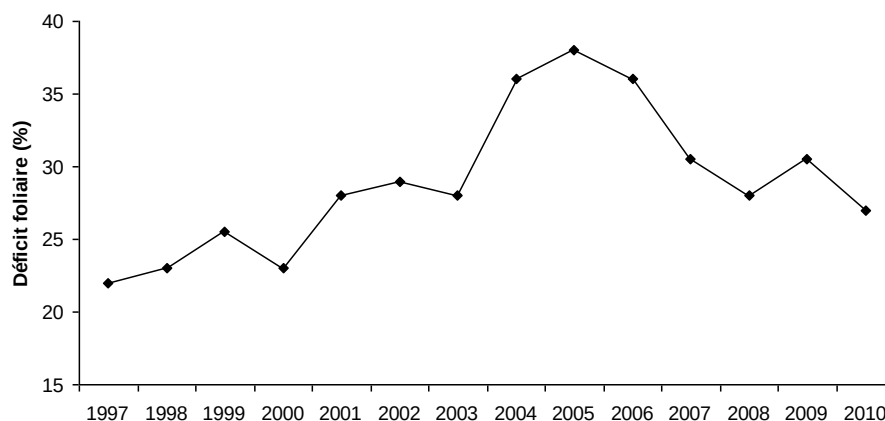


Figure 1.5: Déficit foliaires des hêtraies des Vosges (suivi sur 100 arbres) D'après DSF 2011.

Afin de vérifier expérimentalement l'hypothèse selon laquelle une mauvaise alimentation minérale pouvait intervenir dans la dégradation de l'état sanitaire des sapinières vosgiennes, divers essais de fertilisation (Ca, CaMg, NPKCa, P, NP, K) ont été mis en place au printemps 1985 sur plusieurs sites des Vosges caractérisés par des degrés divers de dépérissement. Les répercussions des traitements sur la fertilité des sols et la santé des peuplements ont été suivis jusqu'en 1990. D'autres opérations plus importantes en surface ont été effectuées au printemps 1991 en utilisant une cartographie des peuplements jaunissants d'un secteur de 6000 ha à partir de photographies aériennes puis d'observation au sol. Le but était de pouvoir préciser sur quels types de roche-mère, les peuplements seraient les plus sensibles au jaunissement et faciliter ainsi le choix des régions où des fertilisations ultérieures sont le plus recommandables (Bonneau, 1995).

D'après les différents essais mis en place dans les années 80 et suivis jusque dans les années 90 dans les Vosges, les amendements (résultats détaillés en ANNEXE 1):

- corrigent la fertilité minérale du sol en surface particulièrement (augmentation du pH, Ca, Mg, diminution Al) (Toutain *et al.*, 1987 ; Diagne, 1978 ; Bonneau *et al.*, 1992 ; Devêvre *et al.*, 1994 ; Ranger *et al.*, 1994 ; Bonneau, 1995 ; Renaud *et al.*, 2000),
- améliorent le fonctionnement du cycle des nutriments (transformation du moder en mull) (Toutain *et al.*, 1987 ; Becker *et al.*, 1992 ; Bonneau *et al.*, 1992 ; Bonneau, 1995),

- permettent une nutrition équilibrée des peuplements forestiers (concentration plus élevée de Ca et Mg dans le feuillage) (Bonneau, 1993 ; Ranger *et al.*, 1994 ; Bonneau, 1995),
- favorisent l'état sanitaire des forêts (diminution du taux de perte foliaire et décroissance du pourcentage de feuillage jaunissant, augmentation de la fructification) (Le Tacon et Oswald, 1977 ; Bonneau *et al.*, 1992 ; Ranger *et al.*, 1994 ; Bonneau, 1995 ; Renaud *et al.*, 2000),
- permettent un rétablissement de la croissance de l'arbre (Lebourgeois *et al.*, 1993 ; Bonneau, 1993 ; Bonneau, 1995),
- peuvent avoir un effet positif sur la biodiversité d'espèces végétales neutrophiles (et parfois une incidence sur la disparition d'espèces acidiphiles) (Frochot *et al.*, 1986; Picard *et al.*, 1994; Renaud *et al.*, 2000),
- permettent un prélèvement supplémentaire d'azote pour la croissance du peuplement qui peut se concrétiser par une réduction des nitrates dans les solutions profondes du sol ou des ruisseaux (Ranger *et al.*, 1994),
- du fait de la diminution de l'azote comme anion vecteur (nitrate), peuvent permettre la réduction des pertes de nutriments hors de l'écosystème (Ranger *et al.*, 1994),

D'après ces essais, il a ainsi été conclu que la fertilisation calcique et magnésienne améliore rapidement et durablement la santé des écosystèmes vosgiens et peut éventuellement être accompagnée après diagnostic d'autres éléments comme P, K ou N. Les recherches ont surtout porté sur les résineux Sapin et Epicéa mais le seul essai en hêtraie à Darney, montre également l'effet bénéfique de l'amendement par Ca et Mg.

A partir de ces résultats, Bonneau *et al.* préconisent en 1992 la fertilisation des peuplements adultes localisés sur des roches mères pauvres (granites acides et grès vosgiens), dont les arbres atteignaient une défoliation de l'ordre de 20% et/ou un jaunissement de 10% des aiguilles. Si la défoliation dépasse 40% le succès d'un amendement est très incertain et il est préférable de fertiliser le jeune peuplement qui succède. Ensuite des amendements sont préconisés lorsque le rapport Ca/Al (échangeables) du sol est inférieur à 0,15 dans l'horizon de surface et 0,05 dans les horizons minéraux. Des valeurs repères (seuil de carence, seuil critique) ont ainsi été définies afin de définir la fertilité d'un sol et évaluer le besoin de

fertilisation. Enfin si la teneur des aiguilles est inférieure à 0,09 % de Mg et/ou 0,4 % de Ca, l'amendement est préconisé. Le diagnostic chimique du sol et du feuillage est donc nécessaire avant toute prise de décision de réaliser ou non de l'amendement d'un peuplement forestier. Pour une amélioration de santé des peuplements adultes remplissant ces conditions, la fertilisation recommandée consistait en un apport de 1 500 kg de CaO et 300 kg de MgO dans les années 90. De plus, la solubilité des produits d'amendement doit être prise en compte puisque lorsqu'ils sont insolubles (dolomie finement broyée), ils auraient un effet aussi favorable à long terme mais sans doute plus lent que sous forme soluble. Pour les jeunes plants, une fertilisation individuelle à base de magnésium (60 g de MgO sous forme de sulfate ou d'un mélange de sulfate et d'oxyde) est préconisée. Mais il faudra la compléter par un apport de calcaire dolomitique broyé pour assurer un effet à long terme.

Les zones de peuplements concernées par l'acidification étaient bien connues mais les surfaces amendées en France étaient encore inférieures à 2500 hectares dans les années 2005 (alors qu'elles sont de l'ordre du million d'hectares en Allemagne). La prise de conscience du problème de l'acidification a été tardive par rapport à d'autres pays européens impactés par les dépôts acides. Ceci peut s'expliquer par l'espoir que les lois nationales et internationales sur la diminution des émissions de polluants suffisent à permettre le recouvrement spontané de la santé des écosystèmes acidifiés par des décennies de dépôts atmosphériques. De plus l'amendement était assimilé à tort à la fertilisation et il est fréquent d'attendre des conséquences fortes (*e.g.* dépérissement) pour que la société prenne conscience de quelque chose. De même, les opérations d'amendement représentent un coût élevé. Par exemple, en 1991, le coût des épandages effectués par hélicoptère était élevé soit 2500 F/ha (hors coût d'encadrement des chantiers ; Renaud *et al.*, 2000). A ces prix s'ajoutent des réticences quand des objectifs de protection d'espèces remarquables sont en jeu (lycopodes acidiphiles, myrtilles, espèces rares comme le grand tétras) (Nys et Flot, 2005), ou encore pour éviter d'induire des changements d'habitats naturellement acides (cf Directive Habitat Faune Flore DHFF 92 /43 / CEE).

II. Les sites d'étude de SENONES et CORNIMONT : amendement en forêt de moyenne montagne

II.1 Description de l'opération d'amendement

En 2003, l'amendement de deux bassins versants forestiers fut une première en France puisque jusque là toutes les études avaient été menées à l'échelle de la placette forestière. La problématique suivie lors de l'amendement de 2003 était avant tout d'évaluer l'impact de l'amendement sur la qualité de l'eau à la sortie des bassins versants. Afin d'évaluer des différences potentielles de réponse des écosystèmes à l'amendement qui seraient liées à la nature du substratum géologique, deux bassins versants acidifiés ont été choisis pour être amendés. En considérant les principaux types de roche qui sont présents dans les Vosges, un bassin versant a été choisi sur socle gréseux et un autre sur socle granitique.

1- Le bassin versant forestier acidifié gréseux (forêt domaniale de Senones ; grès vosgien) est localisé sur le versant ouest de la Tête de Blanches Roches (partie sud du massif du Donon). Il est drainé par le ruisseau de la « Basse des Escaliers ».

2- Le bassin versant forestier sur granite (forêt domaniale de Cornimont ; granite du Ventron (type II)) s'étend sur le versant ouest de la Tête du Broche (partie ouest du massif du Ventron). Il est drainé par le ruisseau de « Longfoigneux » (Figure 1.6).

Ces deux bassins versants ont été choisis car ils présentaient plusieurs critères d'acidification et d'appauvrissement minéral, du fait de leur substrat rocheux. Ils sont situés en effet sur des roches pauvres en minéraux altérables avec des concentrations en CaO et en MgO très faibles voire nulles (Tableau 1.6 ; Nedeltcheva, 2005 ; Angéli, 2006).

En plus de ce substrat acide, les peuplements étaient sujets à des taux de défoliation et de jaunissement important puisque sur grès de 25 à 50 % du feuillage des conifères étaient jaunissants. Sur granite, 20 % des sapins et des hêtres souffraient de défoliation, et 10 à 25 % de leur feuillage étaient jaunis (Nys *et al.*, 2004 ; Angéli, 2006). Les rapports Ca / Al et Mg / Al dans les horizons organiques sous résineux et dans les horizons minéraux étaient largement inférieurs aux seuils critiques cités dans la littérature (Bonneau, 1995). En effet sur granite, Ca / Al et Mg / Al < 0,02 dans les 30 premiers cm des 12 sols analysés en 2003 ; sur grès Ca / Al < 0,06 et Mg / Al < 0,03 (Angéli, 2006).

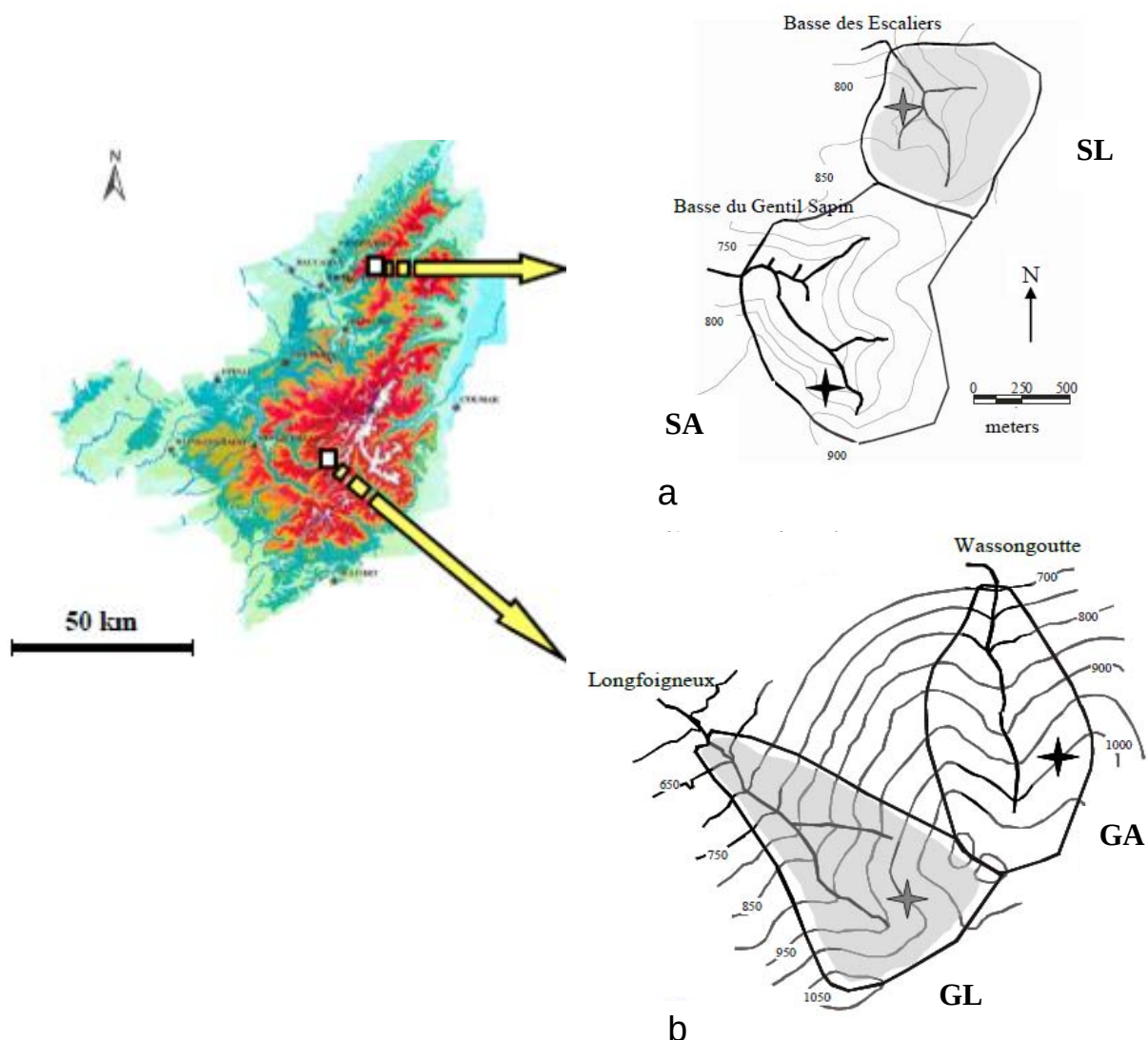


Figure 1.6: Localisation des 4 bassins versants étudiés sur grès au Nord des Vosges (a) et sur granite au Sud du Massif (b). Les bassins versant représentés en gris correspondent aux bassins versants amendés alors que les témoins sont représentés en blanc. Les croix correspondent à la localisation du site étudié dans la suite de cette thèse sur chacun des bassins versants.

De même, le diagnostic foliaire a mis en avant la pauvreté des aiguilles de l'année en magnésium avec un taux inférieur au seuil de carence - critique - défini par Bonneau (1995) de 1,2 g/kg. Cette teneur est un bon indicateur de la nutrition minérale des peuplements. Ainsi pour les peuplements de Senones, $Mg < 0.7 \text{ g.kg}^{-1}$ pour les épicéas et $Mg < 1 \text{ g.kg}^{-1}$ pour les sapins. Pour les peuplements forestiers sur bassin versant granitique les concentrations en Mg dans les feuilles de hêtre étaient très faibles $< 0,5 \text{ g.kg}^{-1}$. Les études ont également montré une perte d'une unité de pH en 50 ans dans les sources acidifiées du Val de Senones (Angéli, 2006), accompagnée d'une déminéralisation marquée (concentrations en Ca et Mg en baisse de 30 % ; pH acide ($pH < 5$) ; $Ca < 1\text{mg.L}^{-1}$ et $Mg < 0,3\text{mg.L}^{-1}$).

Ces bassins versants ont également été choisis pour des critères financiers. En effet, leur taille inférieure à 130ha a permis d'éviter un coût d'épandage trop élevé (300 à 400 € / ha).

L'ONF en collaboration avec les Universités de Metz et Nancy, les laboratoires INRA et CNRS de Nancy ont ainsi entrepris de restaurer par épandage aérien ces deux bassins versants forestiers. Ce projet a bénéficié du soutien financier de nombreux partenaires (*e.g.* Conseil Général des Vosges, Conseil Régional de la Lorraine, DIREN Lorraine, Agence de l'eau Rhin-Meuse, Ministère de l'Agriculture et de la Pêche).

Les amendements réalisés en 2003 avaient pour but: (i) la re-saturation du complexe d'échange des sols en Ca et Mg afin de permettre l'approvisionnement de la végétation en nutriments sans stress nutritionnel ni carence, (ii) la neutralisation de l'acidité des solutions des sols et des ruisseaux et (iii) la restauration forcée de la qualité des eaux et de la biodiversité principalement aquatique qui avait été perdue au cours des périodes d'acidification.

Tableau 1.6: Composition chimique et minéralogique moyenne (%) du granite du Ventron (type II à Cornimont) et du grès vosgien (à Senones) (d'après Angéli, 2006)

	GRANITE DE TYPE II (CORNIMONT)	GRES VOSGIEN (SENONES)
SiO ₂	70,6	92,7
Al ₂ O ₃	14,9	3,18
Fe ₂ O ₃	2	0,46
FeO		0,36
MnO	0	0
MgO	0,9	0
CaO	1,2	0,37
Na ₂ O	3,7	0,1
K ₂ O	4,8	1,55
TiO ₂	0,4	
P ₂ O ₅	0,3	
Quartz	26,8	89
Feldspaths		10,5
Micas		0,5
Othose	21,5	
Albite	33,5	
Anorthite	5,5	
muscovite	3,4	
Biotite	8,8	
Hornblende	0,1	
Apatite	0,1	
Ilménite	0,1	
Hématite	0,1	

Les proportions des différents produits ont été choisies d'après les recommandations qui ont fait suite aux tests réalisés dans les Vosges détaillés précédemment. De plus, après analyse des horizons de surface des sols des sites, le logiciel REGOSOL (INRA Nancy, C. Nys) a permis d'évaluer les quantités de nutriments nécessaires aux arbres (par re-saturation des sols) pour limiter les stress nutritionnels et pouvoir effectuer une rotation complète (50 à

60 ans) sans carence. Ainsi de la dolomie et du calcaire dolomitique peu soluble ont été apportés, permettant la neutralisation de l'acidité en surface et la libération lente de Ca et Mg disponibles pour la végétation. Le gypse plus soluble devait faciliter la migration de Ca en profondeur avec le sulfate, vers le ruisseau. Le chlorure de potassium et le phosphate de calcium ont été apportés afin d'éviter des déséquilibres nutritionnels en K et P provoqués par l'apport de Ca et Mg (Bonneau *et al.*, 1992 ; Bonneau et Nys, 1997). Cl devait servir de traceur hydrologique pour évaluer le temps de résidence des eaux dans les bassins versants. Les types de produits et leurs quantités épandues sont détaillés dans la thèse d'Angéli (2006).

Le bassin versant gréseux a été amendé avec $2,5 \text{ t.ha}^{-1}$ d'un mélange de $1,67 \text{ t.ha}^{-1}$ de CaCO_3 , $0,47 \text{ t.ha}^{-1}$ de MgCO_3 , $0,25 \text{ t.ha}^{-1}$ de CaSO_4 , $0,08 \text{ t.ha}^{-1}$ de KCl et $0,03 \text{ t.ha}^{-1}$ de $\text{Ca}_3(\text{PO}_4)_2$. La granulométrie des produits épandus est pour 80 % inférieure à 0,08 mm. Deux carbonates de Ca et Mg ont été utilisés, une dolomie à 35 % de Mg et un calcaire magnésien à 10 % de Mg. Les produits ont été séchés à 90-100°C avant d'être broyés (entreprise allemande Rheinkalk-KDI GmbH&CoKG). L'amendement a été effectué par épandage aérien hélicoptère (Figure 1.7 entreprise GESSOFOR S.A., Belgique) en deux périodes. La première partie de l'épandage a été réalisée le 06 octobre 2003 (CaCO_3 et MgCO_3), juste avant une période de crue importante alors que la seconde partie a été effectuée le 20 novembre 2003 (CaSO_4 , KCl et H_2PO_4).

Le bassin versant granitique a été amendé à raison de $2,8 \text{ t.ha}^{-1}$ d'un mélange de $1,94 \text{ t.ha}^{-1}$ de CaCO_3 , $0,47 \text{ t.ha}^{-1}$ de MgCO_3 , $0,29 \text{ t.ha}^{-1}$ de CaSO_4 et $0,08 \text{ t.ha}^{-1}$ de KCl. La granulométrie des produits est la même que ceux utilisés sur grès. L'amendement sur granite a été réalisé par hélicoptère le 21 et le 22 novembre 2003. Les conditions météorologiques et des problèmes techniques d'approvisionnement en produit sont les causes de ce calendrier.

Pour chaque type de roche-mère, un bassin versant contigu non amendé ayant des caractéristiques similaires au bassin versant amendé (*i.e.* couverture forestière, nature de roche mère, type de sol, fonctionnement hydrologique, altitude, orientation) permettait d'avoir un bassin versant témoin. Ainsi par comparaison des caractéristiques physiques, chimiques et biologiques du bassin versant amendé avec celles de son témoin, il est possible d'évaluer les effets de l'amendement sur les deux types de substrat rocheux.



Figure 1.7: Epandage d'amendement sur les bassins versants de montagne (Basse des Escaliers; Octobre 2003). a) chargement du produit dans la nacelle d'épandage. (b) et (c): épandage hélicopté des amendements (photos issues de la thèse de J.M Baudoin, 2007).



Figure 1.8: Photographies des sites d'étude sur grès témoin SA (a) et sur amendé SL (b); Photos P. Wagner



Figure 1.9: Photographies des sites d'étude sur granite témoin GA (a) et sur amendé GL (b); Photos P. Wagner

II.2 L'amendement dans les Vosges gréseuses : SENONES

Les deux bassins versants forestiers sélectionnés sur grès (amendé et témoin) ont été équipés :

- amendé (Basse des Escaliers ; **SL** ; 123 ha) avec une altitude moyenne de 829m. Une zone humide restreinte est située sur un replat à l'aval du bassin, et 57 % de chaumes 43 % de forêts recouvrent le bassin versant. Il s'agit d'un mélange de conifères: sapins, *Abies alba* Mill., épicéas, *Picea abies* L. de 0-180 ans et de hêtres *Fagus sylvatica* L. 0-30 ans. 30 % du couvert forestier a subi des dégâts de la tempête 1999 (il a été équipé de lysimètres pour recueillir l'eau des sols à différents niveaux après amendement). Les coordonnées de l'exutoire de ce bassin versant sont N 48°27'58.4'' / E 007°05'46.9''.
- témoin (Basse du Gentil Sapin ; **SA** ; 222,2 ha) avec une altitude moyenne de 786m. Il est couvert de 48 % de chaumes et 52 % de forêts constitué d'un mélange de conifères sapins, *Abies alba* Mill. et épicéas, *Picea abies* L. de 0-180 ans). 16 % du couvert forestier a subi des dégâts de la tempête 1999. Coordonnées de l'exutoire de ce bassin versant : N48°27'08.2'' / E007°04'49.5'' (Figure 1.8).

Le substrat géologique est le grès vosgien à la limite avec le grès de Senones pour la Basse du Gentil Sapin. Il y a également la présence résiduelle de conglomérat principal sur les sommets, et des dépôts morainiques (Figure 1.10a). Les sols des bassins versants correspondent à une mosaïque de sols acides à dominante podzolique avec la présence de Rankosols et Alocrisols (Figure 1.10b ; Party, 2002 ; Nys *et al.*, 2004 ; Angéli, 2006). Des exemples de profils de sols sont présentés en ANNEXE 2.

Des études des paramètres physico-chimiques des horizons organiques et minéraux ont été réalisées avant amendement à partir de 7 fosses pédologiques (Nys *et al.*, 2004 ; Angéli, 2006). Il s'agit de sols très sableux, acides et riches en aluminium, très désaturés en bases avec un C/N proche de 20. Les sols des deux bassins versants (témoin vs. amendé) avant amendement sont comparables avec une acidité un peu moins forte pour le témoin en profondeur (horizon organique: SA : pH = 4,15 ± 0,67 ; SL : 4,13 ± 0,65 ; horizon minéral : SA : pH = 4,33 ± 0,40 ; SL : 4,17 ± 0,33).

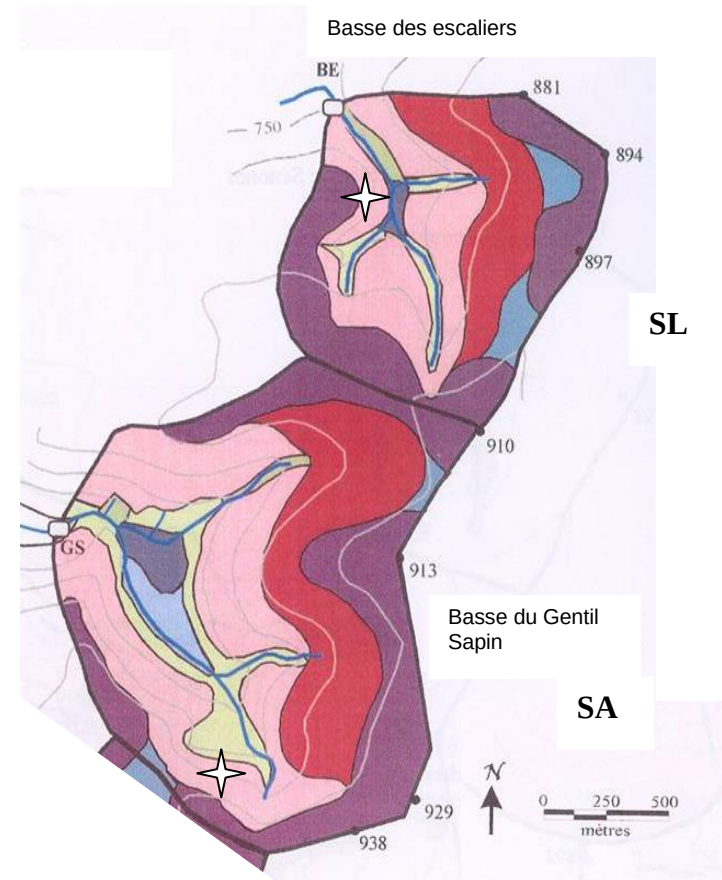
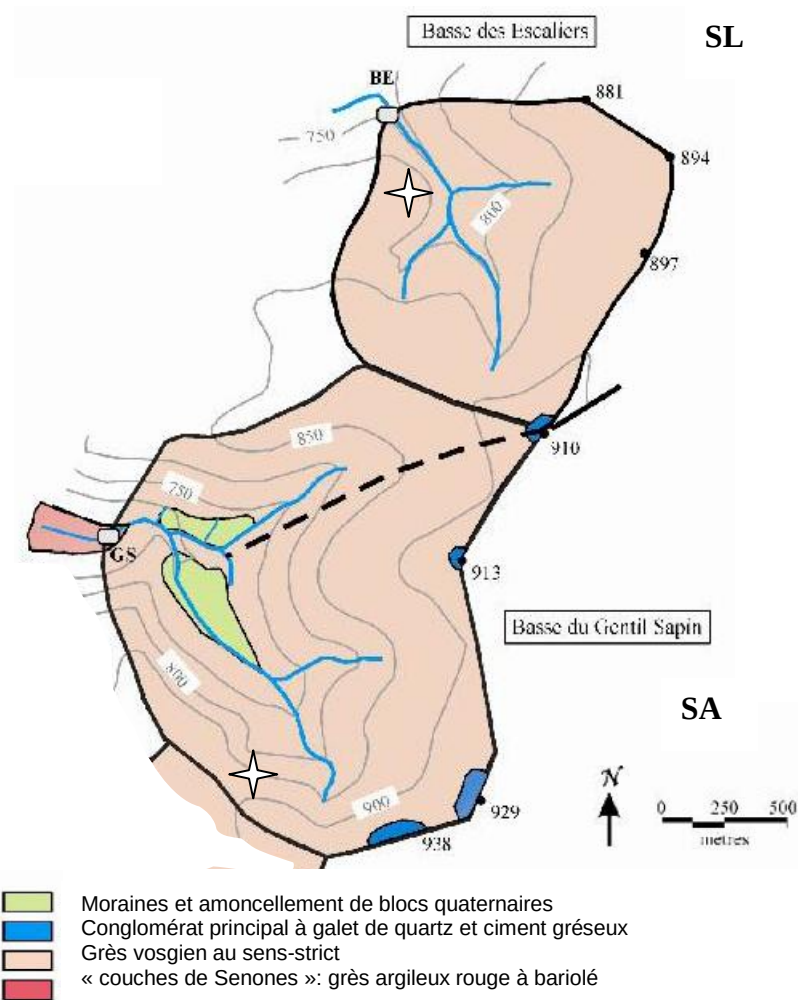


Figure 1.10: Cartes géologique (a) et pédologique (b) des 2 bassins versants gréseux du Val de Senones (SA et SL), d'après la carte géologique de CIREY-SUR-VEZOUZE au 1/50000ème; Party, 2002; Nys *et al.*, 2004; Angéli, 2006). Les croix correspondent à la localisation du site étudié dans la suite de cette thèse sur chacun des bassins versants.

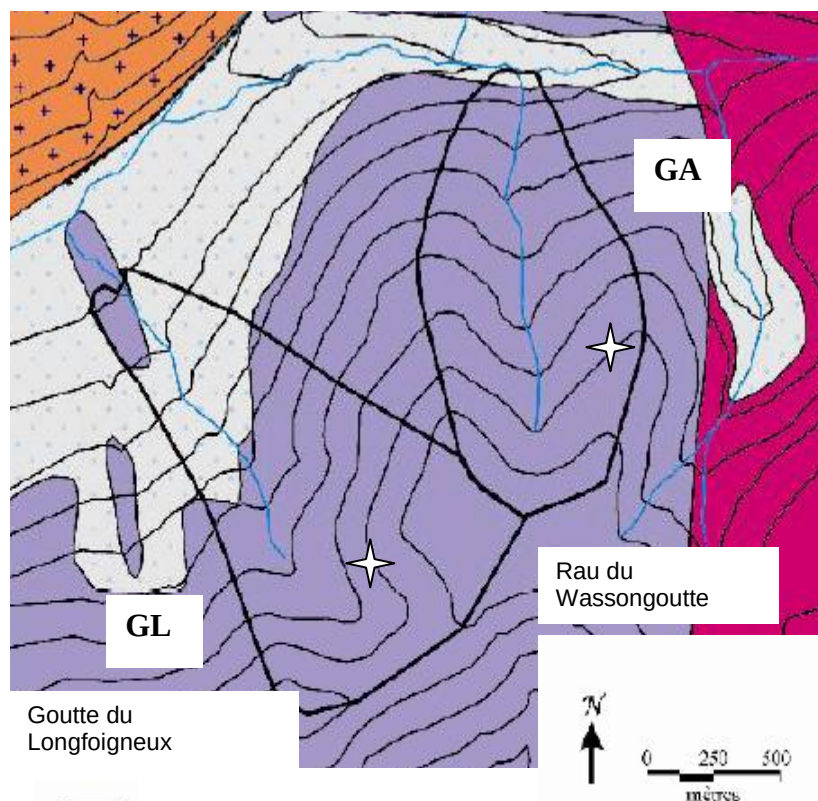
II.3 L'amendement dans les Vosges cristallines : CORNIMONT

Dans un même schéma que sur grès, deux bassins versants ont été étudiés sur granite:

- amendé (Goutte du Longfoigneux ; **GL** ; 124 ha) avec une altitude moyenne de 861 m. Il est recouvert à 95% de forêts (mélange de conifères (sapins, épicéas) et de hêtres). Une petite zone humide est située à l'amont du bassin. N 47°57'22.9'' / E 06°52'55.6'
 - témoin (Rau de Wassongoutte ; **GA** ; 124 ha) avec une altitude de 895 m. Il est couvert à 96% de forêts (mélange de conifères (sapins, épicéas) et de hêtres). Une petite zone humide est située à l'aval du bassin. N 47°57'39.5'' / E 06°53'05.1''
- (Figure 1.9)

Les pentes des deux bassins versants sont identiques et le substrat géologique correspond à du granite du Ventron de type II avec la présence de formations glaciaires d'âge Würm à l'aval du bassin amendé (Figure 1.11a). De plus, des « crassins » sont présents sur ces bassins versants granitiques. Il s'agit de couches limono-sableuses très compactes qui sont présentes aux 40-60 premiers centimètres du sol. Lorsque ces formations s'enrichissent en argiles, la compaction est tellement conséquente que les écoulements verticaux sont limités et un ruissellement sur le toit du crassin se crée et provoque des écoulements horizontaux des eaux. Des accumulations de matières organiques, d'oxy-hydroxydes de fer, aluminium et manganèse se trouvent également à la surface de ces couches imperméables.

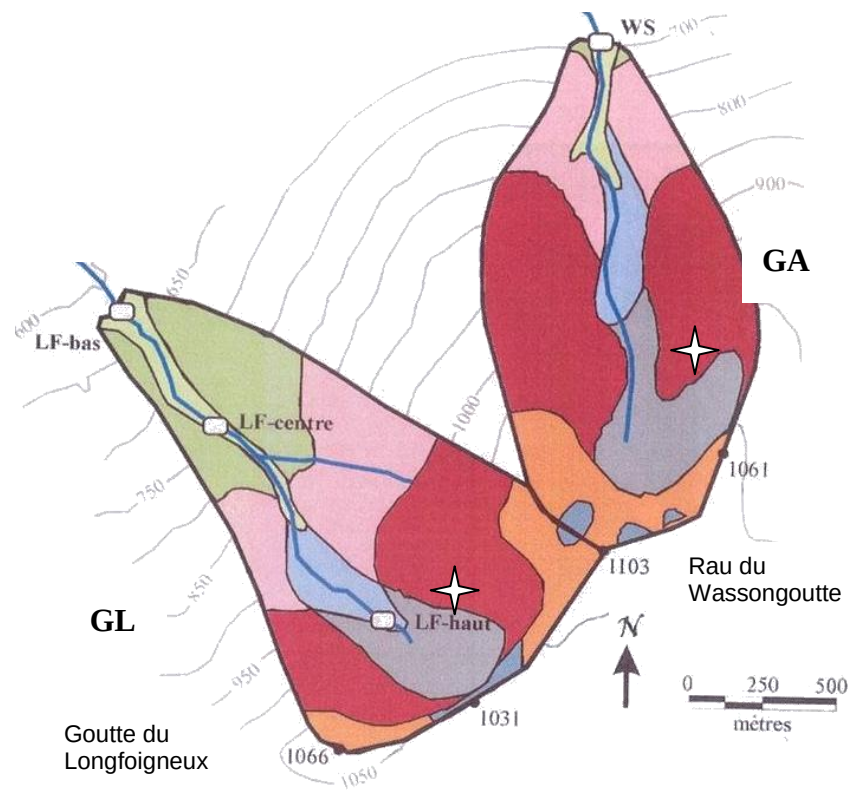
Les sols sont très acides à dominante podzolique (Figure 1.11b ; Party, 2002 ; Nys *et al.*, 2004 ; Angéli, 2006). Des exemples de profils de sols sont présentés en ANNEXE 2. Les paramètres chimiques des horizons organiques et minéraux ont été étudiés à partir de 7 fosses pédologiques creusées sur les deux bassins versants avant amendement (Angéli, 2006). Comme pour les sols sur grès vosgien, ces sites sont très sableux, acides et riches en aluminium, fortement désaturés en bases avec un rapport C/N proche de 20. Les horizons de surface sont plus enrichis en argile et limon fins que les sols sur grès et que les horizons profonds. Les pH sont légèrement moins acides que sur grès (horizon organique : GA : pH = $4,22 \pm 0,45$; GL : $4,05 \pm 0,14$; horizon minéral : GA : pH = $4,58 \pm 0,28$; GL : $4,42 \pm 0,06$) et les concentrations en aluminium total plus élevées. Les sols des deux bassins versants avant amendement sont comparables avec une différence de texture en profondeur puisque les sols apparaissent un peu plus sableux sur le bassin versant témoin par rapport à celui soumis à l'amendement.



- Granite du Ventron
- Granite du Bramont
- Granite des Crêtes
- Formations glacières résiduelles d'âge Würm

Figure 1.11: Cartes géologique (a) et pédologique (b) des 2 bassins versants granitique de Cornimont (GA et GL), d'après la carte géologique de MUNSTER au 1/50000ème; Party, 2002; Nys *et al.*, 2004; Angéli, 2006.

Les croix correspondent à la localisation du site étudié dans la suite de cette thèse sur chacun des bassins versants.



- Histosol et Colluviosol minéral brut historique
- Colluviosol ocrique, humique, à blocs
- Podzosol ocrique, colluvique à sphaignes
- Rankosol, Alocrisol, Podzosol ocriques +/- humiques colluviques à blocs
- Podzosol ocrique (meuble) à blocs de pentes fortes
- Podzosol ocrique humifère à blocs de pentes faibles
- Rankosol et Podzosol ocriques humifères des sommets
- Rankosol humique hydromorphe

II.4 Etat des connaissances sur les effets des amendements sur les cours d'eau

Les effets de l'amendement ont été étudiés sur la physico-chimie, la qualité biologique et le fonctionnement des cours d'eau. Les résultats de deux thèses (Angéli, 2006 et Baudoin, 2007) localisées sur les mêmes bassins versants montrent déjà des effets bénéfiques des amendements (ANNEXE 3). Angéli (2006) décrit le fonctionnement des bassins versants et montre que le traceur (Cl) utilisé dans l'amendement n'est pas ressorti dans le ruisseau sur grès, alors qu'une grande partie de ce traceur a été évacué en 17 mois sur granite. Le temps de résidence de l'eau est donc très long sur grès, ce qui implique un effet de l'amendement sur les milieux aquatiques à très long terme uniquement.

Sur granite, Baudoin (2007) a observé quelques mois après amendement, une augmentation significative du pH, de Ca et Mg et de la conductivité dans le ruisseau amendé. De même, l'étude sur la dégradation de litières de hêtre dans les cours d'eau montre que ce processus est augmenté à la suite de l'amendement. Parallèlement, suite à l'augmentation de la palatabilité des litières par une recolonisation fongique (hyphomycètes) des ruisseaux acides grâce à l'amendement, la présence de larves déchiqeteuses plus grosses a été démontrée dans les ruisseaux amendés. Les concentrations en aluminium apparaissent comme étant le facteur de contrôle principal du processus de dégradation des litières du fait de sa toxicité dans les cours d'eau acide (Baudoin *et al.*, 2008). Sur grès, il n'apparaît pas d'effet quelques mois après l'amendement sur les paramètres chimiques et biologiques dans les ruisseaux, alors qu'une augmentation de la concentration en aluminium est observée. Ces résultats valident le retard de réponse et/ou une dilution des effets de l'amendement sur substrat gréseux, par transport du produit sur d'importantes surfaces aquifères, comme décrit par Angéli (2006).

Ces différences confirment que l'efficacité de l'amendement des bassin-versants est modulée par la nature de la roche mère, et qu'un lien fort existe entre l'acidité des ruisseaux et leur fonctionnement. Cette spécificité souligne l'intérêt d'analyser simultanément et comparativement, les effets d'amendements calco-magnésiens sur les bassins versants granitiques et gréseux.

III. Les sites d'étude de la forêt de HUMONT, amendements dans les collines sous-vosgiennes.

III.1 Description des opérations d'amendements

Le troisième site étudié se trouve dans la région forestière de la Vôge au sud du Massif vosgien (Figure 1.12). La forêt de Humont s'étend sur 500 ha (48°00'00''N, 6°29'28''E) avec une altitude moyenne de 570 m, plus basse que les deux sites décrits auparavant. Elle est composée d'une forêt d'épicéas âgés de 35 ans (*Picea abies* (L.) H. Karst) et de sapins pectinés (*Abies alba*) avec des taches de hêtres (*Fagus sylvatica*) de 75 ans de régénérescence naturelle. La température annuelle moyenne est de 8 °C et la moyenne des précipitations annuelles est de 1615 mm (données Météo France, Station n°88029001). La pente est de 7% et les sites sont soumis à une exposition sud.

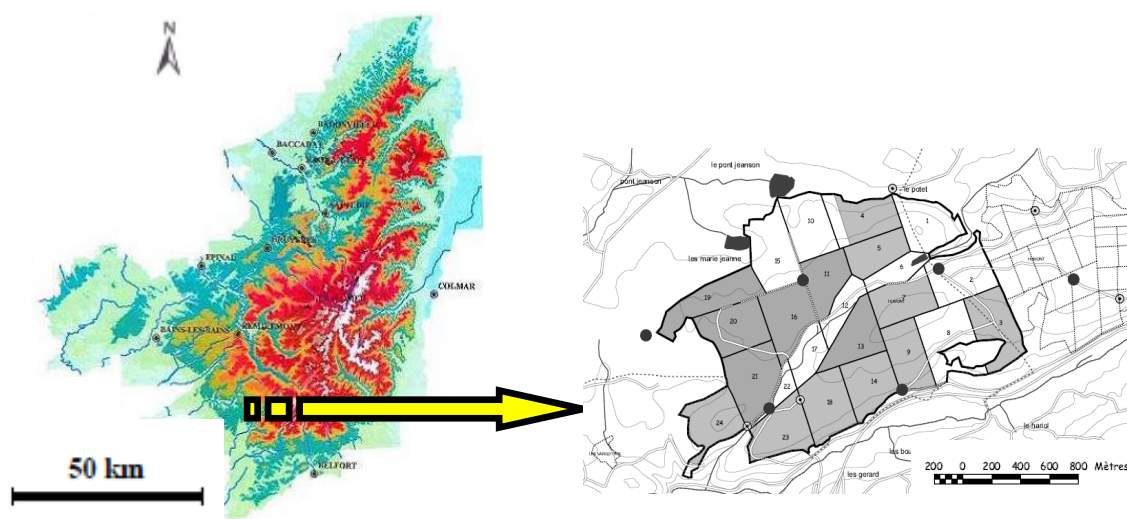


Figure 1.12: Localisation du troisième site d'étude dans les Vosges et plan des parcelles forestières de la forêt de Humont.

Cette forêt a été soumise à deux opérations d'épandage d'amendement sur des parcelles différentes:

1- La première a été réalisée en 1991 et fait partie des opérations tests décrites au début de cette partie, sur une parcelle de 20 ha. Elle est recouverte de résineux avec une tache de hêtres (de 35 ans) sur le bord de la parcelle (2400 kg.ha⁻¹ épandus par hélicoptère : 2 applications d'un amendement de 757 kg.ha⁻¹ de CaO et 380 kg.ha⁻¹ de MgO avec un marqueur Cl : coût de 4000 à 5000 F.ha⁻¹). Les résultats de cette opération montrent 10 ans après épandage, un

aspect des houppiers (résineux et feuillus) spectaculairement amélioré, avec des résineux dits « très dépérissant » qui ont apparus en meilleure santé ; la flore est plus variée avec l'apparition d'espèces plus neutrophiles sans disparition des acidiphiles; une amélioration de l'humus; une diminution des carences foliaires et très peu d'arbres « scolytés » ainsi qu'une meilleure productivité (Renaud *et al.*, 2000 ; Nys, 2008).

2- Une deuxième opération d'amendement a été réalisée en 2008 après observation en mai 2005 de dépérissement des hêtres sur grès très acide et carencé en calcium et surtout en magnésium. Les symptômes étaient une écorce moins résistante (par exemple au froid, et aux attaques de champignons) et une forte défoliation (chute massive de feuilles liée à la sécheresse de 2003 (plaquette ONF, INRA 2008 ; Legout *et al.*, présentation orale)). Ainsi un dossier technique a été réalisé par l'INRA (logiciel REGESOL) et l'épandage de 600 ha de forêt domaniale a eu lieu à l'automne 2008. Le but de cette opération est le rétablissement à long terme du fonctionnement de l'écosystème pendant au moins 20 ans mais aussi de rendre le milieu favorable aux semis de hêtre pour leur développement et à la pérennité du couvert forestier.

III.2 Description des parcelles étudiées

Une parcelle témoin qui n'a jamais été amendée est étudiée en parallèle des parcelles amendées en 1991 et 2008. Les trois parcelles sont distantes d'une centaine de mètres les unes des autres séparées par des chemins forestiers (Figure 1.13).

- la première parcelle amendée L91 (parcelle n°10) s'étend sur 20 ha et a été chaulée en 1991 par hélicoptère (47°59'874''N, 006°29'613''E) avec 2.4 t ha⁻¹ d'un amendement constitué de 757 kg ha⁻¹ de CaCO₃ et 380 kg ha⁻¹ de MgCO₃. Elle est recouverte de 719 hêtres.ha⁻¹ qui ont une hauteur dominante de 26,9 m et un âge moyen de 72 ans.

- La deuxième parcelle amendée L08 (parcelle n°11) s'étend sur 32 ha (47°59'814''N, 006°29'654''E) a été chaulée en 2008 par hélicoptère à raison de 2.4 t.ha⁻¹ d'amendement composé de 757 kg ha⁻¹ de CaCO₃ et 380 kg ha⁻¹ de MgCO₃. Elle est recouverte de hêtres âgés de 70 ans.

- La parcelle témoin C (parcelle n°15) s'étend sur 11 ha (47°59'853''N, 006°29'539''E). Elle est recouverte d'une densité de 904 hêtres.ha⁻¹ de 70ans de hauteur moyenne de 27,2 m.

Les sols des 3 parcelles correspondent à des alocrisols développés sur du grès triasique intermédiaire (Figure 1.14).



Figure 1.13: Photographies des parcelles étudiées en forêt de Humont: a) témoin; b) amendée en 2008; c) amendée en 1991; Photos P. Wagner

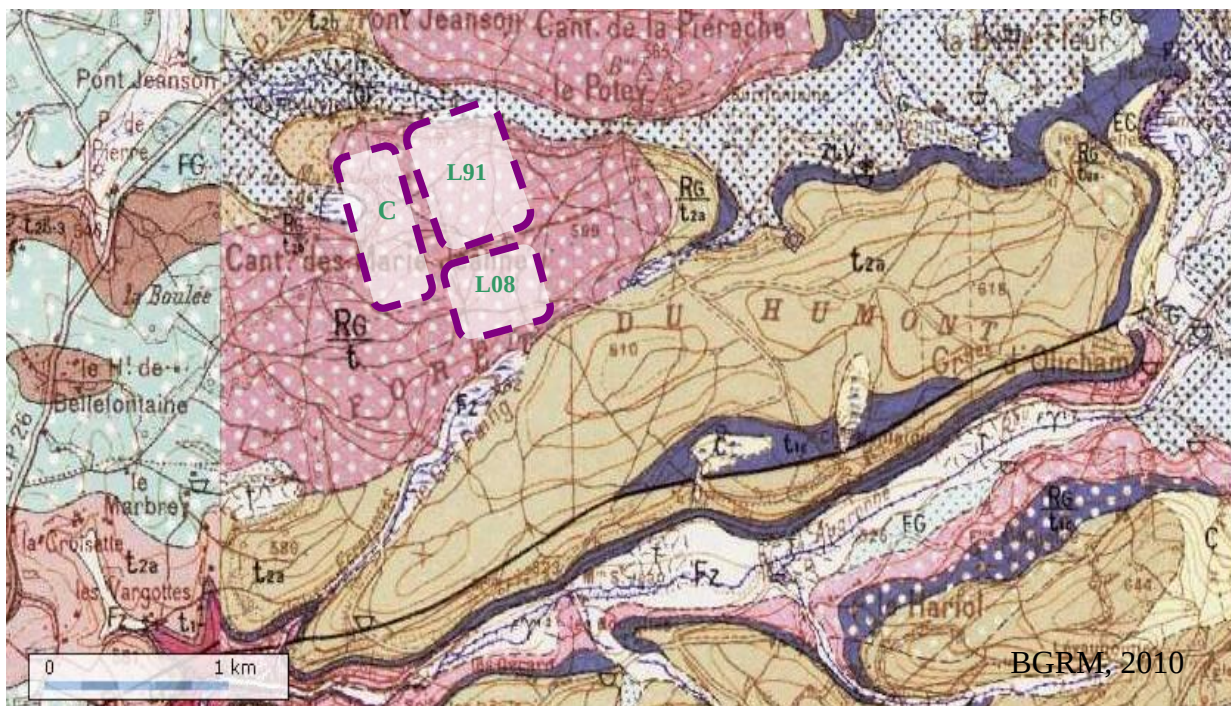


Figure 1.14: Carte géologique de la forêt de Humont (Remiremont ; BGRM, 2010). Positionnement des 3 parcelles étudiées. Légende: t: grès triasique intermédiaire; t1c: Grès vosgien (sédiments gréseux et conglomératiques, fluviatiles du Buntsandstein moyen); t2a: Couches intermédiaires (Buntsandstein supérieur); t2b: Grès à Voltzia (Buntsandstein supérieur); Fz. Alluvions récentes: formations alluviales de fond de vallée (Holocène); RG: dépôts glaciaires.

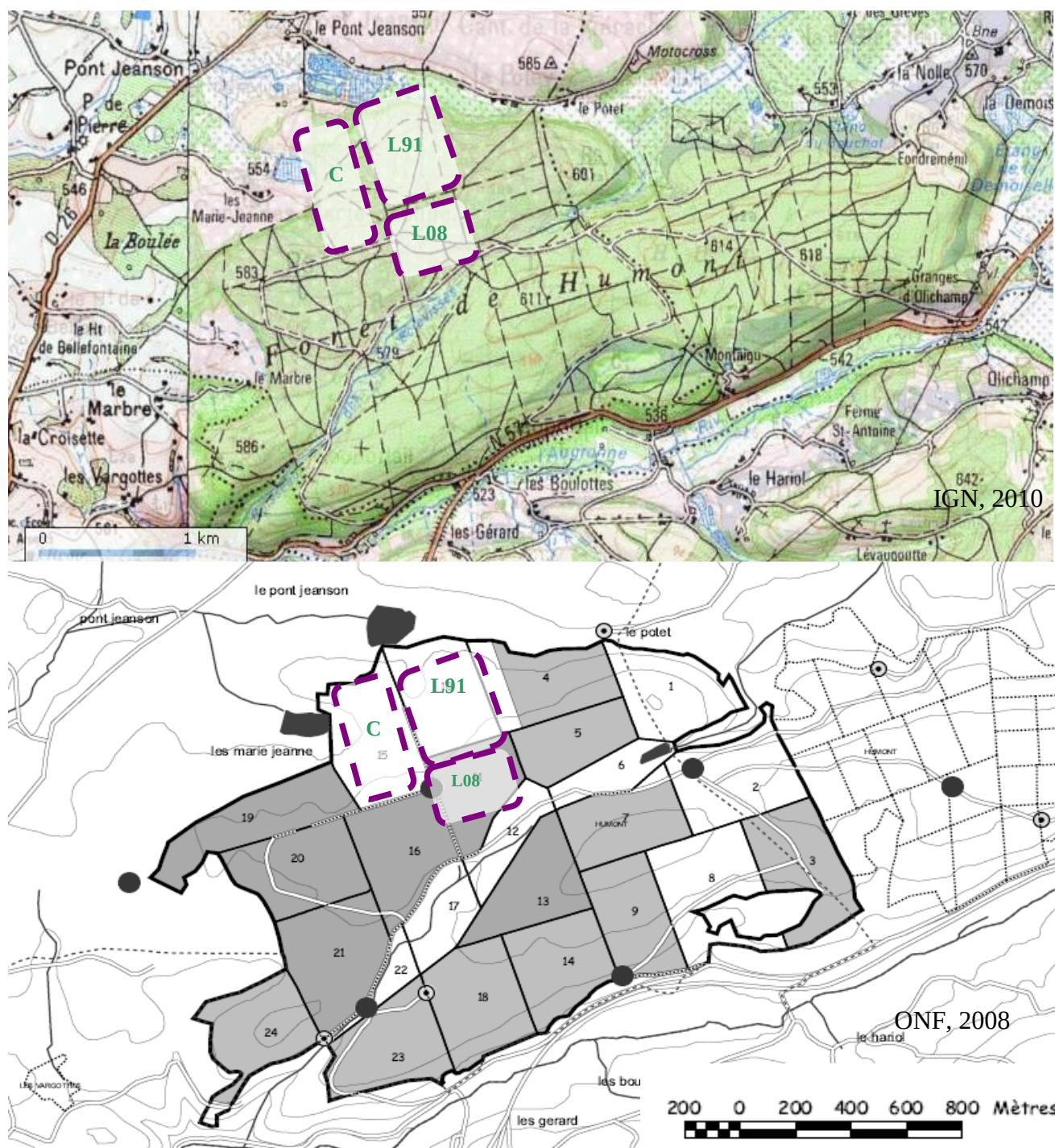


Figure 1.15: Position des 3 parcelles étudiées dans la forêt domaniale de Humont, carte IGN, 2010 et carte ONF, 2008

III.3. Etat des connaissances sur les effets de l'amendement de 1991

La parcelle témoin C et la parcelle L91 font partie des sites étudiés par deux thèses (Rineau, 2008 ; Genet, 2009). Leurs buts étaient d'étudier l'effet de la fertilité minérale sur l'allocation du carbone entre la croissance et le stockage de réserves chez le hêtre et le chêne (Genet, 2009) et d'étudier les conséquences de l'amendement sur la structure et le fonctionnement des communautés d'ecto-mycorhizes des forêts des Vosges (Rineau, 2008 ; Rineau et Garbaye, 2009 ; Rineau *et al.*, 2010 a et b) (ANNEXE 4).

Les résultats montrent que l'amendement épandu en 1991 a permis, 15 ans après, une amélioration de la décomposition des litières et de la structure du sol, avec une réduction de l'acidité du sol et l'amélioration du taux de saturation en bases en surface accompagné d'une décroissance de la concentration en aluminium. De même des quantités plus importantes de Ca et Mg se retrouvent dans les feuilles de hêtre, alors que celles en C et Mn diminuent. De plus, une densité plus importante de racines fines est mesurée sur le site amendé. En condition de dépérissement chez le hêtre, l'allocation du carbone à la croissance chute drastiquement au profit de l'allocation aux réserves, permettant aux arbres de maintenir des concentrations en composés de réserves glucidiques identiques à celles des arbres sains. L'amélioration du niveau de fertilité minérale de la station par ajout d'amendement engendre une augmentation transitoire de la croissance radiale et une concentration en composés de réserves carbonées plus élevées (Genet, 2009).

Les études réalisées sur les communautés d'ecto-mycorhizes montrent que la modification des propriétés chimiques du sol après amendement (augmentation du pH et des concentrations en Ca et Mg échangeables vs. diminution des concentrations en Al et Fe échangeables) est un facteur de structuration de la communauté d'ecto-mycorhizes. Ainsi 15 ans après l'amendement, la communauté fongique est modifiée passant d'une communauté typique de forêt acide de moyenne altitude dans le site témoin vers une autre moins spécifique, caractérisée par une moindre dominance d'espèces acidophiles et l'apparition de nombreuses espèces de forêt mature ubiquistes (Rineau, 2008). De plus, la dégradation de certains composés de la matière organique et le potentiel d'altération des minéraux par les ecto-mycorhizes des hêtres sont augmentés après amendement. Ceci conduit à une augmentation des concentrations de nutriments dans leur manteau (*Lactarius subdulcis*) et implique l'amélioration de la nutrition de l'arbre en lui fournissant de plus fortes quantités de Ca et Mg.

CHAPITRE 2

EFFETS D'AMENDEMENTS SUR LES COMMUNAUTES DE MACROINVERTEBRES DU SOL DE DEUX BASSINS VERSANTS FORESTIERS DE MOYENNE MONTAGNE : CORNIMONT ET SENONES

I. Introduction

L'objectif de ce chapitre est d'évaluer les effets de l'amendement sur les communautés de la macrofaune du sol dans les forêts de moyenne montagne de Senones et Cornimont, en réponse aux modifications chimiques des sols attendues.

Ainsi ce chapitre présente les recherches réalisées afin de répondre aux 3 questions complémentaires suivantes:

1- L'amendement induit-il des changements d'abondance et de diversité au sein des communautés de macroinvertébrés ? Si oui, comment s'expriment ces changements ?

La macrofaune vivant en contact permanent avec les sols, nous pouvons supposer que l'amélioration des conditions édaphiques se traduit en retour par des changements d'abondance et de diversité des communautés.

En atténuant d'éventuelles carences en éléments nutritifs, de tels changements peuvent s'exprimer par une augmentation de la richesse spécifique, mais il semble plus probable qu'à moyen terme des modifications d'abondances des espèces en fonction de leur valence écologique soient observées, en particulier vis-à-vis de facteurs tels que la concentration en calcium et/ou le pH. Ces modifications peuvent à terme se traduire par la régression, voire la disparition, de taxons acidophiles et l'augmentation ou l'apparition de l'abondance de taxons plus neutrophiles et ubiquistes.

2- L'amendement induit-il des changements dans la structure et la composition des réseaux trophiques ?

Nous testerons l'hypothèse selon laquelle les sites non-amendés, supposés plus appauvris, ont un nombre de niveaux trophiques inférieurs aux sites amendés. Les isotopes stables seront donc utilisés pour définir la position et la flexibilité trophique de chaque espèce et pour tenter de comparer la structure des réseaux des sites acide ou amendé.

3- Des effets positifs de l'amendement se traduisent-ils par des modifications des processus fonctionnels associés ?

L'effet positif des amendements sur les vers de terre (abondance, densité) a souvent été rapporté (Robinson *et al.*, 1992 ; Edwards and Bohlen, 1996 ; Potthoff *et al.*, 2008), mais peu d'études ont quantifié l'effet des amendements sur leur activité bioturbatrice (production de turricules, création de galeries).

Ainsi dans ce chapitre, nous présenterons dans un premier temps les résultats obtenus suite à l'analyse des communautés de macrofaune du sol de chaque bassin versant (amendé et témoin). Les effets de l'amendement ont été étudiés en évaluant les dissimilarités entre les communautés échantillonnées puis des approches multivariées ont été utilisées afin de définir quels paramètres chimiques du sol sont les plus pertinents pour expliquer les changements au sein des communautés. L'utilisation d'un indice (IndVal) nous permettra ensuite de mettre en évidence les taxa qui semblent le plus répondre à l'amendement (indicateurs de chacun des sites : granite amendé, témoin et grès amendé, témoin) pouvant ainsi potentiellement être considérés comme des indicateurs de cette méthode de gestion.

Dans un deuxième temps, à partir des échantillonnages de la macrofaune de chaque bassin versant granitique, nous avons examiné la structure et la composition des réseaux trophiques en utilisant les signatures naturelles en isotopes stables (^{15}N). Enfin, des expérimentations *in vitro* nous ont permis de quantifier l'effet de l'amendement sur l'activité de structuration du sol par les vers de terre.

II Effets de l'amendement sur les communautés de macroinvertébrés

II.1 Protocole d'échantillonnage

Pour chacun des quatre bassins versants (granitique et gréseux / amendé et témoin), trois transects perpendiculaires à la pente et séparés de 50 m ont été définis. 7 points ont été échantillonnés tous les 5 m le long de chacun de ces trois transects (Figure 2.1). Sur chaque point d'échantillonnage, un carré métallique a été placé à la surface du sol (25 cm x 25 cm Figure 2.2). Après avoir prélevé les horizons OL et OF (litière), un bloc de sol de 25 x 25 cm de 15 cm d'épaisseur a été échantillonné directement en dessous ($n = 21$ points par site). Dans un rayon de moins d'un mètre autour de chaque point d'échantillonnage, un microhabitat (mélange de mousses) a été prélevé (de 100 g à 200 g en poids sec).

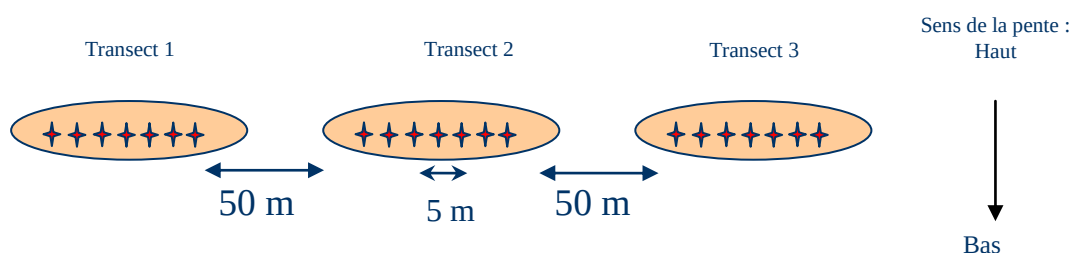


Figure 2.1: Disposition des transects sur un bassin versant. Les croix correspondent aux points d'échantillonnage de la macrofaune (7 par transect).

Au laboratoire, les échantillons de litière et de mousses ont été placés sur berlèse afin de récupérer les individus de la macrofaune, alors que les macro-invertébrés du sol ont été prélevés par tri manuel. Tous les individus ont été ensuite placés dans de l'alcool à 70 % pour identification à la loupe binoculaire à l'échelle de l'espèce⁸ pour la plupart des taxa adultes et à l'échelle de la famille ou de l'ordre pour les larves de coléoptères et de diptères. La liste des espèces rencontrées est présentée en Annexe 5 et les données brutes des densités des taxa échantillonnés dans les sols et les litères sont reportées en Annexe 6. Les échantillonnages ont été réalisés à deux saisons précédant cette thèse: automne 2007 et printemps 2008, soit 4 ans après l'amendement. Les paramètres physico-chimiques ont été mesurés pour 5 points sur chacun des transects. (Annexe 7).



Figure 2.2: Échantillonnage des litières et des blocs de sol (carré métallique placé à la surface du sol de 25 cm de côté) et tri manuel des blocs de sol.

II.2 Changements dans la structure des communautés de macrofaune du sol suite à l'amendement

Après la présentation des changements de certains paramètres chimiques des sols qui font suite à l'amendement 4 ans après épandage, la comparaison de la structure des communautés de la faune échantillonnée dans les sols et les litières est présentée. Le but de cette partie est d'évaluer les changements dans les communautés de faune du sol induits par l'amendement (abondance, densité, richesse spécifique, indice de Shannon, dissimilarité des communautés). Une approche multivariée permet ensuite d'évaluer quels paramètres chimiques du sol sont les plus pertinents pour tenter d'expliquer les changements au sein des communautés de macroinvertébrés du sol suite à l'amendement.

⁸ : vérification des identifications ou identification par : Joerg Spelda (diplopodes), Etienne Iorio (chilopodes), Alain Pasquet (araignées), Henry Callot (coléoptères), Johanne Nahmani (vers)

II.2.1 Changes in soil macroinvertebrate communities following liming of acidified forested catchments in the Vosges Mountains (North-eastern France)

Ecological Engineering 42 (2012) 260– 269

**Auclerc, A.^a, Nahmani, J.^a, Aran, D.^a, Baldy, V.^b, Callot, H.^c, Gers, C.^d, Iorio, E.^e,
Lapied, E.^f, Lassaue, A.^a, Pasquet, A.^g, Spelda, J.^h, Rossi, J-P.ⁱ, Guérol, F.^a**

^a Laboratoire des Interactions Ecotoxicologie Biodiversité Ecosystèmes (LIEBE), CNRS
UMR 7146, Université Paul Verlaine – METZ, Campus Bridoux, Avenue du général Delestraint, F-57070 Metz, France

^b Université de Provence IMEP UMR CNRS 6116 Centre Saint-Charles - Case 4 3, place Victor Hugo
13331 Marseille Cedex 03, France

^c Musée Zoologique de l'Université et de la Ville de Strasbourg, 29 bd. de la Victoire, 67000 Strasbourg, France

^d EcoLab Université Paul Sabatier, Batiment 4R3 - b2 118 Route de Narbonne 31062 Toulouse cedex 9, France

^e ECO-MED-Pôle Entomologie Tour Méditerranée- 65 av. Jules Cantini – 13298 Marseille Cedex 20, France

^f Bioforsk Soil and Environment, Fredrik A. Dahls vei 20, N-1432 Ås, Norway

^g UMR CNRS 7178 IPHC-DEPE-UdS, UHP-Nancy Université – BP 239 – 54506 Vandoeuvre les Nancy, France

^h Bavarian State Collection of Zoology, Münchhausenstraße 21, 81247 Munich, Germany

ⁱ INRA, UMR CBGP (INRA / IRD / Cirad / Montpellier SupAgro), Campus international de Baillarguet, CS 30016, F-34988
Montferrier-sur-Lez cedex, France.

ABSTRACT

To counteract acidification of terrestrial ecosystems due to decades of acid atmospheric depositions two catchments were limed (2.5 t ha^{-1}) in fall 2003. Four years later, the effects of liming on soil macroinvertebrate community from both catchments were investigated by comparing the two limed catchments with two adjacent acidified control sites. During two seasons (fall and spring) and for each catchment, 21 samples of soil and litter-dwelling macroinvertebrates were extracted along a transect in order to evaluate the effect of liming on community structure. A canonical correspondence analysis (CCA) was used to evaluate which chemical soil factors could better explain the trends of structure changes of macroinvertebrate communities. Results showed that the taxonomic richness was not improved by liming. However, the total abundance was significantly lower for the two limed catchments as compared to control sites. Communities strongly differed as 42 taxa (52.2 %) were different between the granite limed site and its adjacent control and 34 taxa (55.7 %) on sandstone. The CCA revealed that liming affected soil communities mainly via changes in Ca concentration and soil pH which tended to favour some taxa such as Curculionidae while it exerted a negative effect on other zoological groups such as spiders that were preferentially found on control soils. These results tend to demonstrate that liming can be considered as a disturbance that have marked effects upon soil macro-invertebrate through species-dependant response to soil chemical changes.

II.2.1.1 Introduction

Since the onset of the industrial revolution, terrestrial and aquatic ecosystems have been exposed to severe deposition of acidifying compounds in numerous sensitive regions throughout the Northern Hemisphere (Campbell and Lee, 1996; Driscoll *et al.*, 2001). The detrimental effects of acidification on terrestrial and aquatic biota and finally, on the benefits provided by ecosystems to human societies, have been well recognized in the 1970s as a major environmental problem. In recent decades, international and national efforts (*e.g.* Clean Air Act in the USA and the Convention on Long-Range Transboundary Air Pollution in Europe, EMEP, 1999) have been performed to achieve reduction in emissions of acidifying compounds to the atmosphere and consequently rates of acidic deposition, especially of sulphur, have substantially declined in Europe and North America. While different studies have addressed signs of recovery of ecosystems following the reduction of acid depositions in several regions (Stoddard *et al.*, 1999; Fölster and Wilander, 2002; Oulehle *et al.*, 2006; Kirk *et al.*, 2010) other studies have reported a significant delay in the recovery of ecosystems mainly due to the release of formerly stored SO_4^{2-} coupled with the leaching of Al and exchangeable base cations (Likens *et al.*, 1996; Alewell *et al.*, 2000; Prechtel *et al.*, 2001; Graf Pannatier *et al.*, 2005). In strongly acidified areas, the base cation depletion inducing the pH decrease will only be reversible in the very long term. In addition, acidification is now reported across other large areas of the world, such as China (Larssen *et al.*, 1999; Tang *et al.*, 2001; Zhao *et al.*, 2009) and India (Aggarwal *et al.*, 2001). This demonstrates that acidification still represents an important worldwide ecological threat to ecosystems.

In order to improve Ca and Mg supply in soils and to reduce acidification, liming is a common practice in European forests and it has been intensely used since the early 1980s (Huettl and Zoettl, 1993; Pawlowski, 1997; Hüttl and Schneider, 1998; Formanek and Vranova, 2002; Lundström *et al.*, 2003; Schaaf and Hüttl, 2006; Löfgren *et al.*, 2009). It is clear that the main goal of this type of management is primarily to prevent forest dieback and/or restore forest health in adult stands and finally to improve the vitality of trees (*i.e.* the production of wood biomass in nutrient-poor forest ecosystems). As this mitigation strategy is applied to large forest areas, ecological consequences of calcareous amendments are thus of critical importance and studies on the effects of liming on trees (Huettl and Zoettl, 1993; Hüttl and Schneider, 1998; Huber *et al.*, 2006; Røseberg *et al.*, 2006) and several soil biota have been previously performed (Bååth *et al.*, 1980; Hågvær and Amundsen, 1981; De Goede and

Dekker, 1993; Rittner and Roth, 1995; Deleporte and Tillier, 1999; Geissen and Brümmer, 1999). Soil fauna indeed contributes to the structure and functioning of terrestrial ecosystems, including cycling of nutrients, soil carbon storage, and maintenance of soil structure (Brussaard, 1998; Jones and Bradford, 2001). Available studies suggested that liming effect might be dependant of time scale *i.e.* trends may change in time. For instance, in soils under sugar maple forests, Chagnon *et al.* (2001) found that liming caused a decrease in abundance and dominance of certain epigeic and endogeic collembolan species. The evidence for positive effect of liming, on the abundance, biomass and species richness of earthworm has been showed by several studies (Robinson *et al.*, 1992; Edwards and Bohlen, 1996; Deleporte and Tillier, 1999; Davidson *et al.*, 2004; Pothhoff *et al.*, 2008; Ampoorter *et al.*, 2011). The effect of lime addition on spider populations depends on study sites (Buckton and Ormerod, 1996; Korenko *et al.*, 2008). However, surprisingly few investigations on the liming effects on large or event complete range of taxa have been performed. The absence of integrative studies on the whole macroinvertebrate community may partly be responsible for the lack of a consistent concept about liming effects on soil organisms.

Despite the strong decrease of acid atmospheric depositions observed during the two last decades (van der Heijden *et al.*, 2011), anthropogenic acidification still represents a major threat to forest (Dambrine *et al.*, 1995, 1998) and surface waters (Guérold *et al.*, 2000; Angéli *et al.*, 2009) in the Vosges Mountains (Northeastern, France). To avoid forest decline and for the first time in France, two whole catchments (one lying on sandstone and one on granite), have been limed in fall 2003. In this context, the main objective of the present study was to evaluate the medium term effects of liming on the composition and structure of soil macroinvertebrate communities. To this end, we compared the responses of communities of limed and unlimed adjacent control catchments. Specifically, we hypothesize that lime application should have induced an increase of abundance, species diversity, richness of soil and litter-dwelling macroinvertebrates. The response was implemented on two types of bedrock to evaluate to what extent the effects of liming on soil macroinvertebrate communities depend on the nature of the substratum. Finally, we assessed which chemical soil factor(s) could better explain change(s) in macroinvertebrate assemblages four years after liming.

II.2.1.2 Materials and methods

II.2.1.2.1 Study sites

The study was carried out in the Vosges Mountains (North Eastern, France). Average yearly rainfall and air temperature are 1400 mm and 7°C respectively at the elevation of 800 m a.s.l. Two acidified catchments were limed in fall 2003, one lying on triassic sandstone SL (SiO₂: 92.7 %) (123 ha, elevation: 800 m, 48°27'44.8''N; 07°05'49.7''E) and the other one underlain by hercynian granite GL (SiO₂: 72 %) (124 ha; elevation: 1000 m, 47°57'22.9''N; 06°52'55.6''E). Two adjacent acidified catchments were chosen as control: SA lying on sandstone (222.2 ha, 800 m, 48°26'37.4''N; 07°05'25.3''E) and GA lying on granite (124 ha, 1000 m, 47°57'39.5''N; 06°53'05.1''E) (Figure 2.3). The catchments are all forested with a mixture of white spruce (*Abies alba*), Norway spruce (*Picea abies*), about 180 years old and beech (*Fagus sylvatica*), about 30 years old, with a dominance of spruces on sandstone and beeches on granite. Soils ranged from cambisols to Entic podzols (WRB, 2006) (mean granulometry: SL and SA: 70 % coarse sand, 17 % fine sand, 2 % coarse silt, 5 % fine silt and 6 % clay; GL and GA: 47 % coarse sand, 8 % fine sand, 5 % coarse silt, 17 % fine silt and 22 % clay). The humus form was a moder.

Due to the presence of priority habitats (*e.g.* Sphagnum acid bogs) and species (*Tetrao urogallus*) listed in the European Habitats Directive (92 /43 / EEC) in the European Birds Directive (2009 / 147 / EC) respectively, and because low amounts of lime have been proved to be efficient to counteract acidification and to avoid forest decline in the long term in the Vosges Mountains (Bonneau and Nys, 1997), 2.5 t ha⁻¹ were applied at each sites. The two catchments were limed by helicopter in October and November 2003 with fine powder (CaMg[CO₃]₂, granulometry < 0.08 mm). The lime was composed by 70 %, 17 %, 10 % and 3 % of CaCO₃, MgCO₃, CaSO₄ and KCl, respectively.

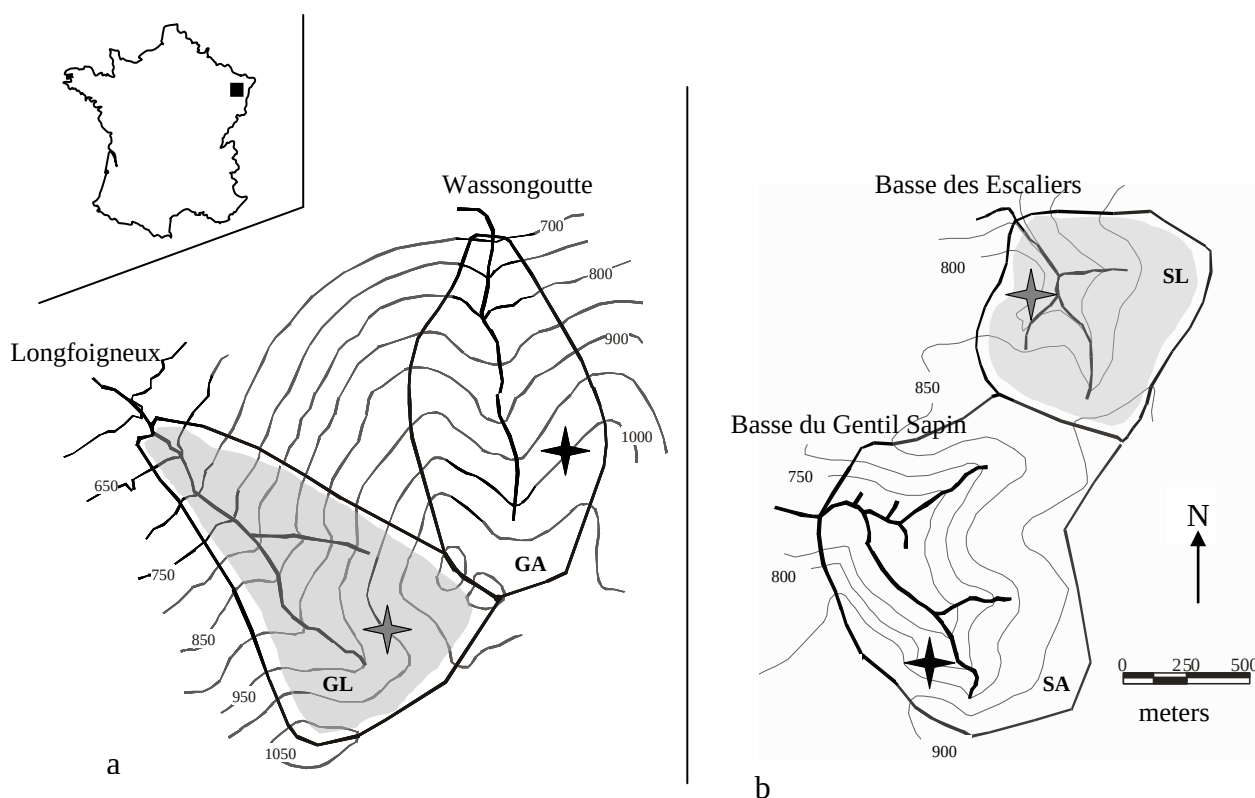


Figure 2.3: Location of the limed (grey: GL and SL) and control catchments (white: GA and SA) (Vosges, North-eastern, France) on granite (a) and sandstone (b). Crosses represent the study sites on each catchment: grey ones correspond to limed sites and black ones to control sites.

II.2.1.2.2 Sampling of soil macroinvertebrates

The four catchments were sampled twice, once in October 2007 and once in June 2008. Macroinvertebrate samples were extracted from three 30 m transects within each site. Transects were set perpendicularly to the slope and were 50 m distant from each other.

Each transect has 7 sampling points spaced 5 m apart. At each sampling point, a metallic frame (25 cm × 25 cm) was inserted into the soil. The litter was then collected into the frame and one soil block of 25 cm × 25 cm to 15 cm depth (volume of 9375 cm³) was dug out under the collected litter. In laboratory, litter samples were placed over 10 days in a Berlese – Tullgren apparatus with a 15 W lamp suspended over each sample to collect macroinvertebrates. Individuals from each soil block were hand-sorted within five days following sampling. All individuals were conserved in 70 % ethyl alcohol until identification. Most specimens were identified to species level except for larvae and juveniles which were classed by Family or Order.

II.2.1.2.3 Soil chemical parameters

For each sampling date and catchment, 15 of 21 soil blocks previously sampled to extract the fauna were used for chemical analyses. Soil blocks were air dried and 2 mm sieved before taking a subsample for chemical analyses. Measures of pH_{H2O} in distilled water (1:5 soil:water) were performed. The Cobaltihexamine Chloride Method (NF X 31-130) was used for Cation Exchange Capacity (CEC). CEC was measured by absorbance at 472 nm. Exchangeable cations were quantified by flame atomic absorption spectroscopy (FAAS; Ca, Mg), flame atomic emission spectroscopy (Na, K), furnace AAS (Al) and pH measurement (H). Base Cations concentration was calculated: $BC = Ca + Mg + Na + K$ (mEq 100 g⁻¹). Base saturation (BS) was calculated as the quotient between BC and CEC. The content of organic carbon and nitrogen were determined by dry combustion at 1800°C. For each chemical parameter, Kruskal–Wallis and Mann–Whitney tests were performed to evaluate the difference between the four catchments ($p < 0.05$), using R software (R Development Core Team, 2008).

II.2.1.2.4 Macroinvertebrate data analyses

II.2.1.2.4.1 Preparation of data

After verification of the homoscedasticity of the variance (Bartlett test; $p > 0.05$) and the normality of the distribution (Shapiro–Wilk test; $p > 0.05$), two-ways ANOVAs were performed to test for the effects of habitat (soil vs. litter) and collecting dates (October vs. June) on macro-invertebrates abundance (after $\log(x + 1)$ transformation), species richness and Shannon-index for each catchment, separately. A collecting date effect was denoted in the faunal data collected in litter samples from granitic catchment ($p = 0.03$). For catchments lying on sandstone, a habitat effect was measured ($p < 0.001$). Because we did not aim to evaluate the different reaction of specialist fauna of soil or litter, nor to take into account the level of seasonal variation on fauna response after lime addition, the faunal data (number of taxa and individuals) obtained from corresponding plots of the two collecting dates, soil and litter were pooled to compute the observed bulk taxa abundance for each catchment ($n = 21$ per catchment).

II.2.1.2.4.2 Communities dissimilarities

Principal coordinate analysis (PCoA). A principal coordinate analysis (PCoA) was performed on the pooled fauna data set (site-species abundance, $n = 21$) to examine to which extent the communities differed according to the sites. We used the Bray–Curtis index (Legendre and Legendre, 1998). These computations were done using R software (R Development Core Team, 2008) and the *ade4* (Dray *et al.*, 2007) and *labdsv* packages (Roberts, 2010). A bootstrap procedure based on 1000 randomizations was done to evaluate the significance of PCoA axes.

Multi-response permutation procedure (MRPP). The significance of community dissimilarities was tested by means of the multi-response permutation procedure (MRPP) (Quinn and Keough, 2002; Rossi *et al.*, 2010). In this context, the Bray–Curtis distances were calculated to test the dissimilarities between the four sites and between two sites from each bedrock type separately. MRPPs were computed using the *vegan* package of R software (Oksanen *et al.*, 2010).

II.2.1.2.4.3 Total abundance, mean density and taxa richness

In 5 sampling plots (on 84) a high ant density (from 47 to 968 ants/625 cm²) was collected. We removed the data of this colonial taxa in order to smooth out ants aggregation effects upon our estimates of fauna density.

Generalized Linear Models (GLM) with approximate Poisson error (Pinheiro and Bates, 2000) was used to test effects of liming and type of bedrock on mean density.

We computed the average mean taxa richness per sample and the overall richness, *i.e.* the cumulated richness over all samples (Sobs) from a given catchment. A bootstrap procedure was carried out to determine the bias-corrected taxa richness and thus obtain the estimated taxa richness (Scorr) (details in Rossi *et al.*, 2010). The variance homoscedasticity of the mean taxa richness per catchment (Bartlett test; $p > 0.05$) and the normality of the distribution of data per catchment (Shapiro–Wilk test; $p > 0.05$) were checked. A two-ways Anova was then used to test the effects of liming and type of bedrock on mean taxa richness per catchment. The observed taxa richness and Shannon-index were compared by means of randomization tests (1000 randomizations).

Shared taxa from different sites were computed and taxa rarity was measured by means of absolute and relative frequencies of singletons, *i.e.* taxa with at most 1 individual per sample, and the number of unique taxa, *i.e.* taxa that occurred in only one sample. The frequencies of doubletons, *i.e.* taxa with at most 2 individuals per sample and duplicate taxa, *i.e.* taxa that occurred in only two samples were also reported.

These computations were done using the R package *rich* (Rossi, 2011a).

II.2.1.2.5 Relationship between community characteristics and soil parameters

We performed a direct ordination method, canonical correspondence analysis (CCA), to evaluate the part of the variation in species assemblages that can be explained by chemical soil parameters. Only taxa occurring at least in two samples were included as dependant variables, so the final first matrix consisted of 60 lines (sampling points corresponding at 15 samples per catchment) and 54 columns (taxa retained with unique taxa removed). The matrix of environmental variables contained 60 lines (sampling points: 15 samples per catchment) and 5 columns (chemical parameters retained: exchangeable Al and exchangeable Ca concentrations, CEC, C:N ratio, $\text{pH}_{\text{H}_2\text{O}}$). In addition, the four catchments were put as additional variables. The significance of the CCA was assessed with Monte-Carlo permutation test (1000 permutations) and the significance of the axes was evaluated by mean of ANOVA test. We used the R Software and the *vegan* and *ade4* package (Dray *et al.*, 2007).

II.2.1.3 Results

II.2.1.3.1 Chemical parameters

The main characteristics of soil collected from the studied sites are shown in Table 2.1. Four years after liming, the C:N ratio was not significantly different between each catchment, whereas the limed sites SL and GL exhibited a significantly higher $\text{pH}_{\text{H}_2\text{O}}$ ($p < 0.05$). Mean soil pH in SL and GL were 0.4 and 0.2 pH units higher than those observed in the control sites SA and GA, respectively. Similarly, mean exchangeable Mg was significantly more elevated in SL and GL than in the control sites SA and GA ($p < 0.05$).

However, liming induced more marked effects in the soil lying on sandstone (SL) than on granite, since exchangeable Ca and BS were significantly higher compared with the

control SA ($p < 0.001$). The limed soil underlain by granite showed slightly higher but not significant CEC, base saturation and exchangeable Ca ($p > 0.05$).

Finally, the CEC and exchangeable Al were significantly higher on soil lying on granite than on sandstone ($p < 0.001$).

Table 2.1: Mean ($\pm$ SD) soil properties of the four sites.

	Sandstone		Granite	
	SA (control)	SL (limed)	GA (control)	GL (limed)
pH _{H2O}	3.90 $\pm$ 0.15 ^a	4.27 $\pm$ 0.34 ^b	3.93 $\pm$ 0.34 ^a	4.11 $\pm$ 0.22 ^b
C/N	18.15 $\pm$ 4.78 ^a	18.90 $\pm$ 3.54 ^a	18.43 $\pm$ 3.54 ^a	17.67 $\pm$ 2.08 ^a
exchangeable Ca ⁽¹⁾	0.36 $\pm$ 0.31 ^a	2.12 $\pm$ 2.45 ^b	0.96 $\pm$ 2.45 ^b	1.02 $\pm$ 0.63 ^b
exchangeable Mg ⁽¹⁾	0.13 $\pm$ 0.06 ^a	0.65 $\pm$ 0.05 ^{b,c}	0.36 $\pm$ 0.05 ^b	0.49 $\pm$ 0.07 ^c
exchangeable Al ⁽¹⁾	1.67 $\pm$ 1.4 ^a	0.99 $\pm$ 0.68 ^a	4.56 $\pm$ 0.68 ^b	5.61 $\pm$ 1.59 ^c
CEC ⁽¹⁾	4.82 $\pm$ 2.01 ^a	5.70 $\pm$ 3.31 ^a	9.95 $\pm$ 3.31 ^b	10.55 $\pm$ 1.91 ^b
base saturation (%)	13.06 $\pm$ 5.44 ^a	41.43 $\pm$ 24.72 ^b	16.26 $\pm$ 24.72 ^c	17.53 $\pm$ 9.58 ^{a,c}

Different letters indicate significant differences at $p < 0.05$ (Kruskal-Wallis and Mann-Whitney U-tests).

(1) mEq.100g⁻¹

II.2.1.3.2 Communities comparison

II.2.1.3.2.1 Community dissimilarities

The PCoA ordination clearly discriminated the macrofauna communities of the four sites (Figure 2.4). The first factorial plane of the PCoA explained 24% of the total inertia and significantly differed from those stemming from $N = 1000$ randomizations (Monte-Carlo, $p = 0.001$). The first axis (15% of the total inertia) strongly separated communities from sites lying on sandstone (SL, SA) from those lying on granite (GL, GA) while the second axis (9% of the total inertia) discriminated limed sites (GL, SL) and control sites (GA, SA).

MRPP (1000 randomizations) applied to the four sites showed that community dissimilarity was highly significant ($p = 0.001$). Similarly, MRPP performed on data from acid and limed catchments, for each type of bedrock separately, revealed significant community dissimilarities ($p = 0.002$ between granite sites and $p = 0.001$ between sandstone ones).

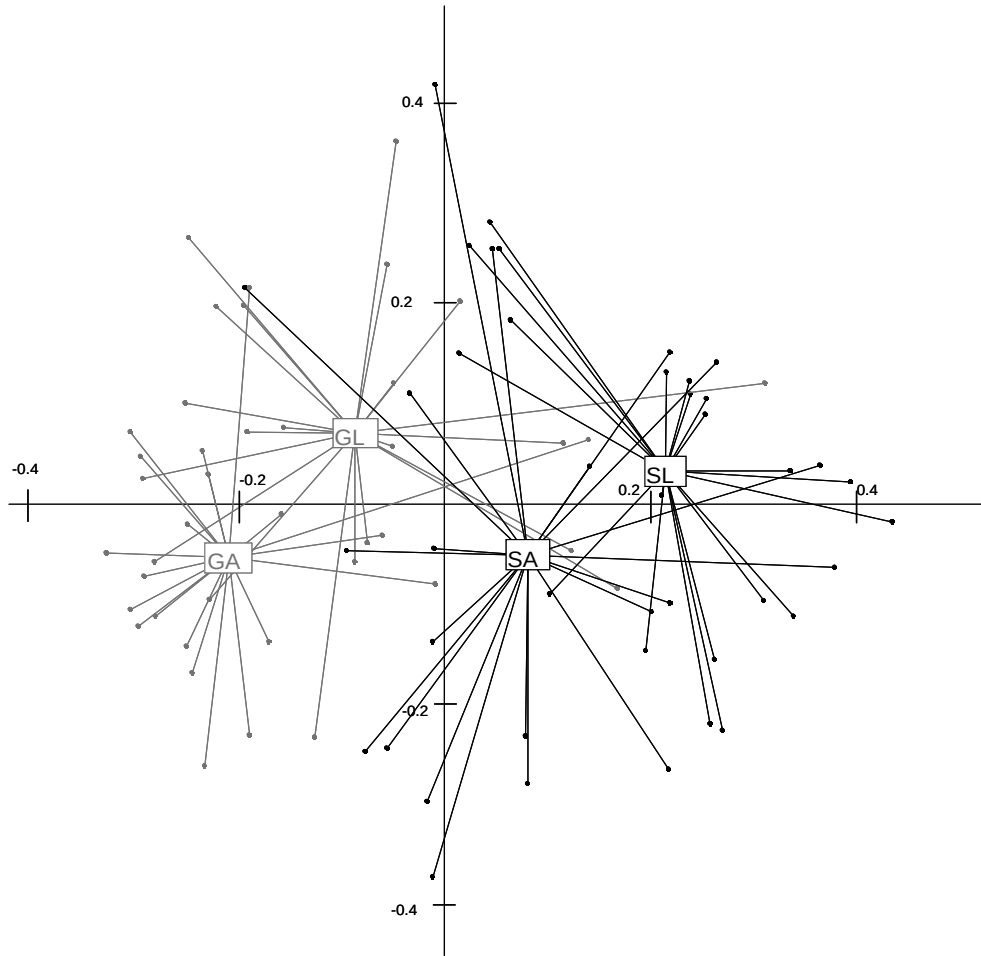


Figure 2.4: Projection in the first factorial plane of the Principal coordinate analysis (PCoA) performed on soil macroinvertebrates communities of the four catchments (GA: control granite; GL: limed granite; SA: control sandstone; SL: limed sandstone. Labels are placed at the centre of gravity of each site and are linked to each sample of the corresponding site (n = 21).

II.2.1.3.2.2 Taxa richness and density

In litter and soil blocks sampled at the both collecting dates, a total of 2386 macroinvertebrates were identified; 101 taxa (species or family and order for larvae and juveniles) were found. Sixty-one taxa (60.4% of the total taxa richness) were sampled at sandstone sites and 82 (81.2%) at sites underlain by granite (Table 2.2).

Significant lower mean densities were observed in limed sites than in control (mean density = 392 ind m⁻² at GA; 256 at GL; $F = 11.65$, $p < 0.01$ and 152 at SA and 104 at SL; $F = 6.83$, $p < 0.05$; Table 2.2). Nevertheless, the mean taxa richness was not significantly different between limed and control sites lying on a same bedrock ($F = 4.24$, $p = 0.05$ at granite site and $F = 0.12$, $p > 0.05$). Moreover, for a given type of rock, the total taxa richness

and Shannon-index did not differ when limed sites were compared with their respective control sites (taxa richness: 62 at GL and 60 at GA; $p = 0.60$; 42 at SL and 46 at SA; $p = 0.18$; $p = 0.37$ for Shannon-index for both substrate, $N = 1000$ randomizations; Table 2.2). Corresponding bias-corrected values estimated from bootstrap were higher but not significantly different between treated and control soils (randomization test, $p > 0.05$). GL harboured more singleton and unique taxa and less doubleton and duplicate taxa than GA (Table 2.2). Conversely, SL exhibited less singleton and unique taxa and more doubleton and duplicate taxa than SA.

Percent of shared taxa in site pairs ranged from 35% to 48.8% (Table 2.3). Forty taxa (48.8% of granite taxa) were found to occur at both GL and GA, while 27 taxa (44.3% of sandstone taxa) were shared by SL and SA. Thirty-four taxa were common to the limed sites SL and GL (48.6% of taxa found on limed site pair), while 28 taxa were shared by the control sites SA and GA (37.8% of taxa found on control site pair; Table 2.3).

Finally, only 42 taxa (41.5% of the total richness) were common to both types of bedrock.

Table 2.2: Soil macroinvertebrate diversity in sites ($n=21$).

Sites	Acronym	Total abundance	Mean density (/m ²)	Mean taxa richness	S _{obs}	S _{corr}	Shannon-index	Singleton	Unique	Doubleton	Duplicate
GRANITE											
control	GA	1032	392 (144) a	15 (4) a	60 (3.4)	68.3	2.98	18 (22.0%)	19 (23.2%)	11 (13.4%)	11 (13.4%)
limed	GL	675	256 (104) b	13 (3) a	62 (3.5)	72.9	2.94	26 (31.7%)	27 (32.9%)	8 (9.8%)	7 (8.5%)
SANDSTONE											
control	SA	401	152 (64) c	8 (2) b	46 (2.7)	54.3	2.94	15 (24.6%)	20 (32.8%)	9 (14.8%)	7 (11.5%)
limed	SL	278	104 (40) d	7 (3) b	42 (2.8)	47.9	2.95	10 (16.4%)	12 (19.7%)	11 (18.0%)	10 (16.4%)

A same letter denote two values not significantly different ($P < 0.05$; GLM. for density and taxa richness. separately). S_{obs}: observed taxa richness on site; S_{corr}: bias-corrected taxa richness on site. Singleton: taxa with at most one individual; Unique: taxa encountered in only one sample. Doubleton: taxa with at most two individuals; Duplicate: taxa encountered in only two samples. Percentages for singletons, uniques, doubletons and duplicates are indicated in parentheses. Standard errors for mean density and S_{obs} are indicated in parentheses.

Table 2.3: Observed taxa richness and shared taxa of soil macrofauna in four study sites ($n=21$).

S.= 101	GL	GA	SL	SA
GL	62 (61.4%)	40 (82)	34 (70)	28 (80)
GA	48.8%	60 (59.4%)	28 (74)	28 (78)
SL	48.6%	37.8%	42 (41.6%)	27 (61)
SA	35%	35.9%	44.3%	46 (45.5%)

S.: total taxa richness (all sites pooled)

On diagonal, in light grey: observed taxa richness and corresponding ratio to the total richness found for all sites (in parentheses).

Above diagonal: absolute number of taxa shared by sites pairs and total number of taxa collected in site pairs (in parentheses).

Below diagonal: ratio of the number of shared taxa to the total number of taxa in site pairs.

II.2.1.3.3 Relationship between community structure and soil properties

In order to investigate which chemical soil properties could significantly influence the structure of macroinvertebrate communities, a CCA was performed (Figure 2.3). After eliminating unique taxa, the data set comprised 54 taxa. The first factorial plane of the CCA explained 59.7 % of the total variance ($F = 2.52$; $p < 0.01$, Monte Carlo test, 1000 permutations). The first ordination axis (32.3 % of the total variance) represented an increasing gradient of pH (Pearson, $r = 0.88$; Table 2.4) and an increasing gradient of Ca ($r = 0.84$). This first axis separated acidified control sites (SA and GA) from the limed sites with higher mean pH (SL and GL).

The coordinates of the taxa (Table 2.5) showed that abundance of two Coleoptera species (*Cephennium thoracicum*, *Othius punctulatus*) and three Aranaea (*Monocephalus castaneipes*, *Coelotes* sp., *Cryphoea silvicola*) were higher in control sites with lower soil pH value (coordinates from -0.96 to -0.52 on axis 1). Conversely, four Coleoptera (*Polydrusus impar*, *Xantholinus tricolor*, Curculionidae larvae sp., *Strophosoma melanogrammum*) two Chilopoda (*Geophilus* sp., *G. insculptus*, a Diplopoda (*Melogona gallica*) and the Clitellata *Lumbricus castaneus* were found with a higher abundance in soils with higher pH and Ca concentration (limed sites) (coordinates from 0.48 to 3.19 on axis 1).

The second axis (27.4% of the total variance) was mainly driven by the CEC (Pearson, $r = -0.99$; Table 2.4) and in a lower extent by exchangeable Al ($r = -89.3$). This axis separated the two sites lying on granite (GL and GA) with higher CEC and Al from the two sites lying on sandstone (SL and SA). Macroinvertebrate assemblages at sites underlain by sandstone were characterized by Aranaea species *Monocephalus castaneipes*, *Diplocephalus latifrons*, *Micrargus herbigradus*, Agelenidae sp and in a lower extent Linyphiidae sp. and *Cryphoea silvicola*, with a higher abundance on SA. Similarly, the Coleoptera *Geostiba circellaris*, *Xantholinus tricolor* and *Lathrobium fulvipenne*, the Lepidoptera larvae, the Chilopoda *Geophilus insculptus*, *Lithobius forficatus*, *L. crassipes* and the Diplopoda Julidae sp. were found in higher density in sites lying on sandstone. On the contrary, sites underlain by granite showed higher abundance of taxa such the Coleoptera *Nargus wilkini*, *Omalium nigriceps*, *Athous subfuscus* and *Pterostichus pumilio*, the Aranaea *Walkenaera dysderoides*, *Microneta viaria*, *Robertus* sp., *Tenuiphantes tenebricola* and *T. zimmermanni*, Chilopoda *Lithobius tricuspis*, *L. agilis*, *L. macilentus* and in a lower extent Diplopoda *Xylophageuma zschokkei*, Gastropoda *Arion* sp. and Dermaptera *Chelidura acanthopygia*.

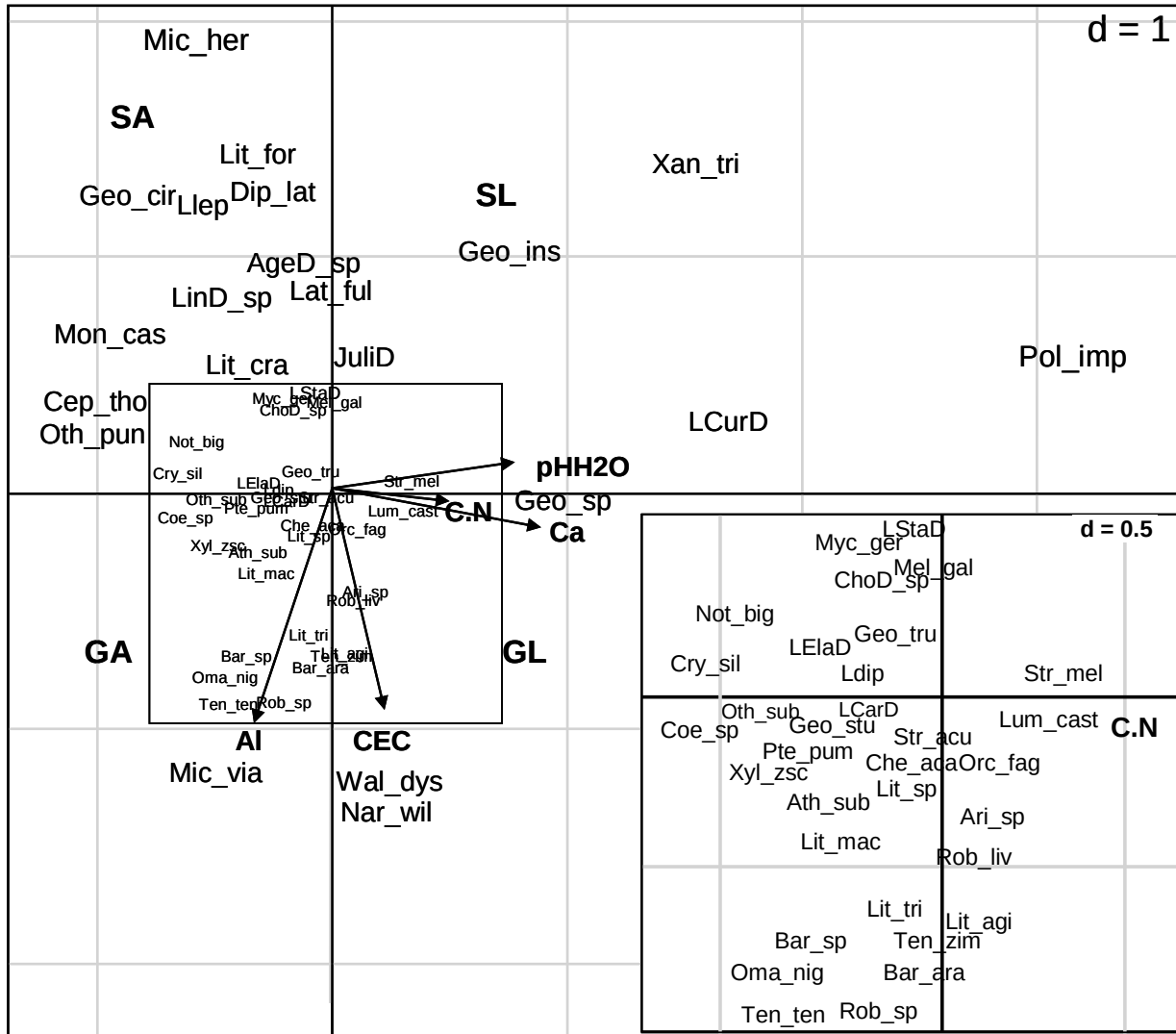


Figure 2.5: CCA ordination biplot of macrofaunal assemblages (x54 taxa) and chemical soil parameters (x5). Abbreviations of taxa names are given in Table 5. Arrows indicate vectors and abbreviations of soil parameters are: Al: exchangeable aluminium concentration; CEC: Cation Exchange Capacity; C.N, C:N ratio; Ca: exchangeable calcium concentration; pHH2O. Taxa labels are placed at the centre of gravity of each taxa. Labels of each site (SA, SL, GA, GL) are placed at the centre of gravity of each site and are linked to each sample of the corresponding site (n=15). The square in the lower right corner correspond to a zoom on the centre of graph. (See Table 2.5 for precision on coordinates).

Table 2.4: Canonical correspondence analysis: Pearson intra-set correlations (r x 100) of soil parameters (x6) with the first two axes of CCA (n=15).

	Axis1	Axis2
C.N	23.4	3.9
pHH2O	88.7	2.6
Ca	83.5	-17.9
Al	-8.1	-89.3
CEC	8.1	-99.1

Table 2.5: Macroinvertebrate taxa (x54) recorded in the four catchments with code numbers used in CCA and coordinates along first two axes of CCA (n=15).

Class	Order	Family	Genus species	Code (Fig. 3)	Axis 1	Axis 2
Annelida	Clitellata	Lumbricidae	<i>Lumbricus castaneus</i> (Savigny 1826)	Lum_cast	0.48	-0.12
Arachnida	Araneae	Agelenidae	Agelenidae sp.	AgeD.sp	-0.06	0.98
		Agelenidae	<i>Monocephalus castanetpes</i> (Simon 1884)	Mon_cas	-0.88	0.67
		Amaurobiidae	<i>Coelotes</i> sp. Blackwall 1841	Coe_sp	-0.53	-0.15
		Hahniidae	<i>Cryphoea stivicola</i> (C.L. Koch 1834)	Cry_sil	-0.51	0.04
		Linyphiidae	<i>Diplocephalus latifrons</i> (O.P.-Cambridge 1863)	Dip_lat	-0.20	1.28
		Linyphiidae	<i>Micragrus herbigradus</i> (Blackwall 1854)	Mic_her	-0.54	1.92
		Linyphiidae	<i>Microneta viaria</i> (Blackwall 1841)	Mic_via	-0.44	-1.19
		Linyphiidae	<i>Tenuiphantes tenebricola</i> (Wider 1834)	Ten_ten	-0.29	-0.93
		Linyphiidae	<i>Tenuiphantes zimmemanni</i> (Bertkau 1890)	Ten_zim	0.21	-0.73
		Linyphiidae	<i>Walckenaeria dysderoides</i> (Wider 1834)	Wal_dys	0.31	-1.23
		Linyphiidae	Linyphiidae sp.	LinD.sp	-0.42	0.83
		Theridiidae	<i>Robertus lividus</i> (Blackwall 1836)	Rob_liv	0.23	-0.50
		Theridiidae	<i>Robertus</i> sp. (O. P.-Cambridge 1879)	Rob_sp	-0.05	-0.92
Insecta	Coleoptera	Carabidae	Carabidae larvae	LCarD	-0.06	-0.06
		Carabidae	<i>Nottophilus biguttatus</i> (Fabricius, 1779)	Not_big	-0.43	0.19
		Carabidae	<i>Pterostichus (Haptoderus) pumilio</i> (Dejean 1828)	Pte_pum	-0.15	-0.11
		Curculionidae	<i>Barypetthes (Exomias) araneiformis</i> (Schrank 1781)	Bar_ara	0.10	-0.78
		Curculionidae	<i>Barypetthes</i> sp.	Bar_sp	-0.22	-0.73
		Curculionidae	<i>Orchestes (Saltus) fagi</i> (Linnaeus 1758)	Orc_fag	0.26	-0.19
		Curculionidae	<i>Polydrusus (Metallites) impar</i> (Gozis 1882)	Pol_imp	3.19	0.58
		Curculionidae	<i>Strophosoma melanogrammum</i> (Forster 1771)	Str_mel	0.49	0.02
		Curculionidae	Curculionidae larvae	LCurD	1.73	0.31
		Elateridae	<i>Athous (Haplathous) subfuscus</i> (O.F. Müller 1764)	Ath_sub	-0.15	-0.29
		Elateridae	Elateridae larvae	LElaD	-0.18	0.02
		Leiodidae	<i>Nargus (Demochrus) wilkinti</i> (Spence 1815)	Nar_wil	0.28	-1.28
		Scydmaenidae	<i>Cephenntum thoracicum</i> (Müller and Kunze 1822)	Cep_tho	-0.96	0.39
		Staphylinidae	<i>Geostiba ctrellaris</i> (Gravenhorst 1806)	Geo_cir	-0.82	1.26
		Staphylinidae	<i>Lathrobium fulvipenne</i> (Gravenhorst 1806)	Lat_ful	0.05	0.89
		Staphylinidae	<i>Othius punctulatus</i> (Goeze 1777)	Oth_pun	-0.86	0.30
		Staphylinidae	<i>Omaltum nitricipes</i> (Kiesenwetter 1850)	Oma_nig	-0.29	-0.82
		Staphylinidae	<i>Othius subuliformis</i> (Stephens 1833)	Oth_sub	-0.32	-0.06
		Staphylinidae	<i>Xantholinus (Purrolinus) tricolor</i> (Fabricius 1787)	Xan_tri	1.59	1.39
		Staphylinidae	Staphylinidae larvae	LStaD	0.05	0.41
	Dermaptera	Forficulidae	<i>Chelidura acanthopygia</i> (Gene 1832)	Che_aca	0.08	-0.17
	Diptera		Diptera larvae	Ldip	-0.12	-0.03
	Lepidoptera		Lepidoptera larvae	Llep	-0.50	1.21
Chilopoda	Geophilomorpha	Geophiliidae	<i>Geophilus insculptus</i> (Attems 1895)	Geo_ins	0.81	1.02
		Geophiliidae	<i>Geophilus studeri</i> (Rothenbühler 1899)	Geo_stu	-0.05	-0.05
		Geophiliidae	<i>Geophilus</i> sp.	Geo_sp	1.03	-0.03
		Geophiliidae	<i>Geophilus truncorum</i> (Bergsøe & Meinert 1866)	Geo_tru	0.06	0.06
		Linotaeniidae	<i>Strigamia acuminata</i> (Leach 1815)	Str_acu	0.14	-0.06
	Lithobiomorpha	Lithobiidae	<i>Lithobius</i> sp.	Lit_sp	0.04	-0.22
		Lithobiidae	<i>Lithobius (Lithobius) agilis</i> (C.L. Koch 1847)	Lit_agi	0.19	-0.71
		Lithobiidae	<i>Lithobius (Monotarsobius) crassipes</i> (L. Koch 1862)	Lit_cra	-0.31	0.54
		Lithobiidae	<i>Lithobius (Lithobius) macilentus</i> (L. Koch 1862)	Lit_mac	-0.12	-0.38
		Lithobiidae	<i>Lithobius (Lithobius) forficatus</i> (Linnaeus 1758)	Lit_for	-0.27	1.34
		Lithobiidae	<i>Lithobius (Lithobius) tricusps</i> (Meinert 1872)	Lit_tri	0.03	-0.64
Diplopoda	Chordeumatida	Chordeumatidae	<i>Melogona gallica</i> (Latzel 1884)	MeLgal	0.17	0.35
		Chordeumatidae	<i>Mycogona germanica</i> (Verhoeff 1892)	Myc_ger	-0.04	0.37
		Chordeumatidae	Chordeumatidae sp.	ChoD.sp	0.01	0.32
	Julida	Julidae	Julidae sp.	Julid	0.19	0.59
	Chordeumatida	Haaseidae	<i>Xylophageuma zschokketi</i> (Bigler 1912)	XylZsc	-0.33	-0.26
Gastropoda	Pulmonata	Arionidae	<i>Arion</i> sp.	Ari.sp	0.28	-0.45

II.2.1.4 Discussion

Four years after the liming operation with a low dose of 2.5 t ha^{-1} of strongly acidified catchment, a higher pH and exchangeable Mg concentration still occurred in limed soils as compared to controls. Review on liming effects on forest soil parameters showed that changes depend on initial organic and mineral soil properties (Kreutzer, 1995; Godbold, 2003; Schaaf and Hüttel, 2006). In the Vosges Mountains, CEC and exchangeable Al were significantly higher on soil lying on granite than sandstone. The differences in soil chemical parameters between bedrock types could mainly be explained by the highest clay content in granitic soils (22 % in granitic soils, and 6 % in soils lying on sandstone). Soils with higher clay and organic matter have higher cation exchange capacity (Bonneau and Souchier, 1994). After lime addition, the concentration of exchangeable Al increased by comparison with control on soil lying on granite. Added lime displaces H^+ from the exchange sites. In addition, Ca^{2+} and Mg^{2+} cations can be uptaken by plants, leached by released nitrogen or by lateral water drainage and Al cations may be released by decaying organic matter (Ulrich, 1983; Boudot *et al.*, 1994; Hruska and Kram, 1994). Moreover, the chemical weathering of granite released higher aluminium concentration than sandstone. Consequently, when the soil solution contained high aluminium cation and small base cation concentrations as in granitic soils, the Al^{3+} cations may be preferentially held and displace others from exchange sites (Waring and Running, 2007).

Furthermore, Moncoulon *et al.*, 2007 reported a pH from 4.1 and a ratio Al/BC from 1.2 from 1900 to 1950 in the first 10 cm of a vosgian podzsol under beech lying on sandstone. Their results showed an increase of the Al/BC ratio (up to 3.8) and decrease of pH (3.9) over the period 1950–1980 as a result of acid deposition increase. After 1980, the soil pH increased (up to 4) and Al/BC decreased (up to 2.1) while acid deposition decreased. In our study the control soil on sandstone had a pH of 3.9 and $\text{Al/BC} = 2.6$. These values corresponded to results observed by Moncoulon *et al.* (2007) in 2003. Four years after liming addition, the pH increase to 4.3 and Al/BC decreased up to 0.4. One of the main goal of liming was to increase soil pH and mineral nutrient contents. Thus on sandstone these goals appeared achieved, while Al/BC ratio was smaller than before acidification. We may hypothesize that higher base cation concentration were available for organisms than before acidification. Soil pH of the granite control was 3.9 and $\text{Al/BC} = 2.7$ which corresponded to

measurements of Moncoulon *et al.* (2007). After liming, as expected the pH increased (4.1) but Al/BC increased to 3.1. Thus on granite, the goal of lime addition may not fully achieve. Unfortunately we did not have any faunal data before acidification from studied sites. Consequently we could not assess whether the fauna communities which occurred on sites after liming operation correspond to initial communities which were present before acidification.

The mean densities of soil and litter-dwelling macroinvertebrates in limed forest soils were lower as compared to control. Secondly, no difference in taxa richness and Shannon-index has been observed between limed and control site. However, 52.2% (42 taxa on the total number of taxa recorded) was different between limed and control sites lying on granite and 55.7% was different on sandstone (34 taxa). Thereby, liming may induce important changes in community structure as illustrated by MRPP and PCoA analysis. The CCA showed that some taxa were found preferentially on limed soil with higher soil pH and Ca concentration: Gastropoda and Curculionidae, Lepidoptera and Diptera larvae, the majority of Curculionidae adult species, especially *Polydrusus impar*, and most species of Geophilidae. Similarly, the density of epigeic earthworm *Lumbricus castaneus* was higher in limed soil. Positive effect of liming on earthworm population density and particularly on the epigeic earthworm populations has been previously shown by different studies (Robinson *et al.*, 1992; Edwards and Bohlen, 1996; Davidson *et al.*, 2004; Potthoff *et al.*, 2008). Other taxa have a higher density on control site than on limed ones: the majority of Araneae families, most of the Lithobiidae species, and Staphylinidae species. Finally, some taxa did not differ according to liming such as Staphylinidae larvae or the *Chelidura acanthopygia* species. Korenko *et al.* (2008) reported no effect of lime treatment upon spider community in birch stand of the Krusné hory Mountains. Results from a study 5 years after lime treatment into catchment wetlands in Wales, showed that liming had positive effect on Linyphiidae and Tetragnathidae but not on Lycosidae (Buckton and Ormerod, 1996). Moreover, Theenhaus and Schaefer (1995) showed that Diptera and Lithobiidae populations increased due to liming, whereas Deleporte and Tillier (1999) reported a smaller abundance of Chilopoda after lime addition.

Calculation of unique and duplicate taxa, singleton and doubleton showed that the rare taxa (taxa collected as low number individuals) in all studied sites ranged from 8.5 % to 32.9 %. Similarly, Rossi *et al.* (2006, 2010) reported high rare species number for soil macrofauna and highlighted the value of additional statistics such as bootstrap corrections. Moreover, 101 macroinvertebrates taxa have been sampled in our study, while Diptera, Lepidoptera and Coleoptera larvae were not identified at a species level. The estimation of species richness was de facto underestimated.

The idea that liming can be considered as a disturbance was expressed by different authors (Bengtsson, 2002; McKie *et al.*, 2006). Liming may change soil parameters and cause aluminium toxicity as showed by Larssen *et al.* (1999) and thus may imply changes into the community structure. Sousa (1984) described a disturbance as a “discrete punctuated killing displacement or damaging of one or more individuals (or colonies) that directly or indirectly creates an opportunity for new individuals (or colonies) to become established”. A disturbance was defined by several properties: (i) its areal extent (spatial scale), which was the catchment in our study, (ii) its magnitude by its intensity, *i.e.* the strength of the disturbing, which can be for a liming operation the quantity spread on soil, and (iii) its severity, *i.e.* the measure of the damage caused by the disturbing force, which can be the changes on chemicals properties of soil; (iv) its frequency (v) its predictability and its turnover rate. These two last points do not concern our study because of a single controlled spreading operation was performed. The consequences of liming disturbance as a direct effect of soil pH four years after spreading a low dose may consist in deep changes in community structure due to the shift of ten species. Moreover, some species benefited from the disturbance such as colonists and regenerating survivors like *Lumbricus castaneus* or *Polydrusus impar* favoured by better chemical conditions and resources, while others suffered and decreased like most spider species depending on their specific adaptation responses (Sousa, 1984; Loreau, 1994; Moretti *et al.*, 2006). Nevertheless, four years may be a too short period to allow the (re)colonization of limed sites by species with low dispersal capacity. This highlights the importance to have a high biological diversity (pool of species) and hideaway areas before perturbation and during the community reorganisation phases on a larger scale (Bengtsson *et al.*, 2000; Bengtsson, 2002; Potthoff *et al.*, 2008). Hence, from a management point of view, maintaining of diversity and heterogeneity in soil forest habitats may ensure the pool of species which may be essential for ecosystem stability and ecosystem functioning (Bengtsson *et al.*, 2000). This

idea has been already evoked in studies dealing with ground-dwelling fauna assemblages re-colonizing heterogeneous habitats such as open-cast mining reclamation area (Topp *et al.*, 2010; Frouz *et al.*, 2001 and Frouz *et al.*, 2011).

Furthermore, at a higher spatial scale that take into account limed catchment and its control together, we may consider that taxa richness was increased with liming since after liming one community of acidified soils (the same for both catchments) was replaced by two communities, one specific of acidified soils and the other preferring less acidified soils, *i.e.* limed ones. More knowledge on the spatial distribution of species and on their life history traits such as the capacity of colonization or habitat preference is required to better understand processes involved in the recolonization of limed areas (Cole *et al.*, 2008; Auclerc *et al.*, 2009).

The Intermediate disturbance-hypothesis (IDH) (Connell, 1978) proposed that disturbance can create high heterogeneity and consequently an increase of diversity of resources and habitat in tropical forests. In addition, Sousa (1984) stated that disturbance must renew resources to allow continued recruitment and persistence of species that would otherwise be driven locally extinct. Therefore, the disturbance must occur with some intermediate frequency and intensity in order to allow species accumulation within the patch and prevent it from domination by one or a few of them (McCabe and Gotelli, 2000). In this context, the species assemblage can be maintained in a non-equilibrium state and local coexistence of species is possible. Thus, this may allow a better and durable ecosystem functioning by increasing the diversity of resources and species and avoid the risk of compensatory mortality of individuals after liming operation. We can ask the question if several disturbance as several liming applications may be a better alternative to counteract acidification and to reach ecosystem stability. However, the quantity of lime which must be used in order to avoid irreversible changes of ecosystem remains an open question. Finally, to restore ecosystem another strategy would be to elaborate synthetic indicators to help developing sustainable forest management (Lindenmayer *et al.*, 2000; Doran and Zeiss, 2000; Niemelä, 2000; Rossi and Van Halder, 2010; Rossi, 2011b).

II.2.1.5 Conclusion

Four years after one liming operation with a low dose of 2.5 t ha^{-1} of strongly acidified catchment, a smaller density of macroinvertebrates was observed on limed than control soil, whereas the community species richness were not different. Our study showed that liming by change of soil pH may be considered as a disturbance for the soil fauna community according to a species-dependant response. In European forests, liming has been used as a restoration method to counteract the effects of acid rain, in particular for production of wood biomass in nutrient-poor ecosystems. Thus, liming has been showed to mitigate ecosystem acidity. However, in the perspective of sustainable development, the production of wood biomass should not be the only target when operating liming. Due to the role they play in the functioning of ecosystems we advocate that other biological compartments such as macroinvertebrates should be also studied in order to evaluate if this restoration method may allow building resilient communities and ecosystems in a long-term period.

Acknowledgements

This project was carried out with financial support from the National Research Agency (ANR) and the Zone Atelier Moselle (ZAM). We thank technical staff of Office National des Forêts (ONF) for their help in selecting forest plots. We thank also all people for their help on field, especially Philippe Wagner, and in laboratory for macroinvertebrates hand extraction and Philippe Rousselle for chemical analysis.

II.2.2 Compléments à l'article

II.2.2.1 Evaluation de l'effort d'échantillonnage

Les courbes d'accumulation du nombre d'espèces en fonction du nombre d'échantillons pour un site donné (ou courbe de raréfaction) permettent d'évaluer si l'effort d'échantillonnage a été satisfaisant pour obtenir une estimation fiable de la richesse spécifique du site étudié. Afin de représenter ce type de courbe, des randomisations simples sont réalisées à partir de la matrice d'abondance des espèces pour chacun des 21 points d'échantillonnage de chaque bassin versant (plot de la richesse spécifique randomisée en fonction de l'intensité d'échantillonnage) (Gotelli et Colwell, 2001). La richesse spécifique reportée sur ces graphiques correspond à la richesse observée corrigée par la méthode du bootstrap (suppression du biais) à chaque saison (automne, printemps), et pour chaque microhabitat (sol ou litière). Les courbes ont été réalisées à l'aide du package rich du logiciel R (Rossi, 2011). Cette représentation graphique permet d'évaluer qu'au dessus de 10 points d'échantillonnage la courbe d'accumulation continue d'augmenter de façon quasi linéaire. Au moins 21 points d'échantillonnage étaient nécessaire pour considérer la richesse spécifique présente sur les sites d'étude (Figure 2.6). Ensuite cette représentation graphique montre que la richesse spécifique estimée à partir des données collectées semble plus importante dans le site témoin que pour le site amendé particulièrement sur granite.

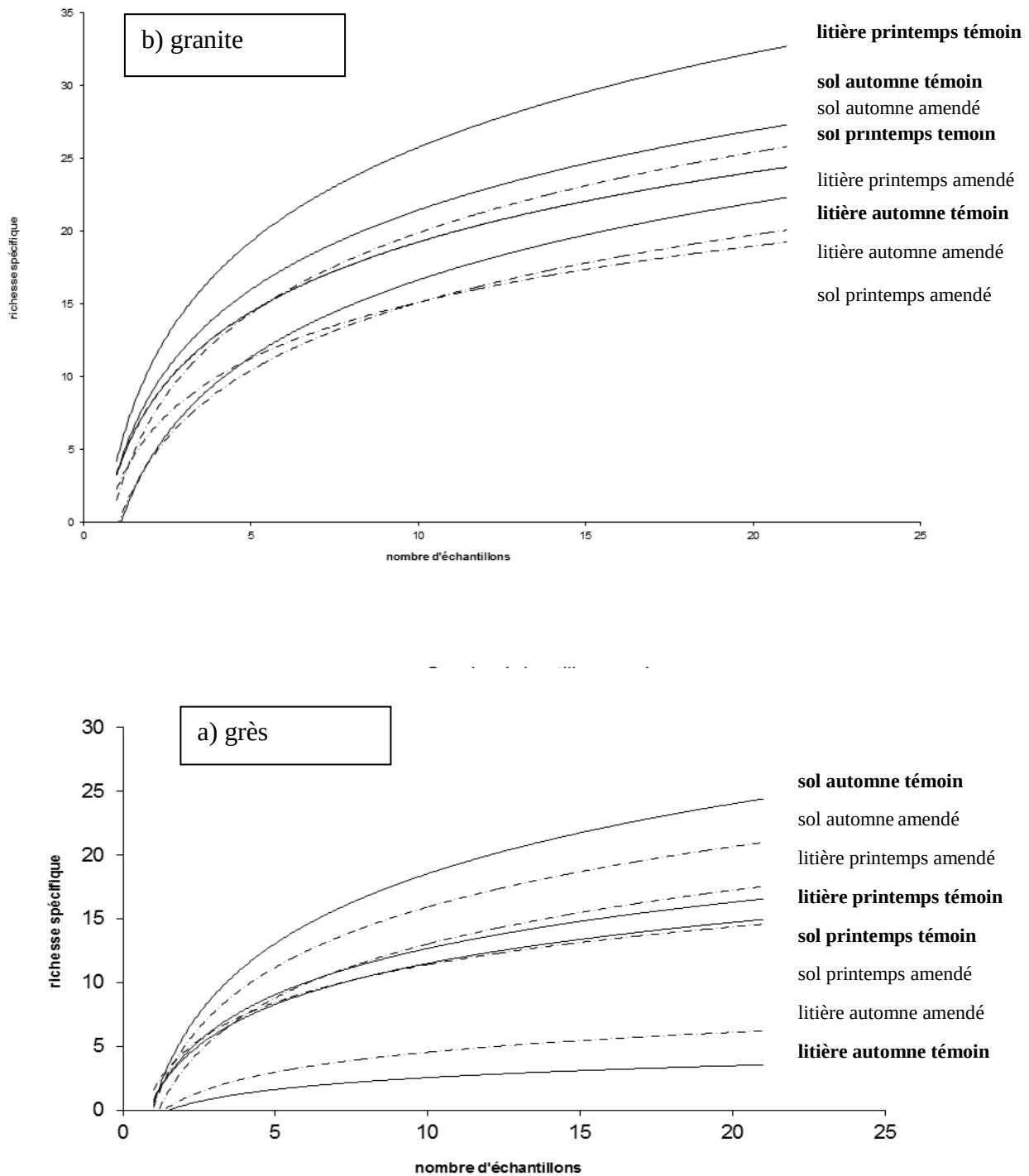


Figure 2.6 : Courbes de raréfaction (richesse spécifique vs. nombre d'échantillons) pour les macroinvertébrés échantillonnés dans les sols, litières aux deux saisons (automne, printemps) et sur grès et granite. Les graphiques ont été obtenus par randomisations. Les courbes en trait plein correspondent aux sites témoins (légendés en **gras**) et en pointillés aux sites amendés

II.2.2.2 Effet de l'amendement sur les communautés en fonction du type de microhabitat (sol, litière, mousse) et des saisons.

L'étude précédente (Auclerc *et al.*, 2012) avait pour but d'évaluer l'effet de l'amendement sur la communauté globale de macroinvertébrés quel que soit son lieu de vie. Les résultats des déterminations et comptage des individus échantillonnés dans les sols et les litières et pour les deux saisons ensemble avaient ainsi été regroupés.

Il paraît à présent intéressant d'évaluer si la réponse observée de la communauté « globale » à l'amendement est également observable pour les individus de chaque habitat (sol, litière, ou mousses) et à chaque saison (automne ou printemps). Le but de cette approche est d'évaluer si à chaque saison et pour chaque habitat, la richesse taxonomique des macroinvertébrés est toujours identique et si l'abondance est toujours plus faible dans le site amendé par rapport au témoin, comme observé à partir des données poolées. Le tableau 2.6 présente les résultats obtenus (total, moyenne ($\pm$ écart - type), médiane ; n=21) pour différents indices de diversité : abondance, richesse spécifique, indice de Shannon, Simpson et équitabilité (indice de Pielou). La densité des fourmis a été soit prise en compte soit non considérée pour les calculs puisqu'il s'agit d'un taxon colonial dont l'agrégation des individus peut biaiser l'estimation de la densité de macro-invertébrés.

Les résultats montrent une abondance significativement plus faible sur site amendé par rapport au témoin pour la faune vivant dans le sol et la litière aux deux saisons sur granite et sur grès. Les richesses spécifiques des individus présents dans les mousses, les litières et les sols sont quant à elles sensiblement identiques entre amendé et témoin, sur les deux substrats. Les indices de diversité étudiés pour les communauté des sols et litières ont également des valeurs semblables entre site amendé et témoin. L'indice de Shannon est similaire ou légèrement plus faible sur site amendé par comparaison au témoin. Les valeurs moyennes calculées pour l'indice de Shannon obtenues sur tous les bassins versants sont faibles (comprises entre 0.8 et 1.5), ce qui peut s'expliquer par le nombre important d'espèces rares (espèces représentées par un ou deux individus). L'indice de Simpson est souvent proche de 1 pour les sites amendés et témoins, ce qui montre une faible diversité dans les échantillons étudiés. Enfin l'indice d'équitabilité a une valeur proche de 1 (entre 0.7 et 0.8), ce qui révèle le fait que les espèces ont des abondances homogènes dans les différentes communautés étudiées.

Tableau 2.6: Valeurs totales, moyenne ($\pm$ écart-type) et médiane pour l'abondance (avec les fourmis / sans l'abondance des fourmis), la richesse spécifique, l'indice de Shannon, de Simpson et d'équitabilité calculés pour les communautés de macrofaune du sol sur les 4 bassins versants aux deux saisons, dans le sol (a) et la litière (b) pour une unité de surface (25 cm * 25 cm) ; richesse spécifique obtenue dans les mousses (c).

(a) SOL	GA		GL		SA		SL	
	automne	printemps	automne	printemps	Automne	printemps	automne	printemps
Abondance	330 15,71(9,85) *** 19	250 11,90 (6,00) 10	1140 / 170 54,29 (213,07) / 8,09 (4,64) *** 8	201/192 9,57 (6,14) / 9,14 (5,59) 9	303 / 175 14,43(22,2)*/ 8,33 (5,82) 7	103 / 99 4,90 (4,37) / 4,71 (4,20) 4	112 5,33(5,23)* 3	104 / 93 4,95 (3,61) / 4,43 (3,22) 4
Richesse spécifique	32 6,67 (3,38) 7	29 6,19 (1,86) * 6	33 5 (2,65) 5	24 4,52 (2,73) * 4	34 4,19 (2,42) 4	19 2,76 (1,78) 3	27 3,33(2,46) 3	19 3,29 (1,93) 3
Shannon	2,58 1,54	2,48 1,62 *	0,81 / 2,62 1,25 / 1,33	2,41 / 2,34 1,19* / 1,21 *	2,40 / 2,61 1,07 / 1,08	2,28 / 2,20 0,81 / 0,78	2,73 0,9	2,36 / 2,20 1,00 / 0,91
Simpson	0,88 0,75	0,86 0,76	0,27 / 0,88 0,62 / 0,66	0,87 / 0,86 0,66 / 0,67	0,84 / 0,88 0,56 / 0,57	0,84 / 0,83 0,55 / 0,55	0,9 0,56	0,85 / 0,83 0,65 / 0,62
Equitabilité	0,74 0,85	0,74 0,91	0,23 / 0,75 0,88 / 0,93	0,76 / 0,75 0,86 / 0,87	0,68 / 0,75 0,87 / 0,90	0,77 / 0,76 0,81 / 0,81	0,83 0,82	0,80 / 0,78 0,84 / 0,84
(b) LITIÈRE	GA		GL		SA		SL	
	automne	printemps	automne	printemps	automne	Printemps	automne	printemps
Abondance	134 6,38 (7,42) 3	318 15,14 (9,56) 12	84 4 (4,44) 1	231 / 229 11 (8,39) / 10,90 (8,48) 9	7 0,33 (1,15) 0	169 / 120 8,04(12,14)* / 5,71 (5,55) * 5	17 0,81 (3,04) 0	56 2,67 (3,06) * 2
Richesse spécifique	30 3,05 (2,42) 2	40 7,52 (4,02) 8	27 2,67 (2,89) 1	30 6 (3,21) 6	6 0,29 (0,96) 0	23 3 (1,79) 3	10 0,57(1,96) 0	24 1,95 (1,62) 2
Shannon	2,26 0,73	2,88 1,68	2,63 0,72	2,66 / 2,63 1,50 / 1,48	1,74 0,09	2,22 / 2,27 0,82 / 0,83	2,2 0,10	2,91 0,54
Simpson	0,75 0,44 **	0,91 0,73	0,87 0,73 **	0,89 / 0,89 0,76 / 0,75	0,82 0,96	0,84 / 0,84 0,56 / 0,57	0,88 0,85	0,93 0,52
Equitabilité	0,67 0,80	0,78 0,92	0,80 0,51	0,78 / 0,78 0,89 / 0,89	0,98 0,09	0,71 / 0,74 0,77 / 0,79	0,96 0,05	0,92 0,72
(c) MOUSSES	GA		GL		SA		SL	
	automne	printemps	automne	printemps	automne	printemps	automne	printemps
Richesse spécifique	65 11,05 (6,05) 12	35 4,29 (2,57) 4	72 11,52 (7,36) 9	37 4,33 (3,14) 5	67 12,33 (6,57) 13	36 4,43 (1,91) * 4	62 10,10(5,40) 11	28 2,81 (2,14) * 3

dans une case la valeur de la première ligne correspond au total sur 21 points, *deuxième ligne* : moyenne et écart type des 21 points et dernière ligne médiane ; lorsque seulement deux lignes sont écrites, la première correspond à la valeur totale sur 21 points puis la moyenne sur la deuxième ligne. Les astérisques correspondent à une différence significative du paramètre considéré entre le bassin versant amendé et témoin pour une même saison et un même type de roche ; t-test (n=21) : * p < 0.05 ; ** p < 0.01 ; *** p < 0.001.

II.3 Les taxa indicateurs des bassins versants témoins vs. amendés

La réponse des communautés de macro-invertébrés présents dans les sols et les litières a été montrée comme espèce-dépendante avec des différences entre les deux substrats rocheux. Dans cette partie le but est d'évaluer quels sont les taxa les plus sensibles à l'amendement par une approche réalisée avec l'indice IndVal qui fait intervenir la spécificité et la fidélité d'un taxon à un site (Dufrêne et Legendre, 1997). La spécificité d'un taxa à un site correspond à son abondance relative dans ce site et sa fidélité à sa fréquence relative dans ce site. En prenant en compte les valeurs d'IndVal des espèces échantillonnées dans les sols, litières et mousses, nous évaluerons lesquelles répondent le mieux à l'amendement (positivement *e.g.* espèce indicatrice des bassins versants amendés vs. négativement, indicatrice des sites témoins).

Soil macroinvertebrates as indicators of forest soil liming.

For submission to Ecological indicators

Auclerc, A. a, Nahmani, J.a, Pasquet, A. b, Rossi, J-P.c, Guérol, F. a

^a Laboratoire des Interactions Ecotoxicologie Biodiversité Ecosystèmes (LIEBE), CNRS UMR 7146, Université de Lorraine, Campus Bridoux, Avenue du général Delestraint, F-57070 Metz, France

^b Université de Lorraine, Faculté des Sciences et Technologies, Laboratoire « Expression et Evolution des Comportements » - BP 239 – 54506 Vandoeuvre les Nancy, France

^c INRA, UMR CBGP (INRA / IRD / Cirad / Montpellier SupAgro), Campus international de Baillarguet, CS 30016, F-34988 Montpellier-sur-Lez cedex, France.

ABSTRACT

To counteract forest decline and to restore acidified ecosystems, liming has been a widely used method during the three last decades. However, little is known about the effect of liming on the macrofauna community. Furthermore providing tools to help governments and forest resource managers to assess the relevance and the sustainability of liming is of a great importance. In the Vosges Mountains (North-eastern France) two catchments located on granite and on sandstone bedrock (2.5 t.ha^{-1}) were limed in fall 2003. To access changes in macrofauna communities after liming, soil, litter and moss dwelling macroinvertebrate communities were sampled in the two limed and adjacent acidified (control) catchments four years after liming. In this paper, we aim at evaluating the community changes succeeding the liming and which macroinvertebrates taxa may be considered as bioindicator of acidified forest management by liming using the IndVal approach (*i.e.* a simple index used to find indicator species and species assemblages characterizing groups of sites, by considering relative abundance with the relative frequency of occurrence of species in the various groups of sites; Dufrêne and Legendre, 1997).

While no difference in taxa richness was observed between limed and control sites, the composition of communities were markedly different (46 % of shared taxa by granite control and lime sites, 58% on sandstone). Furthermore, according to an *a priori* classification with two levels (granite vs. sandstone sites at first level and the four studied sites at second level), the calculation of IndVal values revealed 43 taxa significantly associated with a site or a group of site. More specifically, 28 taxa were indicators of control sites among which 21 were predators (Lithobiomorpha, Araneida, Coleoptera Carabidae, Elateridae, and Staphylinidae adults and larvae), highlighting a potential detrimental effect of liming on these taxa. Less taxa (15) were indicators of limed sites, while 4 taxa displayed different responses to liming

according to the habitat in which they live (soil litter or moss). We concluded that all the specialist species as well as taxa with an IndVal > 35 % (Helicidae and the Lumbricidae *Lumbricus castaneus*) appeared as good indicators of the liming forest management.

II.3.1 Introduction

Numerous regions throughout the Northern hemisphere have been dramatically affected by decades of atmospheric acid deposition (Campbell and Lee, 1996; Driscoll *et al.*, 2001). An amazing number of studies have revealed the effects of acid deposition on soil and water characteristics (*e.g.* depletion of base cations, increased acidity and aluminium concentration) as well as the deleterious consequences of these physico-chemical changes on terrestrial and aquatic biota such as forest dieback and the drastic loss of biodiversity. Since the establishment of several international and national efforts aiming to achieve reduction in emissions and depositions of acidifying compounds, signs of recovery of aquatic and terrestrial ecosystems have been reported in several regions (Stoddard *et al.*, 1999; Folster and Wilander, 2002; Oulehle *et al.*, 2006; Kirk *et al.*, 2010). However, there exist strong discrepancies among region and in many areas the recovery of ecosystems may be significantly delayed (Likens *et al.*, 1996; Alewell *et al.*, 2000; Prechtel *et al.*, 2001). Acidification still thus remained an important ecological problem.

Since the 80s, liming is a common practice used in Europe by forest managers to counteract acidification preventing thus forest dieback. The effectiveness of such a restoration strategy has been studied on trees (Hüttl and Schneider, 1998; Huber *et al.*, 2006; Rösberg *et al.*, 2006), soil properties (Hüttl and Zoettl, 1993; Kreutzer, 1995; Löfgren *et al.*, 2009), soil fauna (Bååth *et al.*, 1980; Hågvar and Amundsen, 1981; De Goede and Dekker, 1993; Rittner and Roth, 1995; Deleporte and Tillier, 1999; Geissen and Brümmer, 1999) and microbial communities (Rineau *et al.*, 2009; Clivot *et al.*, 2012). However, few studies focused on the liming effects on large or even complete range of soil taxa. Hence, the impact of liming on soil fauna diversity was misunderstood. Furthermore, providing tools to help governments and forest resource managers to assess the relevance and the sustainability of liming is of a great importance.

Bioindicators are defined as species or assemblage of species that display a clear response to specific characteristics of the habitats and/or to different impacts, changes and remediation processes (van Straalen, 1998; Paoletti, 1999). Such indicators are already used

to monitor the impact of pollutants (Cortet *et al.*, 1999; Nahmani and Rossi, 2003; Santorufo *et al.*, 2012) or to evaluate strategies of forest management and conservation actions (Doran and Zeiss, 2000; Niemela, 2000; Pearce and Venier, 2006, Ritz *et al.*, 2009; Ruiz *et al.*, 2011). Bioindicator studies with soil fauna often deal with a single taxa such as earthworm (Muys and Granval, 1997; Suthar *et al.*, 2008), collembola (Bispo *et al.*, 2009), ants (Andersen *et al.*, 2002; Underwood and Fisher, 2006), spiders (Marc *et al.*, 1999; Cristofoli *et al.*, 2010), Staphylinidae (Bohac, 1999), Diptera larvae (Frouz, 1999), dung beetles (Mc Geoch *et al.*, 2002) or Carabidae (Rainio and Niemela, 2003). In 1997, Dufrêne and Legendre proposed a new index referred to as IndVal to define indicator taxa statistically associated with a given type of habitat or management regime based on two complementary types of information, the specificity and the fidelity of taxa to their habitat: specificity referring to its relative abundance (density) and fidelity to its relative frequency of occurrence within the habitat. Several studies showed how IndVal was precious to identify species statistically associated to habitat and changes due to human activity (*e.g* Mc Geoch *et al.*, 2002; Holland, 2007 Nahmani and Rossi, 2003).

The present paper focuses on soil, litter and moss dwelling macroinvertebrates community and the changes induced by liming of two forest catchments lying on different bedrock (granite and sandstone) located in the Vosges Mountains (North Eastern, France). Firstly, by comparison of composition of macroinvertebrate community from limed with that from unlimed adjacent control catchment, our first aim was to evaluate the changes induced by lime application on biodiversity (taxa richness). Secondly, we specifically examined how strong was the association of each taxa with limed or control soils by means of the IndVal index and if some species could be indicators of acidified or limed soils.

II.3.2 Materials and methods

II.3.2.1 Study sites

The study was carried out in the Vosges Mountains (North Eastern, France). Average yearly rainfall and air temperature are 1400 mm and 7°C respectively at the elevation of 800m a.s.l. Two acidified catchments were limed in fall 2003, one lying on sandstone SL (123 ha, elevation: 800m, 48°27'44.8''N; 07°05'49.7''E) and the other underlain on granite GL (124 ha; elevation: 1000m, 47°57'22.9''N; 06°52'55.6''E). Two adjacent acidified catchments

were chosen as control: SA lying on sandstone (222 ha, 800m, 48°26'37.4''N; 07°05'25.3''E) and GA lying on granite (124 ha, 1000m, 47°57'39.5''N; 06°53'05.1''E). The catchments are all forested with a mixture of white spruce (*Abies alba*), Norway spruce (*Picea abies*) and beech (*Fagus sylvatica*). Soils ranged from cambisols to Entic podzols (WRB, 2006) and were sandy soils. At each site, the humus type was a moder.

The two catchments were limed by helicopter in October and November 2003 with 2.5 t ha⁻¹ of fine powder. The lime was composed by 70 % CaCO₃, 17 % MgCO₃, 10 % CaSO₄ and 3 % KCl. Four years after liming, the principal chemical characteristics of the studied soils were analysed and summarized (Auclerc *et al.*, 2012). Briefly, liming induced more marked effects in the soil lying on sandstone (SL) than on granite (GL), since exchangeable calcium concentration and base saturation were significantly higher compared with the control catchment on sandstone (SA) (U-tests; n = 21; p < 0.001). The limed soil underlain by granite showed slightly higher but not significant CEC, base saturation and exchangeable calcium compared with control (p > 0.05). pH_{H2O} in SL (4.3) and GL (4.1) were 0.4 and 0.2 pH units higher than those observed in the control sites SA and GA, respectively. Similarly, mean exchangeable Mg was significantly more elevated in SL and GL than in the control sites SA and GA.

II.3.2.2 Sampling method and soil macroinvertebrates collection

The four catchments were sampled in October 2007 and June 2008. Macroinvertebrates were extracted from three 30 m transects within each site. Transects were set perpendicularly to the slope and were 50 m distant from each other. Each transect has 7 sampling points spaced 5 m apart. At each sampling point, a metallic frame (25 cm x 25 cm) was inserted into the soil. Litter was then collected and one soil block of 25 cm x 25 cm to 15 cm depth (9375 cm³) was dug out. Samples of moss (from 100 g to 200 g wet weight) were also collected at less 2 m of each sampling point (n=21 per catchment).

Macroinvertebrates dwelling in soil were hand-sorted while individuals from litter and moss samples were extracted with a Berlese-Tullgren apparatus (15W) over 10 days. All individuals were conserved in 70% ethyl alcohol, and identified to species level, except for larvae and juveniles which were classed by Order, Family or Genus.

II.3.2.3 Community composition

The density of each taxa was expressed in number of individuals per sampling surface (per m²) for soil and litter. For macro-invertebrates sampled in mosses, the density was expressed in number of individuals per gram of moss (dry weight).

In order to describe the communities occurring in each catchment, faunal data of all microhabitats (soil, litter and mosses) were pooled between the two collecting dates and expressed as presence/absence. This was done for each catchment (n = 21 per catchment).

The total observed taxa richness was determined for each of the four catchment and comparison between richness from limed site and its corresponding control was carried out by means of randomization tests (1000 randomizations). The mean taxa richness per site was also assessed. U-tests were used to evaluate difference between mean taxa richness of macroinvertebrates occurring in limed site with its respective control for each substrate separately.

Shared taxa from different sites were computed. These computations were done using R software (R Development Core Team, 2008) and the package rich (Rossi, 2011).

II.3.2.4 Indicator values

As a first step, a site *a priori* classification of sampled site was made (Dufrêne and Legendre, 1997). The first level separated sites according the underlying bedrock nature (granite or sandstone). Level 2 distinguished between the limed sites and the corresponding controls which amount to separate the four studied sites (Figure 2.7).

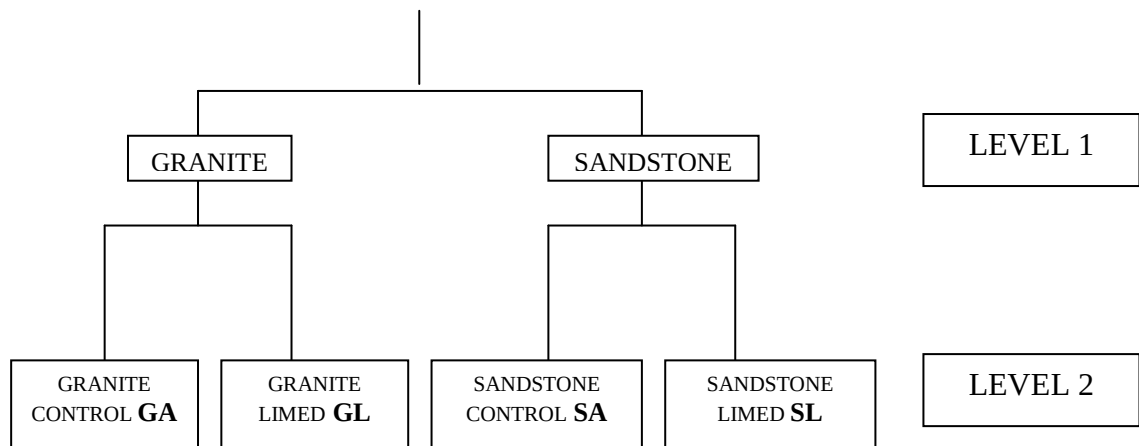


Figure 2.7: Site *a priori* classification for indicator value calculation.

The percentage indicator value was calculated for macroinvertebrates taxa sampled in (i) soil and litter (data from soil and litter were pooled) and for those occurred in (ii) mosses.

The IndVal value was calculated for each taxa using the formula:

$$IndVal_{ij} = A_{ij} \times B_{ij} \times 100$$

which combines the specificity of a taxa i to a given group of samples j ($A_{ij} = N_{individuals_{ij}} / N_{individuals_i}$) and its fidelity ($B_{ij} = N_{sites_{ij}} / N_{sites_j}$) (Dufrêne and Legendre, 1997). $N_{individuals_{ij}}$ is the mean density of individuals of taxa i across samples of site j , while $N_{individuals_i}$ is the sum of the mean density of individuals of taxa i over all sites. $N_{sites_{ij}}$ corresponds to the number of samples in site j where taxa i is present, while N_{sites_j} is the total number of samples of the site j . For a given site typology, the indicator value of a taxa i is the highest value of $IndVal_{ij}$ observed over all groups in that typology. $IndVal_i = \max (IndVal_{ij})$. An indicator value $> 25 \%$ supposes that a characteristic taxa is present in at least 50 % of one group of sites and its relative density in that group reaches at least 50 %.

The significance of each taxa indicator value is measured by a site randomisation procedure. These computations were done using the R package labdsv (Roberts, 2010).

According Dufrêne and Legendre (1997), a generalist species has its IndVal value high in first level of classification that decreases when the number of clusters increases in the second level of classification. At contrast, a specialist species has an IndVal value higher in the second level than the first in the classification. This definition has been used in our study to evaluate generalist and specialist taxa of defined clusters in the *a priori* classification.

II.3.3 Results

II.3.3.1 Communities description

A total of 187 taxa (*i.e.* 177 species with 148 species name and 29 “.sp”; 4 family names .sp, 4 Coleoptera larvae families and 2 larvae orders) were sampled in the soil, litter and moss at the four sites. A higher richness was sampled in moss than in soil and litter for each catchment (Table 2.7). No significant differences of total richness and mean richness were found between limed site and its control for both substrates in each type of microhabitat. Moreover, 46 and 49 % of taxa were shared between limed and its control for sandstone and granite bedrock, respectively (Table 2.8).

Table 2.7: Total observed taxa richness (Sobs) and mean taxa richness in four catchments: total richness in gathering samples of (i) soil, litter and moss, or (ii) in soil and litter or (ii) in moss, separately. P-value for Sobs results of a randomization procedure that compared richness value in limed catchment with its control for each habitat. P-value for mean taxa richness results of a U-test to compare mean richness from limed catchment with its control ($p < 0.05$). Standard errors for mean density and Sobs are indicated in parentheses.

	TOTAL		SOIL LITTER		MOSS	
	Mean taxa richness	Sobs	Mean taxa richness	Sobs	Mean taxa richness	Sobs
SA	19.4 (4.7)	86 (4.5)	8.3 (2.7)	46 (2.6)	14.8 (6.1)	76 (4.4)
SL	18.2 (5.2)	83 (4.4)	7.9 (3.4)	42 (2.8)	12.5 (4.7)	71 (4.5)
<i>p-value</i>	0.61	0.37	0.69	0.20	0.23	0.30
GA	24.2 (6.1)	96 (5.2)	15.7 (4.4)	60 (3.4)	13.9 (6.4)	72 (4.5)
GL	22.6 (7.2)	110 (5.8)	13.1 (3.7)	62 (3.5)	15.0 (8.1)	85 (5.9)
<i>p-value</i>	0.42	0.09	0.06	0.41	0.75	0.12
TOTAL		187		101		156

Table 2.8: Shared taxa in the four catchments for pool of data of macroinvertebrates dwelling in soil, litter and moss.

S. = 187	SA	SL	GA	GL
SA	86	53 (46%)	52 (40%)	52 (36%)
SL	116		83 50 (39%)	55 (40%)
GA	130	129		96 68 (49%)
GL	144	138	138	

S.: total taxa richness (all sites pooled)

On diagonal: observed taxa richness.

Above diagonal: number of taxa shared by sites pairs and corresponding ratio of the number of shared taxa to the total number of taxa in site pairs (in parentheses).

Below diagonal: total number of taxa collected in site pairs.

II.3.3.2 Indicator taxa

Among the 187 taxa sampled on the four catchments, 48 species were significant indicators of one site or group of sites (Figure 2.8 and 2.9). 21 species were indicators in soil and litter, 16 in moss, and 11 in all microhabitats (in soil, litter and moss).

Thirty species were indicators of granite catchments at first level of classification, among which 25 were generalists (*i.e.* with higher Indval value at the first level than at the second level of classification). Additionally, Diptera, Elateridae and Carabidae larvae were generalists of granite catchments with IndVal value higher than 47 %. The Arionidae family was also indicator of these catchments (Figure 2.8).

Less species were indicators on sandstone sites than on granite (9 species) with 4 generalist species. Helicidae family and Lepidoptera larvae were also indicators on sandstone catchments (Figure 2.9).

GRANITE		GA	
Lithobiomorpha		Diptera larvae (45.5)	
Lithobiidae		Lithobiomorpha	
<i>Lithobius macilentus</i> (66.4)		Lithobiidae	
<i>Lithobius sp</i> (53.4)		<i>Lithobius tricuspis</i> (51.2)	
<i>Lithobius tricuspis</i> (36.8 ; 22.9)		<i>Lithobius macilentus</i> (45.3)	
<i>Lithobius pelidnus</i> (36.2)		<i>Lithobius sp</i> (34.9)	
<i>Lithobius agilis</i> (7.2)		Geophilomorpha	
Geophilomorpha		Geophilidae	
Geophilidae		<i>Geophilus studeri</i> (33.3)	
<i>Geophilus truncorum</i> (70.2 ; 41.1)		Coleoptera adults	
<i>Geophilus studeri</i> (41.5)		Carabidae	
Linotaeniidae		<i>Pterostichus pumilio</i> (44.9 ; 28.0)	
<i>Strigamia acuminata</i> (35.8)		Staphylinidae	
<i>Strigamia crassipes</i> (7.2)		<i>Othius subuliformis</i> (29.3)	
Coleoptera adults		<i>Othius punctulatus</i> (10.7) *	
Carabidae		<i>Omalius nigriceps</i> (14.3)	
<i>Pterostichus pumilio</i> (67.2 ; 33.3)		Curculionidae	
Staphylinidae		<i>Orchestes fagi</i> (22.5)	
<i>Othius subuliformis</i> (47.7 ; 35.2)		<i>Barypeithes araneiformis</i> (19.0) *	
<i>Omalius nigriceps</i> (7.2 ; 7.2)		<i>Barypeithes sp</i> (11.9)	
Curculionidae		<i>Trachodes hispidus</i> (18.4)	
<i>Otiorynchus singularis</i> (9.5)		Salpingidae	
<i>Strophosoma melanogrammmum</i> (11.9)		<i>Salpingus ruficollis</i> (22.5)	
<i>Trachodes hispidus</i> (19.1)		Elateridae	
<i>Barypeithes araneiformis</i> (9.5)		<i>Athous subfuscus</i> (19.6)	
<i>Barypeithes sp</i> (7.2)		Coleoptera larvae	
<i>Orchestes fagi</i> (28.1 ; 22.7)		Elateridae larvae (47.3)	
Salpingidae		Carabidae larvae (37.4)	
<i>Salpingus ruficollis</i> (28.0)		Araneida	
Elateridae		Amaurobiidae	
<i>Athous subfuscus</i> (25.2)		<i>Coelotes sp</i> (28.1) *	
Chrysomelidae		Theridiidae	
<i>Mniophila muscorum</i> (38.1)		<i>Robertus lividus</i> (22.2)	
Cicadellidae (7.2)		Hahniidae	
Diptera larvae (69.3 ; 65.4)		<i>Cryphoea silvicola</i> (14.3)	
Haplotaxida		Linyphiidae	
Lumbricidae		<i>Monocephalus castaneipes</i> (24.2) *	
<i>Lumbricus castaneus</i> (65.8)		Dysderidae	
Coleoptera larvae		<i>Dysdera sp</i> (16.9) *	
Elateridae larvae (64.3)		Chordeumatida	
Carabidae larvae (47.1)		Haaseidae	
Araneida		<i>Xylophageuma zschokkei</i> (19.8)	
Hahniidae		Stylommatophora	
<i>Cryphoea silvicola</i> (7.2 ; 55.1)		Arionidae (19.1)	
Theridiidae			
<i>Robertus lividus</i> (25.9 ; 20.8)			
<i>Robertus sp</i> (25.9)			
Amaurobiidae			
<i>Coelotes sp</i> (20.1)			
Linyphiidae			
<i>Labulla thoracica</i> (9.5)			
<i>Walckenaeria dysderoides</i> (7.2)			
Stylommatophora			
Arionidae (22.5 ; 30.4)			
Dermaptera			
Forficulidae			
<i>Chelidura acanthopygia</i> (17.6)			
Chordeumatida			
Haaseidae			
<i>Xylophageuma zschokkei</i> (14.3)			

Figure 2.8: Significant indicator taxa for granite catchments: for the “granite group” from the first level of classification (a) and in “granite control” and “granite limed” groups from the second level of classification (b). Significant indicator values were reported in parentheses in litter and soil samples and/or in moss in bold and italic. The name of generalist taxa were underlined and specialist ones were reported with an asterisk.

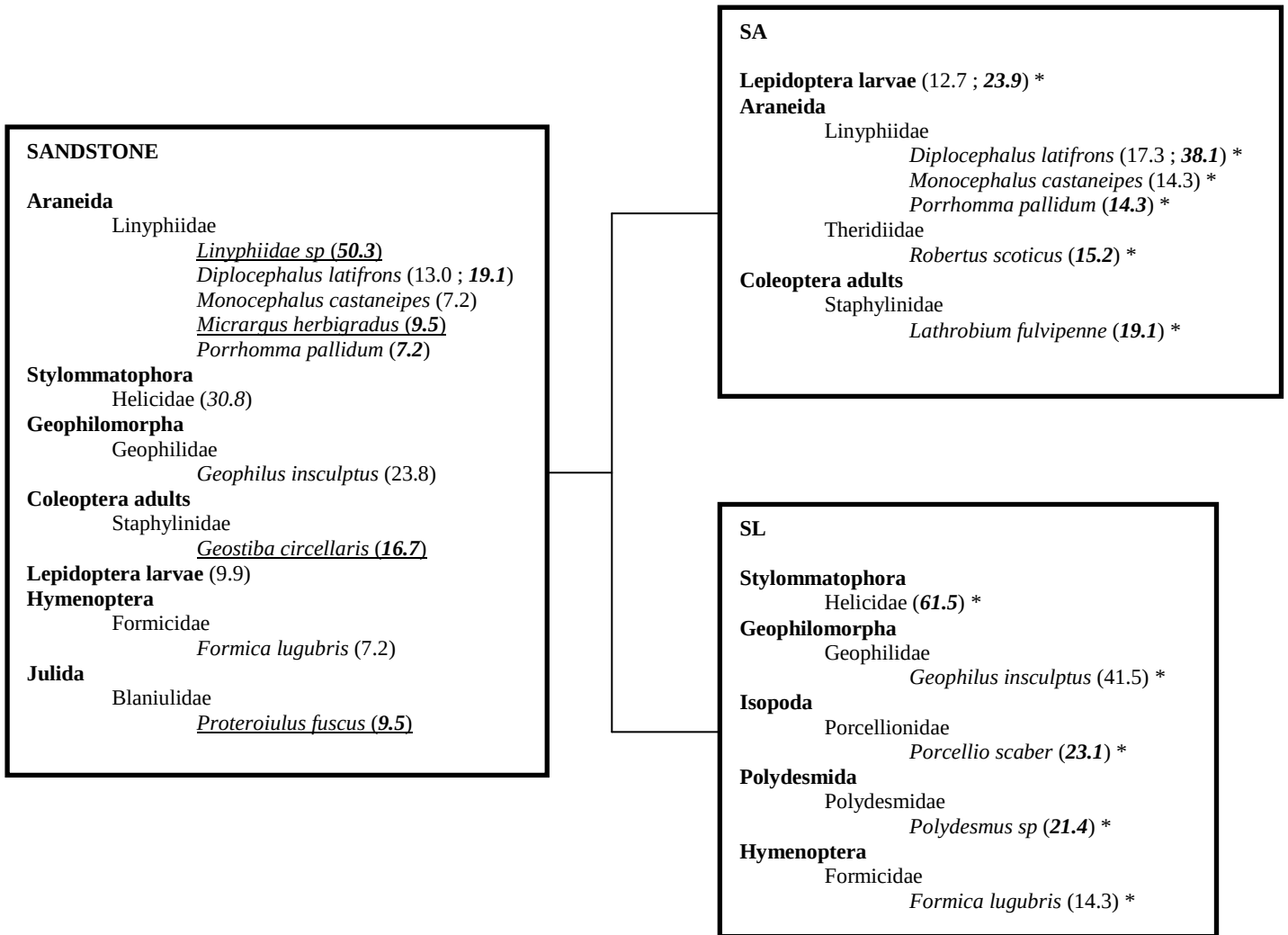


Figure 2.9: Significant indicator taxa for sandstone catchments: for the “sandstone group” from the first level of classification (a) and in “sandstone control” and “sandstone limed” groups from the second level of classification (b). Significant indicator values were reported in parentheses in litter and soil samples and/or in moss in bold and italic. The name of generalist taxa were underlined and specialist ones were reported with an asterisk.

Indicators of control sites

A total of 28 taxa were indicators of control sites among which 9 were specialists. Five species of Lithobiidae (Lithobiomorpha) were significant indicators of granite catchments, among which 3 were especially indicators of control with IndVal value higher than 35 %. For the Geophilomorpha, *Geophilus studeri*, was indicator of granite control (Figure 2.8)

Ten Coleoptera species were indicators of control granite catchment belong to Carabidae (one species), Staphylinidae (3 species), Curculionidae (4 species), Salpingidae (one species) and Elateridae (one species) families. More specifically, two Coleoptera species were specialists of the control granite catchment, while another Staphylinidae species was indicator and specialist of control sandstone site. The larvae belong to Elateridae and Carabidae families were also indicators of control granite site, while the Lepidoptera larvae group was indicator and specialist on sandstone (Figure 2.9).

Among the Araneida, 4 species belong to 4 different families were indicators of control granite sites, among which 3 were specialists of this site. At the second level of the classification, *Monocephalus castaneipes* was common indicator of control site lying on granite and sandstone, while three other Araneida species were indicators and specialists of sandstone control site.

Finally, one Chordeumatida species and the Arionidae family living in the soil and litter were indicators of granite control catchment.

Indicators of limed sites

Less taxa (15 taxa) were indicators of limed sites, with especially 7 specialists.

Two Geophilomorpha species (*Strigamia acuminata*, *Geophilus truncorum*) were indicators of limed granite catchment, and *Geophilus insculptus* was indicator and specialist on sandstone (SL) with IndVal higher than 43 %.

Among Coleoptera, two species belong to Chrysomelidae and Curculionidae were indicators and specialists of granite limed site. One Araneida species *Cryphoeca silvicola* sampled in moss was also indicator of this site. Similarly, two species of Chordeumatida were indicators of limed granite site, among which *Melogona gallica* was specialist. On sandstone, one species of Polydesmus genus was indicator and specialist of the same site.

The species of Lumbricidae sampled in the whole study was indicator of granite limed site with an IndVal of 39%, while one Porcellionidae and a Formicidae species were indicators and specialists on sandstone.

Among the Gastropoda, Arionidae family living in moss was indicator of limed granite site, while the Helicidae was a high significant indicator in moss of limed sandstone catchment with a high IndVal = 61.5 %. Finally the Diptera larvae sampled in moss were significantly indicator of limed granite site.

Finally, the Araneida *Cryphoea silvicola*, the *Xylophageuma zschokkei*, Arionidae family and the Diptera larvae group were indicator from control or limed catchment according the habitat in which they were sampled (soil/litter vs. moss).

II.3.4 Discussion

Four years after liming, we found no effect of that treatment upon taxa richness of macroinvertebrates living in soil, litter and moss located on sandstone or granite substrates. However, liming did strongly affect soil fauna communities since nearly 50 % of the species changed after liming.

The IndVal approach highlighted that some species have a clear response to lime addition. Thereby, liming appeared to induce detrimental effects on the 28 indicators taxa of control sites because of a significant higher specificity and fidelity to control catchment compared with limed one. Among these indicators taxa, 21 correspond to predators, with especially eight Araneida species having significant indicator value on control catchments (*e.g.* three Linyphiidae species, two Theridiidae, one Hahniidae, one Dysderidae and an Amaurobiidae species). At contrast, Buckton and Ormerod (1996) found a higher relative abundance of Linyphiids in limed plots than non-limed in stream catchments, and Korenko *et al.* (2008) did not observed any effect of lime on spider community. The difference of habitats, sampling methods (pitfall traps vs. soil blocks) may explain these different responses of spider to the liming. Among the Lithobiomorpha, three Lithobius species on 11 for the study were also indicators of control sites and none was of limed sites. Among predator within Coleoptera taxa, four Staphylinidae species, one Carabidae and one Elateridae adult species have an IndVal value significant in control catchment. Theenhaus and Schaefer (1999) found a higher abundance of the rove-beetles and Lithobius predators after liming. Little information exists on the ecology and optimal pH for the ground Coeloptera families. According to Bohac

(1999) and Hofmann and Mason (2006), the factors that influence Staphylinidae are physical soil properties especially soil temperature and moisture, structural vegetation characteristics (height, stalk density) and to a lesser extent, soil chemistry (*e.g.* NO₃, pH). Theenhaus and Schaefer (1995) reported after liming an increase of abundance of Coleoptera among which no effect of liming was evaluated on Staphylinidae, neither on Curculionidae, while the abundance of Carabidae increased after liming. Liming may imply the decrease of the density of potential prey (*e.g.* collembolan, mites and small insects adults and larvae) and/or induce the intra-guild predation and competition between predators in the Vosgian sites. Chagnon *et al.* (2001) reported a decrease of collembola abundance two years after liming, while other potential prey for macroinvertebrates predators such as Enchytraeidae, mites and nematodes had a response which depend on the considered study (increase, no effect or decrease of abundance; Abrahamsen, 1983; Deleporte and Tillier, 1999; Haimi and Mätäsniemi, 2002). Coleoptera larvae (Elateridae and Carabidae) sampled in our study were also indicators of control site. The negative effect of liming on adults may explain its impact on larvae and highlight that liming is a perturbation for this community. No effect of liming on Elateridae larvae was reported by Theenhaus and Schaefer (1995). For phytophagous specialist species (four Curculionidae, one Salpingidae species) of control sites, liming may imply changes in their feeding resources and on the density of their predator. The Lepidoptera larvae responded also negatively to liming, and may reflect a potential disturbing effect of liming on adults.

At contrast, the 15 indicator taxa of limed catchments respond positively to lime addition. That was the case for 5 saprophagous species (3 millipedes species, one woodlouse and one earthworm species). Theenhaus and Schaefer (1995) already showed the positive impact of liming on the saprophagous taxa, by an increase of their density. After liming, the increase of density and biomass of Lumbricidae and particularly on epigeic species has been showed several times (Edwards and Bohlen, 1996; Deleporte and Tillier, 1999; Potthoff *et al.*, 2008). Furthermore, woodlice and millipedes need of CaCO₃ to secrete their exoskeleton (cuticle and calcium salts) (Thorez *et al.*, 1992; Neues *et al.*, 2011) and this may explain the positive impact of liming on them. This is also the case for construction of shell by Helicidae and may explain the high IndVal value of this family in the limed sandstone site. Additionally, the Chrysomelidae *M. muscorum* reported as phytophagous and feed on leaves of several plant species (Clausen, 1931) and the Curculionidae *Otiorynchus singularis* appeared favoured by liming since lime addition may improve their food resource.

Three zoophagous taxa were also indicator of limed catchment (*i.e.* centipedes *Geophilus insculptus*, *S. acuminata* and the spider *Cryphoeca silvicola*). We may hypothesize that liming by implying the decrease of density and extinction of several spider species allows the niche availability for these three generalist species.

A good indicator must be a taxa to be cost effective to sample, easily and reliably identified, be functionally significance and naturally respond to disturbance (Pearce and Venier, 2006). Thus, the species with a small abundance and frequency (small IndVal value < 15 %) and then difficult to sample cannot be defined as good indicator. Similarly, taxa indicator of limed or control sites, depending on the considered microhabitat (moss or soil/litter) appeared not to be good indicator.

We may still consider as good indicators of soil state (acidified or limed), the 18 specialist taxa of limed and control sites. Similarly the indicator taxa with a high IndVal value (> 25 %, *i.e.* a characteristic taxa is present in at least 50 % of one group of sites and its relative density in that group reaches at least 50 %) may be considered as potential indicator, such as the Carabidae *P. pumilio*, the Lithobius species and Geophilomorpha *S. acuminata* and *G. insculptus*. However the identification of chilopoda to species level requires great skills. Finally, *L. castaneus* already reported as sensitive to environmental change (Paoletti, 1999) and easy to identify at a species scale appeared as a potential and interesting indicator of liming operation, such as Helicidae family.

II.3.5 Conclusion

While liming appeared as a major disturbance to soil fauna in the studied sites, the IndVal approach allow us to identify 43 taxa that were indicators of that management operation. While, liming was used to improve soil nutrient of acidified forest soil, we may hypothesize that by improving the abundance of saprophagous taxa, liming induce a better organic matter degradation and ecosystem functioning. Our study was performed at a local scale, it may be important to consider a higher spatial scale to validate the use of listed taxa as bioindicators of sustainable liming.

III. Etude des réseaux trophiques des macroinvertébrés sur bassins versants granitiques témoin vs. amendé

III.1 Approche Bibliographique

Les approches précédemment présentées ont mis en évidence un effet de l'amendement sur la composition de la communauté de macroinvertébrés. Des effets négatifs de l'amendement ont été révélés sur des espèces prédatrices (*e.g.* araignées, chilopodes) alors que cette méthode de gestion forestière a été prouvée comme influençant positivement différentes espèces de saprophages (vers, diplopodes et isopodes).

A partir d'ouvrages bibliographiques (*e.g.* Chopard, 1922 ; Brolemann, 1930, 1935 ; Jeannel, 1941 et 1942 ; Roberts, 1996 ; Coiffait, 1974 ; Demange, 1981 ; Pedroli-Christen, 1993 ; Doguet, 1994 ; Geoffroy et Iorio, 2009...), les espèces présentées précédemment ont été classées dans 4 grands groupes trophiques.

Alors que les communautés de macrofaune échantillonnées sur les sites sont principalement composées de taxa prédateurs (> 60 %) dans tous les microhabitats (sol, litière et mousse) (Tableau 2.9), leur abondance dans les sols et litières des sites amendés est significativement plus faible que sur site témoin alors que la richesse spécifique n'est pas différente. Plus de 45 % des espèces de prédateurs sont communes entre un site amendé et son témoin. Pour les saprophages, (20-30 % de la communauté), leur abondance n'est pas différente entre sites amendé et sites témoin, mais un nombre d'espèce plus important est relevé dans les mousses sur bassin versant amendé par rapport au témoin sur granite (Tableau 2.10).

Tableau 2.9 : Abondance et richesse spécifique (totales et relatives) des quatre grands groupes trophiques présents sur les quatre bassins versants

GRES			TOTAL	PREDATEURS	SAPROPHAGES	PHYTOPHAGES	POLYPHAGES
SOL/LITIERE	SA	ABONDANCE	401	286 (71%)	108 (27%)	7 (2%)	0 (0%)
		RICHESSSE	46	31 (67%)	8 (17%)	5 (11%)	2 (4%)
	SL	ABONDANCE	278	169 (61%)	87 (31%)	21 (8%)	1 (0,3%)
		RICHESSSE	42	25(60%)	9 (21%)	5 (12%)	3 (7%)
MOUSSES	SA	RICHESSSE	76	49 (64%)	15 (20%)	8 (11%)	4 (5%)
	SL	RICHESSSE	71	42 (59%)	21 (30%)	7 (10%)	1 (1%)
GRANITE			TOTAL	PREDATEURS	SAPROPHAGES	PHYTOPHAGES	POLYPHAGES
SOL/LITIERE	GA	ABONDANCE	1032	724 (70%)	256 (25%)	45 (4%)	7 (0,6%)
		RICHESSSE	60	37 (62%)	10 (17%)	10 (17%)	3 (5%)
	GL	ABONDANCE	675	425 (63%)	208 (31%)	34 (5%)	8 (1%)
		RICHESSSE	62	40 (65%)	11 (18%)	8 (13%)	3 (5%)
MOUSSES	GA	RICHESSSE	72	50 (69%)	8 (11%)	13 (18%)	1 (1%)
	GL	RICHESSSE	85	51 (60%)	20 (24%)	13 (15%)	1 (1%)

Tableau 2.10 : Abondance et richesse moyenne des prédateurs, saprophages et phytophages dans les quatre bassins versants. La p-value rapportée correspond au test de la différence entre les moyennes mesurée sur un site amendé et son témoin (Anova sur GLM pour l'abondance moyenne / test-U pour la richesse spécifique moyenne ; $p < 0.05$).

GRES				
PREDATEURS	SA	SL	P-value	espèces communes entre SA et SL
Abondance SOL/LITIERE	13,6 ± 6,9	8,1 ± 4,5	0,002	
Richesse taxonomique SOL/LITIERE	5,7 ± 1,9	4,8 ± 2,7	0,07	44%
Richesse taxonomique MOUSSES	10,6 ± 4,1	7,57 ± 3,1	0,08	49%
SAPROPHAGES				
Abondance SOL/LITIERE	5,1 ± 3,7	4,1 ± 2,3	0,286	
Richesse taxonomique SOL/LITIERE	1,9 ± 1,1	2,2 ± 1,2	0,32	70%
Richesse taxonomique MOUSSES	3 ± 1,9	3,3 ± 1,7	0,08	44%
PHYTOPHAGES				
Abondance SOL/LITIERE	0,33 ± 0,66	1,00 ± 2,14	0,38	
Richesse taxonomique SOL/LITIERE	0,29 ± 0,56	0,57 ± 0,59	0,08	25%
Richesse taxonomique MOUSSES	0,81 ± 1,03	1,43 ± 0,98	0,04	16%
GRANITE				
PREDATEURS	GA	GL	P-value	espèces communes entre GA et GL
Abondance SOL/LITIERE	34,5 ± 14,1	20,2 ± 9,2	6 E-5	
Richesse taxonomique SOL/LITIERE	11,1 ± 3,5	8,7 ± 2,6	0,24	51%
Richesse taxonomique MOUSSES	9,95 ± 4,7	9,3 ± 5,3	0,42	42%
SAPROPHAGES				
Abondance SOL/LITIERE	12,2 ± 7,7	9,9 ± 4,5	0,228	
Richesse taxonomique SOL/LITIERE	2,9 ± 1,1	2,9 ± 1,4	0,45	50%
Richesse taxonomique MOUSSES	1,7 ± 1,2	3,5 ± 2,2	0,01	33%
PHYTOPHAGES				
Abondance SOL/LITIERE	2,14 ± 1,85	1,62 ± 1,96	0,12	
Richesse taxonomique SOL/LITIERE	1,38 ± 0,97	1,14 ± 1,11	0,37	50%
Richesse taxonomique MOUSSES	2,14 ± 1,55	2,05 ± 1,47	0,94	53%

Dans ces tableaux, toutes les morphoespèces de larves ont été classées dans le même groupe trophique (*e.g.* larves de Diptère dans le groupe des saprophages, larves de Curculionidae dans les phytophages, Elateridae, Staphylinidae et Carabidae dans le groupe des prédateurs). De même pour certains coléoptères adultes (~30 espèces) (*e.g.* de nombreuses espèces de Staphylinidae) le régime alimentaire à l'échelle spécifique n'a pas été trouvé. Ces espèces ont été classées dans un groupe trophique en fonction de la famille à laquelle elles appartiennent (*e.g.* les staphylins sont d'après l'ouvrage de Coiffait (1974) considérés comme majoritairement prédateurs).

III.2 Approche isotopique

III.2.1 Introduction

L'étude des signatures en isotopes stables, particulièrement en ^{13}C et ^{15}N , peut être utilisée pour évaluer les flux d'énergie et de matière dans les écosystèmes (Peterson and Fry, 1987 ; Tiunov, 2007). Malgré le potentiel important des isotopes stables, peu d'études ont été réalisées dans le but de caractériser les réseaux trophiques des invertébrés du sol (Ponsard et Ardit, 2000 ; Scheu et Falca, 2000 ; Pollierer *et al.* 2009). Nombre d'entre elles ont étudié la signature d'un groupe taxonomique comme les vers (Martin et al 1992; Briones 1999), les fourmis (Blüthgen *et al.*, 2003), les collemboles (Chahartaghi *et al.*, 2005), et les acariens (Schneider *et al.*, 2004 ; Maraun, 2011). D'autres études ont comparé la structure des réseaux suite à des altérations d'habitat (*e.g.* Halaj *et al.* 2005 ; Ad el wakei, 2010). Les perturbations peuvent en effet modifier la signature isotopique des communautés (Neilson *et al.*, 2002 ; Hedlund *et al.*, 2004 ; Blütghen *et al.*, 2003 ; Spence et Rosenheim, 2005; Tiunov, 2007). Alors que les régimes alimentaires sont bien identifiés pour de nombreuses espèces (carabes, vers), d'autres restent à ce jour largement méconnus à l'échelle spécifique (staphylin, larves d'insectes). Certaines espèces sont également omnivores, *i.e.* à des niveaux trophiques différents (Adl, 2003). Leur régime alimentaire peut ainsi varier d'un site à l'autre ou entre deux saisons.

L'effet de l'amendement sur les réseaux trophiques (détritvires/prédateurs et herbivores/prédateurs) des sols forestiers n'a pas encore été étudié à notre connaissance. Le but de cette étude préliminaire est d'évaluer les patterns d'abondance naturelle de $\delta^{15}\text{N}$ de la macrofaune (adultes et larves) d'un site amendé et d'un témoin afin d'en déduire la structure des réseaux trophiques et de révéler d'éventuelles différences entre les communautés de chacun des sites, potentiellement induites par l'amendement. Les variations isotopiques inter et intra guildes entre ces deux communautés seront étudiées à deux saisons. Pour les espèces présentes sur les deux bassins versants, il s'agira alors d'appréhender si une modification de leur signature isotopique existe en fonction de la saison d'échantillonnage et entre les deux bassins versants.

III.2.2 Matériel et Méthodes

Les communautés prélevées sur sites granitiques (témoin et amendé) en automne 2007 et printemps 2008 ont été étudiées du fait d'une occurrence plus importante par rapport au grès, particulièrement lorsque l'on considère les saisons indépendamment l'une de l'autre.

Des échantillons des horizons constituant l'humus OL, OF, OH (3 cm) et l'horizon A (0-10 cm) du sol ont été également prélevés au printemps 2009 sur chacun des bassins versants pour l'analyse isotopique ($n = 3$).

Les prélèvements d'humus et de sol et les différents individus conservés dans l'alcool depuis 2 ans ont été séchés à l'étuve à 60° C pendant 48 heures, puis broyés. La conservation dans l'alcool a été démontrée comme n'influençant pas la concentration en ^{15}N (Fabian, 1998). Une masse sèche située entre 0,7 mg et 1,4 mg de sol, de litière ou de macroinvertébré a été nécessaire pour les analyses isotopiques. Lorsque la masse d'un invertébré n'atteignait pas cette gamme, plusieurs individus de la même espèce ont été regroupés, jusqu'à obtention d'une masse suffisante. Par contre, les individus de masse supérieure à la gamme ont été découpés, puis des éléments ont été choisis de façon systématique en partie antérieure, postérieure et centrale, afin d'atteindre une masse suffisante. Le contenu digestif a été retiré pour les gros invertébrés (*e.g.* limaces et les vers de terre) et leur tégument a été utilisé pour l'analyse. Trois répétitions d'analyses isotopiques ont été réalisées pour une espèce lorsque le nombre d'individus collecté était suffisant. Les analyses isotopiques des prélèvements d'humus, sol et faune ($\delta^{15}\text{N}$ naturelles) ont été réalisées au laboratoire central d'analyse du CNRS de Solaize. Les analyses ont été effectuées sur un couplage flash EA1112-spectromètre de masse isotopique Delta V +. L'abondance en isotope stable est exprimée en utilisant la notation $\delta^{15}\text{N}$ (‰).

Les signatures en $\delta^{15}\text{N}$ des horizons d'humus et sol ont été comparées entre site témoin et amendé par un t-test, après vérification de l'homoscédasticité des variances. L'abondance en $\delta^{15}\text{N}$ moyens des espèces échantillonnées dans le sol et la litière a été analysé pour chaque site (témoin vs. amendé) aux deux saisons (automne 2007 vs. printemps 2008), afin d'évaluer la structure des réseaux pour chaque site. Afin d'évaluer de potentielles modifications de signature de chaque espèce en fonction des saisons et de l'amendement, des représentations du $\delta^{15}\text{N}$ moyens des espèces ont été réalisées.

Enfin, des reconstitutions de réseaux trophiques seront proposées pour chaque bassin versant et chaque saison, et de potentielles redondances (*i.e.* similarités) trophiques entre les communautés seront discutées.

III.2.3 Résultats

III.2.3.1 Analyses isotopiques sur les sols et les litières

Les résultats obtenus pour les analyses en $\delta^{15}\text{N}$ pour les sols et les litières sont présentés en Figure 1. Aucune différence significative n'a été trouvée entre les $\delta^{15}\text{N}$ mesurés pour chaque horizon entre amendé et témoin (tests de Student ; $p > 0,05$). Cependant une tendance selon laquelle les moyennes des signatures dans le site amendé sont inférieures à celles du site témoin est observée.

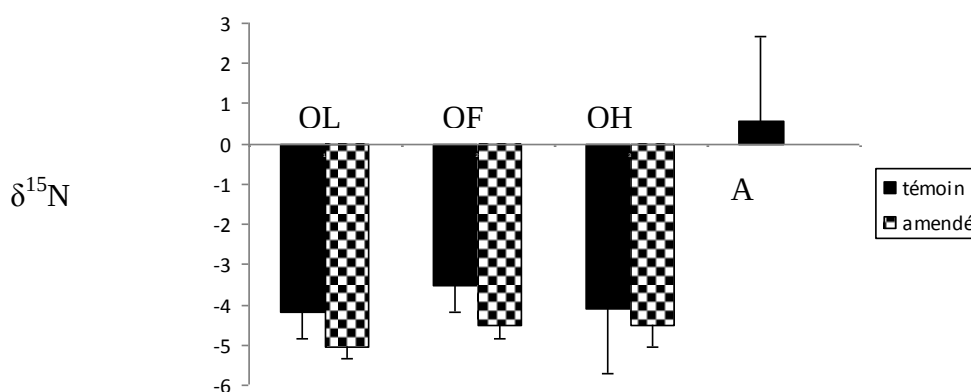


Figure 2.10 : signature moyenne (et écart-type) en $\delta^{15}\text{N}$ des sols et des litières sur site témoin et amendé ($n=3$)⁹

III.2.3.2 Signatures isotopiques naturelles des macro-invertébrés

L'analyse en isotopes naturels (^{15}N) a été réalisée pour 419 individus (103 dans le site témoin à l'automne, 142 au printemps, 88 dans le site amendé à l'automne, 86 au printemps). Ainsi les valeurs des signatures pour 51 espèces adulte et juvénile (.sp) et 31 morpho-espèces de larves du sol et de la litière sont connues pour les deux saisons d'échantillonnage et les deux bassins versants (amendé vs. témoin).

⁹ pas de valeur mesurée pour l'horizon A du bassin versant amendé

III.2.3.2.1 Signature isotopique $\delta^{15}\text{N}$ des araignées

Les araignées font partie des groupes les plus enrichis en ^{15}N dont 6 familles parmi lesquelles 13 espèces ont été analysées (Figure 2.11).

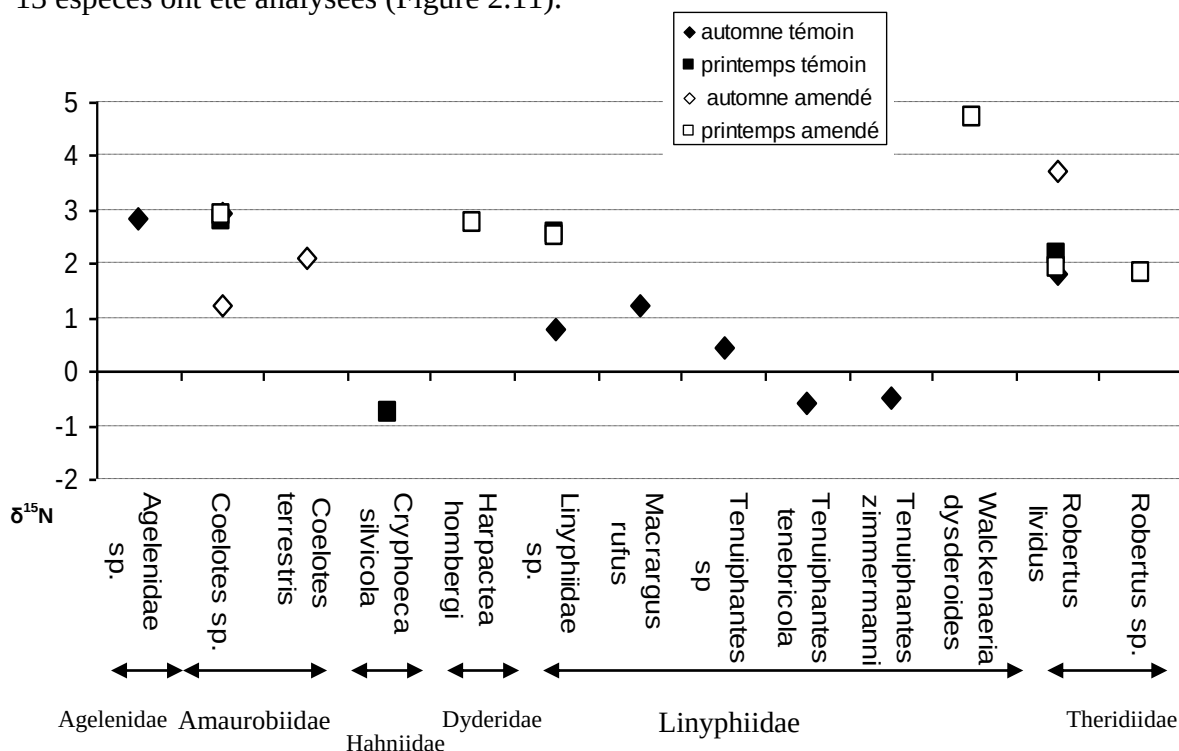


Figure 2.11: Signature isotopique moyenne en $\delta^{15}\text{N}$ mesurées pour différentes espèces d'araignée appartenant à 6 familles.

En automne, le ratio $^{15}\text{N}/^{14}\text{N}$ des familles d'araignées analysées sur le site témoin forme un gradient de $\delta^{15}\text{N}$ de -0,58 à 2,95 ‰ avec une moyenne de 1,68 (SD=1.36 ; n=15). Les Amaurobiidae et Agelenidae sont les plus enrichies en ^{15}N alors que l'espèce de Theridiidae a une signature intermédiaire. Enfin, les 5 espèces appartenant à la famille des Linyphiidae ont des valeurs de $\delta^{15}\text{N}$ plus basses avec 3 espèces ayant des signatures proches et 2 espèces avec des signatures négatives (Amaurobiidae = Agelenidae > Theridiidae > Linyphiidae). Pour le site amendé, toujours à l'automne, les valeurs de $\delta^{15}\text{N}$ mesurées pour les araignées forment un gradient de 1,2 à 3,71 avec une moyenne de 2,07 (SD = 1,40 ; n=5). Les Theridiidae sont les plus enrichis en ^{15}N alors que les Amaurobiidae sont les plus appauvries (Theridiidae > Amaurobiidae).

Au printemps sur le site témoin, la valeur moyenne de $\delta^{15}\text{N}$ pour les araignées est de 2,22 (SD= 1,24 ; n = 12) avec un gradient de -0,78 à 2,79. Les Amaurobiidae sont en moyenne les plus enrichies en ^{15}N puis se trouvent les Theridiidae et les Linyphiidae avec des signatures semblables mais plus basse qu'à l'automne. Les Hahniidae sont les plus appauvries (Amaurobiidae > Theridiidae = Linyphiidae > Hahniidae). Sur site amendé, les valeurs en $\delta^{15}\text{N}$ des araignées sont comprises entre 1,84 et 4,69 avec une valeur moyenne de 2,56 (SD = 1,46 ; n=8). Alors que la famille des Linyphiidae présentait une signature parmi les moins fortes pour le site témoin, elle constitue pour le site amendé le taxon le plus enrichi via notamment l'espèce *Walckenaeria dysderoides*. Les Amaurobiidae ont une signature moyenne proche de celle des Dysderidae. Les plus appauvris sont les Theridiidae. (Linyphiidae > Amaurobiidae = Dysderidae > Theridiidae).

III.2.3.2 Signature isotopique $\delta^{15}\text{N}$ des chilopodes

Les chilopodes (13 espèces), autres invertébrés zoophages sont également enrichis en ^{15}N et se trouvent dans la même gamme de $\delta^{15}\text{N}$ que les araignées (Figure 2.12). Pour chacun des sites les Geophilomorpha (Linotaeniidae et Geophilidae) sont toujours plus enrichis en ^{15}N que les Lithobiomorpha (Lithobiidae).

A l'automne, pour le site témoin, les signatures des chilopodes sont comprises entre 0,26 et 3,33 avec une valeur moyenne de 1.18 (SD=1,11 ; n=15). Trois espèces de Lithobiidae ont des signatures et niveaux trophiques similaires. Pour le site amendé, les valeurs de $\delta^{15}\text{N}$ sont sensiblement plus faibles avec des valeurs comprises entre -0.27 et 1,98 et une moyenne de 1.23 (SD = 0,72 ; n = 18).

Au printemps, pour le site témoin, les valeurs de $\delta^{15}\text{N}$ sont situées entre 0,16 et 2,47 avec une moyenne de 1.41 (SD = 0,86 ; n = 29). L'ensemble des 6 espèces de Lithobiidae ont des signatures similaires entre elles. Pour le site amendé, les valeurs de $\delta^{15}\text{N}$ sont comprises entre 0,76 et 4,31 avec une moyenne de 1.37 (SD = 1,45 ; n = 6), peu différente du témoin.

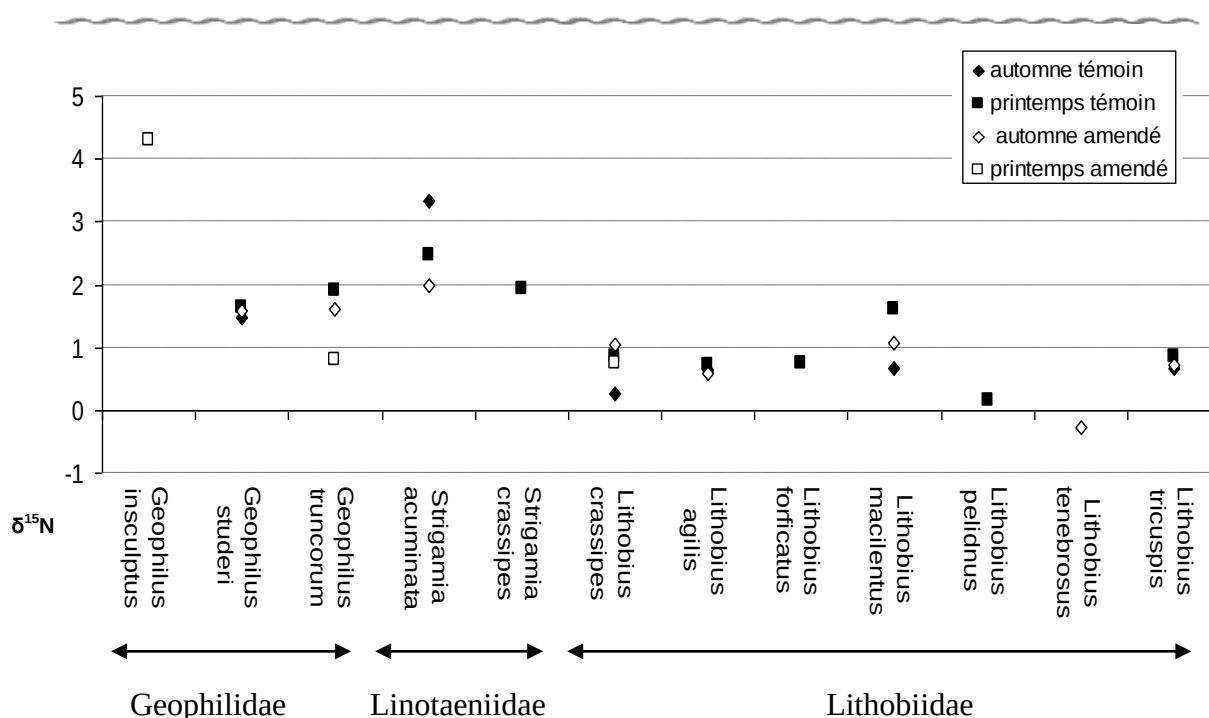


Figure 2.12 : Signature isotopique moyenne en $\delta^{15}\text{N}$ mesurées pour différentes espèces de chilopodes appartenant à 3 familles.

III.2.3.2.3 Signature isotopique $\delta^{15}\text{N}$ des coléoptères (adultes et larves)

Pour les coléoptères adultes, quatre familles (Carabidae, Curculionidae, Staphylinidae, Elateridae) parmi lesquelles 12 espèces ont été étudiées (Figure 2.13). En ce qui concerne les larves, 4 familles et 19 morphoespèces ont été analysées (Figure 2.14).

Pour le site témoin, à l'automne les valeurs de $\delta^{15}\text{N}$ des coléoptères sont comprises entre 0,49 et 2,64. Les 2 espèces de Staphylinidae ont en moyenne un ratio $^{15}\text{N}/^{14}\text{N}$ similaire et le plus élevé. On retrouve ensuite *Athous subfuscus*, la seule espèce d'Elateridae dont la signature est proche de celle de *Strophosoma melanogrammum* (Curculionidae). Enfin *Pterostichus pumilio* appartenant à la famille des Carabidae est l'espèce présentant la plus faible signature isotopique avec une valeur moyenne de 0,49 (SD=0,7 ; n=6) (Staphylinidae = Elateridae > Curculionidae > Carabidae). Pour le site amendé, les signatures présentent une plus forte étendue que pour le site témoin (entre -1,64 et 2,5). Les Staphylinidae sont toujours les plus enrichis, puis les Curculionidae sont plus appauvris. Enfin la famille des Carabidae est à nouveau la plus appauvrie en ^{15}N (Staphylinidae > Curculionidae > Carabidae).

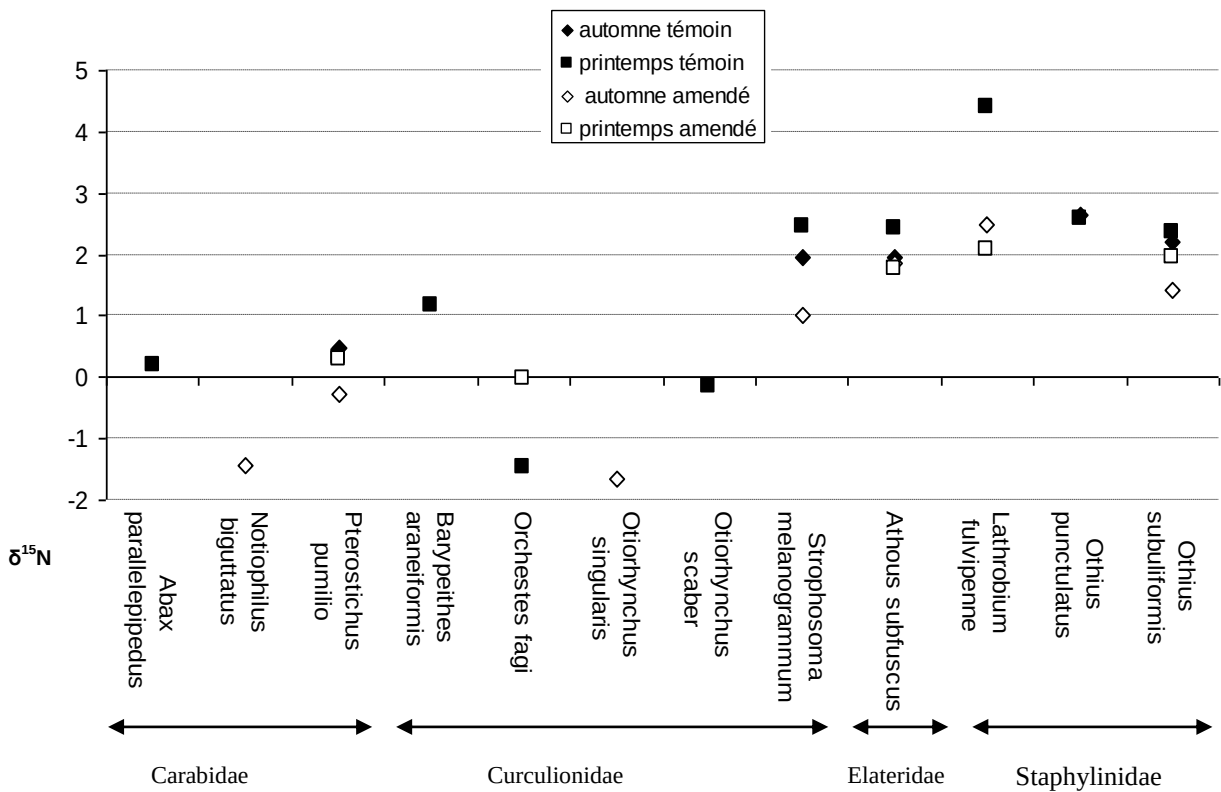


Figure 2.13 : Signature isotopique moyenne en $\delta^{15}\text{N}$ mesurées pour différentes espèces de coléoptères adultes appartenant à 4 familles.

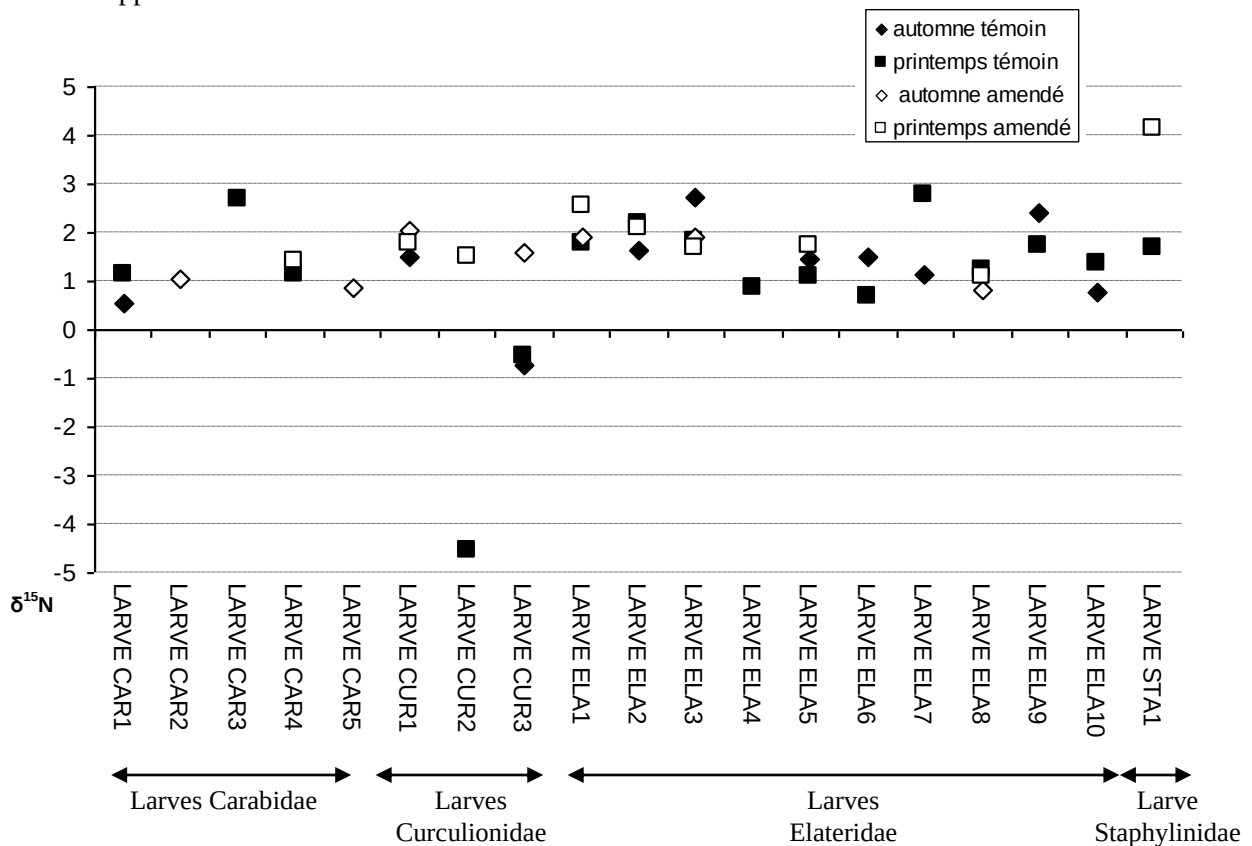


Figure 2.14 : Signature isotopique moyenne en $\delta^{15}\text{N}$ mesurées pour différentes morphoespèces de larves de coléoptères appartenant à 4 familles.

A l'automne, pour les larves de Coléoptères, les signatures sont comprises entre -0,73 et 2,73 pour le site témoin avec la moyenne la plus élevée pour les 7 morphoespèces de la famille des Elateridae parmi lesquelles 2 ont des signatures $> 2\text{‰}$, et les autres ont des signatures similaires comprises entre 1 et 2‰, proches des larves de la famille des Carabidae. Les Curculionidae sont plus appauvries en ^{15}N (Elateridae = Carabidae $>$ Curculionidae).

Pour le site amendé, les signatures sont comprises entre 0.82 et 2.04 avec les larves de Curculionidae les plus enrichies ayant des signatures similaires à deux morphoespèces d'Elateridae, alors qu'une troisième est plus appauvrie avec un niveau trophique similaire aux larves de Carabidae (Curculionidae = Elateridae $>$ Elateridae = Carabidae)

Au printemps, pour le site témoin, les signatures des coléoptères adultes sont comprises entre -1,45 et 4,41 et nous retrouvons les mêmes tendances de $\delta^{15}\text{N}$ qu'à l'automne : Staphylinidae $\geq$ Elateridae $>$ Curculionidae $\geq$ Carabidae. Pour le site amendé, le réseau est plus restreint et s'étend entre -0.02 et 2.09. Les tendances sont également similaires à l'automne (Staphylinidae $>$ Elateridae $>$ Curculionidae = Carabidae). Les valeurs moyennes de $\delta^{15}\text{N}$ pour chacune des familles sont plus élevées pour le site témoin que pour le site amendé, comme à l'automne.

Pour les larves, les signatures dans le site témoin sont comprises entre -4,56 et 2,78, gamme de $\delta^{15}\text{N}$ plus étendue qu'à l'automne (Staphylinidae=Elateridae = Carabidae $>$ Curculionidae). Pour le site amendé, la signature est comprise entre 1.1 et 4.12. La morphoespèce de Staphylinidae domine le gradient et les Curculionidae se trouvent ici plus enrichies que dans le site témoin : Staphylinidae $>$ Elateridae = Curculionidae = Carabidae.

III.2.3.2.4 Signature isotopique $\delta^{15}\text{N}$ des diplopodes

Quatre familles de Diplopodes parmi lesquelles 8 espèces ont été analysées (Figure 2.15). Toutes les signatures isotopiques des diplopodes sont négatives.

A l'automne, dans le site témoin, leur signature moyenne est de -1,48 (SD = 0,76 ; n=8) avec des valeurs similaires pour les espèces des deux familles étudiées (Chordeumatidae = Haaseidae). Pour le site amendé, la signature moyenne des diplopodes est plus faible que pour le témoin, -2.32 (SD = 1,89 ; n = 15). (Chordeumatidae $>$ Polydesmidae $>$ Julidae).

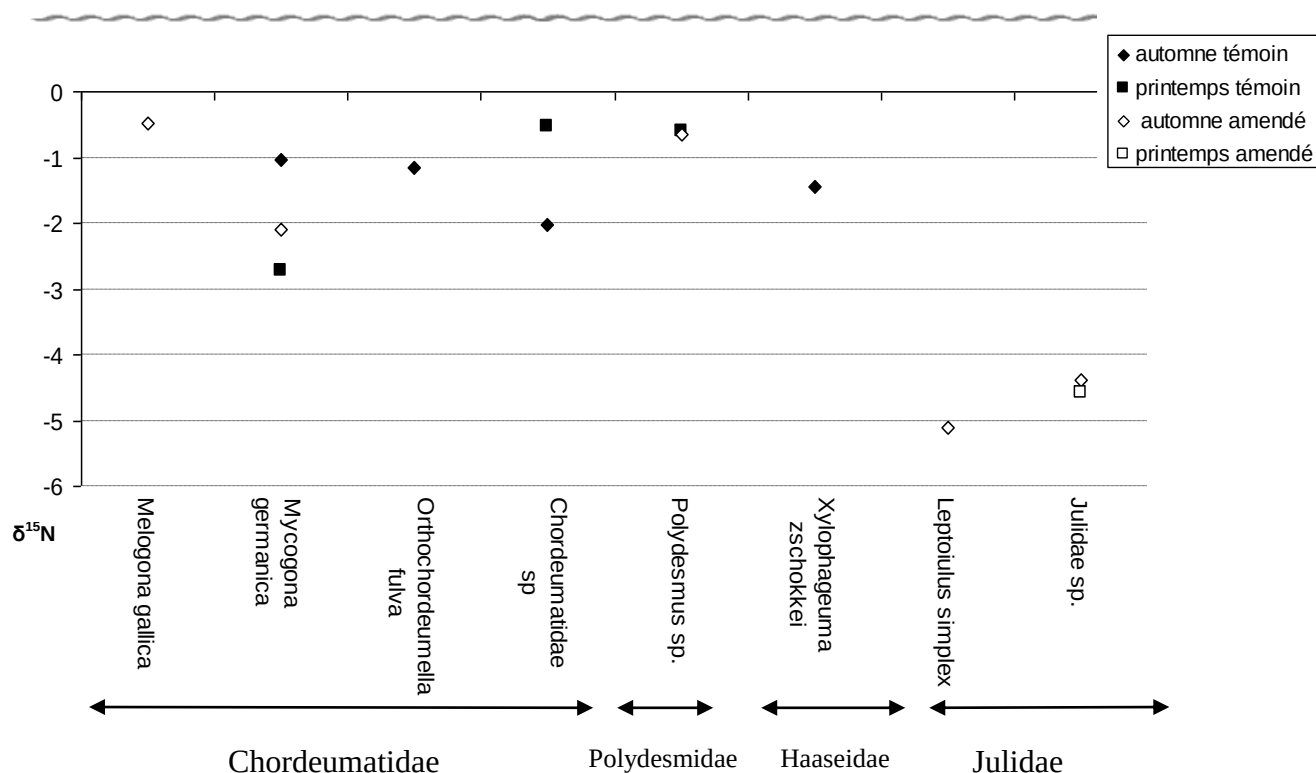


Figure 2.15 : Signature isotopique moyenne en $\delta^{15}\text{N}$ mesurées pour les diplopodes appartenant à 4 familles.

Au printemps, dans le site témoin, les diplopodes ont un $\delta^{15}\text{N}$ moyen de -1,29 (SD = 1,25 ; n = 3) (Polydesmidae > Chordeumatidae). Pour le site amendé, seule Julidae sp a été analysée et une valeur de $\delta^{15}\text{N}$ de -4,59 a été mesurée.

III.2.3.2.5 Signature isotopique des autres groupes

A l'automne, les gastéropodes représentés par *Arion* sp. ont une valeur de $\delta^{15}\text{N}$ = -1,82 $\pm$ 1,50 (n=3) dans le site témoin et plus faible dans le site amendé : -2,49 $\pm$ 0,80 (n = 3). La seule espèce de dermaptère *Chelidura acanthopygia* a une valeur de $\delta^{15}\text{N}$ = -2,6 $\pm$ 0,48 (n=3) dans le site témoin et plus faible dans le site amendé (de $\delta^{15}\text{N}$ = -3,42 ; n = 1). Le ver de terre *Lumbricus castaneus* a une valeur de -3,12 $\pm$ 0,42 (n = 3) et plus élevée dans le site amendé : -1.99 $\pm$ 0.78 (n = 3). L'espèce de fourmi *Myrmica ruginodis* analysée seulement dans le site amendé a une signature de -0,60 $\pm$ 0,18 (n = 3) (Figure 2.16).

Pour les larves de Diptère (Figure 2.17), leur signature s'étend de -3,1 à 5,1 dans le site témoin à l'automne avec une valeur moyenne de -0,36 $\pm$ 2,51 (n = 18). Parmi les 6 morphoespèces étudiées, 3 ont une signature proche de -1,7, deux autres autour de -0,3 et une à 3,37. Leurs signatures dans le site amendé sont comprises entre -3,88 et 3,85 avec une

valeur moyenne de $-0,79 \pm 2,77$ ($n = 15$). Parmi les 7 morphoespèces étudiées, on constate une grande hétérogénéité avec des valeurs allant de -3,7 à 3.

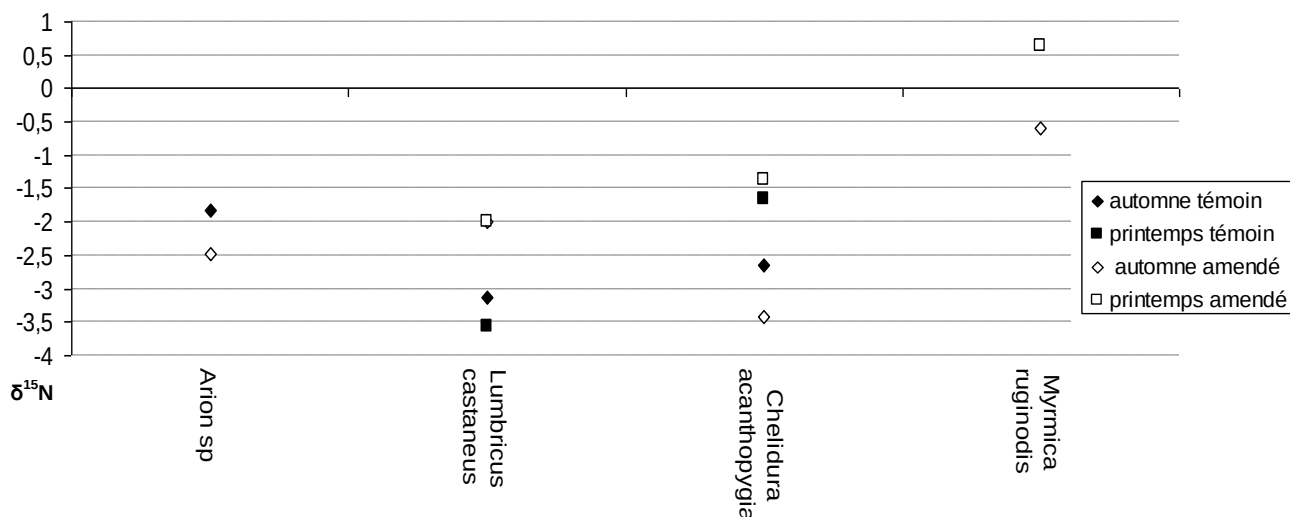


Figure 2.16: Signature moyenne $\delta^{15}\text{N}$ des gastéropode, vers, dermaptère et fourmi

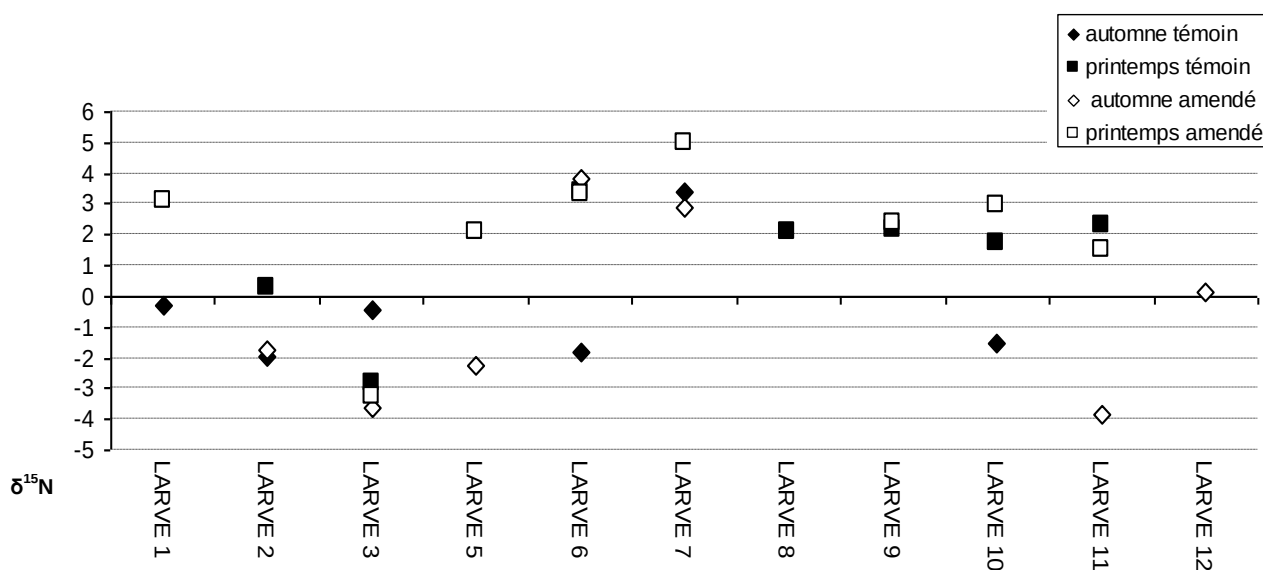


Figure 2.17: Signature moyenne $\delta^{15}\text{N}$ des larves de diptères à l'échelle de la morphoespèce.

Au printemps, dans le site témoin, l'espèce *Chelidura acanthopygia* (dermaptère) a une valeur de -1,65 semblable à celle mesurée pour le site amendé ($-1,37 \pm 1,42$), valeurs plus élevées qu'à l'automne. *Lumbricus castaneus* passe d'une valeur de $-3,56 \pm 1,37$ ($n = 4$) pour le site témoin à $-1,99 \pm 0,76$ dans le site amendé, signatures proches de celles mesurées en automne. *Myrmica ruginodis* a une signature de $0,63 \pm 1,08$ ($n=5$) dans le site amendé, valeur plus élevée qu'à l'automne.

Au printemps, les larves de diptère ont des signatures comprises entre -3,19 et 5,04 avec une moyenne de $1,32 \pm 2,25$ ($n = 22$) pour le site témoin. 7 morphoespèces ont été analysées et une seule a une signature moyenne négative (- 2,85), une autre a une valeur de 0,31 et les 5 autres ont des signatures similaires $> 1,75$. Dans le site amendé, elles ont une signature comprise entre -3,49 et 4,98, étendue similaire au site témoin, avec une moyenne de $1,47 \pm 2,47$ ($n=17$). 8 morphoespèces ont été étudiées et une seule d'entre elles a une signature négative (-3,29).

III.2.4. Discussion

III.2.4.1 Analyse des signatures des sols et des humus

Aucune signature en ^{15}N n'a été obtenue après analyse de l'horizon A pour le site amendé, éventuellement dû à une quantité de matière organique trop faible pour obtenir une mesure. Un enrichissement en ^{15}N avec l'état de dégradation des litières n'a pas été observé (*i.e.* OH n'est pas plus enrichi que OF et OL). En effet, lors des étapes de la dégradation des litières, les microorganismes fractionnent considérablement les isotopes pendant les processus d'assimilation de l'azote (réactions de nitrification et ammonification) (Tiunov, 2007). Les processus de dégradation des litières semblent alors limités sur les sites étudiés d'après l'approche des signatures naturelles en $\delta^{15}\text{N}$ des humus.

III.2.4.2 Analyse des signatures des macro-invertébrés

III.2.4.2.1 description des réseaux et signatures dans les sites amendé et témoin

Les analyses en isotopes stables en ^{15}N ont permis d'évaluer la position trophique de chacune des espèces et familles échantillonnées dans les deux sites (témoin vs. amendé) à deux saisons (automne et printemps). Nous avons ainsi une vision préliminaire partielle des réseaux trophiques des deux communautés.

En considérant les valeurs en $\delta^{15}\text{N}$ des individus échantillonnés dans notre étude dans le site témoin, le réseau trophique étudié s'étend sur 6,61 unités de $\delta^{15}\text{N}$ (de -3,12 ‰ à 3,49 ‰) en automne, et sur 7,56 unités (entre -3,73 ‰ à 3,83 ‰) au printemps. Pour le site amendé, une étendue de 8,93 unités (de -5,12 ‰ à 3,81 ‰) a été mesurée en automne et 8,71 unités (entre -4,59 ‰ et 4,12 ‰) au printemps. Les 5 espèces ayant des valeurs très élevées ou très faibles

avec une seule mesure (n=1) n'ont pas été prises en compte pour mesurer l'étendue des réseaux¹⁰. Les autres études analysant les réseaux trophiques dans les sols et litières montrent des étendues de - 4 ‰ à + 4 ‰ (8 unités de $\delta^{15}\text{N}$) dans deux forêts de hêtre (Scheu et Falca, 2000 ; Ponsard et Ardit, 2000), de -2,85 ‰ à 5,10 ‰ (7,9 unités de $\delta^{15}\text{N}$) dans une forêt de conifères (Halaj *et al.*, 2005), ce qui est en concordance avec les résultats de notre étude. En considérant que deux niveaux trophiques diffèrent de 3,4 ‰ (Minagawa et Wada, 1984), les réseaux étudiés dans les sols vosgiens incluraient de 2 à 3 niveaux différents. Le premier niveau avec les individus les plus enrichis correspond aux prédateurs (Araneida, Chilopoda, Staphylinidae adultes et larves, larves de Carabidae) avec une moyenne de $1,7 \pm 1,2$ ‰ (n = 95) dans le site témoin et $1,7 \pm 1,1$ ‰ (n = 52) dans l'amendé. Pour les détritvires (Lumbricidae, Diplopoda), la moyenne du ratio $^{15}\text{N} / ^{14}\text{N}$ est de $-2,2 \pm 1,3$ ‰ (n = 18) dans le site témoin et $-2,0 \pm 1,5$ ‰ (n = 19) pour l'amendé. Ainsi en moyenne les prédateurs seraient séparés de 3,9 unités de $\delta^{15}\text{N}$ des détritvires dans notre étude.

Ces valeurs sont plus faibles que celles obtenues par Scheu et Falca (2000) avec une valeur d'environ 2,5 ‰ pour les prédateurs et de -1,5 ‰ pour les détritvires, alors que la différence entre les deux groupes est similaire à celle trouvée dans notre étude. Le décalage entre les moyennes des signatures obtenues peut s'expliquer par l'analyse de groupes tels que les acariens et les enchytréides ainsi que des collemboles et isopodes dans l'étude de Scheu et Falca (2000) qui modifient la signature moyenne des groupes trophiques.

Au sein du groupe des prédateurs, les araignées échantillonnées dans les sols et litières vosgiennes ont une gamme de variation de signature importante (entre -0,78 et 4,59) concordante avec les études précédentes : entre -0,34 et 4,26 dans des sols de hêtraies (Scheu et Falca, 2000) et 2,17 jusqu'à 5,10 dans une forêt de conifères (Halaj *et al.*, 2005). Cette variation de $\delta^{15}\text{N}$ au sein du groupe des araignées peut s'expliquer par (i) la diversité de proies potentielles, y compris intra-gilde et (ii) les diverses stratégies de fourragement (avec ou sans toile). Pour les plus petites espèces de Linyphiidae (hormis *Walckenaeria dysderoides*), les Dysderidae et Hahniidae, une relation linéaire ($R^2=0.96$) relie la taille moyenne de 5 espèces (issue de la bibliographie (Roberts, 1996) avec leur signature isotopique.

¹⁰ les espèces non considérées pour évaluer la structure des réseaux trophiques sont : dans le site témoin au printemps : *Lathrobium fulvipenne* (5.63), une larve de Diptère (5.04) et une larve de Curculionidae (-4.56) ; dans le site amendé au printemps : une larve de diptère (4.98), *Walckenaeria dysderoides* (4.69)).

Le régime alimentaire des Linyphiidae est principalement constitué de collemboles (57%), (Moulder and Reichle, 1972) et d'homoptères (36%) (Nentwig, 1980 ; Romero et Hardwood, 2010). Les araignées du genre Walckenaeria sont des sténophages (*i.e.* utilisent une niche trophique étroite ; Pekar *et al.*, 2011) et se nourrissent particulièrement d'autres araignées, ce qui peut expliquer une signature $\delta^{15}\text{N}$ élevée pour l'espèce étudiée et induirait son classement en tant que prédateur primaire. Sanders et Platner (2007) ont mesuré des signatures moyennes pour les espèces du genre Walckenaeria plus élevées que pour le genre Tenuiphantes, comme dans notre étude. D'après la signature obtenue pour *Robertus lividus*, cette espèce occuperait la même niche trophique que les Linyphiidae. Le régime alimentaire de *Coelotes terrestris* (Amaurobiidae) est constitué de fourmis (62%), coleoptères (17%), isopodes, diplopodes (6%) et limaces (Petto, 1990). L'espèce *Harpactea hombergi* (Dysderidae) est également décrite comme euryphage (*i.e.* occupe différentes niches trophiques ; Pekar *et al.*, 2011) et apparait dans notre étude à un même niveau trophique que les Amaurobiidae. Les Agelenidae ont également un régime alimentaire varié (Nentwig, 1980).

Les Chilopodes, autres prédateurs, sont en moyenne moins enrichis en ^{15}N que les araignées. *Strigamia acuminata* est l'espèce la plus enrichie en ^{15}N , comme obtenu dans les forêts étudiées par Scheu et Falca (2000). Les Chilopodes peuvent se nourrir de vers, de larves de coléoptère, de petits arthropodes, enchytréides et mollusques (Lewis, 2007). *S. acuminata* a déjà été observé consommant des diplopodes. Une étude du contenu stomacal d'une espèce de *Lithobius* a mis en évidence 50% de Collemboles, 40% d'araignées, 20% de mollusques (Lewis, 2007). D'après les signatures obtenues dans notre étude, *S. acuminata* pourrait se nourrir de petits carabes, alors que les espèces de *Geophilus* et *Lithobius* pourraient consommer des individus de la mésofaune (avec une plus faible signature).

Parmi les coléoptères, les Carabidae ont des signatures faibles par rapport aux autres groupes. D'après l'analyse des contenus stomacaux, au sein de cette famille, les espèces peuvent être prédatrices (Loreau, 1983), omnivores et même phytophages (Luff, 1987 ; Lövei, 1996). Les signatures obtenues pour *Abax parallelepipedus* confirme sa zoophagie alors que cette espèce est décrite comme généraliste se nourrissant principalement de gastéropodes (*Arion* sp.), isopodes, insectes adultes et larves, particulièrement larves et adultes. Loreau (1983) souligne que la gamme de taille des proies consommées est d'autant plus étendue que l'espèce est grande. *Pterostichus pumilio* a été décrite comme zoophage comme la plupart des espèces du genre *Pterostichus* et *Notiophilus biguttatus* se nourrit d'acariens (Anderson, 1972 ; Ernsting *et al.*, 1992). La grande majorité des carabes en forêt se nourrissent de consommateurs primaires (phytophages en plus faible proportion et sapro-mycophages), et peuvent se nourrir de prédateurs (Loreau, 1983). Ainsi d'après la faible signature des 3 espèces étudiées dans les forêts vosgiennes, on peut supposer que ces espèces se nourrissent de sapro-mycophages (e.g. collemboles). Les larves de Carabes sont également carnivores avec une signature un peu plus élevée que les adultes qui montre la consommation de proies différentes.

L'espèce prédatrice *Athous subfuscus* appartenant à la famille des Elateridae a une signature en $\delta^{15}\text{N}$ entre 1.5 et 2.7 semblable à celles des Staphylinidae. La valeur moyenne obtenue par Pollierer *et al.* (2009) pour cette espèce est plus élevée (environ 4), ce qui montre que cette espèce est généraliste dans le choix de ces proies. Les signatures obtenues pour les trois espèces de Staphylinidae (*Lathrobium fulvipenne*, *Othius punctulatus*, *Othius subuliformis*) sont semblables à celles observées par Scheu et Falca, 2000. La majorité des staphylinins seraient des prédateurs non-spécifiques se nourrissant d'arthropodes (nématodes, acariens, collemboles, petits insectes adultes et larves) (Bohac, 1999). En ce qui concerne les larves d'Elateridae, Traugott *et al.* (2008) rapporte des larves phytophages (rhizophages) et d'autres carnivores. D'après les signatures mesurées dans notre étude comprises entre 0 et 3 pour les 10 morphoespèces étudiées, elles sont prédatrices, et elles semblent occuper la même niche trophique que les *Lithobius*. Traugott *et al.* (2008) mettent en avant l'importance de considérer les genres ou les espèces de larves indépendamment les uns des autres pour évaluer leur position trophique sans pooler les signatures de plusieurs espèces car elles peuvent avoir des régimes alimentaires très différents d'une espèce à l'autre. Les larves de Staphylinidae sont également majoritairement prédatrices, et la signature de la morphoespèce

étudiée valide sa place parmi la guilda des carnivores. Ses proies semblent différentes entre témoin et amendé d'après la différence de signature, ce qui soulignerait sa flexibilité trophique.

Les espèces phytophages/herbivores appartenant à la famille des Curculionidae (*Strophosoma melanogrammum*, *Barypeithes araneiformis* entre 1,5 et 2,5) ont des signatures en $\delta^{15}\text{N}$ élevées. Des investigations sur les signatures en $\delta^{13}\text{C}$ des éventuelles sources de nourriture de ces phytophages pourraient nous renseigner sur les plantes et composants végétaux (*e.g.* pigments, sucres, cellulose...) consommés par ces espèces sur le terrain, comme l'a présenté Pollierer *et al.*, 2009. King (2012) a rapporté des signatures en $\delta^{15}\text{N}$ généralement plus élevées pour la majorité des espèces herbivores testées par rapport aux carnivores, alors qu'une espèce du genre *Othiorynchus* avait une signature négative (-2.16). Spence et Rosenheim (2005) ont relevé des signatures situées entre -2,15 et 2,14 pour des Curculionidae (Vitz et Rodewald, 2012). *Othiorynchus singularis*, *O. scaber* et *Orchestes fagi* analysées dans notre étude ont une signature plus faible entre 0 et -2 dans les sites vosgiens, qui peut s'expliquer par (i) des différences de source de nourriture consommé par une espèce ou (ii) des signatures différentes des producteurs primaires d'un site à l'autre. *O. scaber* et *S. melanogrammum* se nourrissent de feuilles, aiguilles, de bourgeons et jeunes tiges causant des dommages dans les forêts (Löf *et al.*, 2004). *Barypeithes araneiformis* se nourrit de feuilles comme *Orchestes fagi* qui est une espèce commune de tous les massifs de hêtre d'Europe se nourrissant de feuilles de hêtre (Chauvin *et al.*, 1976). La majorité des larves de Curculionidae sont rhizophages. Les différences de signatures entre les morphoespèces étudiées peuvent s'expliquer par des différences de signature au niveau des plantes consommées.

Les larves de diptères peuvent se nourrir de déjections, d'algues, de champignons, être saprophages, ou même prédatrices (Frouz, 1999). Sanders et Platner (2007) déduisent que les larves de diptères avec une haute signature pourraient se nourrir d'animaux morts. La moitié des morphoespèces analysées qui ont des signatures supérieures à 0 dans notre étude sont prédatrices, alors que les autres seraient plutôt saprophages. Les signatures mesurées sont comprises dans la même gamme que celle obtenue par Seeber *et al.* (2005). Une morphoespèce de larve de diptère ayant une signature proche de 8 n'a pas été présentée ici et pourrait correspondre à une espèce nécrophage.

Les détritivores ont des signatures en $\delta^{15}\text{N}$ proche de celle de la litière, c'est le cas des diplopodes. D'après leurs signatures les plus faibles, les espèces de la famille des Julidae se nourriraient plutôt de litière (*i.e.* décomposeurs primaires d'après Scheu et Falca, 2000), alors que les Polydesmidae et Chordeumatidae se nourriraient plutôt de litière déjà fragmentée colonisée par des microorganismes (*i.e.* décomposeurs secondaires). La signature en $\delta^{15}\text{N}$ obtenue pour *M. germanica* dans notre étude est plus faible que celle mesurée par Scheu et Falca (2000) et peut s'expliquer par une signature plus faible de la litière des sites vosgiens par rapport à celle des sites étudiés par ces auteurs (moins de dégradation).

L. castaneus est classé comme décomposeur primaire par Scheu et Falca (2000) et Pollierer *et al.* (2009) avec des signatures entre -4 et -3, ce qui correspond aux valeurs obtenues dans le site témoin vosgien. L'espèce de dermaptère *Chelidura acanthopygia* avec des valeurs entre -3,5 et -1,5 se place dans le groupe des détritivores. Les Dermaptera se nourrissent en effet de détritux végétaux et animaux (Chopard, 1922). Arion sp. (Gastropoda) se nourrit de végétaux, de litière et de champignons (Pollierer *et al.*, 2009) et d'après la signature mesurée dans notre étude ferait parti des détritivores (décomposeur secondaire d'après sa signature).

Enfin l'espèce *Myrmica ruginodis* a une signature intermédiaire (valeur entre -0,5 et 0,5 ‰) ce qui confirme son classement comme espèce omnivore (Cammaerts and Cammaerts, 1980). Elle peut donc se nourrir de fragments animaux (signature > 0) comme de graines (signature < 0) et varier de source de nourriture d'un site à l'autre.

III.2.4.2.2 analyse de l'effet saison sur la signature des invertébrés

Du fait de la grande hétérogénéité et le manque de répliques dans l'analyse des signatures pour chaque espèce et chaque famille (écart-type important), aucune différence (t-tests) n'est significative par comparaison entre les résultats obtenus aux deux saisons (automne vs. printemps). Par contre, des tendances de variation apparaissent et illustrent des modifications potentielles de source alimentaire entre les saisons. Par exemple, chez les araignées, des valeurs plus basses sont mesurées à l'automne qu'au printemps particulièrement pour les Agelenidae et Lynphiidae qui sont présentes aux deux saisons (environ 2 unités de différences). L'espèce de Theridiidae *Robertus lividus* quant à elle a une valeur plus élevée à l'automne qu'au printemps pour le site amendé. De même chez les

Chilopodes, une valeur plus élevée à l'automne est mesurée par rapport au printemps pour les Linotaeniidae *Strigamia acuminata* et les deux espèces de Lithobius présentes aux deux saisons ont des valeurs supérieures au printemps par rapport à l'automne. Cette tendance n'est pas vérifiée pour les proies qui pourraient être potentiellement consommées par les chilopodes que l'on a étudié (e.g. vers, larves de Curculionidae). Chez les diplopodes, un effet saison semble être observé pour *Mycogona germanica* (+1.5 à l'automne) et pour Chordeumatidae sp. (+1.5 au printemps). Les litières ont une variation de signature au cours des saisons (Buchmann *et al.*, 1996), de même que la nourriture ingérée par la faune détritivore peut être plus ou moins dégradée et colonisée par des champignons, impliquant des modifications de la signature en $\delta^{15}\text{N}$ (Tiunov, 2007). Ceci peut ainsi avoir également une influence sur la signature des prédateurs de ces détritivores. Pour *Chelidura acanthopygia* et *Myrmica ruginodis*, leur signature est plus basse à l'automne qu'au printemps, ce qui peut s'expliquer par un choix de nourriture différent en fonction de la saison. Ponsard et Ardit (2000) avaient néanmoins montré qu'il y avait peu d'effet de la saison sur la signature isotopique des espèces de faune du sol du fait des processus d'ingestion des éléments azotés issus de la nourriture assez long dans le corps des invertébrés.

III.2.4.2.3 analyse de l'effet amendement sur la signature des invertébrés

Des tendances de modification de la signature des familles et des espèces suite à l'amendement existent également. Pour les prédateurs, les signatures des Agelenidae, des Linotaeniidae, et des Staphylinidae sont plus basses dans le site amendé que pour le témoin. Une tendance inverse est mesurée pour les Lyniphiidae et Theriidae. Ceci peut être expliqué par d'éventuels changements de préférence et/ou de présences de proies entre le site amendé et témoin pour ces prédateurs généralistes. Parmi les saprophages, l'espèce de diplopode *M. germanica* a également une signature plus faible pour le site amendé que le témoin, ce qui peut s'expliquer par des feuilles plus appauvries dans le site amendé que le témoin. Pour le ver *Lumbricus castaneus*, sa signature varie dans le sens inverse puisqu'elle est plus élevée pour le site amendé que pour le témoin. Ceci peut s'expliquer par la consommation de feuilles dans différents horizons du sol (Caner *et al.*, 2004) et l'ingestion de sol organique dans lequel

la matière organique est plus dégradée et donc certainement plus enrichi en ^{15}N que les feuilles.

Les études précédentes dans cette thèse ont montré que l'abondance des prédateurs était plus faible dans le site amendé que dans le témoin. Comme la majorité des prédateurs sont généralistes, l'amendement considéré comme une perturbation devrait avoir peu d'effet sur de telles espèces capable de consommer des proies diverses. Cependant l'abondance totale de la communauté est plus faible dans le site amendé que dans le témoin, ce qui laisserait moins de proies potentielles pour les prédateurs, et pourrait influencer une prédation intra-gilde. Afin de vérifier ces hypothèses, il faudrait multiplier le nombre de réplicats et évaluer plusieurs compartiments (mésofaune, micro-organismes, plantes, macroinvertébrés aquatiques) pour enrichir la connaissance des proies et des sources de nourriture potentielles. L'étude des réseaux trophiques par utilisation de litière marquée en ^{15}N pourrait également informer plus précisément sur les divers liens trophiques entre les animaux du sol et leurs sources de nourriture en prenant en compte la mobilité des espèces (Caner *et al.*, 2004).

Tous les résultats de cette étude permettent seulement une vision préliminaire des réseaux trophiques des sites étudiés. En effet le manque de réplicas et de mesures des signatures des ressources potentielles pour les herbivores et détritivores ne permet pas d'évaluer la structure complète des réseaux. De même le fractionnement trophique en ^{13}C n'a pas été utilisé dans notre étude pour discriminer les espèces prédatrices des détritivores/herbivores. Le fractionnement trophique en ^{13}C est généralement utilisé pour évaluer les sources principales de nourriture pour les détritivores principalement dans des écosystèmes dans lesquels des plantes en C3 et en C4 sont présentes (Post, 2002 ; Tiunov, 2007). Ainsi une approche couplée des signatures en ^{13}C et ^{15}N et des mesures sur les potentielles sources de nourriture des organismes pourrait permettre d'affiner les résultats.

III.2.5 Conclusion

L'analyse des signatures isotopiques des différents groupes taxonomiques, jusqu'à l'échelle de l'espèce a permis de montrer qu'il existait des variations de signature isotopique inter spécifique au sein d'une même famille.

Par contre, malgré les différences de signature d'une espèce à l'autre ou d'une famille à l'autre, les guildes (prédateurs et détritivores) ont en moyenne un même $\delta^{15}\text{N}$ entre témoin et amendé. Ceci permet de montrer des similarités intra-gilde. La figure 2.18 présente le regroupement des espèces / morphoespèces ayant des similarités dans chaque groupe trophique pour chacun des sites pour les deux saisons regroupées.

L'amendement a également eu un effet dans la structure du réseau trophique obtenu qui relie les détritivores aux prédateurs par augmentation de son étendue, sans effet apparent sur le nombre de niveau trophique.

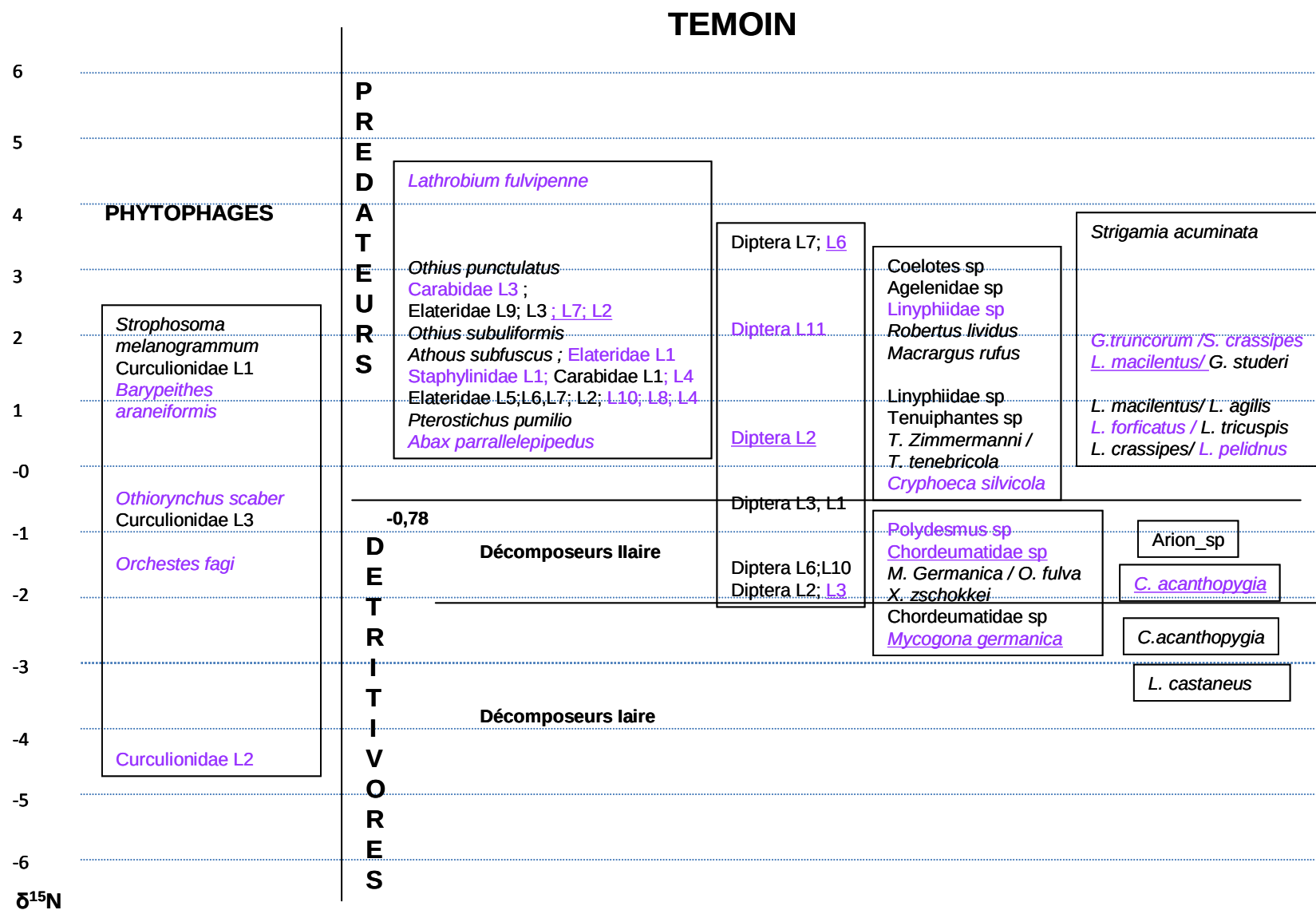


Figure 2.18 : Structure trophique des communautés de macrofaune dans les deux bassins versants témoin et amendé granitiques. Les noms écrits en violet correspondent aux signatures des espèces au printemps, le nom est souligné lorsque la signature de cette espèce est différente >0,5‰ de celle mesurée à l'autre saison.

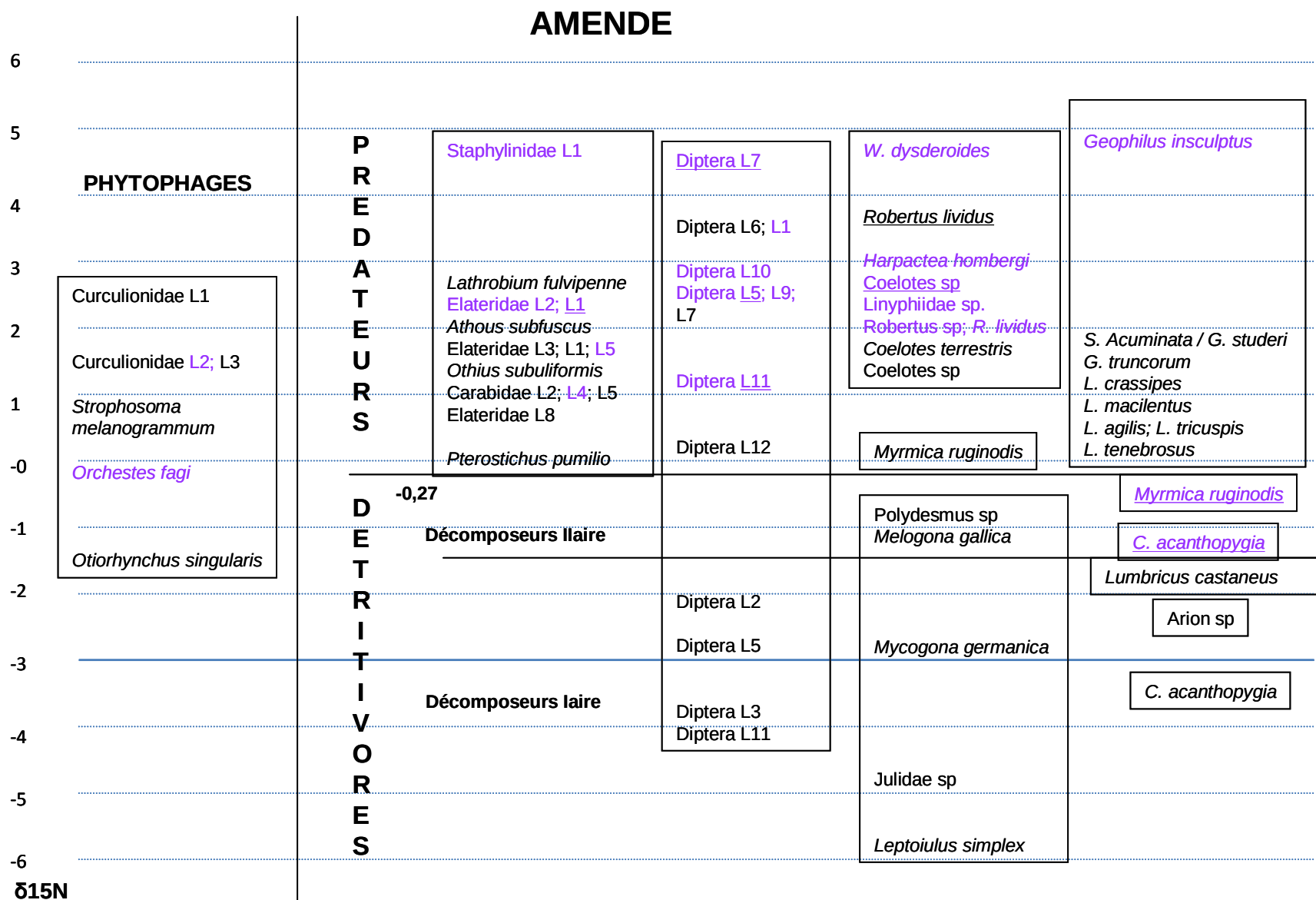


Figure 2.18 : Structure trophique des communautés de macrofaune dans les deux bassins versants témoin et amendé granitiques. Les noms écrits en violet correspondent aux signatures des espèces au printemps, le nom est souligné lorsque la signature de cette espèce est différente >0,5% de celle mesurée à l'autre saison.

IV. Effets de l'amendement sur certains processus fonctionnels associés aux vers : expérimentations *in vitro*

Afin d'évaluer les effets de l'amendement sur le rôle fonctionnel joué par les vers de terre trois expérimentations ont été réalisées à partir de sol provenant des bassins versants granitiques.

La difficulté de prélever des colonnes et des blocs de sol sur le terrain du fait d'une importante quantité de cailloux, de morceaux de roches et de racines a influencé notre choix de réaliser des expérimentations *in vitro*. Les études en laboratoire permettent également de mesurer précisément l'effet de l'amendement sur l'activité des vers de terre introduits dans le sol ramené en laboratoire.

C'est dans ce cadre que trois expérimentations portant sur la réponse comportementale (test d'évitement) et fonctionnelle (biostructuration) des vers ont été menées au laboratoire.

IV.1 Adapting ecotoxicological tests based on earthworm behavior to assess the potential effectiveness of forest soil liming

Pedobiologia 54S (2011) S63– S68
9th International Symposium on Earthworm Ecology

Apolline Auclerc ^{a,*}, Johanne Nahmani ^a, Pierre Huguier ^a, Yvan Capowiez ^b, Delphine Aran ^a, François Guérol ^a

^a Laboratoire des Interactions Ecotoxicologie Biodiversité Ecosystèmes (LIEBE), CNRS UMR 7146, Université Paul Verlaine – METZ, Campus Bridoux, Avenue du général Delestraint, 57070 Metz, France

^b INRA, unité « Plantes et Systèmes Horticoles », Domaine Saint Paul, 84914 Avignon Cedex 09, France

ABSTRACT

Two laboratory experiments were carried out to determine the potential effects of lime application on the behavior of earthworms inoculated in an acidified forest soil from Vosges Mountains. Several field soils were studied: (i) a non-limed soil that had received decades of atmospheric acid depositions ($\text{pH}_{\text{H}_2\text{O}} = 3.9$), (ii) an *in situ* limed soil that had been limed 6 years before at 2.5 t ha^{-1} ($\text{pH}_{\text{H}_2\text{O}} = 4.2$) and (iii) *in vitro* limed soils composed of non-limed soil mixed with several lime amounts in the laboratory corresponding to field rates of 1, 2.5, 5, 10 and 20 t ha^{-1} . Firstly, we adapted the earthworm avoidance test (ISO, 2006) by using *Eisenia fetida* as the model organism and *Lumbricus castaneus*, a local species, to determine earthworm preference between non-limed and limed soils. Secondly, a cast production (CP) study was performed according to Capowiez *et al.* (2009) with *Lumbricus terrestris*, in seven different treatments (non-limed soil, *in situ* limed and five *in vitro* limed soils with pH from 5 to 6.3). Both species avoided the non-limed soil in favour of *in situ* and *in vitro* limed soils for both species. Results of the CP bioassay showed that the bioturbation behavior of *L. terrestris* significantly increased with the increase of soil pH, following a dose–response curve. However, in the long term (>6 years), the application of lime was insufficient to significantly improve soil conditions for enhancing earthworm activity. In conclusion, we may recommend this kind of earthworm laboratory tests with field soils to assess any changes in soil quality over time due to liming application.

IV.1.1 Introduction

Acidic atmospheric depositions due to human activities have acidified terrestrial and aquatic ecosystems in numerous sensitive regions throughout the Northern hemisphere (Campbell and Lee, 1996; Driscoll *et al.*, 2001). In particular, anthropogenic acidification has markedly altered both chemical and biological properties of European forest soils (Formanek and Vranova, 2002). In Northeastern France, the bedrock of the Vosges Mountains is principally formed of base poor sandstones and granites; consequently, soils are naturally acidic. Furthermore, acid atmospheric deposition has dramatically increased soil acidification (Landmann and Bonneau, 1995; Bonneau, 2005; van der Heijden *et al.*, 2011). Depletion of base cations, acidity and increase of aluminium concentration are among the major changes that can have adverse effects on soil biodiversity and consequently on ecosystem functioning (Godbold and Hüttermann, 1994; Edwards, 2002; Wang *et al.*, 2010). The abundance of soil macroinvertebrates generally decreases with the magnitude of soil acidification in favour of acidophilic species (Håggvar, 1987; Lavelle *et al.*, 1995; Kuperman, 1996). Most earthworm species are scarce or absent in very acidic soils, especially anecic and endogeic species while epigeic species appear to be more tolerant to low pH values (Lavelle *et al.*, 1995; Edwards and Bohlen, 1996; Graefe and Beylich, 2003; Rätty and Huhta, 2004; Potthoff *et al.*, 2008). *Lumbricus terrestris*, a common epianecic species, is considered to be relatively acid-tolerant occurring in soils with pH ranging from 4 to 7.2 (Bouché, 1972; Edwards and Bohlen, 1996; Potthoff *et al.*, 2008). The adverse effects of acidification on earthworm communities could be due to high concentrations of protons and aluminium (Rundgren and Nilson, 1997; van Gestel and Hoogerwerf, 2001) and/or low concentration of calcium (Edwards and Bohlen, 1996). Calcium ions play essential roles in many important biological processes, *e.g.* enzyme activation, movement of organisms, impulse transmission and calciferous gland activity (Wilkins and Wilkins, 2003; Opper *et al.*, 2010; Lambkin *et al.*, 2011). As pH is known to be an important factor controlling diversity and abundance of earthworms in soil, this may have some functional consequences in acidic soils.

Earthworms play a major role in many biological (microbial and faunal diversities), chemical (levels of soil C and N, organic matter decomposition rates) and physical (water infiltration, aeration and aggregation) soil properties (Kladivko and Timmenga, 1990; Edwards and Bohlen, 1996; Wilcox *et al.*, 2002; Shipitalo and Le Bayon, 2004). Liming can be done on a large-scale liming in different amounts to prevent forest degradation and/or to improve

chemical, biological and physical properties of acidified forest soils (Formanek and Vranova, 2002; Godbold, 2003). In the very acidic soils of Vosges Mountains, liming increased the Ca and Mg nutrition of trees (Bonneau *et al.*, 1992; Ranger *et al.*, 1994). Addition of lime has been shown to influence the dispersion and flocculation of clay by changes in pH, ionic strength and ionic composition of soil solution (Haynes and Naidu, 1998). In this context, several studies have shown an increase in epigeic earthworm abundance (*L. rubellus*, *L. castaneus*, *Dendrobaena octaedra* and *Dendrodrilus rubidus*) following forest liming (Kreutzer, 1995; Theenhaus and Schaefer, 1995; Deleporte and Tillier, 1999; Potthoff *et al.*, 2008).

The sensitive response of earthworms, especially to contaminants, makes them one of the most suitable animals for use as bioindicators of soil quality (Markert *et al.*, 2003; Nahmani *et al.*, 2003; Reinecke and Reinecke, 2004; Loureiro *et al.*, 2005; Lukkari *et al.*, 2005). The presence of chemoreceptors along the body makes earthworms highly sensitive to chemicals in their environment, and their mobility abilities allow them to avoid unfavourable environments (Udovic and Lestan, 2010). Thus, changes in earthworm behavior are a promising indicator to evaluate the functional effects of perturbation according to the key roles of such ecosystem engineers (Jones *et al.*, 1994). Nevertheless, it is difficult to study earthworm behavior under field conditions because of inherent variability caused by spatial differences, as well as complex interactions, both biotic and abiotic, particularly in forest soils. Thus, several laboratory-based standardized tests are available (Reinecke and Reinecke, 2004); however acute tests do not provide an insight into the effect of contaminants on population dynamics and most of the chronic tests are often time consuming and labour intensive (Loureiro *et al.*, 2005). To obtain quick answers on contamination problems, several authors and the International Organization for Standardization (Draft No. 17512-1 (ISO, 2006)) proposed the use of an avoidance behavior test where the compost earthworm *Eisenia fetida* can choose or avoid a given soil (*e.g.* Hund-Rinke *et al.*, 2003; Loureiro *et al.*, 2005; Lukkari and Haimi, 2005; Natal-da-Luz *et al.*, 2008; Sousa *et al.*, 2008; Udovic and Lestan, 2010). Moreover, Capowiez *et al.* (2009) proposed a new simple behavior test using *L. terrestris* based on earthworm bioturbation for toxicity testing. When organic substrates and soil minerals pass through the earthworm digestive tract, the soil is egested in a specific feature: the cast (Whalen *et al.*, 2004). Casts are more stable than microaggregates formed by other biological processes in soil (Schrader and Zhang, 1997; Shipitalo and Le Bayon, 2004) and play an important ecological role in the soil (Blanchart, 1992; Le Bayon and Binet, 1999).

Cast production (CP) was shown to be influenced by different factors especially pollutants (Capowiez *et al.*, 2009) such as pesticides and appeared to be a relevant and promising biomarker for ecotoxicity tests.

In this study, two traits that may correspond to two types of markers were studied: (i) an ecological trait that gives information about preference and modification of habitat by using an avoidance test and (ii) a functional trait evaluating earthworm activities, by studying their cast production. The two eco-toxicological laboratory tests described above were modified in terms of test substrate, since they were performed with acidified forest field soils sampled in the Vosges Mountains. These tests were used to evaluate the potential effects of lime application on the behavior of earthworms.

IV.1.2 Materials and methods

IV.1.2.1 Non-limed and *in situ* limed soil

Acidified forest soil samples were collected in May 2009 from the upper 30 cm layer of a limed (47°57'22.9''N–006°52'55.6''E, Altitude: 1045 m) and an adjacent non-limed (47°57'39.5''N–006°53'05.1''E, Altitude: 1060 m) catchment located in the Vosges Mountains (North-eastern France). The limed catchment (124 ha) received a lime application in October 2003 (6 years before the laboratory study) by helicopter with 2.5 t ha⁻¹ of fine powder made of 70% CaCO₃, 17% MgCO₃, 10% CaSO₄ and 3% KCl. To perform the two biotests, the non-limed soil (pH_{H2O} = 3.9) was sampled on the non-limed catchment and the *in situ* limed soil (pH_{H2O} = 4.2) was sampled on the limed catchment. Both soils were underlain by granite and belonged to Entic Podzols according to WRB Classification (2006). Chemical characteristics of the studied soils are given in Table 2.11.

For each soil, the OH horizon (*i.e.* the upper 5 cm layer) and the 25 first cm of the A horizon were sieved separately at 3.9 mm and stored at 12° C prior to the laboratory tests.

Table 2.11: Main physico-chemical characteristics of non-limed and *in situ* limed soils for the upper 25 cm-layer (mean $\pm$ standard deviation; n=15). The asterisk denotes a significant difference at *P < 0.05 (t-tests).

Soil characteristics	Non-limed soil	<i>In situ</i> limed soil
pH _{H2O}	3.9 (0.1)* (P=0.02)	4.2 (0.1)
C/N	18.5 (1.3)	17.7 (2.0)
OM (%)	29.3 (8.1)	23.3 (8.9)
Clay (<2 μ m) (g kg ⁻¹)	218 (60.5)	183.3 (25.3)
Fine silt (2/20 μ m) (g kg ⁻¹)	171.5 (25.5)	160.2 (17.9)
Coarse silt (20/50 μ m) (g kg ⁻¹)	52.3 (5.7)	69.2 (12.7)
Fine sand (50/200 μ m) (g kg ⁻¹)	88.2 (11.0)	101.5 (14.9)
Coarse sand (200/2000 μ m) (g kg ⁻¹)	470 (72.0)	485.8 (55.9)
Exchangeable Ca (cmol kg ⁻¹)	1 (0.7)	1 (0.6)
Exchangeable Mg (cmol kg ⁻¹)	0.4 (0.2)	0.5 (0.3)
Exchangeable Al (cmol kg ⁻¹)	4.5 (1.2)	5.6 (1.3)
CEC (cmol kg ⁻¹)	10.1 (2.9)	10.5 (1.9)

IV.1.2.2 Modified avoidance test

This test was adapted from the draft version of the International Organization for Standardization, Draft No. 17512-1 (ISO) (2006). A compost dweller, the epigeic earthworm *E. fetida*, is usually used as model organism in artificial soil with pH of 6.0 ± 0.5 . In our study with acidic soils, the avoidance test with *E. fetida* was only used as a reference. The repulsion or attractiveness of forest soils was assessed with the only epigeic earthworm species found in the field, and thus more ecologically relevant, *Lumbricus castaneus*. Both earthworm species were tested separately. Adults of *E. fetida* (420 ± 20 mg, wet weight) were purchased from breeding stocks and adults and sub-adults of *L. castaneus* (500 ± 50 mg, wet weight) were directly sampled in the field from litter and OH horizon on the limed catchment, and were stored in 50 g of litter and 400 g of soil at 12°C without gut voiding before the test. Because earthworm weights were variable, a blocking procedure was used so that mean earthworm weight was similar in each treatment (McIndoe *et al.*, 1998).

Two *in vitro* limed soils were prepared in the laboratory by mixing 200 g of non-limed soil (mixing of ¾OH and ¼A horizons) with 3 g or 25 g of lime corresponding to field rates of 2.5 (as used in the field) or 20 t ha⁻¹ (extreme rate), respectively. The added lime had the

same composition to that spread in 2003. Soils were introduced into rectangular plastic boxes (24 cm × 10.7 cm × 8.5 cm) divided into two equal sections (Natal-da-Luz *et al.*, 2008; Sousa *et al.*, 2008) using a piece of cardboard. One half of all boxes was filled with 200 g of non-limed soil ($\text{pH}_{\text{H}_2\text{O}} = 3.9$) composed of $\frac{3}{4}\text{OH}$ and $\frac{1}{4}\text{A}$ horizons in order to reconstitute the macrofauna habitat of the field. The other half was filled either with 200 g of *in situ* limed soil ($\text{pH}_{\text{H}_2\text{O}} = 4.2$; $\frac{3}{4}\text{OH}$ and $\frac{1}{4}\text{A}$ horizons) corresponding to the *in situ* limed treatment, or with 200 g of one of the *in vitro* limed soils as described above to obtain the *in vitro* limed treatments 1 and 2 with $\text{pH}_{\text{H}_2\text{O}} = 6.1$ and 7.3, respectively (Table 2.12). Five replicate boxes were used per earthworm species (*E. fetida* and *L. castaneus*) and per treatment (non-limed × *in situ* limed, non-limed × *in vitro* limed 1, non-limed × *in vitro* limed 2). Before introducing the earthworms, soil moisture was measured and adjusted to the desired value (20% expressed on a weight/weight basis) by adding some regional commercialized water (Vittel source from the Vosges Mountains). The $\text{pH}_{\text{H}_2\text{O}}$ of the soil was determined using a 1:5 soil:water ratio two days after the preparation of the soils - sufficient time to let them reach equilibrium.

Table 2.12: The three soil treatments used in the avoidance test (n=5 per treatment).

Soil treatment	First half of the box (200g of soil)	Second half of the box (200g of soil)	Lime added
T1- <i>In situ</i> limed soil treatment	Non-limed soil ($\text{pH} = 3.9$)	<i>In situ</i> limed soil ($\text{pH} = 4.2$)	2.5 t ha ⁻¹ in the field (six years before avoidance test)
T2- <i>In vitro</i> limed soil treatment 1	Non-limed soil ($\text{pH} = 3.9$)	<i>In vitro</i> limed soil 1 ($\text{pH} = 6.1$)	3 g in laboratory (equivalent field rate: 2.5 t ha ⁻¹)
T3- <i>In vitro</i> limed soil treatment 2	Non-limed soil ($\text{pH} = 3.9$)	<i>In vitro</i> limed soil 2 ($\text{pH} = 7.3$)	25 g in laboratory (equivalent field rate: 20 t ha ⁻¹)

After the cardboard barrier was removed, 10 earthworms of each species were washed in water, gently dried on filter paper and placed on the dividing line of the two halves of each box. The boxes were subsequently covered with transparent and perforated plastic film to avoid earthworm escape and placed in a climate chamber at $12 \pm 1^\circ \text{C}$ with a light/dark cycle of 16/8 h. After 48 h, the piece of cardboard separating the two halves of each box was

replaced and the earthworm number in each half recorded. Earthworm reactivity was tested by a slight sting with a Pasteur pipette.

IV.1.2.3 Statistical analyses

The net response (NR) of each earthworm species in non-limed soil was expressed as a percentage and calculated as follows:

$$NR = \left\{ \frac{C - T}{N} \right\} \times 100 \text{ where } C \text{ is the number of earthworms found in the } in \text{ situ or } in \text{ vitro}$$

limed soils, T is the number of worms in non-limed soil and N is the total number of worms per replicate (adapted from Amorim *et al.*, 2008; Owojori and Reinecke, 2009). A positive net response indicates avoidance while a negative one indicates an attraction to the non-limed soil. The habitat function of the non-limed soil was considered to be limited when an average number of worms higher than 80 % was found in the *in situ* or *in vitro* limed soils (adapted from Hund-Rinke *et al.*, 2003, 2005). Pairwise t-tests were also used to test for the differences in the number of worms found in the non-limed or limed soil in each treatment. These tests were all implemented using R software (R Development Core Team, 2008).

IV.1.2.4 Cast production study

This biotest was performed according to Capowiez *et al.* (2009). Adult earthworms of the anecic species *L. terrestris* (4.6 ± 1.1 g, wet weight) were purchased from a local supplier. At the beginning of the experiment, earthworms were rinsed in distilled water and gently dried on filter paper. Before the inoculation with earthworms, five *in vitro* limed soils were prepared in the laboratory by mixing 100 g of non-limed soil (mixing of $\frac{3}{4}$ OH and $\frac{1}{4}$ A horizons) with 0.8, 2, 4, 8 or 16 g of lime corresponding to field rates of 1, 2.5, 5, 10 or 20 t ha⁻¹, respectively. The lime used for soil preparation had the same composition to that spread in the field in 2003. pH_{H2O} determination, using a 1:5 soil:water ratio, was performed two days after preparation of soils to let them reach equilibrium. Soils were introduced into plastic Petri dishes (diameter = 10 cm; depth = 5 cm). They were filled with either 100 g of non-limed soil (pH_{H2O} = 3.9; $\frac{3}{4}$ OH and $\frac{1}{4}$ A horizons), or 100 g of *in situ* limed soil (pH_{H2O} = 4.2; $\frac{3}{4}$ OH and $\frac{1}{4}$ A horizons) or 100 g of each of the *in vitro* limed soils described above with

pH_{H2O} ranging from 5 to 6.3 (Table 2.13). Five replicates were used per treatment (*i.e.* soil). Before introducing the earthworms, soil moisture was measured and adjusted to the desired value (20% expressed on a dry weight/weight basis) by adding 10 mL of Vittel mineral water. One earthworm was placed in each Petri dish (without gut voiding). Petri dishes were closed and placed in a climate-controlled chamber at 12 ± 1° C with a light/dark cycle of 16/8 h. Controls without earthworms were included for each treatment. After seven days of exposure, soils were gently sieved at 3.9 mm and CP per earthworm was then obtained by calculating the weight of fresh aggregates > 3.9 mm minus the corresponding weight for the control (without earthworm bioturbation). CP data were expressed as mg of fresh casts per g of initial fresh earthworm body mass per day (mg g⁻¹ d⁻¹).

Table 2.13: The seven soil treatments used in the CP bioassay (n=5 per treatment).

Soil treatment	Filled soil (100g)	Lime added
T1- Non-limed soil treatment	Non-limed soil (pH =3.9)	0 g
T2- <i>In situ</i> limed soil treatment	<i>In situ</i> limed soil (pH = 4.2)	2.5 t ha ⁻¹ in the field (six years before avoidance test)
T3- <i>In vitro</i> limed soil treatment 1	<i>In vitro</i> limed soil 1 (pH = 5)	0.8 g in laboratory (equivalent field rate: 1 t ha ⁻¹)
T4- <i>In vitro</i> limed soil treatment 2	<i>In vitro</i> limed soil 2 (pH = 5.6)	2 g in laboratory (equivalent field rate: 2.5 t ha ⁻¹)
T5- <i>In vitro</i> limed soil treatment 3	<i>In vitro</i> limed soil 3 (pH = 6)	40 g in laboratory (equivalent field rate: 5 t ha ⁻¹)
T6- <i>In vitro</i> limed soil treatment 4	<i>In vitro</i> limed soil 4 (pH = 6.1)	8 g in laboratory (equivalent field rate: 10 t ha ⁻¹)
T7- <i>In vitro</i> limed soil treatment 5	<i>In vitro</i> limed soil 5 (pH = 6.3)	16 g in laboratory (equivalent field rate: 20 t ha ⁻¹)

IV.1.2.5 Statistical analyses

A one-way ANOVA was used to test the effect of liming treatment on CP and a post hoc Tukey HSD test was performed in order to determine pair wise differences between treatments. A non-linear regression (a dose–response curve) was performed between CP and pH using the following S-shaped function (four-parameter logistic model; Crawley, 2007):

$$CP = a + \frac{b-a}{1+e^{(c-pH)/d}} \quad (1)$$

where a represents the horizontal asymptote on the left side, b is the one on the right side, c is the pH value at the inflection point of the curve and d is a scale parameter on the abscise axis. All tests were implemented using R software (R Development Core Team, 2008).

IV.1.3 Results

IV.1.3.1 Modified avoidance test

No earthworms died or escaped during the 48 h exposure period and all reacted to the Pasteur pipette stimulation. The mean net response (NR) of each species was always positive (Figure 2.19). Based on the 80 % effect criterion (ISO, 2006), a significant avoidance of the non-limed soil was found in all soil treatments for *E. fetida* meaning that the non-limed soil represented a limited habitat function. In contrast, for *L. castaneus*, the avoidance observed was not significant in the three treatments as values of NR ranged from 12 to 64%.

Significant avoidance of non-limed soil was found for all treatments for *E. fetida* (mean number of worms: 9.4; 10 and 9.6 in limed soils for T1, T2 and T3, respectively; $P < 0.001$, paired t-tests). *L. castaneus* avoidance of non-limed soil was significant for both *in vitro* limed treatments (mean number of worms: 6.4 and 8.2 in *in vitro* limed soils for T2 and T3, respectively; $P < 0.001$, paired t-tests), whereas non significant avoidance of non-limed soil was found in the *in situ* limed T1 (mean number of worms: 5.6 in *in situ* limed soil; $P = 0.573$, paired t-test).

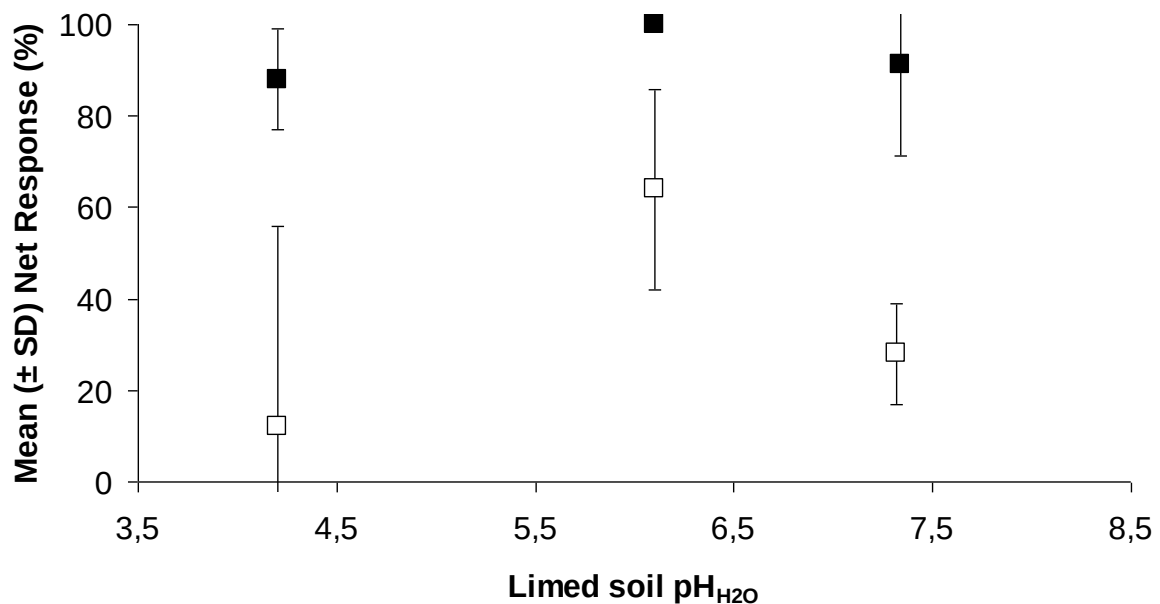


Fig 2.19: Net response (mean $\pm$ standard deviation; $n=5$) calculated at the end of the avoidance test performed with *Eisenia fetida* (black squares) and *Lumbricus castaneus* (open squares) as a function of the limed soil pH measured for each of the three soil treatments. The solid line indicates the trigger value of 80% for the effect on the individuals (ISO, 2006).

IV.1.3.2 Cast production bioassay

After 7 days of exposure, no mortality was observed and several rounded surface and subsurface *L. terrestris* casts (diameter > 3.9 mm) were observed in all Petri dishes. Lime added to soil had a significant effect on cast production (CP) ($F_{5,24} = 7.45$, $P < 0.001$). CP in the *in vitro* limed soil treatment T3 (pH = 5; CP = 104 ± 33 mg g⁻¹ d⁻¹) was not significantly different from CP in the non-limed soil treatment (pH = 3.9; CP = 94 ± 50 mg g⁻¹ d⁻¹).

The CP in the four other *in vitro* limed treatments (pH ranged from 5.6 to 6.3) was significantly higher than in treatment soils having lower pH values ($F_{1,28} = 38.21$, $P < 0.001$; Fig. 2). The CP of *L. terrestris* in the *in situ* limed soil (69 ± 14 mg g⁻¹ d⁻¹) was not significantly different from the CP obtained in non-limed and *in vitro* limed soil T2 having pH values below 5.3 (94 ± 51 mg g⁻¹ d⁻¹, $F_{1,8} = 1.15$, $P = 0.31$ and 104 ± 33 mg g⁻¹ d⁻¹, $F_{1,8} = 4.81$, $P = 0.06$, respectively).

Finally, a dose-response curve between CP and soil pH was observed with $a = 93.4$ mg g⁻¹ d⁻¹ corresponded to the CP value of the asymptote on the left side (minimum value of CP), $b = 251.2$ mg g⁻¹ d⁻¹ is the asymptote on the right side (maximum value of CP), and $c = 5.3$ is the pH value at the inflection point of the curve (Figure 2.20).

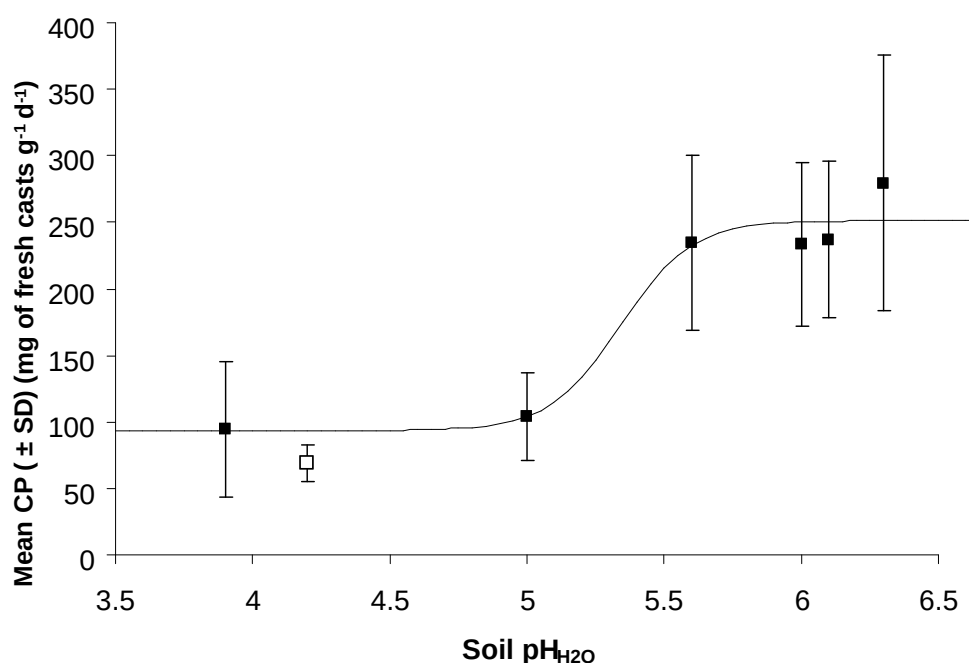


Figure 2.20: Cast production (mean ± standard deviation; n=5) of *Lumbricus terrestris* after exposure to seven different soil treatments for 7 days expressed in mg of fresh casts g⁻¹ fresh body mass d⁻¹ as a function of soil pH_{H2O}. Black squares correspond to CP in non-limed and in the five *in vitro* limed treatments; the open square corresponds to the CP into *in situ* limed treatment. The solid line corresponds to the dose response curve fitted from the CP values obtained into non-limed and *in vitro* soils.

IV.1.4. Discussion

IV.1.4.1 Modified avoidance test

The modified earthworm avoidance test showed a clear difference in behavior between the two epigeic species (*E. fetida* and *L. castaneus*). According to the 80% effect criterion, used to minimize false positive results due to differing physicochemical soil properties (Hund-Rinke *et al.*, 2005), the non-limed soil (pH = 3.9) was avoided by the model organism *E. fetida* in favour of limed soils (pH = 4.2, 6.1 or 7.3). Furthermore, for *E. fetida* favoured the *in situ* limed soil (pH = 4.2) over the non-limed soil despite a limited pH difference of 0.3. Nevertheless, this pH difference corresponds to 2-fold decrease of the proton concentration in soil that can, consequently, improve soil conditions. In contrast, *L. castaneus*, which was sampled in the field, and was, thus more ecologically relevant for laboratory tests with soil coming from the natural environment, did not significantly avoid the non-limed soil in favour of limed soils according to the 80 %-threshold value. Statistical comparisons for both *in vitro* limed treatments (t-tests) showed significant avoidance of the non-limed soil and a preference for *in vitro* limed ones (pH = 6.1 and 7.3). This corroborates previous results from Potthoff *et al.* (2008) who reported the occurrence of *L. castaneus* in soils ranging pH 3.7–7. In that study, this species did not avoid the non-limed soil in preference to the *in situ* limed soil. That could be explained by the fact that this species was already pre-exposed to non-limed soils from the Vosges Mountains and therefore, more adapted to acidic soils than *E. fetida*. Moreover, it is known that species-specific characteristics in chemoreceptors as well as physiological and morphological differences between earthworm species may influence avoidance behavior (Edwards and Bohlen, 1996; Lukkari and Haimi, 2005; De Silva and van Gestel, 2009). Furthermore, the results of the avoidance test can be interpreted as a measure of the toxicity of non-limed soils. In this way, van Gestel and Hoogerwerf (2001) found that aluminium toxicity may have occurred and reduced growth and cocoon production of *E. andrei* in very acidic soils (pH < 4.2). Finally, the avoidance test showed that the absence of a highly mobile species that was not previously exposed to the test soil does not necessarily result in increased mortality and avoidance in field conditions (Lukkari and Haimi, 2005; Novais *et al.*, 2010).

IV.1.4.2 Cast production bioassay

Values of CP observed for *L. terrestris* (from 40 to 400 mg g⁻¹ d⁻¹) were lower than those observed by Buck *et al.* (1999) (250–430 mg g⁻¹ d⁻¹) for the same species placed in 525 cm³ of cultivated soil for approximately 4 weeks at 10°C. In contrast, Whalen *et al.* (2004) found CP values for immature *Lumbricus* sp. from 61.5 ± 4.8 mg g⁻¹ d⁻¹ at 15 °C in 2D-chambers (45 cm high × 45 cm wide) filled with cultivated soil. Also, results in acidic soils were lower than those obtained by Capowiez *et al.* (2009) for adult *L. terrestris* placed into 100 g of a control soil (714 mg g⁻¹ d⁻¹). Biotic and abiotic factors such as soil pH (*i.e.* H⁺ concentration), but also organic matter type and quantity (Capowiez *et al.*, 2009), the species studied and its development state may thus influence the functional CP trait.

The CP bioassay also showed that the anecic *L. terrestris* had a significantly higher bioturbation activity in soil with a pH > 5.3 after lime addition, which is in agreement with its soil pH preference ranging from 4 to 7.2 according to several authors (Bouché, 1972; Edwards and Bohlen, 1996; Potthoff *et al.*, 2008). Graefe and Beylich (2003) also found a higher abundance of this species in grassland soils with pH between 5 and 6, whereas Lowe and Butt (2005) observed that optimal pH values for laboratory culture of *L. terrestris* ranged from 6 to 7. Moreover, populations of this species were found to be established in several very acidic soils such as in a revegetated mine spoil with pH as low as 3.5 (Vimmerstedt, 1983) and 4.5 in an acidic forest soil (Räty and Huhta, 2004). These differences in optimum soil pH values among studies highlight the plasticity in soil pH preference of *L. terrestris*.

In this context, Potthoff *et al.* (2008) showed even after 15 years, the lime application (6 t ha⁻¹) in German beech forests induced an increase in *L. terrestris* abundance. Beneficial effects of liming (4 t ha⁻¹) were also observed by Judas *et al.* (1997) with the establishment of a viable and reproducing population of *L. terrestris* in a German spruce forest four years after liming and two years after the introduction of 25 individuals m⁻². According to the CP measured in acidic soil limed at 2.5 t ha⁻¹, six years earlier (*in situ* limed soil), the earthworm bioturbation activity we observed was close to that observed in the non-limed soil. From the dose–response curve, lime application should reach a soil pH value higher than 5.3 in laboratory conditions in order to enhance earthworm activity in Vosgian forest soil acidified by acidic deposition. However, extrapolating CP from only one individual in the laboratory to natural populations is difficult (Capowiez, 2000). The complex interactions of several biotic and abiotic factors (Capowiez *et al.*, 2009) as well as the duration of lime application, could play a role in influencing CP under field conditions. Furthermore, it is necessary to emphasize

that increasing soil pH above 4.3 – 4.5 is not suitable in the Vosges Mountains, where soils were naturally acidic before the beginning of acidic atmospheric depositions due to the bedrock composition (sandstone or granite) (Landmann and Bonneau, 1995; Lefèvre, 1997). Thus, adding high amounts of lime in order to reach a pH > 5.3 appear irrelevant in such ecosystems and could have dramatic consequences on biodiversity and cause over-liming in these low Cation Exchange Capacity soils (Hazelton and Murphy, 2007).

IV.1.5 Conclusion

Our results show that liming improved the habitat function of anthropogenically acidified forest soils in Vosges Mountains in terms of pH. Over the short term, liming clearly influenced earthworm behavior in Vosgian soils. However, in the long term (> 6 years), application of lime seems to be insufficient to significantly improve soil conditions for enhancing earthworm activity. In conclusion, we recommend this kind of earthworm laboratory tests with field soils to assess any changes over time due to liming application.

Acknowledgments

This project was carried out with financial support from the National Research Agency (ANR) and Zone Atelier Moselle (ZAM). We thank Jordan Guiz for assistance with fieldwork and soil sieving, Emilie Bigorgne for help in earthworm exposure, Philippe Rousselle for soil analysis and the INRA Institute of Arras for the soil granulometric study.

IV.2 Using X-ray tomography to evaluate the impact of liming on the burrowing activity of earthworm in an acidic forest soil under laboratory conditions.

For submission to *Geoderma*

Auclerc, A.^a, Capowiez, Y.^b, Nahmani, J.^a, Guérol, F.^a

^a Laboratoire des Interactions Ecotoxicologie Biodiversité Ecosystèmes (LIEBE), CNRS UMR 7146, Université Paul Verlaine – METZ, Campus Bridoux, Avenue du Général Délestraint, 57070 Metz, France

^b INRA - unité « Plantes et Systèmes Horticoles », Domaine Saint Paul, 84914 Avignon Cedex 09, France

ABSTRACT

The burrow systems of two earthworm species (*Aporrectodea caliginosa*, an endogeic species and *A. giardi* an anecic) were studied separately under laboratory conditions to determine the potential effects of lime application on the burrowing activity of each species in repacked soil columns coming from an acidic forest of the Vosges Mountains. Three soils were studied: (i) a non-limed field soil that had received decades of atmospheric acid depositions (OH horizon (first 5 cm) initial $\text{pH}_{\text{H}_2\text{O}}=3.8$; A horizon: $\text{pH}=4.5$), (ii) an *in situ* limed soil that had been limed 6 years before at 2.5 t ha^{-1} (OH: $\text{pH}=4.1$; A horizon: $\text{pH}=4.7$) and (iii) an *in vitro* limed soil composed by non-limed soil mixed with a lime amount of 2.5 t ha^{-1} (5 g) in the first 5 cm of core ($\text{pH}=5.4$ of *in vitro* limed horizon). After 9 weeks of incubation, X-ray computed tomography was used to characterize the burrow system made by two individuals of each species. The soil pH, the amount of surface casts and earthworm biomasses were measured at the end of experiment. After 9 weeks earthworms in the columns were still alive but all lost weight. *A. giardi* lost significantly less weight, produced more surface casts, and its burrowing activity increased (higher and longer burrow system) in response to *in vitro* lime addition. For *A. caliginosa*, no liming effects were observed on the earthworm biomass, on the amount of surface cast produced and on the total volume and length of the burrow system, although burrowing activity was significantly enhanced by lime addition in the first 5 cm of core in the *in vitro* limed treatment. Finally, for both species, the burrowing activities were not improved into the *in situ* limed treatment.

IV.2.1 Introduction

In the 80s, important forest decline was observed in numerous sensitive regions throughout the Northern hemisphere due to acidic atmospheric depositions caused by human activities (Campbell and Lee, 1996; Driscoll *et al.*, 2001). Soil pH plays a major role on earthworm distribution, abundance and diversity since they are generally absent from soils with pH less than 3.5 and are scarce in soils with pH less than 4.5, especially endogeic and anecic species (Lavelle, 1995; Edwards and Bohlen, 1996; Graefe and Beylich, 2003; Rätty and Huhta, 2004; Potthoff *et al.*, 2008).

In order to counteract soil acidity and forest dieback, large-scale liming with different amounts have been performed (Huettl and Zoetl, 1993; Formanek and Vranova, 2002; Godbold, 2003). Several studies showed an increase of earthworm abundance following forest liming, especially epigeic species (Kreutzer, 1995; Theenhaus and Schaefer, 1995; Deleporte and Tillier, 1999; Potthoff *et al.*, 2008). Similarly, Judas *et al.* (1997) observed the establishment of a reproducing population of *Lumbricus terrestris* an epi-anecic species introduced into a limed acidic spruce forest soil, whereas *Aporrectodea caliginosa* an endogeic species was successfully introduced into limed coniferous soils (Robinson *et al.*, 1996).

Surprisingly and despite the role they play in many important soil processes (Lavelle, 2006), only few studies have addressed the impact of forest liming on earthworm activity (Springett and Syers, 1984, Auclerc *et al.*, 2011). By ingesting soil, fragmenting organic matter, mixing and ejecting at surface and subsurface (casting and burrowing activities), earthworms cause beneficial changes in the mineral and organic composition of soils and improve nutrient cycling and control of microbial activities (Jones *et al.*, 1994; Shipitalo and Le Bayon, 2004; Lavelle, 2006). Nevertheless, it is difficult to study earthworm behaviour directly under field conditions because of soil variability and the presence of complex interactions of factors (abiotic and biotic). Thus, repacked soil is often used under laboratory condition to precisely describe the burrowing behaviour of one earthworm species or interactions between several (Joschko *et al.*, 1991; Jégou *et al.*, 1998; Jégou *et al.*, 2001; Capowiez *et al.*, 2001; Bastardie *et al.*, 2003 and Capowiez *et al.*, 2011). Furthermore, 3D reconstructions of burrows revealed to be an interesting method for assessing changes in the earthworm burrowing behaviour in soils under certain condition, such as in presence of metal pollution (Nahmani *et al.*, 2005) or pesticides (Dittbrenner *et al.*, 2011). Yunusa *et al.* (2009) studied also the burrowing

behaviour of *A. trapezoides* and an exotic species *Anisocheta* sp. into cores filled with an agricultural soil fertilized by coal fly ash, different from the soil from that both species were sampled. For long-term studies, a current and powerful method for 3D reconstructions of burrows is the X-ray tomography, as a non-destructive, accurate and rapid method allowing a global representation of the organisation of the soil macroporosity.

In North-eastern France, the Vosges Mountains is characterized by slow-weathering base-poor bedrock such as granite and sandstone and soils are naturally acidic. Decades of acidic depositions have dramatically amplified the acidity of soils and generated a drastic loss of base cations (Landmann and Bonneau, 1995; Bonneau, 2005; van der Heijden *et al.*, 2011). By using X-ray tomography, the present study aims to determine the impact of lime addition in acidified forest soil from the Vosges Mountains on the burrowing behaviour of two earthworm species belonging to different ecological categories. Because of the presence of large number of stones and roots in mountain forest stand, the *in situ* sampling of soil cores proved very difficult. Consequently, the present study has been performed by using cores with repacked soil in laboratory conditions. The species response was compared in cores filled with field acidified soil limed in laboratory shortly before experiment with that in cores filled with field acidified soil that had been limed on field 6 years before experiment.

IV.2.2 Material and Methods

IV.2.2.1 Soils and earthworms

Two granitic forest catchments located in the Vosges mountains (North-Eastern, France) were considered: a non-limed (control) one (47°57'39.5''N – 006°53'05.1''E; Altitude: 1060 m) and an adjacent limed catchment (47°57'22.9''N – 006°52'55.6''E, Altitude: 1045 m). The lime has been spread in October 2003 (*i.e.* 6 years before the laboratory study) and was fine powder of 70 % CaCO₃, 17 % MgCO₃, 10 % CaSO₄ and 3 % KCl (2.5 t ha⁻¹).

Non-limed soil was sampled in May 2009 from the upper 30 cm layer on the non-limed catchment and the *in situ* limed soil was sampled on the limed catchment. Both soils belonged to Entic Podzols according to WRB Classification (2006). The non-limed soil was composed of 21.8 % clay, 22.4 % silt and 55.8 % sand, and contained 29.3 % organic matter (WHC = 0.155 g g⁻¹). Mean pH_{H2O} of OH horizon was 3.8, and pH_{H2O} of A horizon was 4.5. The *in situ* limed soil from the limed catchment was composed of 18.4 % clay, 22.9 % silt and 58.7 %

sand, and contained 23.3 % organic matter (WHC = 0.178 g g⁻¹). Mean pH_{H2O} of OH horizon was 4.1 and pH_{H2O} of A horizon was 4.7. For each soil, material of OH horizon was sampled separately to the 25 first cm of the A horizon. The soils were then sieved at 3.9 mm and stored at 12° C before the laboratory test.

A previous study of soil invertebrates occurred in the studied catchments showed higher earthworms density in the limed (mean of 34 individuals.m⁻²) compared with the non-limed control catchment (mean of 25 individuals.m⁻²), while only one species, the epigeic *L. castaneus* was recorded. A preliminary laboratory study performed on the burrowing behaviour on *L. castaneus* showed an activity characteristic of epigeic earthworms, only in the 3 first cm of core, that hinder a precise description of burrows system by tomography. Then, we choose to study two species belonging to other ecological categories. *Aporrectodea giardi* Ribaucourt, an anecic species and *A. caliginosa* Savigny endogeic one, were chosen. Their burrowing activities were already described in previous studies (Jégou *et al.*, 1998; Jégou *et al.*, 2001). Adult earthworms were collected by hand-sorting from an experimental plot in La Bouzule (48°74'10.3''N – 006°32'59''E, North-Eastern France). Earthworms were stored into 5 kg of OH and A material from non-limed soil below 200 g of litter at 12° C. They were maintained under these experimental conditions for one week to acclimate them before the onset of experiment.

IV.2.2.2 Experimental procedure

The experiment was carried out using PVC cylinders (diameter: 15.5 cm, height: 30 cm) with a nylon sheet of 1 mm mesh size at the bottom to allow the passage of gas and water. Three soil treatments were set up by filling the PVC cores with 20 cm of material from A horizons and above 5 cm of material from OH horizons. The nature of these horizons varied according to the three soil treatment: non-limed, *in situ* and *in vitro* limed soil treatments (Table 2.14 a). The *in vitro* limed soil treatment was composed of OH material sampled on the non-limed catchment in which 5 g of lime were mixed (resulting in a mean pH_{H2O} = 5.4 for this OH horizon at the start of experiment) and A material sampled on the non-limed catchment. The lime used was similar than the one spread in 2003 on the catchment (5 g corresponding to 2.5 t ha⁻¹ reported to the PVC core surface area). For each column, the soil material was repacked with a hydraulic press (5 min of compaction at 0.75 bar) to obtain a bulk density of 0.8 g cm⁻³ to mimic the field soil density. In this way, seven

layers of A horizon (0.7 kg of soil per each layer) and two layers of OH horizon (0.4 kg of soil per layer) were filled into each core. In order to reach the equilibrium, the soil cores were kept in a climate chamber at $12^{\circ}\text{C} \pm 1^{\circ}\text{C}$ for two days before earthworm inoculation.

Each core was inoculated with two individuals of *A. giardi* or two individuals of *A. caliginosa* (Table 2.14 b; total inoculated worms: 36; initial mean weight of specimen: *A. giardi*, 2.56 ± 0.3 g; *A. caliginosa*, 0.73 ± 0.1 g). For each soil treatment one control core was also prepared without earthworm. Three replicates per soil and species treatments were established. After inoculation of earthworms, 5 g of beech leaf litter (fresh mass) were added at the core surface as food source. 150 mL of distilled water were deposited on the top of each core to remoisten the soil and the litter during the experiment. All cores were kept in climate chamber at $12^{\circ}\text{C} \pm 1^{\circ}\text{C}$ with a light/dark cycle of 16/8h for 9 weeks from November 2009 to January 2010.

Table 2.14 Presentation of the three soil treatments (a) and two earthworm treatments (b)

		Soil material filled into 20 cm below of core
(a) Soil treatments	Soil material filled into upper 5 cm of core	
non-limed	OH horizon from non-limed soil	A horizon from non-limed soil
<i>in situ</i> limed	OH horizon from <i>in situ</i> limed soil	A horizon from <i>in situ</i> limed soil
<i>in vitro</i> limed	OH horizon from non-limed soil + 5 g of lime	A horizon from non-limed soil
(b) Earthworm treatments	Inoculated earthworms	Mean (and SD) total initial biomass inoculated (g of fresh weight)
Anecic	<i>A.giardi</i> (2 individuals)	5.27 (0.61)
Endogeic	<i>A.caliginosa</i> (2 individuals)	1.52 (0.20)

IV.2.2.3 3D-reconstruction of the burrow system and topology analysis

After the 9 weeks experiment period, each column was scanned at the INRA Nancy centre using a medical X-ray tomograph (General Electrics; brightspeed exel) according to the method described in Capowiez *et al.* (1998). Columns were scanned horizontally at 130kV and 120 mA s^{-1} providing 2D-images (3 mm thick every 3 mm) of the soil macroporosity. After a simple binarization of 2D images presenting two well separated peaks in the grey level histogram, the 3D volume reconstruction was run by a specific algorithm (Pierret *et al.*, 2002) and the 3D skeletons were also reconstructed by connecting the centroids of pores that

overlapped between two successive images (Capowiez *et al.*, 1998). Density parameters were analysed to obtain several characteristics: number of burrows, total burrow length and total burrow volume. In order to evaluate the earthworm activity throughout the soil core, the cumulated burrows volume was measured in relation to core depth. For each species and soil treatment, the mean of cumulated burrow volume (cm^3) was then linearly fitted in relation to the 25 cm core depth. The slope of this line (expressed in $\text{cm}^3.\text{cm}^{-1}$) represents a descriptor of earthworm activity throughout the cores.

IV.2.2.4 Final surface earthworm casts, soil core pH and earthworm biomass

The surface casts produced by earthworms were collected before be dried at 60°C for 3 days and weighted to measure the cast production CP (mg of dry casts g^{-1} of fresh earthworm initial weight d^{-1}).

Then, each column was destroyed layer by layer and each earthworm was hand-sorted. Earthworm survival was assessed by a slight sting with a Pasteur pipet, then individuals were rinsed with distilled water, gently dried with filter paper and weighted.

The soil $\text{pH}_{\text{H}_2\text{O}}$ at the end of experiment was measured using a 1:5 soil:water ratio at two depths, from 0-5 cm layer (OH material) and from 5-25 cm layer (A material).

IV.2.2.5 Statistical analysis

Student tests or Welch tests (when the homogeneity of variance was not verified) were used to evaluate the effect of soil and earthworm treatment on each burrow systems characteristic, cast production, line slopes and final pH by using R software (R Development Core Team, 2008). Paired t-tests or Welch tests were used to test the difference between initial and final pH of each depth in each soil and earthworm treatment, separately.

IV.2.3 Results

IV.2.3.1 Soil core pH

At the beginning of experiment (T0), thanks to lime addition the soil into the upper 5 cm (OH horizon) in the *in vitro* limed treatment reached a pH near 5.4 and was significantly higher compared to both other soil treatments (t-tests, $p < 0.01$; Table 2.15), while the pH of

upper 5 cm from *in situ* was significantly higher than in non-limed treatment ($p=0.03$). These differences still remained at the end of experiment (Tf) for each earthworm treatment ($p<0.01$) and in control cores. The pH of OH horizon from the non-limed treatment significantly increased during the experiment (comparison Tf and T0) for both earthworm treatment ($p=0.03$), whereas no difference was found in both others soil treatments ($p>0.10$). In the A layer, at the initial time, the pH of the *in situ* limed treatment was significantly higher than this of both other treatments ($p < 0.01$). At the end of experiment, the pH of A layer in control core appeared lower than T0 in the non-limed and *in situ* limed treatments, while it was higher than T0 in the *in vitro* limed treatment. In the *A. giardi* treatment, at Tf no difference of pH for the A layer compared with T0 was found ($p=0.19$), while pH at Tf were not different between soil treatments ($p > 0.10$). For *A. caliginosa* treatment, the pH of A layer measured at Tf in the *in situ* limed treatment was significantly smaller than T0 ($p = 0.02$), while it increased in the *in vitro* limed treatment between T0 and Tf ($p = 0.04$).

IV.2.3.2 Final earthworm biomass and surface cast production

Earthworms were all alive (reaction to the Pasteur pipet stimulation) at the end of experiment. For each soil treatment, the biomass of both species decreased during the experiment (Table 2.16). *A. giardi* lost significantly more weight into the non-limed treatment than in both limed treatments (decrease of 59.2 % of initial biomass into the non-limed soil and 13.7 to 23.2 % into limed treatments; $P=0.02$ between non-limed and *in situ* limed and $P=0.01$ between non-limed and *in vitro* limed). For *A. caliginosa* the mass loss was not significant and ranged from 12.2% to 22.3% in different soil treatment (Table 2.16).

The cast production (CP) of *A. giardi* in the *in vitro* limed treatment was significantly higher than in the non-limed treatment ($P=0.005$) but not different from those observed in the *in situ* limed treatment ($P=0.28$; Table 2.16). For *A. caliginosa*, no significant differences were found between soil treatments (CP ranging from 63.6 to 109.6 mg g⁻¹ d⁻¹; P from 0.29 to 0.65; Table 2.16).

Table 2.15: Soil pH_{H2O} before (T0) and at the end of experiment (Tf) in relation to the core depth for species and soil treatments (mean (SD)).

Asterisk denotes a significant difference between pH at T0 and at Tf for one soil and one earthworm treatment tested separately (P<0.05; paired t-test or Welch test). Two different letters denote a significant difference (n=3; P > 0.05): small letters for t-test to compare the pH at T0 from the three soil treatment and capital letters for comparison between results at Tf for each species treatment, separately.

Species treatments	T0			Tf Anecic <i>A.giardi</i>			Tf Endogeic <i>A.caliginosa</i>			Tf control core		
Soil treatments	Non-limed	<i>in situ</i> limed	<i>in vitro</i> limed	Non-limed	<i>in situ</i> limed	<i>in vitro</i> limed	Non-limed	<i>in situ</i> limed	<i>in vitro</i> limed	Non-limed	<i>in situ</i> limed	<i>in vitro</i> limed
pH (0-5 cm ; OH horizon)	3.8 (0.02) a	4.1 (0.1). b	5.4 (0.3) c	4.1 (0.1) * A	4.4 (0.1) B	5.4 (0.2) C	4.1 (0.1) * A	4.3 (0.1) A	5.8 (0.2) B	3.9	4.1	5.5
pH (5- 25 cm; A depth)	4.5 (0.02) a	4.7 (0.08) b	4.5 (0.02) a	4.7 (0.2) A	4.5 (0.3) A	4.7 (0.1) A	4.5 (0.1) AB	4.3 (0.1) * A	4.8 (0.1) * B	4.3	4.3	4.7

Table 2.16: Final earthworm biomass (% of initial earthworm fresh biomass) and amount of surface casts sampled at the end of experiment (mg.g⁻¹.day⁻¹). A same letter denotes two values not significantly different (P > 0.05; t-test or welsh test for each earthworm treatment, separately). Asterisk denotes a significant difference between earthworm treatment (t-test or welsh test P < 0.05).

Species treatment Soil treatment	Anecic <i>A.giardi</i>			Endogeic <i>A.caliginosa</i>		
	Non-limed	<i>in situ</i> limed	<i>in vitro</i> limed	Non-limed	<i>in situ</i> limed	<i>in vitro</i> limed
Final earthworm biomass (% of initial fresh biomass)	40.8 (16.3)* a	76.8 (5.5) b	86.3 (5.3) b	84.3 (10.6) a	77.7 (9.5) a	87.8 (9.7) a
Surface cast production (mg g ⁻¹ day ⁻¹)	28.6 (21.0) a	97.5 (48.1) ab	136.7 (26.6) b	63.6 (20.2) a	109.7 (73.8) a	87.4 (26.8) a

Table 2.17: Characteristics of burrow skeleton for the six treatments (mean (SD)) (n=3). A same letter denotes two values not significantly different ($P > 0.05$; t-test or welsh test for each earthworm treatment, separately). Asterisk denotes a significant difference between earthworm treatment (t-test or welsh test $P < 0.05$)

Species treatment	<i>Anecic A.giardi</i>			<i>Endogeic A.caliginosa</i>		
Soil treatment	Non-limed	<i>in situ</i> limed	<i>in vitro</i> limed	Non-limed	<i>in situ</i> limed	<i>in vitro</i> limed
Total burrow volume (cm ³)	54.6 (17.7) a	75.3 (45.9) ab	116.3 (6.3)* b	46.3 (10.9) a	36.8 (18.1) a	52.9 (13.0) a
Total burrow length (m)	5.4 (2.0) * a	8.7 (5.3) ab	17.7 (4.3) * b	9.5 (1.4) a	6.9 (3.3) a	9.6 (2.1) a
Total burrow length(m g ⁻¹ of initial earthworm biomass)	1.0 (0.3) * a	1.6 (0.9) a	3.4 (0.9) b	6.6 (2.2) a	4.3 (1.6) a	6.5 (2.1) a
Number of burrows	12 (6.0) * a	21.7 (4.0) * a	26.7 (10.5) a	62.3 (16.0) a	51 (16.5) a	66 (4.0) a
Burrow length into 0-5 cm layer (OH horizon) (m)	1.7 (0.7) a	2.8 (0.5)a	10.3 (6.4) a	1.6 (0.9)a	1.9 (0.9)a	4.5 (0.4)b

IV.2.3.3 Burrowing patterns

IV.2.3.3.1 3D burrow system characteristics

For all treatments, the entire depth of column was burrowed (Figure 2.21). The two specimens of *A. giardi* built large-volume rather vertically oriented burrows, which is typical of anecic species, while *A. caliginosa* built smaller volume burrows more horizontally orientated, as typically observed for endogeic species. Both earthworm species did not show any depth preference.

A. giardi dug a significantly higher total volume of burrow in the *in vitro* limed treatment than it did in non-limed treatment ($P = 0.004$; Table 2.17), whereas its burrow volume dug into *in situ* treatment was not significantly different from that dug into the non-limed treatment ($p = 0.5$). The same pattern was observed for the length of the skeleton ($P=0.01$). No significant effect of liming was denoted on the total burrow length and volume of skeleton dug by *A. caliginosa* ($P > 0.05$; Table 2.17). The percentage of burrow dug into the 0-5 cm layer was significantly higher in the *in vitro* limed treatment than in both other treatments for *A. caliginosa* ($P > 0.01$). A similar but not significant pattern was observed for *A. giardi* (Table 2.17).

By comparison, *A. giardi* dug a higher burrow volume in the *in vitro* limed treatment than *A. caliginosa* (Table 2.17; $P = 0.002$). However, *A. caliginosa* excavated a higher length of burrows (m. g⁻¹ of initial earthworm biomass; 2 to 3 times longer; $p<0.05$) and a higher number of burrows (2 to 5 times higher; $p<0.04$) than *A. giardi*.

IV.2.3.3.2 Mean cumulated volume of burrows as a function of depth

The representation of mean cumulated burrow volume in relation to depth showed different patterns (Figure 2.22). In the *in situ* limed and non-limed treatment, burrow volume increased linearly whatever the species considered. In the *in vitro* limed treatment, the relationships showed two different parts: a first one corresponding to a rapid and linear increase of burrow volume into the 0-5 cm layer and a second one also linear but showing a lower volume increase.

A significant difference was found between the slope value obtained for the first part in the *in vitro* limed soil and the slopes of the two other treatments for *A. giardi* ($P < 0.02$ between non-limed and *in vitro* limed, $P < 0.01$ between *in situ* and *in vitro* limed treatment; mean slope: 0.28, 0.17, 0.06 cm³ cm⁻¹ in non-limed, *in situ* and *in vitro* limed treatment, respectively). A smaller difference between *in vitro* limed soil and non-limed soil was found for *A. caliginosa* ($P = 0.043$; mean slope: 0.61; 0.33 and 0.17 cm³ cm⁻¹ in the non-limed, *in situ* and *in vitro* limed treatments, respectively).

In the deeper part of cores, no difference was denoted for both species (0.43; 0.30; 0.42 and 0.53; 0.66; 0.68 cm³ cm⁻¹ in the non-limed, *in situ* and *in vitro* limed treatments for *A. giardi*, *A. caliginosa*, respectively). By comparison, in the OH horizon, the slope was smaller for *A. giardi* than *A. caliginosa* in the *in vitro* limed treatment ($P = 0.005$). This denoted a higher activity for the anecic than endogeic earthworm in the OH horizon when lime was mixed under laboratory conditions.

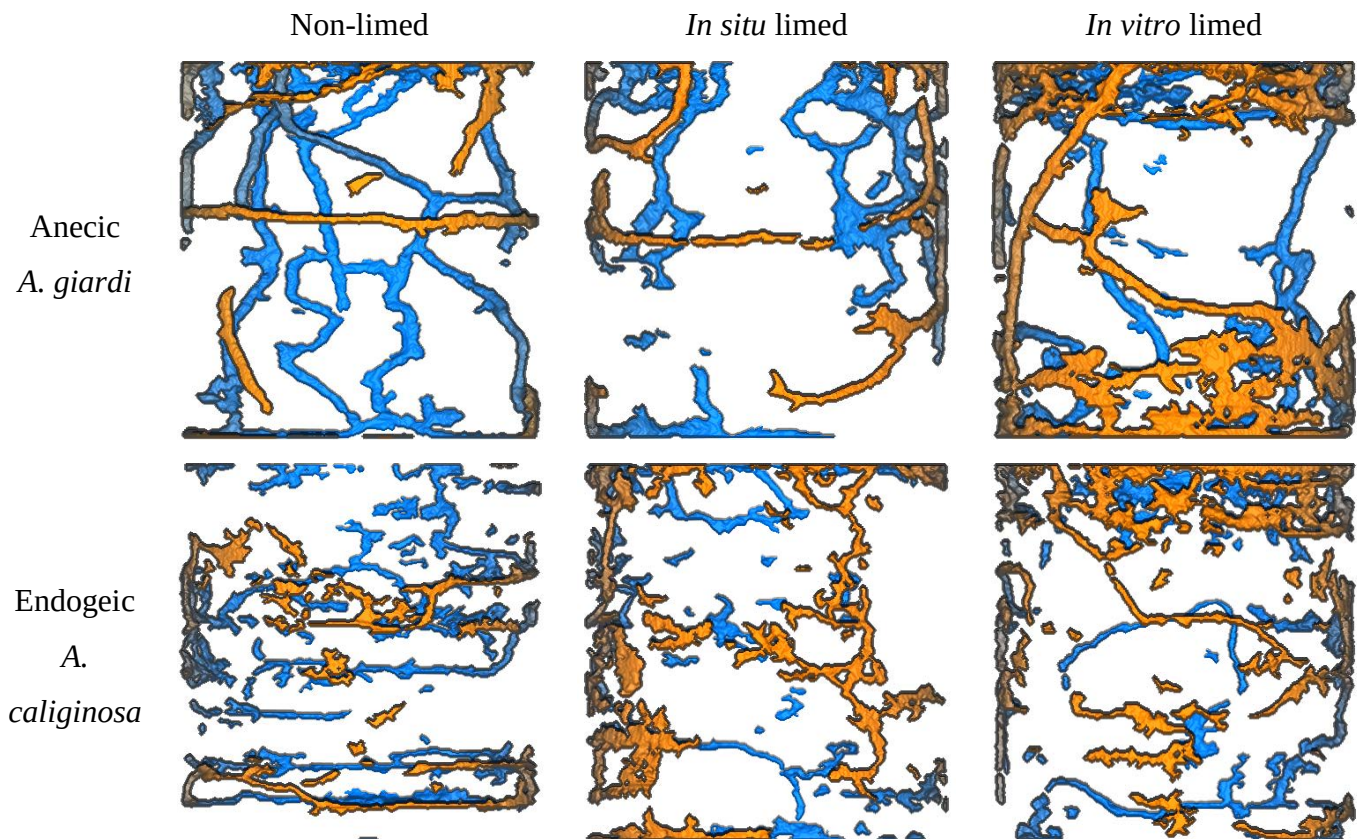


Figure 2.21: Examples of 3-D reconstructions of cores from each soil and earthworm treatment after X-ray computed tomography (colours range from soft to dark grey as a function of the distance from the point of observation)

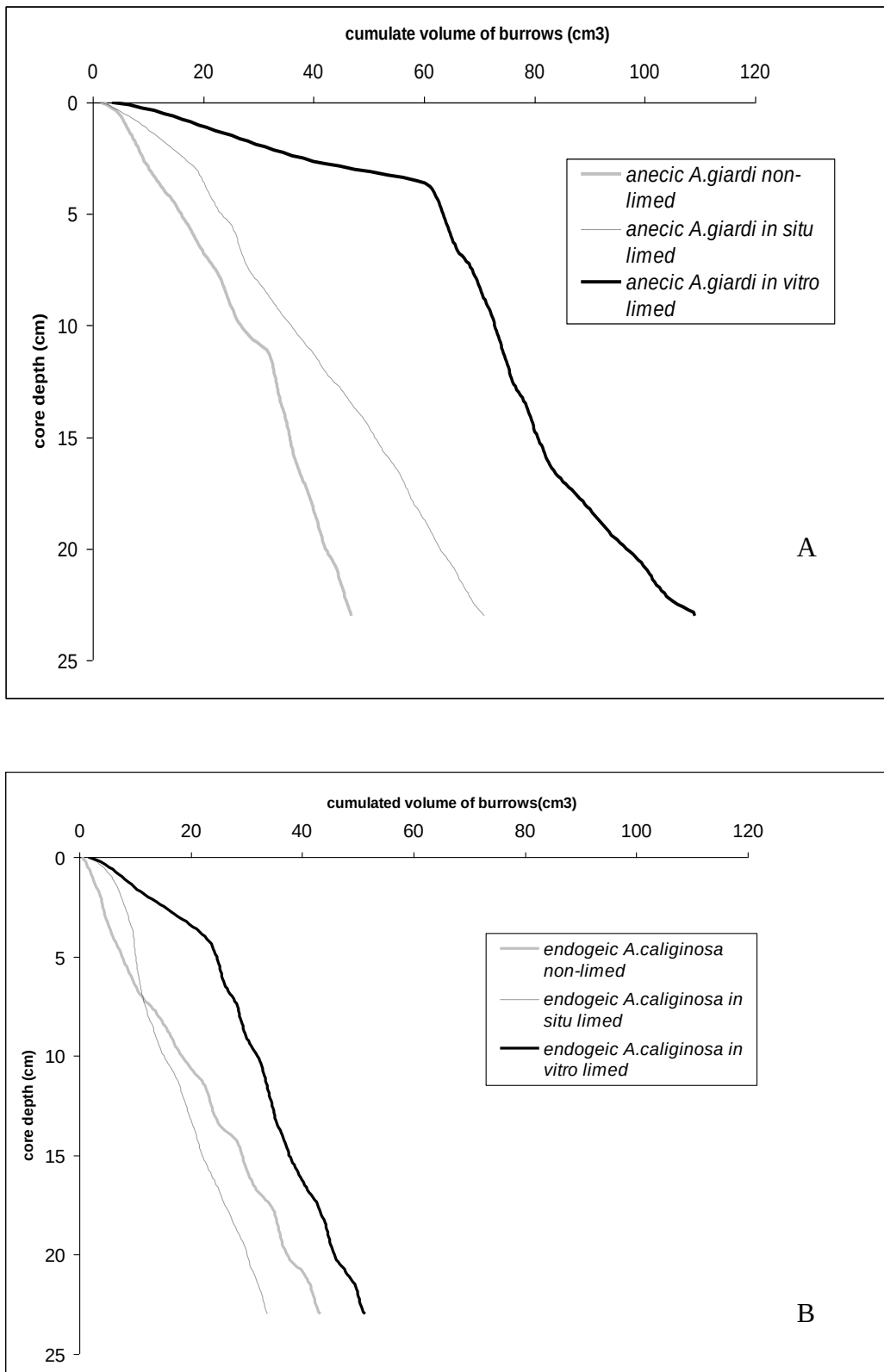


Figure 2.22: Mean cumulated volume of burrows in relation to soil depth for *Aporrectodea giardi* (A), *Aporrectodea caliginosa* (B) treatments.

IV.2.4 Discussion

As expected, the addition of lime performed at the laboratory to the acidified forest soil sampled in the Vosges Mountains caused a significant increase of soil pH from 4.2 to 5.5 in the upper 5 cm. During the 9 weeks of experiment, the lime mixed into the surface horizon affected the pH of the deeper part but the difference was only significant in the treatment with the endogeic earthworm *A. caliginosa*. Chan *et al.* (2004) showed that earthworm species (*A. longa*, *A. caliginosa* and *A. trapezoides*) were mainly effective in surface-applied lime incorporation into soil profiles after 18 months in acidic pasture soils of south-eastern Australia. This incorporation is effective by ingestion and deposition of casts below ground or by adherence on the earthworm body. The increase of pH in deeper horizon in the *in vitro* limed treatment can be also explained by leaching of lime particles by water addition in cores.

All earthworms belong to both species have survived in the acidic studied soil for 9 weeks, indicating no lethal condition of acidity for the both species during the duration of the experiment. However, all individuals lost weight indicating non-optimal conditions with less weight loss for *A. caliginosa*. Rätty (2004) described *A. caliginosa* as an eurytopic species inhabiting a variety of habitats and Satchell (1967) recorded specimen in soils of pH as low as 4.7 and sparse populations of *A. caliginosa* have been found at pH 3.6 (Bouché *et al.*, 1972). This acido-tolerant species was also sampled or introduced and survived in pH from 3.9 to 7.0 in various acidic soils (Robinson *et al.*, 1996; Chan *et al.*, 2004; Rätty and Huhta, 2003 and 2004; Lowe and Butt, 2005; Potthoff *et al.*, 2008). Rätty (2004) found a decrease of mature *A. caliginosa* biomass, whereas they survived and maintained their populations in an acidic soil (pH = 4.5) during a 60 weeks laboratory experiment. The loss of earthworm biomass can be also explained by the low food quality of beech leaves (protein, carbohydrates, lignin content) (Curry and Schmidt, 2007).

In our study, the burrowing activity of *A. caliginosa* in acidic forest soil showed a typical burrow system of endogeic species. *A. caliginosa* burrowed rather small, horizontal and long burrows as described in previous studies (Jégou *et al.*, 1998, 2001; Langmaack *et al.*, 1999; Bastardie *et al.*, 2002; Dittbrenner *et al.*, 2011). This species did not show any depth preference since burrows were found at every depth. In a repacked cultivated soil from Brittany under laboratory conditions (France) for 246 days, Jégou *et al.* (1998) showed that

the burrow system reached a total depth of 13 cm with a maximum activity in the top 7-8 cm. McKenzie and Dexter (1993) observed into *in situ* conditions that the most complex region of the burrow network performed by *A. caliginosa* was located between 2.5 and 5 cm. According to studies in repacked column of soil from loess or pasture, *A. caliginosa* was active in both the topsoil and subsoil (Joschko *et al.*, 1991; Francis and Fraser, 1998; Langmaack *et al.*, 1999). Similarly, in a clay soil from a spring cereal cultivation, *A. caliginosa* dug burrows in the field at depths between 8 and 40 cm (Pitkänen and Nuutinen, 1997). This showed that the burrowing behaviour of *A. caliginosa* is extremely dependent of soil characteristics. In our study, its burrowing activity into the 0-5 cm layer was greater due to the addition of lime and positively correlated with the soil pH: 46% of the total length of skeleton was burrowed into the *in vitro* limed layer whereas only 20% in other soils.

A. giardi is described as neutrophilic but tolerant species to acidity that can live in soil with low organic matter content (Bouché, 1972). In a laboratory study, Salmon and Ponge (1999) inoculated successfully this species in a forest eumoder, in an oligomull and in a calcic eumull in soil pH ranging from 4.0 to 7.4. In our study, *A. giardi* appeared sensitive to small change of pH and lime addition was likely to improve the habitat conditions since the species lost less biomass. Lime addition in laboratory conditions stimulated the burrowing activity of *A. giardi* by increase of production of surface casts and of volume of excavated soil. The burrow system produced by the anecic *A. giardi* was characterised by approximately 20 burrows, and thus differed from the single, permanent, nearly vertical channels as described for *Lumbricus terrestris*, an epi-anecic species often studied (Jégou *et al.*, 1998; Shipitalo and Le Bayon, 2004; Bastardie *et al.*, 2005). In a cultivated soil collected from the deep mineral horizon, the burrow system excavated by two individuals of *A. giardi* during 246 days often reached the bottom of the column and the maximal activity of worms was observed between 4 and 23 cm (Jégou *et al.*, 1998). In our study, *A. giardi* did not show any depth preference. However, its activity was higher and it excavated a longer length of burrows in the *in vitro* limed layer: 58 % of the total length of burrows was found into the *in vitro* limed layer whereas only 32 % in other field soil treatments.

When comparing the burrow system of the two species and whatever the soil pH, *A. caliginosa* dug at least two times longer burrows than *A. giardi* by biomass unit. This contrasts markedly with the observations of Jégou *et al.* (2001) who found in a cultivated plot

in a 246 days laboratory study, a total length burrowed by *A. caliginosa* four times smaller than in our study, while *A. giardi* dug approximately the same length than in our study and thus more than *A. caliginosa*. This may be due to difference of soil nature and bulk density (1.35 g cm^{-3} in cores vs 0.8 g cm^{-3} in the present study) or to the movement of worm searching for food or more favourable conditions (Jégou *et al.*, 1999).

Finally, for both species, the burrow system was not different between *in situ* limed and non-limed soil, even if a trend appeared that *A. giardi* loss less biomass and produced more cast amount in the *in situ* limed treatment. Thus, six year after liming in the field, the addition of lime did not allow improvement of the burrowing activities of both species earthworm studied in laboratory conditions.

IV.2.5 Conclusion

The use of X-ray computed tomography technique enabled us to better understand the impact of a restoration method used in declining forests on the burrowing activity of soil engineer. More marked effect of liming was observed on the increase of burrowing activity of anecic *A. giardi* than endogeic *A. caliginosa* and particularly under short term limed conditions (*in vitro* limed soil). Unfortunately, liming operation realised six years before the experiment in the field did not show positive effect on the burrowing earthworm activity. Owing to the importance of earthworm burrows in the ecosystem functioning, 3D reconstructions is a pertinent tool to assess and describe impacts over time due to important factors as liming on the earthworm burrowing system.

Acknowledgments

This project was carried out with financial support from the National Research Agency (ANR) and Zone Atelier Moselle (ZAM). We thank Charline Freyburger from the National Institute of Agronomic Research (INRA) of Nancy, for her help in tomography study and the technical staff of INRA of Avignon for their help in column construction.

V. Synthèse des résultats obtenus concernant les effets d'amendements sur les macroinvertébrés en forêt de moyenne montagne

La figure 2.23 présente une synthèse des résultats obtenus concernant les effets d'amendements sur la macrofaune des sols pour les bassins versants forestiers de Cornimont et Senones.

L'effet majeur de l'amendement mesuré sur la communauté de macroinvertébrés est la modification de sa composition et la diminution de l'abondance des organismes et en particulier de celle des prédateurs. L'approche par le calcul d'IndVal a permis également de déterminer des taxa indicateurs des sites qui répondent le plus à l'amendement. Ensuite la quantification de son effet sur l'activité des vers de terre a montré que l'amendement influençait les processus fonctionnels associés aux vers de terre tels que la production de turricules et la construction de galeries.

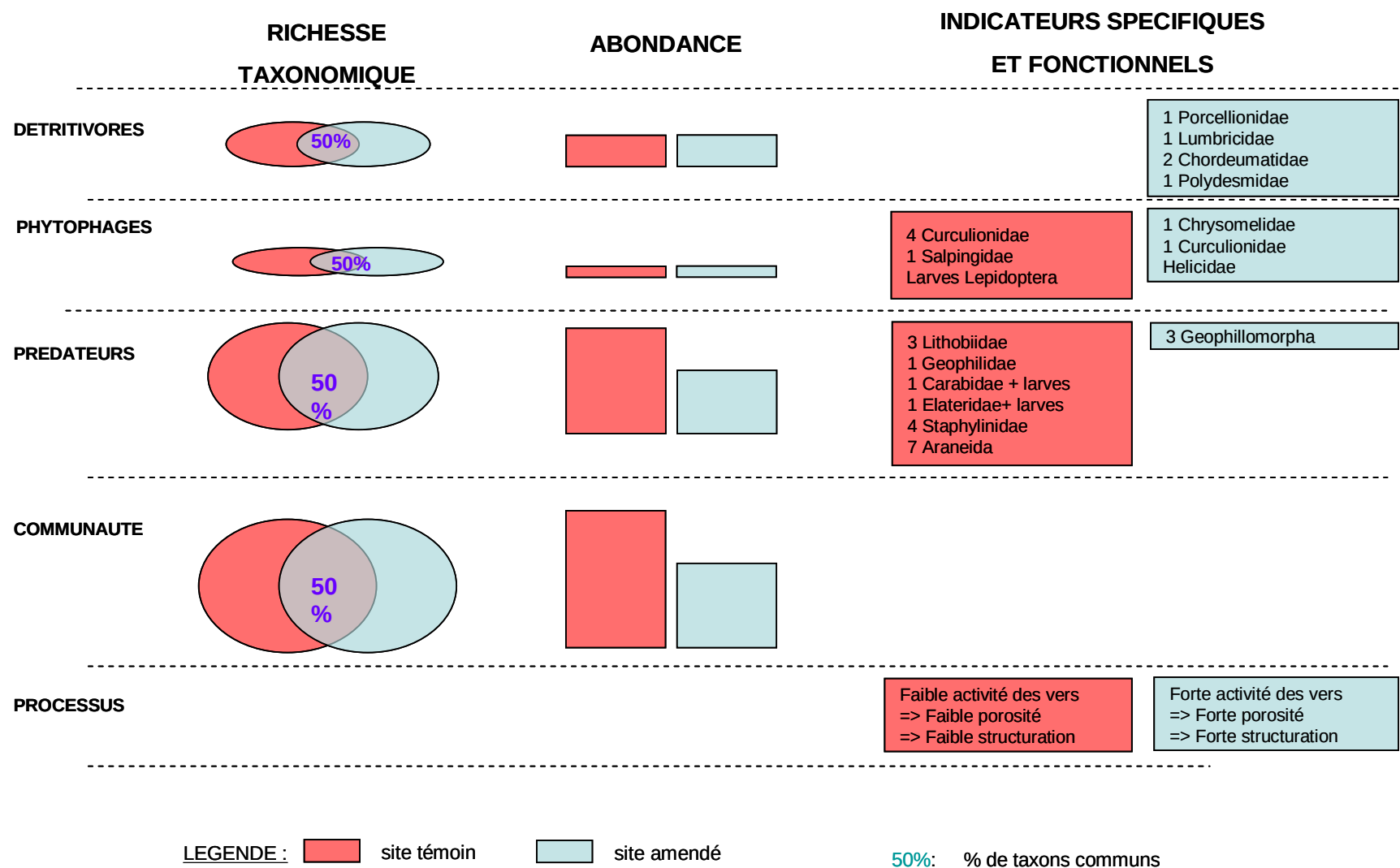


Figure 2.23 : Schéma récapitulatif des résultats obtenus concernant les effets des amendements sur la communauté de macroinvertébrés du sol en moyenne montagne

CHAPITRE 3 :

EFFETS D'AMENDEMENTS

SUR LES COMMUNAUTES DE

VERS DANS LES COLLINES

SOUS-VOSGIENNES : FORÊT

D'HUMONT

I- Introduction

Dans le chapitre précédent, les différentes approches utilisées ont permis de montrer que quatre ans après un amendement en forêt de moyenne montagne, les changements de propriétés chimiques des sols (*i.e.* augmentation du pH, de la concentration en bases) avaient induit des modifications dans la composition des communautés, en favorisant particulièrement les espèces détritivores. Par ailleurs, les approches *in vitro* ont clairement mis en évidence que l'augmentation du pH due à l'ajout d'amendement favorise l'activité de construction de galeries et de production de turricules par les vers de terre, et *in fine* la structure des sols.

Dans les collines sous-vosgiennes, afin de stopper le dépérissement forestier observé depuis 2005 et de rétablir la fertilité minérale des sols, la première opération d'amendement concernant une superficie importante a été réalisée en 2008 en forêt domaniale de Humont. En 2011, des campagnes d'épandage de plus grande ampleur et concernant des massifs proches du précédent ont été également réalisées (région de la Vôge, sud du Massif vosgien). Précisons qu'une autre parcelle de la forêt de Humont avait déjà été amendée en 1991 pendant les tests de fertilisation vosgiens des années 90. Ce site permet donc d'étudier la durabilité de cette opération de restauration des forêts en comparant les effets de l'amendement à long terme (20 ans) et à moyen terme (3 ans).

L'objectif de l'étude en forêt de Humont est d'évaluer les effets d'amendement calco-magnésien à long et moyen terme sur les sols et la communauté de vers de terre. Il s'agira notamment de considérer les effets de l'amendement sur les paramètres chimiques du sol, sur la communauté de vers de terre, et sur leur activité *in situ* (structuration du sol, dégradation des litières).

Nous testerons ainsi l'hypothèse selon laquelle l'amendement en augmentant le pH et la concentration de cations basiques des sols favorise la diversité, l'abondance et l'activité des vers, ce qui se traduit par une amélioration des processus fonctionnels (évolution des humus, structuration des sols) à moyen terme. Ces effets devraient s'estomper avec le temps, et devraient être moindre sur les parcelles amendées en 1991.

II- Long and medium-term effects of liming in acidified forest soils (Vosges Mountains, north-eastern, France) on density and biomass of earthworms and on their activity.

For submission to Soil Biology and Biochemistry

Auclerc, A. ^a, Nahmani, J ^a, Aran, D. ^a, Capowiez, Y. ^b, Wagner, P. ^a, Guérol F. ^a

^a Laboratoire des Interactions Ecotoxicologie Biodiversité Ecosystèmes (LIEBE), CNRS UMR 7146, Université de Lorraine – METZ, Campus Bridoux, Avenue du général Delestraint, 57070 Metz, France

^b INRA - unité « Plantes et Systèmes Horticoles », Domaine Saint Paul, 84914 Avignon Cedex 09, France

ABSTRACT

Catchment liming represents a mitigation strategy used to counteract acidification of terrestrial and aquatic ecosystems due to decades of acid atmospheric depositions. An experimental design was set up in a forest located in the Vosges Mountains (North-Eastern France). Two limed plots (one limed 3 years before the study and the other 20 years before) were compared to a control acidic plot. In this study, we evaluated the medium (3 years) and long-term (20 years) effects of liming on earthworm communities (density, biomass) and on their activity, in relation to physico-chemical changes induced by liming.

Liming induced a marked change of humus type from moder on the control plot to a mull-moder and a mull in the medium-term and long-term limed plots, respectively. A significantly higher pH (from 4.1 to 4.7) combined with an increase of base cations were recorded in the organic horizons of limed plots compared with the control one. Moreover, a decrease of acid cations, carbon and nitrogen contents were also observed in both limed soils. While in the control plot epigeic earthworms dominated the community both in density and biomass, the anecic species *Aporrectodea velox* highly dominated the limed plots with a higher density of juveniles in the medium term and of immatures in the long term limed plot. A higher amount of surface casts combined to a higher soil aggregation and macropore density were found in the limed plots.

By improving the quality of soil, humus and litter, liming constitutes an efficient and sustainable strategy to mitigate acidification and base cation depletion, even in a long-term

time scale. In the studied sites, this improvement appeared linked to the increase of *A. velox* density and the feed-back of its drastic burrowing and casting activities.

II.1. Introduction

Liming of forest ecosystems is a common practice in Europe to improve base cation supply and to reduce acidification (Huettl and Zoettl, 1993; Hüttl and Schneider, 1998; Formanek and Vranova, 2002; Lundström *et al.*, 2003; Schaaf and Hüttl, 2006; Löfgren *et al.*, 2009). Such a practice allows to achieve different goals such as avoiding forest decline, preserving water resources as well as restoring the biodiversity. Because this mitigation strategy is applied to large forest areas and in order to evaluate its sustainability, studies aiming to assess the impact of liming on the dynamic of biodiversity and related ecological processes are thus of critical importance. Due to the contribution of soil fauna in several ecosystem services, as nutrient cycling, carbon storage, maintenance of soil structure (Brussaard, 1998; Jones and Bradford, 2001; Lavelle *et al.*, 2006), the soil fauna represents a key biota to evaluate the actual impact of forest liming on terrestrial ecosystems.

Soil pH is a major factor limiting abundance and distribution of fauna, especially earthworms (Edwards and Bohlen, 1996). Endogeic and anecic species are generally considered as acid-sensitive species (Lavelle *et al.*, 1995). Studies addressing the impact of liming have mainly focused on the abundance and biomass of earthworms but without connecting the results with functional process linking the activity of these ecosystem engineers to changes in soil physico-chemical properties (Rafidison, 1982, Toutain *et al.*, 1987., Robinson *et al.*, 1992; Edwards and Bohlen, 1996; Deleporte and Tillier, 1999; Rätty and Huhta, 2003; Davidson *et al.*, 2004; Potthoff *et al.*, 2008). The resulting effects of the increase of earthworm abundance and biomass on soil functional processes after liming remain consequently largely unknown.

Despite the strong decrease of acid atmospheric depositions observed during the two last decades (van der Heijden *et al.*, 2011) in response to national and international legislation, anthropogenic acidification still represents a major threat to forest (Dambrine *et al.*, 1995, 1998) and surface waters (Guérol *et al.*, 2000; Angéli *et al.*, 2009) in the Vosges Mountains (North-eastern, France). Alarming forest declines due to deficiencies in soil base cations and exacerbated by recurring droughts are now increasing and large scale liming operations are now planned to sustain forest productivity. Moreover, in France as in many other countries,

the reduction of fossil fuel consumption in favour to alternative and renewable sources of energy, such as wood biomass are recommended. Increasing the harvest of wood biomass from forests located in acidic sensitive areas will unfortunately increase the deficiency of base cations in soils.

In this context, the present study was conducted in an acidified forest, in the Vosges Mountains, subjected to lime applications on two different locations in 1991 and 2008. By comparison with a control plot (never limed), we aimed at evaluating the medium (3 years) and long term (20 years) effects of liming on soil, earthworm community and activities.

II.2. Material and Methods

II.2.1 Site and plots description

The forest of Humont (500ha, 48°00'00''N, 6°29'28''E; Altitude: 570 m) is located in the Vosges Mountains (North-Eastern France). The soil is an acidic brown soil (Typic Dystrudept according to Soil Taxonomy, Soil Survey Staff, 1999) with A horizon from 0-8cm and Bw from 8-50cm. The soil develops from a Triassic sandstone ("intermediate" type) and contains 35% clay, 20% fine silt, 10% coarse silt, 23% fine sand, 12% coarse sand.

We studied one untreated plot considered as a control and two limed plots under naturally regenerated 60-year-old beech (*Fagus sylvatica*), all about 100 m apart:

- (i) the non-limed considered as control plot (11ha; 47°59'853''N, 006°29'539''E) : plot C.
- (ii) the first treated plot was limed in 1991 (20ha; 47°59'874''N, 006°29'613''E) with 2.4 t.ha⁻¹ of lime powder (65 % CaCO₃ and 33 % MgCO₃) (Rineau and Garbaye, 2009; Rineau *et al.*, 2010); plot L91.
- (iii) the second limed plot was treated in fall 2008 (320ha; 47°59'814''N, 006°29'654''E) with the same composition and quantity of lime than L91: plot L08.

II.2.2 Sampling methods

The characterization and sampling of humus, soil and earthworms were performed in May 2011, *i.e.* 3 years (medium-term: plot L08) and 20 years (long-term: plot L91) after liming. On each plot, a grid of 20 m by 20 m composed by 25 square cells of 4 m x 4 m was designed.

Ten on the 25 cells were randomly chosen for the sampling protocol. In each cell (N=10), the following measurements were realized (summarized in Figure 3.1):

- a pit of 50 cm x 50 cm x 30 cm (Figure 3.1, cube A) was dug and 100g of each of the three layers (*i.e.* organic surface horizon, 0-8 cm (horizon A), and 8-20 cm (horizon Bw)) were sampled for soil chemical analyses. The organic surface horizon corresponded to Oa horizon on plot C, to an Abiom horizon on plot L91 (*i.e.* a bio-macrostructured A horizon with high quantity of earthworm casts at the soil surface) and to a mix of Oa and Abiom (named Oa-Abiom) on plot L08.

- on a 1 m² square of (Figure 3.1, square B), the pure beech litter (Oi horizon) was sampled and earthworms were hand sorted. After drying at 60° C for 48 h, 200 g of beech litter were used for chemical analyses.

After removing the litter, (Figure 3.1, square B 1 m x 1 m), two applications of 10 L of a formalin solution (0.25 % by volume) were applied during 10 minutes to collect the earthworms. Then, a soil block of 25 cm x 25 cm in the centre of the square of 1m x 1m was excavated and hand-sorted to sample the remaining earthworms. They were conserved into a container with 1 L of formalin (4 % by volume). In laboratory, all earthworms were quickly dried on absorbent paper before being weighted (fresh weight). Earthworm were identified until species, counted and classed into different life stages: juvenile, immature (no sexual character), sub-adult (beginning of sexual character development) or adult (well developed sexual character);

- on a square of 50 cm x 50 cm (Figure 3.1, square C), the surface earthworm casts were collected , dried for 48 h at 60° C and weighted (dry weight);

- on a square of 25 cm x 25 cm (Figure 3.1, cube D), after beech litter removal, a soil block of about 2 L was sampled and placed into a plastic box of 19 cm x 16.5 cm x 10 cm (8 cm of depth) to evaluate the distribution of soil aggregates.

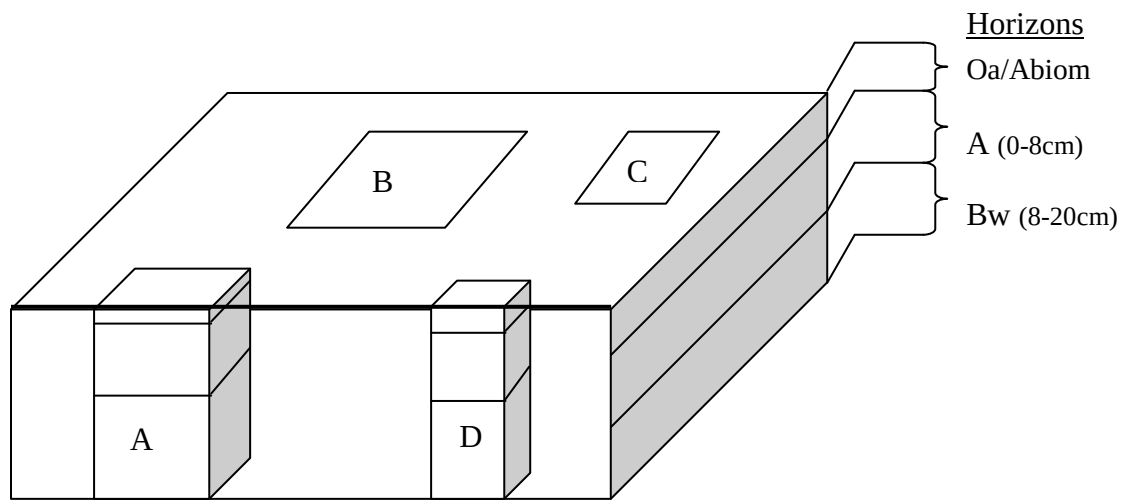


Figure 3.1: Schematic representation of the field experimental design in one cell of the virtual grid designed in each of the three studied forest plots (n=10 cells per forest plot)

A: 50 cm x 50 cm: sampling of 100g of each of three horizons for chemical analyses

B: 1 m x 1 m : earthworm extraction by formaldehyde

C: 50 cm x 50 cm: sampling of earthworm surface casts

D: 25 cm x 25 cm: sampling of earthworm surface casts and of a soil block for aggregates distribution study (MWD).

II.2.3 Chemical analyses

Samples of 200 g of pure beech litter were dried at 60°C for 48 h and grinded at 250 μm before chemical analyses. Litter samples were analyzed for organic carbon C, total nitrogen N, phosphorus P and total Ca, Mg, Al concentrations. C and N were measured by combustion at 1000°C (NF ISO 10694; NF ISO 13878; CHN Analyser Carlo Erba NA 2100). Phosphorus was determined by digestion using sodium hydroxyde NaOH and sodium persulfate $\text{Na}_2\text{S}_2\text{O}_8$ adapted from AFNOR (1990) (Ormaza-Gonzales and Statham, 1996). Ca, Mg and Al total concentrations were quantified by plasma emission photonic mode (ICP-AES) after mineralisation using chlorhydric acid and fluorhydric acid (NF X 31-147).

Soil samples from the three horizons of each plot were air-dried and sieved at 2 mm before chemical analyses. The pH, Cation Exchange Capacity (CEC); exchangeable cations Ca^{2+} , Mg^{2+} , Na^+ , K^+ , Al^{3+} , Fe^{3+} , Mn^{2+} , H^+ , organic carbon C, nitrogen N and available P concentrations were analysed. pH measurements were performed in distilled water (1:5 soil:water), CEC was evaluated by the Cobaltihexamine Chloride Method (NF X 31-130) by

absorbance at 472 nm. Exchangeable Ca and Mg were quantified by flame atomic absorption spectroscopy (FAAS), Na and K by flame atomic emission spectroscopy, Al, Fe and Mn by furnace AAS and exchangeable H by pH measurement. The C and N were carried out by the same method than for litter, while P concentration was measured according Duchaufour method (Duchaufour and Bonneau, 1959).

II.2.4 Physical analyses

II.2.4.1 Aggregates study

Sampled soil blocks (Cube D; Fig. 1) were air dried and broken along their natural fissures during 7 days. Then, the soil was manually sieved in a column of 8 sieves to obtain the following aggregate classes: <50 µm, 50-200 µm, 200-315 µm, 315-500 µm, 500 µm-1 mm, 1-2 mm, 2-5 mm, 5-10 mm, >10mm. Soil for each aggregate class was weighted and the mean weight diameter (MWD) was calculated after subtracting the weight of the biggest stone and sand particles (Le Bissonnais, 1996).

II.2.4.2 X-ray tomography

To evaluate the indirect consequences of the liming on the earthworm burrow systems, *in situ* soil cores (16 cm diameter, 25 cm length) were sampled, according to the protocol described in Bastardie *et al.* (2005) on 6 cells of both extreme conditions (*i.e.* plot L91 and plot C). Cores were analyzed using a medical X-ray scanner (General Electrics; bright speed exel) at the INRA Nancy site to obtain a set of images, 1.25 mm thick every 1.25 mm. The settings at which the X-ray beam was operated were 50 mA and 120 kV. The burrow system in each core was reconstructed by macropore selection on the whole set of images (Capowiez *et al.*, 2003). The total volume of macroporosity and the number of burrows were computed following the methods of Pierret *et al.* (2002). The median area of the macropores in each image of a whole core was computed and translated into an equivalent circular diameter. Continuity of the burrow system was estimated by counting the number of macropores whose vertical extension was greater than 3 cm.

II.2.5 Statistical analyses

After testing the normality of data (Shapiro test, $P > 0.05$) and homogeneity of variance (Bartlett test, $P > 0.05$), one-way ANOVAs followed by post-hoc TukeyHSD tests were performed to evaluate the plot effect on each chemical parameter for litter and each soil horizon, separately. A principal component analysis (PCA) was used to compare soils of three horizons of each plot according to 7 chemical properties (pH, Ca, Mg, Al, CEC, C and N). Computations and graphical displays were made with R software (R Development Core Team, 2008) and the ade4 package (Chessel *et al.*, 2004).

For earthworm density (total, for each species and life stage), a generalized linear model was fitted with a quasi-Poisson approximation before performing a one-way ANOVA and post-hoc TukeyHSD tests to evaluate the plot effect. One-way ANOVAs and post-hoc TukeyHSD tests were also used to test the plot effect on earthworm biomass and on the physical attributes, MWD and surface cast quantity. Mann-Whitney U-tests were performed to compare the burrowing system parameters measured in cores from plot L91 with those in plot C.

II.3. Results

II.3.1 Litter and soil chemical parameters

According to the morpho-functional classification of humus forms (Zanella *et al.*, 2011), the humus type in plot C was a dysmoder showing notably an OH horizon (Oa in Soil Taxonomy) of 1 cm thick and a bio microstructured A horizon. The humus of L91 plot was a mesomull with an OL horizon (Oi in Soil Taxonomy) composed by leaves visually fragmented by earthworms above an A horizon containing earthworm casts (bio macrostructured Abiom horizon of 3-5cm). In the plot L08, the humus type was intermediate between mesomull and amphi (displaying Oa horizon above a bio macrostructured Abiom horizon) with presence of several earthworm surface casts.

Litter from plot L91 had a significant higher Ca, and Al concentrations than litter collected in plot L08 and plot C (Anova, $p < 0.001$), whereas the Mg was similar in L08 and L91 ($p = 0.92$) but higher than in plot C ($p < 0.001$; Table 3.1). Similarly, the litter of plot L08 was composed with a significant higher concentration of Ca and Mg than plot C ($p < 0.001$). The

C and N concentrations were significantly lower in L08 and L91 compared to plot C ($p < 0.0001$) with no difference among them ($p = 0.73$ for C and 0.14 for N), while the C:N ratio was significantly higher in limed plots than in plot C ($p < 0.001$). The P and C:P ratio of litter were similar in all plots ($p = 0.86$; Table 3.1).

Table 3.1 Main chemical parameters for pure beech litter from the three studied plots (mean (SD); N=10). Different letters indicate significant difference (ANOVA, Tukey HSD; $F_{27.2}$ and P-value with significance codes: * $P < 0.05$, ** $P < 0.01$, *** $P < 0.001$)

	Plot C	Plot L08	Plot L91	Plot effect
C (g kg ⁻¹)	476.0 (5.8) a	446.3 (21.3) b	440.4 (20.5) b	12.0 ***
N (g kg ⁻¹)	12.5 (1.3) a	9.4 (1.1) b	8.5 (0.6) b	40.1 ***
P (g kg ⁻¹)	0.5 (0.1)	0.4 (0.1)	0.4 (0.1)	1.3 (0.3)
C:N	38.4 (3.8) a	47.9 (4.0) b	52.4 (5.9) b	23.6 ***
C:P	1082.3 (373.4)	1039.4 (141.9)	1099.6 (188.9)	0.2 (0.9)
Ca (g kg ⁻¹)	3.0 (0.4) a	4.21 (0.8) b	8.2 (0.9) c	127.2 ***
Mg (g kg ⁻¹)	0.6 (0.1) a	0.9 (0.2) b	0.9 (0.1) b	17.3 ***
Al (g kg ⁻¹)	0.9 (0.6) a	2.2 (1.2) b	3.8 (1.2) c	19.3 ***

The soil of each horizon was compared between the three plots for 15 chemical variables (Table 3.2). For the surface horizon, difference between the three plots was highly marked by a significant higher pH from 4.10 (plot C) to 4.71 (plots L08 and L91), higher exchangeable Ca, Mg, Mn, and smaller H, Al, Fe concentrations in plots L08 and L91 than in plot C. The C and N concentrations were significantly different between soil surface horizons of the three plots and decreased from plot C to plot L08 and L91.

For the deeper horizons, pH remained still higher in the limed plots than plot C in the A horizon, whereas pH of Bw horizon was slightly smaller in the limed plots (4.51 to 4.55) than plot C (4.59). No difference of C, N, P and Ca concentrations were found between plots, whereas higher CEC and exchangeable Mg H, Al concentrations were measured in the limed plots than plot C.

Table 3.2: Main chemical parameters for the three soil horizons from the three studied plots (mean (SD); N=10). Different letters indicate significant difference (ANOVA, Tukey HSD; $F_{27,2}$ and P-value with significance codes: *P<0.05, ** P<0.01, *** P < 0.001)

Soil horizon	Plot C			Plot L08			Plot L91			Plot effect		
	Oi	A	Bw	Oi-Abiom	A	Bw	Abiom	A	Bw	first horizon	second horizon	third horizon
pH _{H2O}	4.10	4.38	4.59	4.71	4.50	4.51	4.71	4.52	4.55	29.73	11.94	7.79
	(0.09) a	(0.07) a	(0.05) a	(0.33) b	(0.08) b	(0.04) b	(0.1) b	(0.06) b	(0.05) ab	***	***	***
C (g kg ⁻¹)	110.3	29.9	19.8	92.5	26.1	19.8	50.7	30.0	18.2	12.03	0.25	0.49
	(41.1) a	(5.8) a	(5.6) a	(15.4) a	(5.6) a	(3.0) a	(20.1) b	(23.4) a	(3.8) a	***	(0.78)	(0.62)
N (g kg ⁻¹)	9.2	1.8	1.1	4.7	1.3	1.1	2.3	1.4	1.0	33.28	1.49	0.89
	(3.1) a	(0.7) a	(0.3) a	(0.9) b	(0.3) a	(0.2) a	(0.8) c	(0.9) a	(0.3) a	***	(0.24)	(0.42)
P (g kg ⁻¹)	0.23	0.16	0.18	0.25	0.16	0.14	0.20	0.15	0.14	4.18	0.25	5.38
	(0.04) ab	(0.01) a	(0.05) a	(0.04) a	(0.01) a	(0.01) b	(0.02) b	(0.01) a	(0.01) ab	*	(0.78)	(0.011)
C:N	12.94	17.43	17.57	19.6	20.38	18.58	20.77	21.35	19.47	11.45	3.92	0.66
	(4.79) a	(2.75) a	(1.52) a	(0.86) b	(1.54) ab	(1.29) a	(4.80) b	(4.69) b	(6.10) a	***	*	(0.53)
C:P	505.42	184.04	117.51	395.35	167.68	145.49	257.57	201.72	124.84	3.61	0.25	2.41
	(319.40) a	(32.25) a	(40.54) a	(125.28) ab	(46.7) a	(22.93) a	(103.06) b	(177.46) a	(21.28) a	*	(0.78)	(0.11)
Ca	0.61	0.21	0.064	3.61	0.16	0.09	2.29	0.17	0.15	12.35	0.12	3.71
(cmol ⁺ kg ⁻¹)	(0.38) a	(0.44) a	(0.056) a	(2.05) b	(0.05) a	(0.07) ab	(1.07) b	(0.06) a	(0.09) b	***	(0.88)	*
Mg	0.57	0.09	0.04	2.11	0.15	0.07	0.64	0.11	0.09	17.45	9.60	15.52 ***
(cmol ⁺ kg ⁻¹)	(0.25) a	(0.02) a	(0.01) a	(1.08) b	(0.04) b	(0.01) b	(0.27) a	(0.03) a	(0.02) b	***	***	
Na	0.03	0.01	0.01	0.03	0.01	0.01	0.02	0.014	0.01	3.24	0.34	0.28
(cmol ⁺ kg ⁻¹)	(0.01) a	(0.006) a	(0.004) a	(0.01) a	(0.002) a	(0.002) a	(0.006) a	(0.003) a	(0.002) a	(0.055)	(0.72)	(0.76)
K	0.67	0.14	0.08	0.72	0.20	0.13	0.35	0.13	0.11	24.22	12.94	41.32 ***
(cmol ⁺ kg ⁻¹)	(0.18) a	(0.3) a	(0.02) a	(0.12) a	(0.04) b	(0.01) b	(0.07) b	(0.03) a	(0.01) b	***	***	
H	1.49	0.2	0.01	0.73	0.3	0.25	0.51	0.29	0.27	16.01	7.28	57.06 ***
(cmol ⁺ kg ⁻¹)	(0.61) a	(0.06) a	(0.04) a	(0.32) b	(0.06) b	(0.04) b	(0.11) b	(0.06) a	(0.04) b	***	**	
Al	8.47	5.36	3.45	5.00	5.94	4.92	5.32	5.71	4.87	19.58	3.73	21.63 ***
(cmol ⁺ kg ⁻¹)	(0.78) a	(0.53) a	(0.67) a	(2.08) b	(0.57) b	(0.59) b	(0.85) b	(0.31) ab	(0.41) b	***	*	
Fe	0.37	0.09	0.03	0.07	0.03	0.02	0.011	0.02	0.02	113.84	31.22	9.18
(cmol ⁺ kg ⁻¹)	(0.07) a	(0.04) a	(0.01) a	(0.067) b	(0.02) b	(0.007) b	(0.003) b	(0.004) b	(0.005) b	***	***	***
Mn	0.08	0.02	0.01	0.51	0.06	0.05	0.40	0.05	0.05	28.87	58.96	72.35 ***
(cmol ⁺ kg ⁻¹)	(0.06) a	(0.01) a	(0.002) a	(0.13) b	(0.01) b	(0.01) b	(0.17) b	(0.01) b	(0.01) b	***	***	
CEC	11.28	5.24	3.4	11.90	5.91	5.13	9.01	6.00	5.07	8.33	8.17	37.41 ***
(cmol ⁺ kg ⁻¹)	(1.99) a	(0.45) a	(0.66) a	(1.52) a	(0.57) b	(0.46) b	(1.43) b	(0.32) b	(0.36) b	***	***	

Data from 7 chemical variables (from all soil horizons) were used to differentiate samples by means of a PCA (Figure 3.2). The two first axes of the PCA explained 92.5% of total inertia (55.1% and 37.4%, on axis 1 and 2, respectively). Axis 1 was defined by CEC, C and N concentration of soil horizon, whereas the Axis 2 was defined by soil pH and in a lower extent by exchangeable Ca and Mg concentration. The projection of samples on the first PCA axe clearly differentiated the surface organic soil horizon from the A and Bw horizons. The second axis opposed samples from the control to those from the limed plots.

II.3.2 Earthworm diversity, density and biomass

A total of 645 earthworms were collected belonging to two ecological groups and three species, an anecic species (*Aporrectodea velox*) and two epigeic species (*Dendrodrilus rubidus* and *Lumbricus rubellus*) were identified. Mean total earthworm density was similar in L08 and L91 plots ($p=0.12$; Figure 3.3). The earthworm density occurred on plot C was smaller than on plot L08 ($p=0.002$) but not significantly different compared with plot L91 ($p=0.20$). Mean earthworm biomasses sampled in plot L08 and L91 were not significantly different among them ($p=0.16$) even if a higher mean value was observed in plot L91 (Figure 3.4). On the contrary, earthworm biomasses from both limed plots were significantly higher than the control ($p<0.001$).

In plot C, epigeic earthworms were dominant in term of density, represented by *L. rubellus*, especially immature and a few occurrences of *D. rubidus* (Figure 3.3). In L08 and L91 plots, *A. velox* dominated the earthworm community with a significant higher abundance of juveniles in the L08 plot, while the immatures dominated the community in the L91 plot.

Epigeic worms, especially immature of *L. rubellus*, represented the highest earthworm biomass in the C plot (Figure 3.4). In the plots L08 and L91, the biomass was dominated by anecic *A. velox* earthworm.

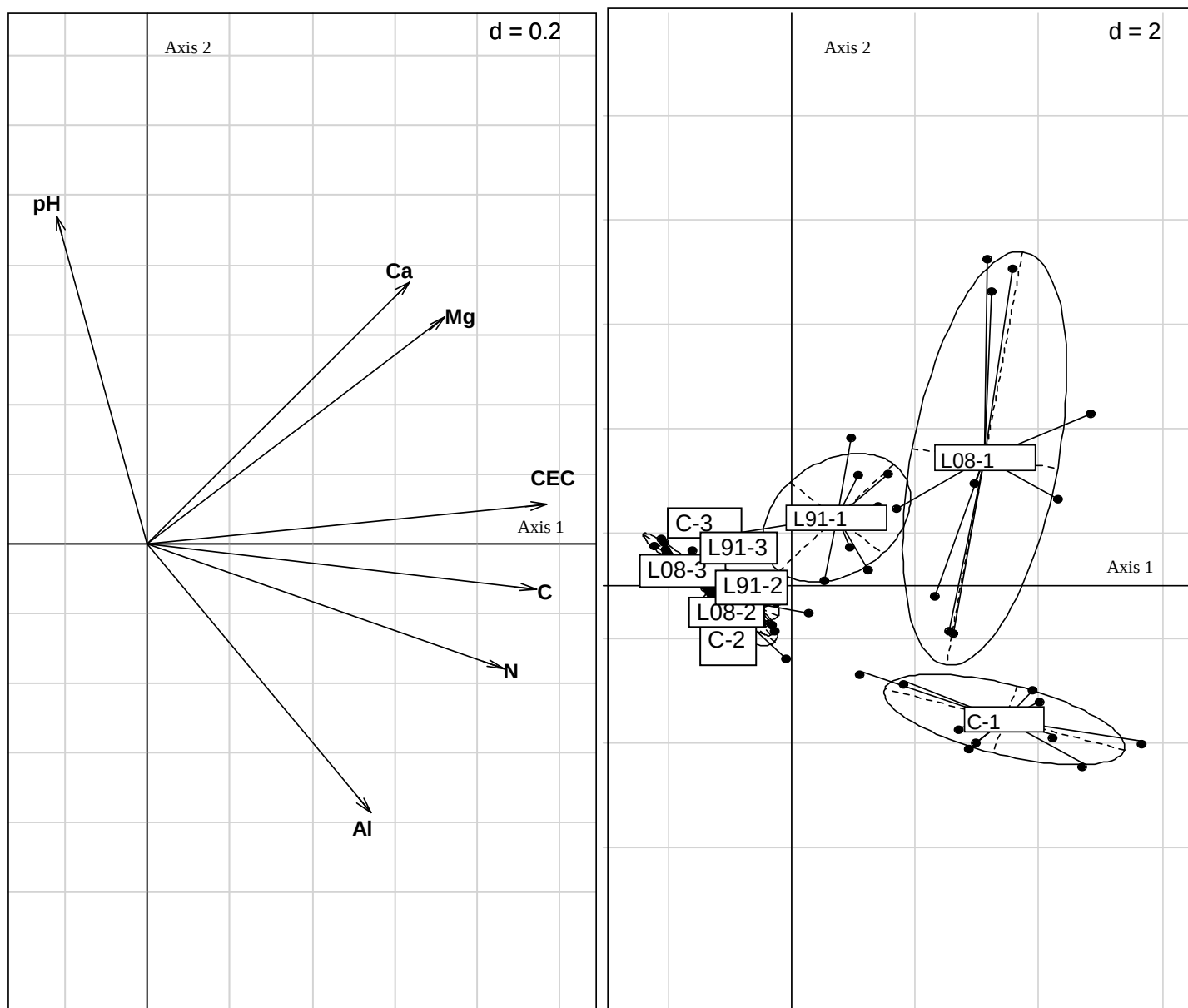


Figure 3.2: Results of principal component analysis (PCA) performed on 7 chemical properties of all samples for the three soil horizon of each plot.

C-1: Oa horizon of plot C; C-2 : A horizon of plot C; C-3 : Bw horizon of plot C.

L08-1: Oa/Abiom horizon of plot L08 ; L08-2 : A horizon of plot L08; L08-3 : Bw horizon of plot L08.

L91-1: Abiom horizon of plot L91; L91-2: A horizon of plot L91; L91-3: Bw horizon of plot L91.

Arrows indicate vectors and abbreviations of soil chemical parameters are: Ca, Mg and Al: exchangeable concentration of calcium, magnesium and aluminium, respectively; CEC: Cation Exchange Capacity; C and N, organic carbon and nitrogen amount; pH: $\text{pH}_{\text{H}_2\text{O}}$.

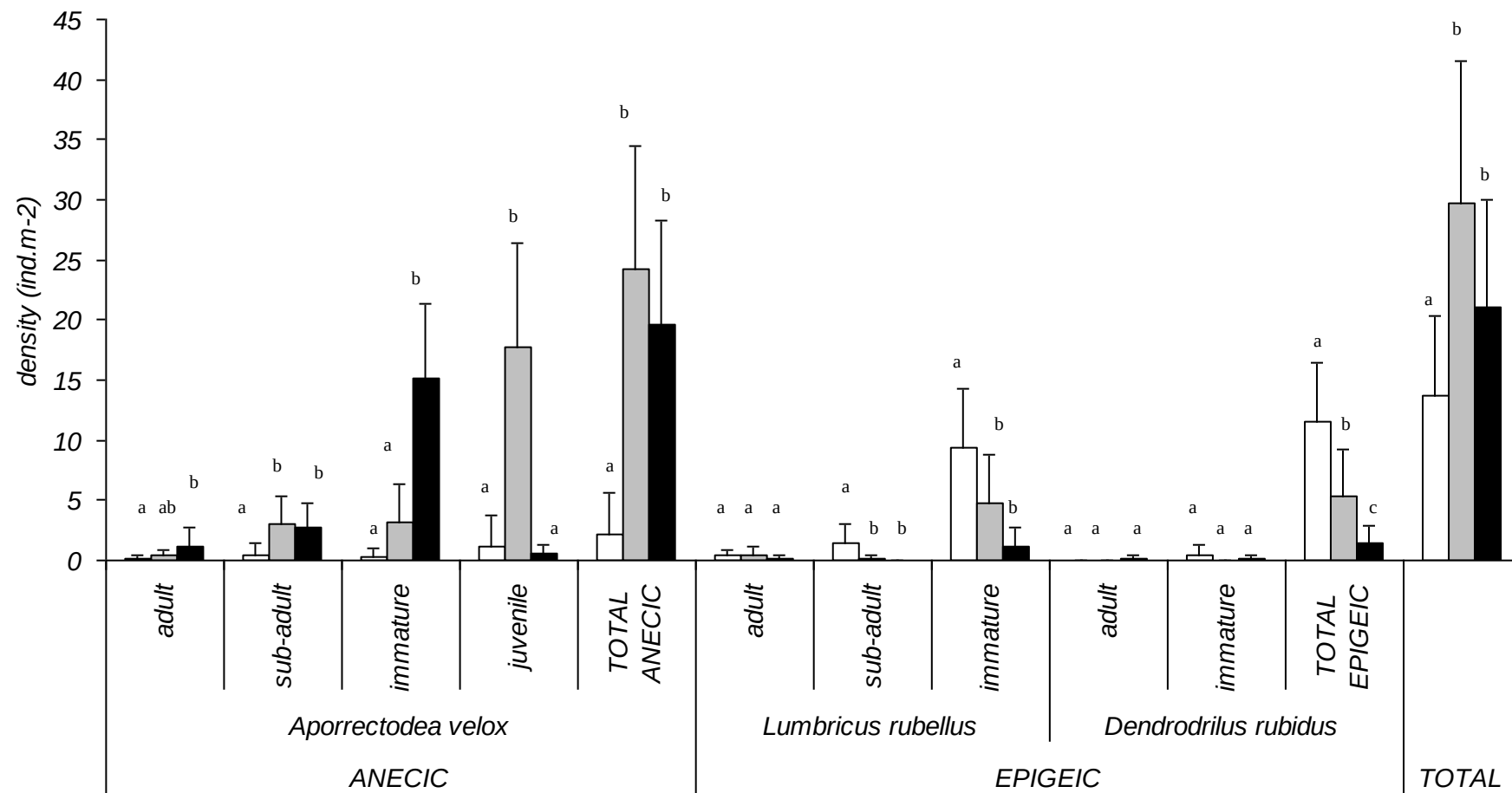


Figure 3.3: Histogram of earthworm density (mean + SD; ind.m⁻²) in each plot. White bar for density in plot C, grey bar for values of plot L08 and black ones for plot L91. Different letters indicate significant difference (ANOVA, TukeyHSD, N=10, P<0.05) for each earthworm class, separately.

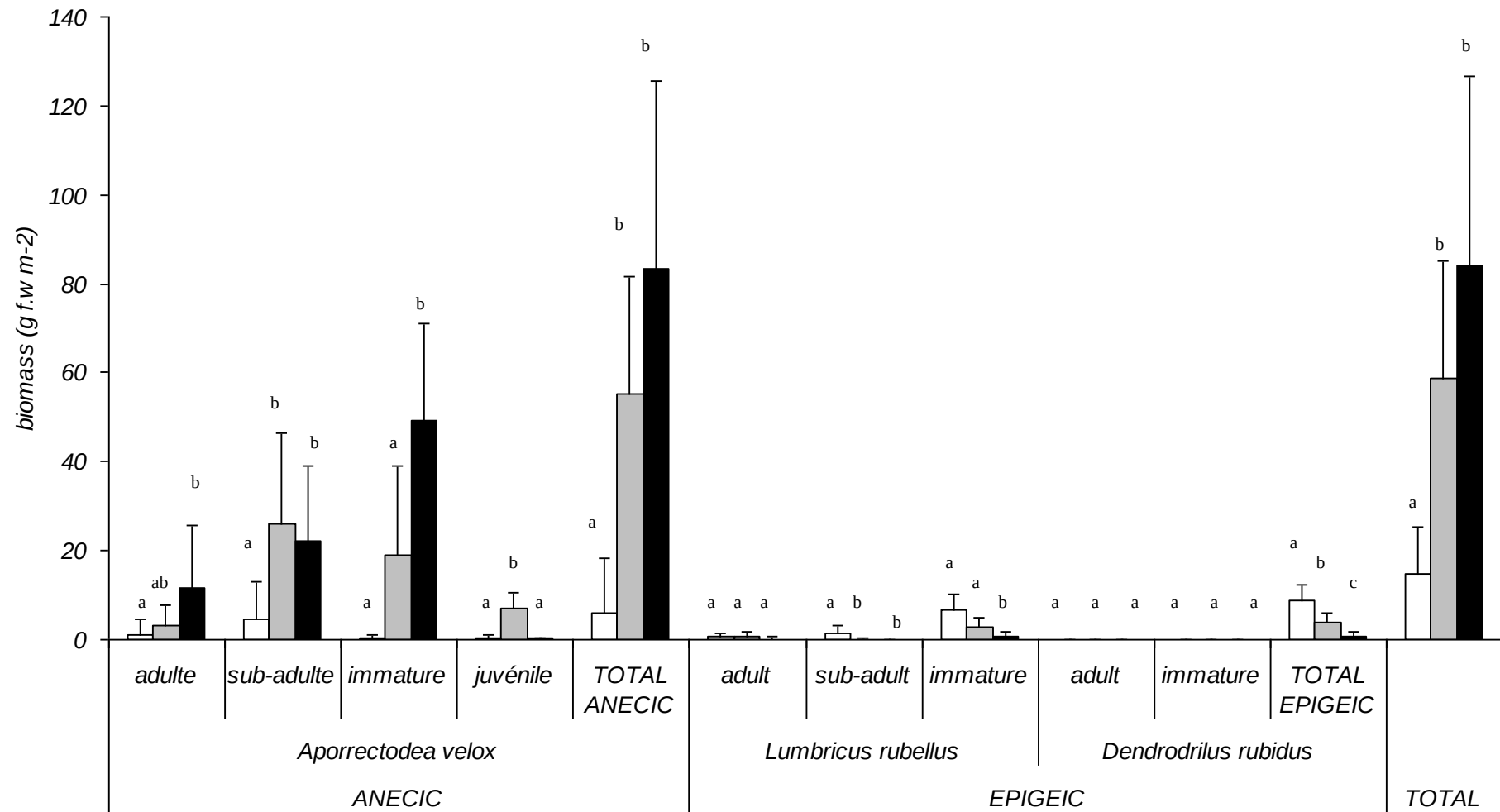


Figure 3.4: Histogram of earthworm biomass (mean + SD ; g f.w m⁻²) in each plot. White bars for density in plot C, grey bar for values of plot L08 and black ones for plot L91. Different letters indicate significant difference (ANOVA, Tukey HSD, N=10, P<0.05) for each earthworm class, separately.

II.3.3 Physical parameters

At the surface of the plot L91, the surface activity of the earthworm *A. velox* was easy to observe because of very large pipe-like casts produced by this species. The weight of surface earthworm casts was significantly higher for L08 and L91 plots compared with the plot C (Anova, $P < 0.001$; Table 3.3). No significant difference was found between both limed plots even if the mean value was higher on plot L91 compared with plot L08.

Regarding the aggregates distribution in the three plots, a significantly higher MWD value was measured for plot L08 than for the two other plots ($p = 0.005$; Table 3.3). 69 % of aggregates had a diameter higher than 2 mm in the plot C, 81 % in the plot L08 and 77 % in plot L91 (Figure 3.5). Moreover in plot L91, a higher weight of aggregates was measured in the size class 5-10 mm than in the other soils.

Table 3.3: Physical attributes: mean ($\pm$ SD) of surface cast quantity and MWD (Mean Weight Diameter). Different letters indicate significant difference (ANOVA. Tukey HSD. $N = 10$); F and P-value with significance codes: ** $P < 0.01$; *** $P < 0.001$)

	Plot C	Plot L08	Plot L91	Plot effect
Surface cast quantity (g m^{-2})	122.7 (111.8) a	825.1 (426.1) b	1176.1 (455.2) b	21.5 ***
MWD (mm)	8.31 (1.67) a	10.25 (1.08) b	8.12 (1.52) a	6.65 **

The 3D representation of the burrow systems indicated a higher earthworm burrowing activity in plot L91 than plot C all along the core (Figure 3.6). A significantly higher volume of burrow system was found in L91 ($31.83 \pm 13.39 \text{ cm}^3$) than in plot C ($6.04 \pm 4.02 \text{ cm}^3$; Table 3.4). Similarly, a significant higher continuity and burrow number were found in L91 plot than in plot C. The diameter of burrows was not significantly different between plots (mean diameter near 6mm; $p = 0.49$).

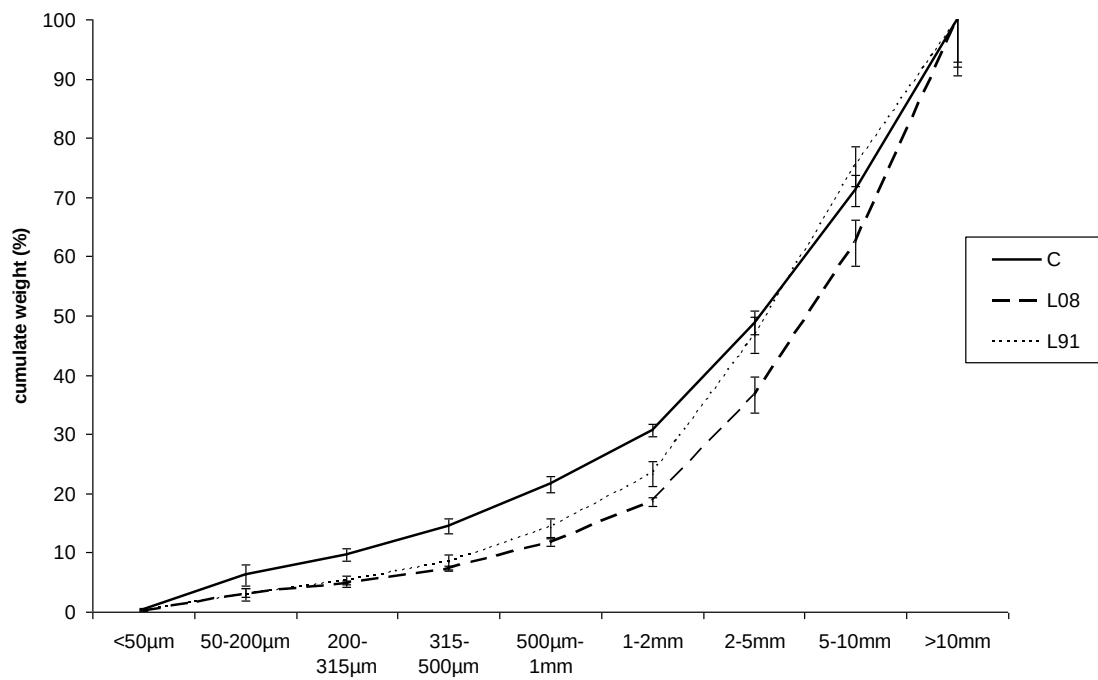
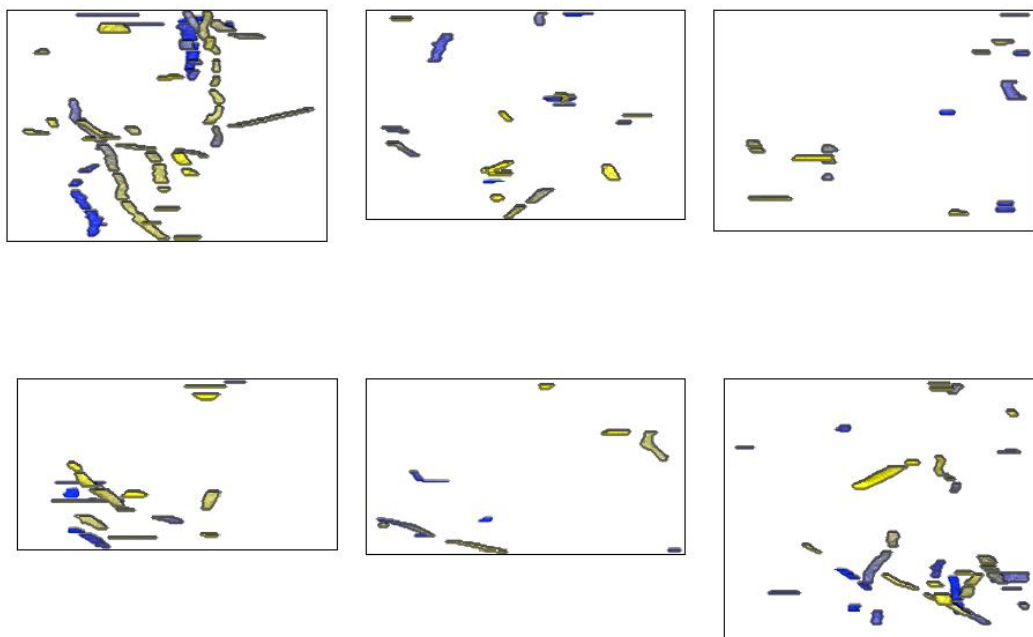


Figure 3.5: Aggregates distribution of soil aggregates from three plots in nine size class.

Table 3.4: Mean characteristics of burrow systems in plot C and limed plot L91 (p-value; Mann-Whitney U-test; n=6)

	plot C	plot L91	P-value
Volume (cm ³)	6.04 (4.02)	31.83 (13.39)	0.002
Continuity	0.50 (0.84)	8.67 (4.32)	0.004
Number of macropores	13.33 (9.85)	38.17 (16.33)	0.02
Diameter (mm)	5.65 (0.63)	6.16 (0.76)	ns.

a)



b)

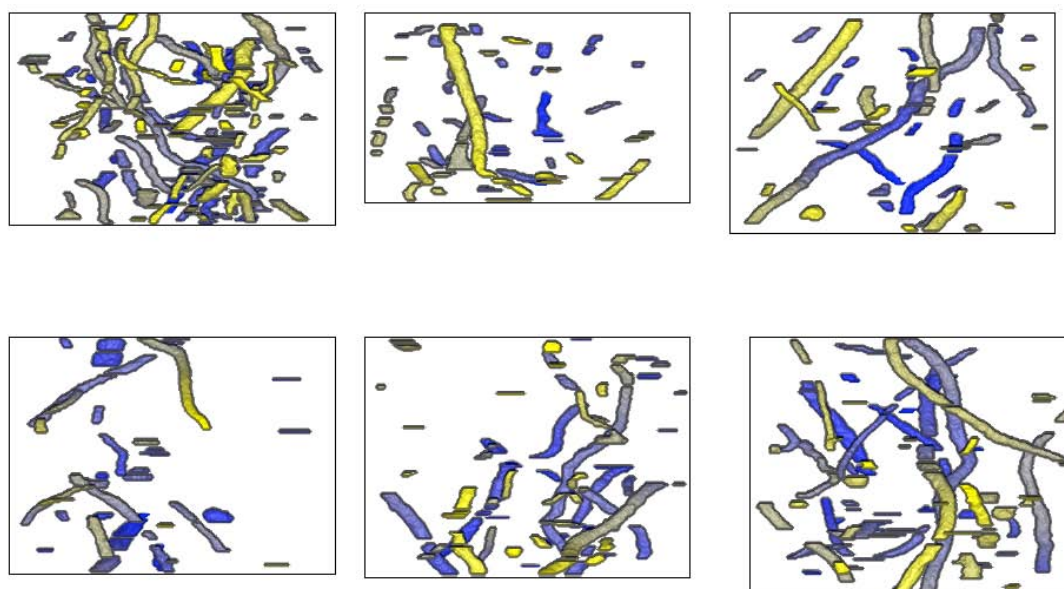


Figure 3.6: 3D representation of *in situ* burrows obtained in soil core (diameter = 16 cm and mean length = 25 cm) sampled in plot C (a) and plot L91 (b).

II.4. Discussion

The striking consequence of liming in the studied forest sites was the drastic change in earthworm community structure especially by the increase of density of endemic and large anecic species *Aporrectodea velox* (10 fold), while merely two individuals per m² occurred on average in the non-limed control soil. The difference of composition of *A. velox* population in the two limed plots - dominance of juvenile in plot L08 and of immature in L91 – may be explained by a better soil and food quality and consequently a higher growth rate on limed L91 than L08 (Curry and Schmidt, 2007). Liming also induce the decrease of epigeic species density among which *D. rubidus* occurred. This species was described by Bouché (1972) as a rare acidophilic species not tolerant to calcareous soil and may explain its decrease after lime addition on acidic forest soil. The decrease of epigeic density can be also due to the loss of their niche (Uvarov, 2009) implied by the litter consumption by *A. velox* and thus a decrease of C and N content and the disappearance of the habitat (layer of leaves) in that epigeic earthworms found hiding humid place. No burrowing surface activity of the epigeic species was observed according the observation of burrowing system by X-ray tomography on control plot. Furthermore according the mean diameter of burrows found in this plot (near 6 mm), we may hypothesized that the few burrows observed in the soil cores have been dug by *A. velox* according its width compared with that of *L. rubellus* (width: 4,5-7 mm for *A. velox* and 2-2,5 mm for *L. rubellus*; Bouché, 1972). However the number of burrows on control plot remains low in comparison with the limed plot and could be explained by the low occurrence of *A. velox* on this site.

A major effect of the increase of *A. velox* activity (burrowing and casting activities) and density was the evolution of the moder humus into a mull-moder and a mull in L08 and L91 limed plots, respectively. Such modification has been already observed in other studies and was effectively associated to higher abundance of saprophagous invertebrates after lime addition (Theenhaus and Schaefer, 1995). Deleporte and Tillier (1999) observed a change from moder to mull-moder in a beech forest 21 years after a liming operation (1.5 t ha⁻¹; Brittany). Similarly, in a Norway spruce stand (Hölgwald), moder evolved into a mull-moder and a mull respectively after 2 and 6 years of liming (4 t ha⁻¹) (Kreutzer, 1995). The change from moder to mull implies a higher turnover of nutrient (Ponge, 2003). Liming may allow a

higher availability of nutrient and a better nutrition for the deficient trees which produce consequently a better litter quality. According to the highest Ca and Mg concentration measured in the beech litter from the limed plots, the uptake of Ca and Mg by beech was enhanced. This is consistent with the finding of Rineau *et al.* (2010) who reported in plot L91, a significant increase of Ca and Mg concentrations in the mantle of *Lactarius subdulcis* ectomycorrhizas fungi which significantly contribute to the nutrient uptake by beeches.

Moreover, liming had strongly modified directly and indirectly through biological processes, the characteristics of acidified forest soils, which were previously de-saturated (base saturation < 17%). In the organic surface soil horizon, three and twenty years after liming, the exchangeable concentrations of basic cations (Ca^{2+} , Mg^{2+}) and the base saturation sharply increased to the clear detriment of acid cations (H^+ and Al^{3+}). Several studies showed a positive effect of liming by decreasing soil acidity particularly in the organic horizons and in the uppermost soil horizons (Kreutzer, 1995; Lundström *et al.*, 2003; Huber *et al.*, 2006; Schaaf and Hüttel, 2006). The fact that liming induced a change only close to the surface may be explained by a poor lime solubility and penetration in soil profile (Frank and Stuanes, 2003; Moore *et al.*, 2008; Löfgren *et al.*, 2009). In our case, despite the poor solubility of lime, expected that *A. velox*, a large anecic earthworm, could be able to burrows the lime particles in the 0-60 cm soil depth, allowing improvement of chemical parameters of deeper soil horizons. Effectively, some studies already showed the important impact of anecic earthworms in the burrowing of lime by deposition of casts in the soil and by adherence on the earthworm body (Baker *et al.*, 1999; Chan *et al.*, 2004; Hirth *et al.*, 2009). Furthermore, they revealed that large earthworms facilitated the incorporation of lime applied at the surface of soil. Similarly, epigeics can have effect on the mixing of lime particles into the soil profile as *L. rubellus* did (Springett and Syers, 1984). Our measurements of exchangeable calcium in soil were realized for the entire soil, which include bulk soil, earthworm cast and burrows. The burrowing effect of lime particles by *A. velox* may exists but in our study may hidden by this soil mixture. We may expect a higher Ca concentration in burrows and casts of *A. velox* than in the surrounding soil.

Calcium and magnesium are critical element for the stabilization of aggregates through their role in the formation of clay–polyvalent cation–organic matter complexes (Edwards, 2004; Six *et al.*, 2004). Ca^{2+} and Mg^{2+} cations provided by the liming may allow a better stabilisation of aggregates (Bronick and Lal, 2005) and may explain the higher mean diameter of soil aggregate in the medium-term limed soil. Additionally, the incorporation of organic matter in earthworm casts promotes the formation of stable microaggregates within macro aggregates (Schrader and Zhang, 1997; Edwards, 2004) and thus explained the higher weight of aggregates from the 5-10 class in limed plot in which earthworms were abundant and highly active.

The decrease of organic carbon and nitrogen concentration in limed plots in the organic surface soil horizon was in accordance with the results reported after liming by other studies (Belkacem and Nys, 1995; Formanek and Vranova, 2002; Lündstrom *et al.*, 2003). In fact liming induced a pronounced increase of microbial activity in the organic horizon and involving the carbon dioxide loss by respiration and nitrogen mineralisation, leading to the decrease of organic carbon and nitrogen soil contents. Moreover, as organic layer on limed plot, especially of L91 was composed principally by earthworm cast, we may hypothesize that mineralisation of C and N was enhanced by the activation of micro-organisms in the so-called drilosphere (Brown *et al.*, 2000; Six *et al.*, 2004). Haimi (1995) also found an increase of nitrification due to the activity of *A. velox* in a laboratory experiment. In the deeper horizon of the studied soil (up to 20 cm), C and N organic concentrations were not different between plots, while the C and N were smaller at the surface of limed plots compared to the control. We may hypothesize that by its burrowing activity, *A. velox* sink beech leaves arising from the surface into the soil profile and imply the increase of the organic C and N concentration in the deeper horizon.

II.5.Conclusion

Three years and twenty years after liming application on the studied acidic forest soil, the impact of this restoration method was extremely noticeable by the modification of humus type from moder to mull-moder and mull and an improvement of litter and soil quality. Biologically, liming induced the increase of density and total biomass of an endemic large anecic species (*A. velox*) and physically, the increase of soil aggregation and macropore density. Hence, the durability of liming as a restoration method appeared effective on the forest fertility certainly by its direct and indirect impacts on the extreme activity of the ecological engineer anecic *A. velox*, directly linked to its high biomass. However this study pointed to that liming had positive impact on one species to the detriment of earthworm biodiversity which was already poor in acidified soil.

Acknowledgments

This project was carried out with a financial support from the National Research Agency (ANR Recover) and the Zone Atelier Moselle (ZAM). We thank Dr. C. Nys for providing the experimental site of Humont and the Office National des Forêts for allowing us to sample soil and earthworms in the experimental plots. Moreover, we thank F. Toutain for his help in the characterization of humus.

SYNTHESE GENERALE ET PERSPECTIVES

I. Synthèse générale

L'acidification des écosystèmes forestiers par les retombées de polluants émis dans l'atmosphère constitue un exemple qui illustre l'impact néfaste que les activités humaines peuvent générer sur les écosystèmes. La dégradation de l'état de santé des forêts aggravée par les changements climatiques et l'altération de la qualité des ressources en eaux sont deux conséquences dramatiques de l'acidification. Ces exemples témoignent de la dégradation de services écosystémiques tels que la production de biomasse et la production d'une ressource en eau de qualité qui peuvent induire un coût élevé pour la société.

La diminution des dépôts acides résultant d'une prise de conscience internationale qui s'est traduite par des mesures réglementaires de réduction des émissions (CLRTAP et les différents protocoles y étant attachés) laisse espérer une amélioration de la situation. Mais le temps de résilience des écosystèmes peut être très long et demeure largement inconnu dans de nombreuses régions, en particulier dans les Vosges. D'autre part, si les efforts concernant les émissions de dioxyde de soufre ont été fructueux, il apparaît nécessaire de renforcer les protocoles visant à diminuer les émissions d'azote. Dans un contexte d'intensification de l'agriculture mondiale nécessaire pour nourrir une population humaine en croissance constante, la diminution de la pollution atmosphérique azotée demeure un véritable challenge. De fait et afin d'anticiper une restauration spontanée, le recours à des méthodes de gestion forestière comme l'épandage d'amendements calco-magnésiens peut représenter une alternative intéressante pour restaurer durablement les services écologiques dégradés.

Dans cette thèse, les sites forestiers amendés étudiés sont situés sur des roches pauvres en minéraux altérables et donc caractérisés par des sols sensibles, dont l'acidité et la pauvreté en nutriments naturelles ont été accrues suite à des décennies de dépôts atmosphériques acides. Le but était alors de mieux comprendre les effets des amendements sur les macroinvertébrés du sol qui jouent des rôles importants dans le fonctionnement des sols et dans la fourniture des services par la forêt.

Par comparaison entre les caractéristiques chimiques du sol des sites amendés avec celles de sites considérés comme contrôles, nous avons pu mettre en évidence que l'amendement, comme attendu, a favorisé une augmentation du pH en surface (8 ou 15 cm de

profondeur): + 0,4 unités de pH sur grès, + 0,2 sur granite pour les sites de montagne 4 ans après épandage, et + 0,6 sur grès dans les collines sous-vosgiennes 4 et 20 ans après épandage. De même, les amendements ont permis une augmentation significative des concentrations échangeables en calcium et magnésium et une diminution de l'aluminium dans les sols, hormis sur granite où une légère tendance d'augmentation a été observée. Par conséquent, l'amendement a favorisé la resaturation en bases des complexes d'échange du sol : +27 % sur grès et +2 % sur granite en montagne, +38% sur grès dans les collines 3 ans après amendement et +20 % 20 ans après amendement. D'après ces analyses chimiques, les premiers buts de l'amendement, à savoir la diminution de l'acidité des sols et leur resaturation en bases, ont été atteint 3-4 à 20 ans après amendement dans les sites étudiés.

Ensuite, l'évaluation des effets de l'amendement sur la macrofaune des bassins versants de montagne a été réalisée à l'échelle locale par échantillonnage des communautés vivant dans le sol, la litière et les mousses.

En comparant les descripteurs classiquement utilisés en écologie (*i.e.* richesse spécifique, indice de Shannon, abondance totale) calculés pour les communautés échantillonnées sur site amendé et sur site témoin, au cours de deux saisons, nous avons montré qu'aucun effet de l'amendement n'était observé sur la richesse taxonomique et sur l'indice de diversité de Shannon. Par contre, l'amendement a induit une diminution de l'abondance totale de la communauté. De même, l'analyse de la composition des communautés nous a permis de mettre en évidence que moins de 50 % des taxa étaient en commun entre site témoin et amendé. L'amendement a ainsi eu un effet sur la composition des communautés en induisant la diminution de l'abondance de taxa plutôt acidophiles (cf. résultats de la CCA) et de la plupart des prédateurs. Alors que l'amendement n'a pas modifié la richesse spécifique de cette guildes trophique, il a influencé à nouveau la composition de la communauté de prédateurs puisque seuls 45% des espèces sont identiques entre bassin versant témoin et amendé. Malgré la modification du cortège d'espèces au sein du groupe trophique des prédateurs, l'approche par utilisation des isotopes stables a révélé une similarité de niveau trophique entre les prédateurs sur les deux bassins versants. Nous pouvons ainsi émettre l'hypothèse que si l'abondance des prédateurs a diminué suite à l'amendement, c'est soit parce qu'il s'agit de taxons acidophiles soit plus probablement du fait de la diminution de l'abondance des proies au sein de la communauté de mésoinvertébrés du sol.

Au contraire, l'amendement *in situ* a eu un effet favorable sur la plupart des espèces détritivores (*e.g.* isopodes, diplopodes) et ingénieuses (le ver épigé *Lumbricus castaneus* et l'anécique *Aporrectodea velox*). Les différentes approches fonctionnelles *in vitro* et *in situ* faisant intervenir les vers de terre qui ont été réalisées dans cette thèse ont également clairement mis en évidence l'effet indirect de l'amendement sur les processus fonctionnels associés aux vers (structuration du sol, évolution des humus).

Nous avons ainsi observé deux effets opposés de l'amendement sur la faune du sol :

1- Par certains aspects, l'amendement a été néfaste pour la communauté (*i.e.* perte d'abondance sur des milieux dans lesquels la faune était déjà peu abondante), et a induit le remplacement d'espèces acidophiles par des espèces peut être plus opportunistes. L'amendement peut alors être ici considéré comme une perturbation des communautés.

2- D'un autre côté l'amendement a favorisé des espèces ingénieuses (vers, fourmis) et détritivores et d'autant plus une espèce endémique. Ainsi d'un point de vue fonctionnel et par rapport au recouvrement des services écosystémiques, l'amendement a été favorable même sur un long terme (d'après l'évolution des humus). De plus d'un point de vue de conservation d'espèces rares, l'amendement paraît également bénéfique.

Descripteurs utilisés

Dans cette thèse, 11 descripteurs différents ont été utilisés pour évaluer l'impact de l'amendement sur la macrofaune du sol (7 à l'échelle de la communauté ; 1 à l'échelle taxonomique ; 3 indices « fonctionnels » ; Tableau 4.1). Les approches habituellement utilisées à l'échelle de la communauté (*e.g.* richesse spécifique, indice de Shannon, Simpson, Equitabilité ; Legendre et Legendre, 1998 ; Lamb *et al.*, 2009 ; Vandewalle *et al.*, 2010) ont permis d'obtenir une description de la diversité de la macrofaune échantillonnée, mais sans pouvoir évaluer les changements au sein des communautés.

Tableau 4.1 : descripteurs et indicateurs étudiés dans cette thèse pour évaluer les effets de l'amendement sur la macrofaune du sol

DESCRIPTEURS DE BIODIVERSITE
<i>ECHELLE DE LA COMMUNAUTE</i>
abondance / densité
richesse taxonomique / spécifique
courbes d'accumulation
Biomasse
indice de diversité de Shannon, Simpson, Equitabilité
étude de dissimilarité / analyses multivariée (PCoA, MRPP, CCA)
nombre d'espèces communes
<i>ECHELLE SPECIFIQUE</i>
valeur indval (spécificité / fidélité à un site)
INDICATEURS FONCTIONNELS
production de turricules
caractéristiques du réseau de galeries
évolution des humus

En revanche, l'étude de l'abondance des taxa, le calcul du nombre de taxa communs et des études de dissimilarité entre amendé et contrôle (PCoA, MRPP) ont pu mettre en évidence des changements et ainsi révéler que l'amendement peut être considérée comme une perturbation. Ces méthodes sont donc intéressantes pour évaluer les effets d'une méthode de gestion sur les communautés en plus des indicateurs taxonomiques habituellement utilisés en écologie.

Dans notre étude, un nombre important (environ 50 %) de taxa à faible occurrence et jugés rares selon des critères biostatistiques a été mesuré sur les sites étudiés. Il s'agit de taxa pour lesquels un ou deux individus ont été échantillonnées ou présents dans un ou deux échantillons (parmi nos 21 points d'échantillonnage).

Cette rareté peut s'expliquer selon des critères écologiques et méthodologiques :

(i) d'après les données de rareté (au sens écologique du terme¹¹) enregistrées dans la base BETSI¹², 20 % des espèces que nous avons échantillonnées sont des espèces rares et/ou endémiques des Vosges. Les milieux montagneux sont des sources d'endémisme notables (*e.g.* 10% des vers français sont endémiques des Vosges ; Bouché, 1972). Ces observations soulignent l'importance de protéger ces écosystèmes si fragiles qui sont les uniques lieux de vie de certains invertébrés du sol, dont le rôle, dans des optiques de conservation, peut être majeur à l'instar du ver *A. velox*.

(ii) la méthode d'échantillonnage utilisée (litière et bloc de sol de 25 cm x 25 cm x 15 cm ; TSBF adaptée) a pour but de prendre en compte l'ensemble des groupes taxonomiques qui composent la communauté à un temps donné. Alors que l'effort d'échantillonnage a été évalué comme satisfaisant d'après les courbes d'accumulation, la méthode TSBF n'est pas la méthode optimale pour collecter certains groupes très mobiles (*e.g.* certaines familles d'araignées, carabes), et sous-estime ainsi leur abondance. La méthode d'échantillonnage par piégeage (pot-pièges) qui renseigne sur l'activité des invertébrés du sol serait une approche complémentaire intéressante. Dans une étude réalisée sur 22 sites français (forêts, agro-écosystèmes) avec la méthode TSBF (modifiée) et une identification à l'échelle de l'espèce, des pourcentages similaires d'espèces à faible occurrence ont été observés avec 66,7% des espèces (307/460) représentées par moins de 5 individus au total (Ruiz *et al.*, 2011). De même en Guyane, Rossi *et al.* (2006) rapportent 50% d'espèces rares.

Le sol est en effet une mosaïque d'habitats qui offre une multitude de niches potentielles pour les espèces, et il peut s'avérer difficile d'échantillonner la faune de tous ces habitats. C'est pourquoi nous avons tenté de pallier à ce biais en collectant la faune issue des microhabitats majeurs dans les forêts vosgiennes (mousses) mais faute de temps, les bois morts n'ont pas été étudiés. Novotny et Basset (2000) qui ont étudié une communauté d'insectes herbivores dans des forêts tropicales ont également trouvé 45 % d'espèces rares et ont émis l'hypothèse selon laquelle les espèces rares pouvaient être des espèces transitoires.

¹¹ Les espèces rares sont les taxons dont les populations mondiales sont faibles et qui, n'étant pas actuellement en danger ou vulnérables, courent néanmoins des risques. Ces taxons se situent généralement dans des aires ou des habitats géographiques limités ou sont dispersés sur une aire de répartition plus vaste (définition UICN)

¹² BETSI : Biological and Ecological functional Traits of Soil Invertebrates (BETSI) to link species assemblages to environment factors - FRB CESAB (2011-2013)

(iii) les échantillonnages ont été réalisés dans des forêts d'altitude, souvent enneigées, à faible couvert végétal herbacé (peu diversifié), sur des sites présentant une pente forte et où les sols, peu profonds, sur une roche affleurante pauvre en minéraux altérables et recouverts d'une litière en partie acidifiante (épicéas, sapins) ont reçu des retombées acides (pH faible). L'ensemble de ces contraintes environnementales peuvent expliquer en partie la faible occurrence d'espèces non acidophiles, pour qui le pH bien que plus basique dans le site amendé reste bas.

(iv) la colonisation des milieux amendés nécessite peut être un pas de temps plus long surtout pour les espèces à faible mobilité (endogés et petits coléoptères aptères).

Il existe aujourd'hui un réel besoin d'indicateurs simples en tant qu'outil de débat et de concertation entre scientifiques, gestionnaires et politiques pour évaluer les effets d'une méthode de gestion sur un écosystème. Ainsi évaluer des espèces indicatrices qui, par suite de leurs particularités écologiques, sont l'indice des modifications abiotiques qui succèdent à l'amendement paraît intéressant. Grâce à l'indice IndVal qui fait non seulement intervenir l'abondance relative des taxa sur les sites mais aussi leur fréquence, nous avons pu trouver des taxa indicateurs des sites amendés faciles à échantillonner et à identifier sur le terrain (*e.g.* Helicidae, *Lumbricus castaneus*). Ces taxa pourraient ainsi être considérés comme bioindicateurs de l'effet d'amendement calco-magnésiens sur les sols forestiers vosgiens. En plus d'avoir une réponse nette à l'amendement, le rôle de *L. castaneus* dans la dégradation des litières est important, ce qui renforce sa qualité de bioindicateur de l'effet de l'amendement sur les services écosystémiques fournis par la forêt. Par ailleurs, sur le site de Humont, une autre espèce de ver de terre *A. velox* peut également être considérée comme indicatrice des effets positifs de l'amendement - d'une réhabilitation de l'écosystème par amendement. D'après les différentes études sur l'impact de l'amendement sur les vers de terre, ce groupe taxonomique se révèle être intéressant comme bioindicateurs de cette méthode de gestion mais aussi dans différents contextes (*e.g.* sites pollués).

Nous avons également étudié des indicateurs portant sur la réponse fonctionnelle des macroinvertébrés (régime trophique, biostructuration, évolution des humus). La quantification du réseau de galerie met en avant un effet positif de l'amendement sur la qualité du sol par

son effet direct sur les vers de terre (*in vitro* et *in situ*). Cependant cette méthode se révèle encore trop couteuse et assez difficile à réaliser pour des colonnes de sol forestier (couche d'humus, racines nombreuses induisant du bruit dans les colonnes). Par contre l'étude de la production de turricules de surface par les vers de terre aussi bien *in vitro* qu'*in situ* est une méthode peu couteuse et simple. Cette dernière apparaît intéressante pour mettre en évidence des effets positifs de l'amendement sur le fonctionnement de l'écosystème sol.

II. Perspectives de recherche

1 - L'utilisation de la communauté de macrofaune du sol comme indicateur des effets de l'amendement en forêt par le calcul d'indice de diversité aboutit à une trop grande réduction de l'information écologique puisque ces descripteurs reflètent difficilement la variabilité des communautés en liaison avec les conditions du milieu.

Les traits biologiques et écologiques des espèces rassemblent l'ensemble des informations qualitatives et quantitatives associées aux organismes et à leurs relations avec l'environnement. Les traits biologiques caractérisent le cycle de vie, les potentialités de résistance, ou de résilience, mais aussi la morphologie, la physiologie ou le rôle fonctionnel d'un taxon (Archaimbault *et al.*, 2010). Les traits écologiques sont décrits par des variables caractérisant les affinités d'un taxon (sensibilité/tolérance) pour certaines caractéristiques de l'habitat, comme sa distribution spatiale (à plusieurs échelles d'observation), ses préférences en matière d'habitat ou encore aux principaux paramètres physico-chimiques du sol. Les caractéristiques d'un habitat sont considérées comme des filtres pour les traits biologiques et écologiques des espèces. Les traits fonctionnels correspondent alors aux caractéristiques des organismes qui démontrent un lien avec leur fitness (capacité à survivre et se reproduire) (de Bello *et al.*, 2010 ; Vandewalle *et al.*, 2010), c'est-à-dire aux traits bio-écologiques associés au fonctionnement de l'individu ou associé à son rôle écosystémique. Ces traits seraient alors susceptibles de refléter les adaptations des organismes et des communautés à des modifications de l'environnement abiotique qui succèdent à l'amendement en reliant directement « biodiversité-fonction-services » (Vandewalle *et al.*, 2010).

2 - toutes les études ont été réalisées à l'échelle locale dans cette thèse. Il serait intéressant d'évaluer les diversités β et γ pour mieux comprendre l'impact de l'amendement sur la totalité

des bassins versants. Nous pourrions ainsi répondre aux questions, y'a-t-il des réserves d'espèces, comment et où se déplacent les espèces ? Ces questions s'intègrent directement dans le concept de méta-communauté (Mihaljevic, 2012). Une étude à l'échelle régionale serait également intéressante pour mieux comprendre le pattern de distribution de *A. velox* espèce endémique qui survit aux conditions acides et qui a été échantillonné dans une forêt non loin de celle de Humont.

3 - l'étude de l'impact de l'amendement à l'échelle de la communauté n'a été faite que 4 ans après l'amendement. Comme souligné dans la publication Auclerc *et al.*, 2012, 4 ans se révèle peut-être trop court pour laisser le temps aux espèces à faible capacité de dispersion de s'installer dans l'habitat perturbé. Il serait alors intéressant d'augmenter l'échelle temporelle de notre étude.

4 - pendant toutes les études réalisées durant cette thèse, nous avons évalué l'impact de l'amendement par comparaison de paramètres sur site amendé avec ceux mesurés sur un site considéré comme un contrôle. La méthode BACI (before / after, control / impact) souvent utilisée dans les études d'impact de perturbation consiste en plusieurs sites contrôle et plusieurs sites perturbés et un échantillonnage à plusieurs reprises avant et après la perturbation (Underwood, 1992). A défaut d'avoir les données avant amendement et avant acidification il est également possible d'étudier un site ni soumis à l'acidification ni à l'amendement comme le site considéré comme référence dans l'étude de Potthoff *et al.* (2008). L'échantillonnage des communautés sur un tel site dans les Vosges pourrait permettre d'identifier des zones refuges (hotspots) à partir desquels une recolonisation serait possible.

5 - notre étude en forêt de Cornimont et Senones a été réalisée en parallèle de l'étude de l'impact de l'amendement sur la mésofaune, les microorganismes, l'évolution des humus, la végétation herbacée, études incluses dans le projet Recover. Il serait alors intéressant de mettre en relation les résultats obtenus dans les différents compartiments pour valider nos hypothèses *a posteriori* (e.g la diminution du nombre de proies appartenant à la mésofaune pour mieux évaluer la cause de diminution des prédateurs ; l'évolution des humus en lien avec l'augmentation de l'abondance des détritivores suite à l'amendement). De même cette mise en commun pourrait permettre de mieux comprendre l'impact de l'amendement sur l'ensemble de l'écosystème forestier.

6 - des études *in situ* de dégradation des litières pourraient permettre de quantifier l'impact de l'amendement sur ce processus fonctionnel. En effet l'utilisation de sacs à litière peut être intéressante pour évaluer la dynamique de dégradation des litières sur les bassins versants en prenant en compte les filtres environnementaux qui peuvent interagir sur les processus de dégradation et de décomposition des litières.¹³

7- en parallèle une approche *in vitro* permettrait de quantifier précisément le rôle fonctionnel de certaines espèces détritivores dans une étude mono- et pluri-spécifique par quantification de certains traits fonctionnels (fragmentation de litière, perte en masse, respirométrie, nombre, masse, forme et stabilité des boulettes fécales) et les effets des espèces sur des caractéristiques de la litière (C, N, P, Ca, Mg, cellulose, lignine, tanins) au même terme que celles réalisées sur les processus de structuration du sol (avec différentes quantités d'amendement ajoutées).

II. Perspectives de gestion

D'après les résultats obtenus dans cette thèse, l'amendement réalisé en 1991 en forêt de Humont avec $2,5 \text{ t.ha}^{-1}$ montre une efficacité sur le long terme sur les services écosystémiques particulièrement grâce à l'activité du ver *A. velox*. Les résultats obtenus dans les thèses de Genet (2009) et Rineau (2008) renforcent le fait que l'amendement a eu un effet positif sur l'écosystème forestier (mycorrhizes et allocation du carbone dans les arbres).

Dans les forêts de moyenne montagne sans approche fonctionnelle *in situ* il paraît difficile d'évaluer si $2,5 \text{ t.ha}^{-1}$ d'amendement ont suffi à réhabiliter les services écosystémiques. Cependant en évaluant un effet positif sur les saprophages de ces sites, nous pouvons attendre une amélioration des processus de dégradation des litières, mais sûrement très faible par comparaison avec la forêt de Humont. Il est nécessaire de prendre en compte les résultats obtenus pour les autres compartiments biologiques afin de déduire des perspectives de gestion.

¹³ l'étude des effets de l'amendement sur les processus de dégradation des litières par l'approche des sacs à litière déposés *in situ* a été entreprise mais pour des raisons techniques n'a pas pu être exploitée

Un intérêt croissant (présenté dans le premier chapitre de cette thèse) de la part des gouvernements est l'exploitation de la biomasse dans une perspective de développement du secteur forestier. La biomasse peut se révéler intéressante comme source d'énergie (carburants, source d'électricité et de chaleur) en solution de remplacement écologique et renouvelable à l'énergie issue des combustibles fossiles. La biomasse provient des rémanents de coupes en forêt déjà existante et peut également être issue de plantations forestières et de taillis à courte révolution dédiés à la production de biomasse. Mais cette récolte forestière que ce soit des troncs seulement ou des arbres entiers représente une perte de cations basiques importante dans les écosystèmes forestiers et également une perte d'habitat et/ou ressources nutritives à de nombreuses espèces.

Le « Grenelle de l'Environnement » et les plans d'actions qui en découlent confirment et élargissent ces perspectives : l'augmentation des prélèvements de bois en forêt, avec l'année 2007 pour référence, devrait atteindre 21 millions de m³ par an en 2020, dont 12 millions pour la production d'énergie. Alors que des dépérissements forestiers sont encore à craindre aujourd'hui dus à des déficiences en cations basiques dans les sols, ceci exacerbé par des sécheresses récurrentes, on peut s'attendre à une demande encore plus importante d'épandage d'amendement. Ainsi on comprend que si la récolte du bois doit être amplifiée dans ces forêts, le coût d'une telle décision risque d'être élevé pour tenter de restaurer les écosystèmes. Il convient alors de prévenir les dérives d'une promotion irréfléchie du « bois-énergie » qui affecteraient les services écologiques (économique, environnemental, social...) de la forêt. Enfin, nous pouvons ajouter à cela la nécessité d'éviter d'utiliser des machines de débardages qui tasse le sol forestier lors des récoltes de bois et également l'importance de conserver des habitats qui abritent des espèces endémiques.

REFERENCES

BIBLIOGRAPHIQUES

- Abd El-Wakeil**, K.F., 2009 Trophic structure of macro- and meso-invertebrates in Japanese coniferous forest: Carbon and nitrogen stable isotopes analyses. *Biochemical Systematics and Ecology* 37, 317-324.
- Abrahamsen**, G., 1983. Effects of lime and artificial acid rain on the enchytraeid (Oligochaeta) fauna in coniferous forest. *Holarctic Ecology* 6, 247-254.
- Adl**, S. M., 2003. Reconstructing the soil food web. In: *The ecology of soil*, CABI Publishing Series, London, 137-200.
- AFNOR**, 1990. Eaux-Méthodes d'Essais. In : *Receuil de normes françaises* (4^{ème} édition ed.) Association Française de Normalisation, Paris. 734 pp.
- Aggarwal**, S., Chandrawanshi, C., Patel, R., Agarwal, S., Kamavisdar, A. et Mundhara, G., 2001. Acidification of Surface Water in Central India. *Water, Air and Soil Pollution* 130, 855-862.
- Alewel**, C., Manderscheid, B., Meesenburg, H. et Bittersohl, J., 2000. Environmental chemistry: is acidification still an ecological threat? *Nature* 407, 856–857.
- Amorim**, M.J.B., Novais, S., Römbke, J. et Soares, A.M.V.M., 2008. *Enchytraeus albidus* (Enchytraeidae): a test organism in a standardised avoidance test? Effects of different chemical substances. *Environment International* 34, 363–371.
- Ampoorter**, E., De Schrijver, A., De Frenne, P., Hermy, M. et Verheyen, K., 2011. Experimental assessment of ecological restoration options for compacted forest soils. *Ecological Engineering* 37, 1734–1746.
- Andersen**, A.N., Hoffmann, B.D., Müller, W.J. et Griffiths, A.D., 2002. Using ants as bioindicators in land management: simplifying assessment of ant community responses. *Journal of Applied Ecology* 39, 8-17.
- Anderson**, J.M., 1972. Food and feeding of *Notiophilus biguttatus* F. *Revue d'Ecologie et de Biologie du Sol* 9, 177-184.
- Angéli**, N., Dambrine, E., Boudot, J., Nedeltcheva, T., Guérold, F., Tixier, G., Probst, A., Party, J.P., Pollier, B. et Bourrie, G., 2009. Evaluation of streamwater composition changes in the Vosges Mountains (NE France): 1955–2005. *Science of the Total Environment* 407, 4378–4386.
- Angéli**, N., 2006. Evolution de la composition chimique des ruisseaux vosgiens. Analyse rétrospective et effet d'un amendement calco-magnésien. Nancy 1, Université Henri Poincaré. 458 pp.
- Archaimbault**, V., Rosebery, J. et Morin, S., 2010. Traits biologiques et écologiques, intérêt et perspectives pour la bio-indication des pollutions toxiques. *Sciences Eaux et Territoires* n°01. 46-51.
- Auclerc**, A., Ponge, J.F., Barot, S. et Dubs, F., 2009. Experimental assessment of habitat preference and dispersal ability of soil springtails. *Soil Biology and Biochemistry* 41, 1596–1604.
- Auclerc**, A., Nahmani, J., Huguier, P., Capowiez, Y., Aran, D. et Guérold, F., 2011. Adapting ecotoxicological tests based on earthworm behavior to assess the potential effectiveness of forest soil liming. *Pedobiologia*, 54S, S63-S68.

- Auclerc**, A., Nahmani, J., Aran, D., Baldy, V., Callot, H. Gers, C., Iorio, E., Lapied, E., Lassaue, A., Pasquet, A., Spelda, J., Rossi, J-P., et Guérol, F., 2012. Changes in soil macroinvertebrate communities following liming of acidified forested catchments in the Vosges Mountains (North-eastern France). *Ecological Engineering* 42, 260-269.
- Auroy**, R., Boutefeu, B., Richez, N. et Samri, D., 2011. Le développement du bois énergie : solution durable pour répondre au défi énergétique? Ecole Nationale des Ponts et Chaussées. 94 pp.
- Ayers**, G. P., Peng, L. C., Fook, L. S., Kong, C. W., Gillett, R. W. et Manins, P.C., 2000. Atmospheric concentrations and deposition of oxidised sulfur and nitrogen species at Pelating Jaya, Malaysia, 1993-1998. *Tellus B* 52, 60-73.
- Ayers**, G. P., Peng, L. C., Gillett, R. W. et Fook, L. S., 2002. Rainwater composition and acidity at five sites in Malaysia in 1996. *Water, Air and Soil Pollution* 133, 15-30.
- Bååth**, E., Berg, B., Lohm, U., Lundgren, B., Lundkvist, H., Rosswell, T., Soderstrom, B., Wiren, A., 1980. Effects of experimental acidification and liming on soil organisms and decomposition in a Scots pine forest. *Pedobiologia* 20, 85–100.
- Baize**, D., Girard, M.-C. et Association Française pour l'Etude du sol, 2009. Référentiel pédologique 2008. Editions Quae, Versailles, France. 480 pp.
- Baker**, G. H., Carter, P. J. et Barrett, V. J., 1999. Influence of earthworms, *Aporrectodea* spp. (Lumbricidae), on lime burial in pasture soils in south-eastern Australia. *Australian Journal of Soil Research* 37, 831–847.
- Baudoin**, J. M., 2007. Biodiversité et fonctionnement de cours d'eau forestiers de tête de bassin : Effet de l'acidification anthropique et d'une restauration. Université Paul-Verlaine Metz. 221 pp.
- Baudoin**, J.M., Guérol, F., Felten, V., Chauvet, E., Wagner, P. et Rousselle, P., 2008. Elevated aluminium concentration in acidified headwater streams lowers aquatic hyphomycete diversity and impairs leaf-litter breakdown. *Microbial Ecology* 56, 260-269.
- Bastardie**, F., Cannavacciuolo, M., Capowicz, Y., de Dreuz, J.-R., Bellido, A. et Cluzeau, D., 2002. A new simulation for modelling the topology of earthworm burrow systems and their effects on macropore flow in experimental soils. *Biology and Fertility of Soils* 36, 161-169.
- Bastardie**, F., Capowicz, Y., de Dreuz, J.-R. et Cluzeau, D., 2003. X-ray tomographic and hydraulic characterization of burrowing by three earthworm species in repacked soil cores. *Applied Soil Ecology* 24, 3–16.
- Bastardie**, F., Capowicz, Y. et Cluzeau, D., 2003. Burrowing behaviour of radio-labelled earthworms revealed by analysis of 3D-trajectories in artificial soil cores: The 7th international symposium on earthworm ecology Cardiff Wales 2002. *Pedobiologia* 47, 554-559.
- Bastardie**, F., Capowicz, Y. et Cluzeau, D., 2005. 3D characterisation of earthworm burrow systems in natural soil cores collected from a 12-year-old pasture. *Applied Soil Ecology* 30, 34-46.
- Becker**, M., Bonneau, M. et Le Tacon, F., 1992. Long-Term Vegetation Changes in an *Abies alba* Forest: Natural Development Compared with Response to Fertilization. *Journal of Vegetation Science* 3, 467-474.
- Belkacem**, S. et Nys, C., 1995. Consequences of liming and gypsum top-dressing on nitrogen and carbon dynamics in acid forest soils with different humus forms. *Plant and Soil* 17, 79-88.

- Bengtsson, J., Nilsson, S. G., Franc, A. et Menozzi, P., 2000.** Biodiversity, disturbances, ecosystem function and management of European forests. *Forest Ecology and Management* 132, 39-50.
- Bengtsson, J., 2002.** Disturbance and resilience in soil animal communities. *European Journal of Soil Biology* 38, 119-125.
- Bishop, H. O., Grieve, I. C., Chudek, J. A. et Hopkins, D. W., 2008.** Liming upland grassland: the effects on earthworm communities and the chemical characteristics of carbon in casts. *European Journal of Soil Science* 59, 526-531.
- Bispo, A., Cluzeau, D., Creamer, R., Dombos, M., Graefe, U., Krogh, P.H., Sousa, J.P., Peres, G., Rutgers, M., Winding, A. et Römbke, J., 2009.** Indicators for monitoring soil biodiversity. *Integrated Environmental Assessment and Management* 5, 717-719.
- Blake, L., 2005.** Acid rain and soil acidification. In: *Encyclopedia of soils in the environment*. Hillel, D., Hatfield, J.L., Powlson, D. S., Rosenzweig, C., Scow, K.M., Singer, M.J., Sparks, D.L. (Eds.), NY, USA, 1-11.
- Blanchart, E., 1992.** Restoration by earthworms (Megascolecidae) of the macroaggregate structure of a destructured savanna soil under field conditions. *Soil Biology and Biochemistry* 24, 1587-1594.
- Blanchart, E., Bruand, A. et Lavelle, P., 1993.** The physical structure of casts of *Millsonia anomala* (Oligochaeta: Megascolecidae) in shrub savanna soils (Côte d'Ivoire). *Geoderma* 56, 119-132.
- Blüthgen, N., Gebauer, G. et Fiedler, K., 2003.** Disentangling a rainforest food web using stable isotopes: dietary diversity in a species-rich ant community, *Oecologia*, 137, 426–435.
- Bohac, J., 1999.** Staphylinid beetles as bioindicators. *Agriculture, Ecosystems & Environment* 74, 357-372.
- Bonneau, M., 1985.** Le "nouveau dépérissement" des forêts. Symptômes, causes possibles, importance éventuelle de la nature des sols. *Science du sol* 4, 239-251.
- Bonneau, M., 1989.** Que sait-on maintenant des causes de "dépérissement" des forêts? *Revue Forestière Française* XLI, 367-385.
- Bonneau, M., 1993.** Fertilisation sur résineux adultes (*Picea abies* Karst et *Abies alba* Mill) dans les Vosges : composition foliaire en relation avec la défoliation et le jaunissement. *Annals of Forest Science* 50, 159-175.
- Bonneau, M., 1995.** Fertilisation des forêts dans les pays tempérés. *Ecole Nationale du Génie Rural, Des Eaux et Des Forêts* (Eds.), Nancy, France. 367 pp.
- Bonneau, M., Faivre, P., Gury, M., Hétier, J.-M. et Le Tacon, F., 1978.** Carte pédologique de France à 1/100000ème Saint-Dié. Notice explicative. INRA, Versailles, France. 159 pp.
- Bonneau, M. et Fricker, C., 1985.** Le dépérissement des forêts dans le massif vosgien : relations possibles avec la pollution atmosphérique. *Revue Forestière Française* XXXVII, 105-126.
- Bonneau, M. et Landmann, G., 1988.** De quoi la forêt est-elle malade? *La Recherche* 205, 1542-1553.
- Bonneau, M., Landmann, G. et Nys, C., 1991.** Fertilization of declining conifer stands in the Vosges and in the French Ardennes. *Water, Air and Soil Pollution* 54, 577-594.

- Bonneau, M., Landmann, G. et Adrian, M., 1992.** La fertilisation comme remède au dépérissement des forêts en sol acide : essais dans les Vosges. *Revue Forestière Française* XLIV,; 207-223.
- Bonneau, M. et Souchier, B. (Ed.), 1994.** Pédologie 2 : Constituants et propriétés du sol. Masson, Paris. 665 pp.
- Bonneau, M. et Nys, C., 1997.** Effets des amendements calci-magnésiques en forêt. *Compte rendu de l'Académie d'Agriculture Française* 83, 161-169.
- Bonneau, M., 2005.** Evolution of the mineral fertility of an acidic soil during a period of ten years in the Vosges Mountains (France). Impact of humus mineralisation. *Annals of Forest Science* 62, 253–260.
- Borken, W. et Brumme, R., 1997.** Liming practice in temperate forest ecosystems and the effects on CO₂, N₂O and CH₄ fluxes. *Soil Use and Management* 13, 251-257.
- Bouché, M. B., 1972.** Lombriciens de France. *Ecologie et systématique*. INRA (Ed.), Paris. 671 pp.
- Boudot, J.P., Becquer, T., Merlet, D. et Rouiller, J., 1994.** Aluminium toxicity in declining forests: a general overview with a seasonal assessment in a silver fir forest in the Vosges mountains (France). *Annals of Forest Science* 51, 27–51.
- Boudot, J.P., Maitat, O., Merlet, D. et Rouiller, J., 2000.** Soil solutions and surface water analysis in two contrasted watersheds impacted by acid deposition, Vosges mountains, N.E. France: interpretation in terms of Al impact and nutrient imbalance. *Chemosphere* 41, 1419-1429.
- Bradley, D. C. et Ormerod, S. J., 2002.** Long-term effects of catchment liming on invertebrates in upland streams. *Freshwater Biology* 47, 161-171.
- Bronick, C. J. et Lal, R., 2005.** Soil structure and management: a review. *Geoderma* 124, 3-22.
- Bruneau, P. M. C., Davidson, D. A. et Grieve, I. C., 2004.** An evaluation of image analysis for measuring changes in void space and excremental features on soil thin sections in an upland grassland soil. *Geoderma* 120, 165-175.
- Briones, M.J.I., Bol, R., Sleep, D., Sampedro, L., 1999** Isotopic Ecology of Earthworms under Grassland and Arable Cropping Systems. *Pedobiologia* 43, 675–683.
- Brolemann, H.W., 1930.** Éléments d'une Faune de Myriapodes de France: Chilopodes. *Faune de France* 25. Imprimerie Toulousienne, Toulouse. 405 pp.
- Brolemann, H.W., 1935.** Myriapodes Diplopodes (Chilognathes I). *Faune de France* 29. Paul Lechevalier (Eds.), Paris. 368 pp.
- Brown, G. G., Barois, I. et Lavelle, P., 2000.** Regulation of soil organic matter dynamics and microbial activity in the drilosphere and the role of interactions with other edaphic functional domains. *European Journal of Soil Biology* 36, 177-198.
- Brussaard, L., 1998.** Soil fauna, guilds, functional groups and ecosystem processes. *Applied Soil Ecology* 9, 123-135.
- Buck, C., Langmaack, M., Schrader, M., 1999.** Nutrient content of earthworm casts influences by different mulch types. *European Journal of Soil Biology* 35, 23–30.

- Buckton**, S. T. et Ormerod, S. J., 1997. Effects of liming on the Coleoptera, Hemiptera, Araneae and Opiliones of catchment wetlands in Wales. *Biological Conservation* 79, 43-57.
- Cacot**, E., Charnet, F., Eisner, N., Léon, P., Ranger J. et Rantien, C., 2006. La récolte raisonnée des houppiers en forêt. Angers, ADEME (collection "Connaître pour agir"). 36 pp.
- Cammaerts**, M. C. et Cammaerts, R., 1980. Food recruitments strategies of the ants *Myrmica sabuleti* and *Myrmica ruginodis*. *Behavioural Processes* 5, 251-270.
- Campbell**, G. et Lee, D., 1996. Atmospheric deposition of sulphur and nitrogen species in the U.K. *Freshwater Biology* 36, 151-167.
- Caner**, L., Zeller, B., Dambrine, E., Ponge, J.-F., Chauvat, M. et Llanque, C., 2004. Origin of the nitrogen assimilated by soil fauna living in decomposing beech litter. *Soil Biology and Biochemistry* 36, 1861-1872.
- Capowiez**, Y., Pierret, A., Daniel, O., Monestiez, P., Kretzschmar, A., 1998. 3D skeleton reconstructions of natural earthworm burrow systems using CAT scan images of soil cores. *Biology and Fertility of Soils* 27, 51-59.
- Capowiez**, Y., 2000. Differences in burrowing behaviour and spatial interaction between the two earthworm species *Aporrectodea nocturna* and *Allolobophora chlorotica*. *Biology and Fertility of Soils* 30, 341-346.
- Capowiez**, Y., Monestiez, P. et Belzunces, L., 2001. Burrow systems made by *Aporrectodea nocturna* and *Allolobophora chlorotica* in artificial cores: morphological differences and effects of interspecific interactions. *Applied Soil Ecology* 16, 109-120.
- Capowiez**, Y., Pierret, A. et Moran, C., 2003. Characterisation of the three-dimensional structure of earthworm burrow systems using image analysis and mathematical morphology. *Biology and Fertility of Soils* 38, 301-310.
- Capowiez**, Y., Dittbrenner, N., Rault, M., Tribskorn, R., Hedde, M. et Mazzia, C., 2009. Earthworm cast production as a new behavioural biomarker for toxicity testing. *Environmental Pollution* 158, 388-393.
- Capowiez**, Y., Sammartino, S. et Michel, E., 2011. Using X-ray tomography to quantify earthworm bioturbation non-destructively in repacked soil cores. *Geoderma*, 162, 124-131.
- Chagnon**, M., Paré, D., Hébert, C. et Camiré, C., 2001. Effects of experimental liming on collembolan communities and soil microbial biomass in a southern Quebec sugar maple (*Acer saccharum* Marsh.) stand. *Applied Soil Ecology* 17, 81-90.
- Chahartaghi**, M., Langel, R., Scheu, S., Ruess, L., 2005. Feeding guilds in Collembola based on nitrogen stable isotope ratios. *Soil Biology and Biochemistry* 37, 1718-1725.
- Chan**, K. Y., Baker, G. H., Conyers, M. K., Scott, B. et Munro, K., 2004. Complementary ability of three European earthworms (Lumbricidae) to bury lime and increase pasture production in acidic soils of south-eastern Australia. *Applied Soil Ecology* 26, 257-271.
- Chauvin**, G., Gueguen, A. et Strullu, D. G., 1976. A propos d'une infestation des hêtres en Bretagne par l'*Orchestes fagi* L. (coléoptère Curculionidae). *Revue Forestière Française*, XXVIII 343-348.

- Chessel**, D., Dufour, A.B. et Thioulouse, J., 2004. The ade4 package-I- One-table methods. *R News* 4:5-10.
- Chevassus-au-Louis**, B., Salles, J. M., et Pujol, J. L., 2009. Approche économique de la biodiversité et des services liés aux écosystèmes. Centre d'analyse stratégique. La Documentation française (Ed.), France. 376 pp.
- Chiwa**, M., Kim H. D. et Sakugawa, H., 2003. Rainfall, streamflow, and throughfall chemistry at urban- and mountain-facing sites at Mt.Gokurakuji, Hiroshima, Western Japan. *Water, Air and Soil Pollution* 146, 93-109.
- Chopard**, L. 1922. Orthoptères et Dermaptères. Faune de France. Volume 3. Paul Lechevalier (Ed.), Paris. 212 pp.
- Clausen**, C.P., 1931. Two citrus leaf miners of the Far East. Numéro 152 de Technical Bulletin (United States. Dept. of Agriculture (Ed). 14 pp.
- Clivot**, H., Pagnout, C., Aran, D., Devin, S., Bauda, P., Poupin, P. et Guérold, F., in press. Changes in soil bacterial communities following liming of acidified forests. *Applied Soil Ecology*.
- Coiffait**, H., 1974. Coléoptères staphylinides de la région paléartique occidentale, Volume 2. Supplément à la Nouvelle Revue d'Entomologie 4, 1-593.
- Cole**, L., Buckland, S.M., Bardgett, R.D., 2008. Influence of disturbance and nitrogen addition on plant and soil animal diversity in grassland. *Soil Biology and Biochemistry* 40, 505–514.
- Coleman**, D. C., Crossley, D. A. et Hendrix, P. F., 2004. Fundamentals of soil ecology, Elsevier Academic Press, London. 408 pp.
- Connell**, J.H., 1978. Diversity in tropical rain forests and coral reefs. *Science* 199, 1302–1310.
- Conyers**, M. K., 2006. Liming and Lime Materials. In: Encyclopedia of Soil Science. Second Edition, Lal., R. (Ed.), Taylor and Francis/ Decker/CRC, Boca Raton, FL, USA, 1034-1036.
- Cooper**, D. M., 2005. Evidence of sulphur and nitrogen deposition signals at the United Kingdom Acid Waters Monitoring Network sites. *Environmental Pollution* 137, 41-54.
- Cortet**, J., Vauflery, A.G.-D., Poinot-Balaguer, N., Gomot, L., Texier, C. et Cluzeau, D., 1999. The use of invertebrate soil fauna in monitoring pollutant effects. *European Journal of Soil Biology* 35, 115-134.
- Costanza**, R., D'Arge, R., De Groot, R., Farber, S., Grasso, M., Hannon, B., Limburg, K., Naeem, S., O'Neill, R. V., Paruelo, J., Raskin, R. G., Sutton, P. et Van Den Belt, M., 1997. The value of the world's ecosystem services and natural capital. *Nature* 387, 253-260.
- Crawley**, M.J., 2007. The R Book. Wiley Edition, New York, 942 pp.
- Cristofoli**, S., Mahy, G., Kekenbosch, R. et Lambeets, K., 2010. Spider communities as evaluation tools for wet heathland restoration. *Ecological Indicators* 10, 773-780.
- Curry**, J., 2004. Factors affecting the abundance of earthworms in soils. In: *Earthworm Ecology* Edwards, C.A. (Ed.), CRC Press, Boca Raton, FL, USA, 91-113.
- Curry**, J. P. et Schmidt, O., 2007. The feeding ecology of earthworms. A review. *Pedobiologia* 50, 463-477.

- Dambrine**, E., Bonneau, M. et Nourrison, G., 1994. Apport de pollution et de nutriments par l'atmosphère aux peuplements forestiers vosgiens : intensité, variations spatiales et historiques et conséquences sur la nutrition des forêts. *Annales Scientifiques de la Réserve de la Biosphère des Vosges du Nord* 3, 7-24.
- Dambrine**, E., Ulrich, E., Cénac, N., Durand, P., Gauquelin, T., Mirabel, P., Nys, C., Probst, A., Ranger, J. et Zephoris, M., 1995. Atmospheric deposition in France and possible relation with forest decline. In: *Forest Decline and atmospheric deposition effects in the french mountains*. G. Landmann et M. Bonneau (Eds.), Springer Verlag, Berlin, Germany, pp. 177–200.
- Dambrine**, E., Thomas, A.-L., Party, J.-P., Probst, A., Boudot, J.-P. , Duc, M., Dupouey, J.-L., Gégout, J.-C., Guérold, F., King, D., Landmann, G., Maitat, O., Nicolai, M., Pollier B. et Thimonier, A., 1998. Acidité des écosystèmes forestiers dans les Vosges gréseuses : distribution, évolution, rôle des dépôts atmosphériques et conséquences biologiques. *Compte-rendu de l'Académie d'Agriculture Française* 84, 75-94.
- Dambrine**, E., Pollier, B., Poszwa, A., Ranger, J., Probst, A., Viville, D., Biron, P., Granier, A., 1998. Evidence of current soil acidification in spruce stands in the Vosges Mountains, north-eastern France. *Water, Air and Soil Pollution* 105, 43–52.
- Dambrine**, E., Party, J.-P., Pollier, B., Nicolai, M., Probst, A., Rozin, C. et Duc, M., 1999. Acidification des eaux de source et saturnisme dans le massif vosgien. *Revue Forestière Française* LI-2, 173-183.
- Dangles**, O. et Guérold, F., 2000. Structural and functional responses of benthic macroinvertebrates to acid precipitation in two forested headwater streams (Vosges Mountains, north-eastern France). *Hydrobiologia* 418, 25-31.
- Davidson**, D. A., Bruneau, P.M. C., Grieve, I.C. et Wilson, C.A., 2004. Micromorphological assessment of the effect of liming on faunal excrement in an upland grassland soil. *Applied Soil Ecology* 26, 169-177.
- de Bello**, F., Lavorel, S., Díaz, S., Harrington, R., Cornelissen, J. H. C., Bardget, R., Berg, M. P., Cipriotti, P., Feld, C.K., Hering, D., de Silva, P. M., Potts, S., Sandin, L., Sousa, J. P., Storkey, J., Wardle, D. A. et Harrison, P. A., 2010. Towards an assessment of multiple ecosystem processes and services via functional traits. *Biodiversity and Conservation*, 19, 2873-2893.
- De Goede**, R.G.N., Dekker, H.H., 1993. Effects of liming and fertilization on nematode communities in coniferous forest soils. *Pedobiologia* 37, 193–209.
- Deleporte**, S. et Tillier, P., 1999. Long-term effects of mineral amendments on soil fauna and humus in an acid beech forest floor. *Forest Ecology and Management* 118, 245-252.
- Demange**, J.M., 1981. Les Mille-pattes – myriapodes : généralités, morphologie, écologie, éthologie, détermination des espèces de France. Boubée. 284 pp.
- Derome**, J., 1990. Effects of forest liming on the nutrient status of podzolic soils in Finland. *Water, Air and Soil Pollution* 54, 337-350.
- de Ruiter**, P. C., Neutel, A.-M. et Moore, J. C., 1998. Biodiversity in soil ecosystems: the role of energy flow and community stability. *Applied Soil Ecology* 10, 217-228.

- De Silva**, P.M.C.S. et van Gestel, C.A.M., 2009. Comparative sensitivity of *Eisenia andrei* and *Perionyx excavatus* in earthworm avoidance tests using two soil types in the tropics. *Chemosphere* 77, 1609–1613.
- Devêvre**, O., Garbaye, J. et Roquebert, M. F., 1994. Jaunissement de l'épicéa commun sur sol acide dans les Vosges et champignons rhizosphériques. *Revue Forestière Française* XLVI, 117-126.
- Diagne**, A., 1982. Effets d'une fertilisation minérale sur l'humification, les cycles biologiques et la productivité d'une hêtraie acidiphile sur grès de l'est de la France. Nancy, Université de Nancy I. 78 pp.
- Dittbrenner**, N., Moser, I., Triebkorn, R. et Capowiez, Y., 2011. Assessment of short and long-term effects of imidacloprid on the burrowing behaviour of two earthworm species (*Aporrectodea caliginosa* and *Lumbricus terrestris*) by using 2D and 3D post-exposure techniques. *Chemosphere* 84, 1349-1355.
- Doguet**, S., 1994. Coléoptères Chrysomelidae, Volume 2. Alticinae. Faune de France 80. Fédération Française des sociétés de Sciences Naturelles (Eds.), Paris. 694 pp.
- Doran**, J.W. et Zeiss, M.R., 2000. Soil health and sustainability: managing the biotic component of soil quality. *Applied Soil Ecology* 15, 3–11.
- Dray**, S., Dufour, A.B. et Chessel, D., 2007. The ade4 package-II: two-table and K-table methods. *R News* 7, 47–52.
- Driscoll**, C. T., Lawrence, G. B., Bulger, A. J., Butler, T. J., Cronan, C., Eagar, S.C., Lambert, K. F., Likens, G. E., Stoddard J. L. et Weathers, K. C., 2001. Acidic Deposition in the Northeastern United States: Sources and Inputs, Ecosystem Effects, and Management Strategies. *BioScience* 51, 180-198.
- Dufrêne**, M., Legendre, P., 1997. Species assemblages and indicator species: the need for a flexible asymmetrical approach. *Ecological Monographs* 67, 345–366.
- DSF** et. Reuter, J. C., 2005. Problèmes phytosanitaires sur hêtre dans le Nord-Est. Ministère de l'Agriculture et de la Pêche. 4 pp. http://agriculture.gouv.fr/IMG/pdf/2004_hetre.pdf.
- DSF**, Goudet, M. et Nageleisen, L.-M., 2011. Réaction des peuplements forestiers après une crise : cas des hêtraies du Massif-central et du Nord-est après 2005. Ministère de l'Agriculture et de la Pêche. 6pp. http://agriculture.gouv.fr/IMG/pdf/Deperissement_hetre.pdf
- Duchaufour**, P., 1983. Pédologie, 1. Pédogénèse et classification. 2ème édition, Masson, Paris. 491 pp.
- Duchaufour**, P., 1991. Pédologie. Sol, végétation, environnement. 3ème édition, Masson, Paris. 289 pp.
- Duchaufour**, P. et Bonneau, M., 1959. Une nouvelle méthode de dosage du phosphore assimilable dans les sols forestiers. *Bulletin de l'AFES* 41:193–198.
- Edwards**, C.A., 2002. Assessing the effects of environmental pollutants on soil organisms, communities, processes and ecosystems. *European Journal of Soil Biology* 38, 225–231.
- Edwards**, C. A., 2004. Earthworm ecology, Second Edition. Boca Raton, CRC Press, FL, USA. 441 pp.

- Edwards**, C.A. et Bohlen, P.J., 1996. Biology and Ecology of Earthworms. Chapman and Hall, London. 426 pp.
- EMEP**, 1999. Transboundary acid deposition in Europe. EMEP emission data. Status report 1999 of the European Monitoring and Evaluation Programme. EMEP/MS-C-W Report 1/1999. <http://www.emep.int/ladm.html>.
- Ernsting**, G., Isaaks, J. A. et Berg, M. P., 1992. Life cycle and food availability in *Notiophilus biguttatus* (Coleoptera, Carabidae). Ecological Entomology 17, 33-42.
- Fábián**, M., 1998. The effects of different methods of preservation on the ^{15}N concentration in *Folsomia candida* (Collembola). Applied Soil Ecology 9, 101-104.
- FAO**, 2010. Evaluations des ressources forestières mondiales 2010. 12 pp. www.fao.org/forestry/fra2010
- FAO**, 2011. L'état des ressources forestières - Analyse régionale. 29 pp. www.fao.org
- Fölster**, J. et Wilander, A., 2002. Recovery from acidification in Swedish forest streams. Environmental Pollution 117, 379-389.
- Formanek**, P. et Vranova, V., 2002. A contribution to the effect of liming on forest soils: review of literature. Journal of Forest Science 48, 182-190.
- Fottova**, D., 2003. Trend in sulphur and nitrogen deposition fluxes in the Geomon Network, Czech Republic, between 1994 and 2000. Water, Air and Soil Pollution 150, 73-87.
- Fowler**, D., Smith, R. I., Muller, J. B. A., Hayman G. et Vincent, K. J., 2005. Changes in the atmospheric deposition of acidifying compounds in the UK between 1986 and 2001. Environmental Pollution 137, 15-25.
- Francis**, G.S., Fraser, P. M., 1998. The effects of three earthworm species on soil macroporosity and hydraulic conductivity. Applied Soil Ecology 10, 11-19.
- Frank**, J. et Stuanes, A. O., 2003. Short-term effects of liming and vitality fertilization on forest soil and nutrient leaching in a Scots pine ecosystem in Norway. Forest Ecology and Management 176, 371-386.
- Frochot**, H., Picard J. F. et Dreyfus, P., 1986. La végétation herbacée obstacle aux plantations. Revue Forestière Française XXXVIII, 271-279.
- Frouz**, J., 1999. Use of soil dwelling Diptera (Insecta, Diptera) as bioindicators: a review of ecological requirements and response to disturbance. Agriculture, Ecosystems & Environment 74, 167-186.
- Frouz**, J., Keplin, B., Pizl, V., Tajovsky, K., Stary, J., Lukesova, A., Novakova, A., Balik, V., Hanel, L., Materna, J., Düker, C., Chalupsky', J., Rusek, J. et Heinkele, T., 2001. Soil biota and upper soil layer development in two contrasting post-mining chronosequences. Ecological Engineering 17, 275-284.
- Frouz**, J., Kalcik, J. Et Velichova, V., 2011. Factors causing spatial heterogeneity in soil properties, plant cover, and soil fauna in a non-reclaimed post-mining site. Ecological Engineering 37, 1910-1913.

- Gaymard, H.**, 2010. L'office national des forêts outil d'une volonté - Rapport à Monsieur le Président de la République. 66 pp.
- Gégout, J.-C.** et **Piedallu, C.**, 2002. Cartographie automatique des stations forestières du massif vosgien. Convention de recherche Ecofor/ENGREF n°2000.43, 37.
- Geissen, V.**, et **Brümmer, G.W.**, 1999. Decomposition rates and feeding activities of soil fauna in deciduous forest soils in relation to soil chemical parameters following liming and fertilization. *Biology and Fertility of Soils* 29, 335–342.
- Genet, H.**, 2009. Effets du vieillissement et de la fertilité minérale sur l'allocation du carbone entre la croissance, le stockage de réserves et la reproduction chez le chêne et le hêtre. Nancy, UHP 237 pp.
- Geoffroy, J.-J.** et **Iorio, E.**, 2009. The French centipede fauna (Chilopoda): updated checklist and distribution in mainland France, Corsica and Monaco. *Soil Organisms* 81, 671-694
- Girard, M.-C.**, **Walter, C.**, **Rémy, J.-C.**, **Berthelin, J.** et **Morel, J. L.**, 2005. Sols et environnement. Dunod, Paris. 816 pp.
- Godbold, D.L.**, 2003. Managing acidification and acidity in forest soils. In: *Handbook of Soil Acidity* Rengel, Z. et **Dekker, M.** (Eds.). New York, 438 - 455.
- Godbold, D.L.** et **Hüttermann, A.**, 1994. Effects of Acid Rain on Forest Processes. Wiley-Liss. Inc., New York, 419 pp.
- Gotelli, N.** et **Colwell, R. K.**, 2001. Quantifying biodiversity: Procedures and pitfalls in the measurement and comparison of species richness. *Ecology Letters* 4, 379-391.
- Graefe, U.** et **Beylich, A.**, 2003. Critical values of soil acidification for annelid species and the decomposer community. *Newsletter on Enchytraeidae* 8, 51–55.
- Graf Pannatier, E.**, **Luster, J.**, **Zimmermann, S.**, **Blaser, P.**, 2005. Acidification of soil solution in a chestnut forest stand in southern Switzerland: are there signs of recovery. *Environmental Science and Technology* 39, 7761–7767.
- Grieve, I. C.**, **Davidson D.A.** et **Bruneau, P.M.C.**, 2005. Effects of liming on void space and aggregation in an upland grassland soil. *Geoderma* 125, 39-48.
- Guérol, F.**, **Boudot, J.P.**, **Jacquemin, G.**, **Vein, D.**, **Merlet, D.** et **Rouiller, J.**, 2000. Macroinvertebrate community loss as a result of headwater stream acidification in the Vosges Mountains (N–E France). *Biodiversity and Conservation* 9, 767–783.
- Hågvar, S.** et **Amundsen, T.**, 1981. Effects of liming and artificial acid rain on the mite (Acari) fauna in coniferous forest. *Oikos* 37, 7–20.
- Hågvar, S.**, 1987. What is the importance of soil acidity for the soil fauna? *Fauna* 40, 64–72.
- Halaj, J.**, **Peck, R.W.** et **Niwa, C.G.**, 2005. Trophic structure of a macroarthropod litter food web in managed coniferous forest stands: a stable isotope analysis with $\delta^{15}\text{N}$ and $\delta^{13}\text{C}$. *Pedobiologia* 49, 109-118.
- Haimi, J.** et **Einbork, M.**, 1992. Effects of endogeic earthworms on soil processes and plant growth in coniferous forest soil. *Biology and Fertility of Soils* 13, 6–10.

- Haimi, J.**, 1995. Effects of an introduced earthworm *Aporrectodea velox* on nutrient dynamics of forest soil. *Acta Zoologica Fennica* 196, 67-70.
- Haimi, J.** et Mätäsniemi, L., 2002. Soil decomposer animal community in heavy-metal contaminated coniferous forest with and without liming. *European Journal of Soil Biology* 38, 131-136.
- Hallbäck, L.** et Zhang, L. Q., 1998. Effects of experimental acidification, nitrogen addition and liming on ground vegetation in a mature stand of Norway spruce (*Picea abies* (L.) Karst) in SE Sweden. *Forest Ecology and Management* 108, 201-213.
- Haynes, R. J.** et Naidu, R., 1998. Influence of lime, fertilizer and manure applications on soil organic matter content and soil physical conditions: a review. *Nutrient Cycling in Agroecosystems* 51, 123-137.
- Hazelton, P.A.** et Murphy, B., 2007. *Interpreting Soil Test Results, What Do All The Numbers Mean?* Commonwealth Scientific and Industrial Research Organization Publishing (CSIRO), Australie. 152 pp.
- Hedde, M.**, Lavelle, P., Joffre, R., Jiménez, J. J. et Decaens, T., 2005. Specific functional signature in soil macro-invertebrate biostructures. *Functional Ecology* 19, 785-793.
- Hedlund, K.**, Griffiths, B., Christensen, S., Scheu, S., Setälä, H., Tschamntke, T. et Verhoef, H., 2004. Trophic interactions in changing landscapes: responses of soil food webs. *Basic and Applied Ecology* 5, 495-503.
- Hirth, J. R.**, Li, G.D., Chan, K.Y., Cullis, B.R., 2009. Long-term effects of lime on earthworm abundance and biomass in an acidic soil on the south-western slopes of New South Wales, Australia. *Applied Soil Ecology* 43, 106-114.
- Hofmann, T.A.** et Mason, C.F., 2006. Importance of management on the distribution and abundance of Staphylinidae (Insecta: Coleoptera) on coastal grazing marshes. *Agriculture Ecosystems and Environment* 114, 397-406.
- Holland, J.**, 2007. Sensitivity of Cerambycid Biodiversity Indicators to Definition of High Diversity. *Biodiversity and Conservation* 16, 2599-2609.
- Hruska, J.** et Kram, P., 1994. Aluminium chemistry of the root zone of forest soil affected by acid deposition at the Lysina catchment. Czech Republic. *Ecological Engineering* 3, 5-16.
- Huber, C.**, Baier, R., Gottlein, A., et Weis, W., 2006. Changes in soil, seepage water and needle chemistry between 1984 and 2004 after liming an N-saturated Norway spruce stand at the Höglwald, Germany. *Forest Ecology and Management* 233, 11-20.
- Huettl, R. F.**, 1989. Liming and fertilization as mitigation tools in declining forest ecosystems. *Water, Air and Soil Pollution* 44, 93-118.
- Huettl, R. F.** et Zoettl, H. W., 1993. Liming as a mitigation tool in Germany's declining forests- reviewing results from former and recent trials. *Forest Ecology and Management* 61, 325-338.
- Hund-Rinke, K.**, Achazi, R., Römbke, J. et Warnecke, D., 2003. Avoidance test with *Eisenia fetida* as indicator for the habitat function of soils. *Journal of Soils and Sediments* 3, 7-12.
- Hund-Rinke, K.**, Lindemann, M., Simon, M., 2005. Experiences with novel approaches in earthworm testing alternatives. *Journal of Soils and Sediments* 5, 233-239.

- Hüttl**, R. F. et **Schneider**, B. U., 1998. Forest ecosystem degradation and rehabilitation. *Ecological Engineering* 10, 19-31.
- IFN**, 2007. Massif vosgien et collines périphériques. Inventaire Forestier National. 22 pp. www.ifn.fr/spip/IMG/pdf/RF-Massif_vosgien.pdf.
- IFN**, 2008. La forêt en chiffres et en cartes. 25 pp. www.ifn.fr
- IFN**, 2010. Indicateurs de gestion durable des forêts françaises métropolitaines. 200 pp. www.ifn.fr
- Ingerslev**, M. et **Hallbäck**, L., 1999. Above ground biomass and nutrient distribution in a limed and fertilized Norway spruce (*Picea abies*) plantation: Part II. Accumulation of biomass and nutrients. *Forest Ecology and Management* 119, 21-38.
- ISO**, 2006. Soil quality-avoidance test for testing the quality of soils and toxicity of chemicals—test with earthworms (*Eisenia fetida*). In: International Standard Organization Guideline No. 17512-1.
- Jeannel**, R., 1941. Faune de France. Coléoptères Carabiques. Première partie, 39. Fédération Française des Sociétés de Sciences Naturelles, Paris, 577 pp.
- Jeannel**, R., 1942. Faune de France. Coléoptères Carabiques. Deuxième partie, 40. Fédération Française des Sociétés de Sciences Naturelles, Paris, 608 pp.
- Jégou**, D., **Cluzeau**, D., **Wolf**, H.J., **Gandon**, Y. et **Tréhen**, P., 1997. Assessment of the burrow system of *Lumbricus terrestris*, *Aporrectodea giardi*, and *Aporrectodea caliginosa* using X-ray computed tomography. *Biology and Fertility of Soils* 26, 116–121.
- Jégou**, D., **Hallaire**, V., **Cluzeau**, D. et **Tréhen**, P., 1999. Characterization of the burrow system of the earthworms *Lumbricus terrestris* and *Aporrectodea giardi* using X-ray computed tomography and image analysis. *Biology and Fertility of Soils* 29, 314-318.
- Jégou**, D., **Capowiez**, Y. et **Cluzeau**, D., 2001. Interactions between earthworm species in artificial soil cores assessed through the 3D reconstruction of the burrow systems. *Geoderma* 102, 123-137.
- Jones**, C. G., **Lawton**, J. H. et **Shachak**, M., 1994. Organisms as ecosystem engineers. *Oikos* 69, 373-386.
- Jones**, T.H. et **Bradford**, M.A., 2001. Assessing the functional implications of soil biodiversity in ecosystems. *Ecological Research* 16, 845–858.
- Joschko**, M., **Graff**, O., **Müller**, P.C., **Kotzke**, K., **Lindner**, P., **Pretschner**, D.P. et **Larink**, O., 1991. A non-destructive method for the morphological assessment of earthworm burrow systems in three dimensions by X-ray computed tomography. *Biology and Fertility of Soils* 11, 88-92.
- Jouquet**, P., **Bottinelli**, N., **Podwojewski**, P., **Hallaire**, V. et **Tran Duc**, T., 2008. Chemical and physical properties of earthworm casts as compared to bulk soil under a range of different land-use systems in Vietnam. *Geoderma* 146, 231-238.
- Judas**, M., **Schauermann**, J. et **Meiwes**, K.-J., 1997. The inoculation of *Lumbricus terrestris* L. in an acidic spruce forest after liming and its influence on soil properties. *Soil Biology and Biochemistry* 29, 677-679.

- King, G.A.**, 2012. Isotopes as palaeoeconomic indicators: New applications in archaeoentomology. *Journal of Archaeological Science* 39, 511-520.
- Kirk, G. J. D.**, Bellamy, P. H. et Lark, R. M., 2010. Changes in soil pH across England and Wales in response to decreased acid deposition. *Global Change Biology* 16, 3111-3119.
- Kladivko, E.J.** et Timmenga, H.J., 1990. Earthworms and agricultural management. In: *Rhizosphere Dynamics*, Box, J.E. et Hammond, L.C. (Eds.), Westview Press, Boulder, USA, 192-216.
- Korenko, S.**, Kula, E., Holec, M., Jarab, M. et Michalková, V., 2008. Influence of liming on the epigeic spider (Araneae) community of the Krusné hory Mts. (Czech Republic). *European Journal of Soil Biology* 44, 559-566.
- Kreutzer, K.**, 1995. Effects of forest liming on soil processes. *Plant and Soil* 168-169, 447-470.
- Krug, E. C.** et Frink, C. R., 1983. Acid rain on acid soil: a new perspective. *Science* 221, 520-525.
- Kuperman, R.G.**, 1996. Relationships between soil properties and community structure of soil macroinvertebrates in oak-hickory forests along an acidic deposition gradient. *Applied Soil Ecology* 4, 125-137.
- Lal, R.**, 2002. *Encyclopedia of Soil Science*. M. Decker (Ed.) NY, USA. 1476 pp.
- Lamb, E. G.**, Bayne, E., Hholloway, G., Schieck, J., Boutin, S., Herbers, J. Et Haughland, D. L., 2009. Indices for monitoring biodiversity change: Are some more effective than others? *Ecological Indicators* 9, 432-444.
- Lambkin, D.C.**, Gwilliam, K.H., Layton, C., Canti, M.G., Pearce, T.G. et Hodson, M.E., 2011. Soil pH governs production rate of calcium carbonate secreted by the earthworm *Lumbricus terrestris*. Ninth International Symposium on the Geochemistry of the Earth's Surface (GES-9). *Applied Geochemistry* 26 (S1), S64-S66.
- Landmann, G.** et Bonneau, M., 1995. Forest decline and atmospheric deposition effects in the French mountains. Berlin. 461 pp.
- Landmann, G.**, Bonneau, M., Bouhot-Delduc, L., Fromard, F., Chéret, V., Dagnac, J. et Souchier, B., 1995. Crown damage in Norway spruce and Silver fir: relation to nutritional status and soil chemical characteristics in the french mountains. In: *Forest decline and atmospheric deposition effects in the french mountains*. G. Landmann and M. Bonneau (Eds.) Berlin, Springer. 39-59.
- Landmann, G.** et Bouhot-Delduc, L., 1995. Ground monitoring of Crown condition of forest trees in the french mountains. In: *Forest decline and atmospheric deposition effects in the french mountains*. G. Landmann and M. Bonneau (Eds.), Berlin, Springer. 3-39.
- Landmann, G.**, Gosselin, F. et Bonhême, I., 2009. Bio2 - Biomasse et Biodiversité Forestière - Augmentation de l'utilisation de la biomasse forestière: implications pour la biodiversité et les ressources naturelles. GIP Ecofor. Ministère de l'Ecologie, de l'Energie, du Développement durable et de la Mer, Paris. 210 pp.
- Langmaack, M.**, Schrader, S., Rapp-Bernhardt, U. et Kotzke, K., 1999. Quantitative analysis of earthworm burrow systems with respect to biological soil-structure regeneration after soil compaction. *Biology and Fertility of Soils* 28, 219-229.

- Larssen**, T., Seip, H. M., Semb, A., Mulder, J., Muniz, I. P., Vogt, R. D., Lydersen, E., Angell, V., Dagang, T. et Eilertsen, O., 1999. Acid deposition and its effects in China: an overview. *Environmental Science & Policy* 2, 9-24.
- Lavelle**, P., 1988. Earthworm activities and the soil system. *Biology and Fertility of Soils* 6, 237-251.
- Lavelle**, P., Chauvel, A., Fragoso, C., 1995. Faunal activity in acid soils. In: *Plant Soil Interactions at Low pH*, Date, R.A. (Ed.). Kluwer Academic Publishers, The Netherlands, 201–211.
- 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., Decaëns, T., Aubert, M., Barot, S., Blouin, M., Bureau, F., Margerie, P., Mora, P. et Rossi, J. P., 2006. Soil invertebrates and ecosystem services. *European Journal of Soil Biology* 42(S1), S3-S15.
- Le Bayon**, R.C., Binet, F., 1999. Rainfall effects on erosion of earthworm casts and phosphorus transfers by water runoff. *Biology and Fertility of Soils* 30, 7–13.
- 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.
- Lebourgeois**, F., Becker, M. et Bonneau, M., 1993. Influence d'une fertilisation minérale sur la croissance radiale de sapinières dépérissantes dans les Vosges. *Revue Forestière Française* XLV(6): 639-650.
- Lefèvre**, Y., 1997. Essai de mise en évidence d'une évolution récente du pH et de la teneur en cations basiques de quelques sols forestiers des Vosges (nord-est de la France). *Annals of Forest Science* 54, 483–492.
- Legendre**, P. et Legendre, L., 1998. *Numerical Ecology*, 2nd edition. Elsevier, Amsterdam. 853 pp.
- Legout**, A., Collet, R., Lienart, P. et Nys, C. (Présentation orale). Cartographie de la fertilité minérale à l'échelle d'un massif forestier.
- Le Tacon**, F. et Oswald, H., 1977. Influence de la fertilisation minérale sur la fructification du Hêtre (*Fagus silvatica*). *Annals of Forest Science*. 34, 89-109.
- Lewis**, J.G.E., 2007. *The biology of centipedes*. Cambridge University Press. United Kingdom. 488 pp.
- Likens**, G. E., Driscoll, C. T. et Buso, D. C., 1996. Long-term effects of acid-rain: Response and recovery of a forest ecosystem. *Science* 272, 244-246.
- Likens**, G. E., Buttler, T. J. et Buso, D. C., 2001. Long- and short-term changes in sulfate deposition: Effects of the 1990 Clean Air Act Amendments. *Biogeochemistry* 52, 1-11.
- Lindenmayer**, D.B., Margules, C.R., Botkin, D.B., 2000. Indicators of biodiversity for ecological sustainable forest management. *Conservation Biology* 14, 941–950.

- Löf**, M., Isacsson, G., Rydberg, D. et Welander, N.T., 2004. Herbivory by the pine weevil (*Hylobius abietis* L.) and short-snouted weevils (*Strophosoma melanogrammum* Först. and *Otiorynchus scaber* L.) during the conservation of a wind-thrown Norway spruce forest into a mixed species plantation. *Forest Ecology and Management* 190, 281-290.
- Löfgren**, S., Cory, N., Zetterberg, T., Larsson, P.-E. et Kronnäs, V., 2009. The long-term effects of catchment liming and reduced sulphur deposition on forest soils and runoff chemistry in southwest Sweden. *Forest Ecology and Management* 258, 567-578.
- Loreau**, M., 1983. Le regime alimentaire de *Abax ater*. *Acta Oecologia- Oecologia Generalis* 4, 253-263.
- Loreau**, M., 1994. Ground beetles in a changing environment: determinants of species diversity and community assembly. In: *Biodiversity, temperate ecosystems and global change*, Boyle, T.J., Boyle, C.E.B. (Eds.), Springer-Verlag, Berlin, 77-98.
- Loureiro**, S., Soares, A.M.V.M. et Nogueira, A.J.A., 2005. Terrestrial avoidance behaviour tests as screening tool to assess soil contamination. *Environmental Pollution* 138, 121-131.
- Lövei**, G. L. et Sunderland, K. D., 1996. Ecology and Behavior of Ground Beetles (Coleoptera : Carabidae). *Annual Review of Entomology* 41, 231-256.
- Lowe**, C.N. et Butt, K.R., 2005. Culture techniques for soil dwelling earthworms: a review. *Pedobiologia* 49, 401-413.
- Luff**, M.L., 1987. Biology of polyphagous ground beetles in agriculture. *Agricultural Zoology Reviews* 2, 237-278.
- Lukkari**, T., Aatsinki, M., Väisänen, A. et Haimi, J., 2005. Toxicity of copper and zinc assessed with three different earthworm tests. *Applied Soil Ecology* 30, 133-146.
- Lukkari**, T. et Haimi, J., 2005. Avoidance of Cu- and Zn-contaminated soil by three ecologically different earthworm species. *Ecotoxicology and Environmental Safety* 62, 35-41.
- Lundström**, U. S., van Breemen, N. et Bain, D., 2000. The podzolization process. A review. *Geoderma* 94, 91-107.
- Lundström**, U. S., Bain, D. C., Taylor, A. F. S. et van Hees, P. A. W., 2003. Effects of Acidification and its Mitigation with Lime and Wood Ash on Forest Soil Processes: A Review. *Water, Air, and Soil Pollution: Focus* 3, 5-28.
- Maraun**, M., Erdmann, G., Fischer, B.M., Pollierer, M.M., Norton, R.A., Schneider, K., Scheu, S., 2011. Stable isotopes revisited: Their use and limits for oribatid mite trophic ecology. *Soil Biology and Biochemistry* 43, 877-882.
- Marc**, P., Canard, A., Ysnel, F., 1999. Spiders (Araneae) useful for pest limitation and bioindication. *Agriculture, Ecosystems & Environment* 74, 229-273.
- Markert**, B.A., Breure, A.M. et Zechmeister, H.G., 2003. *Bioindicators & Biomonitoring. Principles, Concepts and Applications*. Elsevier Science, New York, 997 pp.
- Martin**, A., Balesdent, J. Et Mariotti, A., 1992. Earthworm diet related to soil organic matter dynamics through ¹³C measurements, *Oecologia*, 91, 23-29.

- McCabe**, D.J. et Gotelli, N.J., 2000. Effects of disturbance frequency, intensity, and area on assemblages of stream macroinvertebrates. *Oecologia* 124, 270–279.
- McGeoch**, M.A., Van Rensburg, B.J. et Botes, A., 2002. The verification and application of bioindicators: a case study of dung beetles in a savanna ecosystem. *Journal of Applied Ecology* 39, 661-672.
- McIndoe**, E.C., Bembridge, J.D. et Martin, P., 1998. Improving the accuracy and precision of earthworm laboratory experiments through the use of pretreatment measurements. In: *Advances in Earthworm Ecotoxicology*. Sheppard, S.C., Bembridge, J.D., Holmstrup, M., Posthuma, L. (Eds.). SETAC, Pensacola, 27–34.
- McKenzie**, B.M. et Dexter, A.R., 1993. Size and orientation of burrows made by the earthworms *Aporrectodea rosea* and *A. caliginosa*. *Geoderma* 56, 233-241.
- Mckie**, B. G., Petrin, Z. et Malmqvist, B., 2006. Mitigation or disturbance? Effects of liming on macroinvertebrate assemblage structure and leaf-litter decomposition in the humic streams of northern Sweden. *Journal of Applied Ecology* 43, 780-791.
- McMurray**, C., Hicks, B., McLean, B., Page, S., Polkowsky, B., Rothblatt, S., Shaw, D., Watts, E., McLean, B., Russo, B., Stemshorn, B., Angle, R., Brulotte, R., Everell, M. D., Fawcett, P., Girouard, M., Langdon, R., Lowe, J., Owen, O., Raizenne, M., Rockingham, T., Wallis, H., Farnsworth P. et Puckett, K. 2004. Progress Report 2004. United State-Canada. United States Environment Protection Agency. 43 pp.
- MEA**, 2005. Millenium Ecosystem Assessment: Ecosystems and human well-being: Biodiversity synthesis. Washington D. C., World Resources Institute. 86 pp.
- Mihaljevic**, J. R., 2012. Linking metacommunity theory and symbiont evolutionary ecology. *Trends in Ecology and Evolution*, in press.
- Minagawa**, M. and Wada, E., 1984. Stepwise Enrichment of ^{15}N along Food Chains: Further Evidence and the Relation between $\delta^{15}\text{N}$ and Animal Age, *Geochim. Cosmochim. Acta*, 48, 1135–1140.
- Moncoulon**, D., Probst, A., Martinson, L., 2007. Modelling acidification recovery on threatened ecosystems: application to the evaluation of the Gothenburg Protocol in France. *Water Air and Soil Pollution* 7, 307–316.
- Moore**, J.-D., Duchesne, L. et Ouimet, R., 2008. Soil properties and maple-beech regeneration a decade after liming in a northern hardwood stand. *Forest Ecology and Management* 255, 3460-3468.
- Moretti**, M., Duelli, P., Obrist, M., 2006. Biodiversity and resilience of arthropod communities after fire disturbance in temperate forests. *Oecologia* 149, 312–327.
- Moulder**, B. C. et Reichle, D. E., 1972. Significance of spider predation in the energy dynamics of forest-floor arthropod communities. *Ecology monographs* 42, 473-498.
- Musil**, I. et Pavlicek, V., 2002. Liming of forest soils: effectiveness of particle-size fractions. *Journal of Forest Science* 48, 121-129.
- Muys**, B. et Granval, P., 1997. Earthworms as bio-indicators of forest site quality. *Soil Biology and Biochemistry* 29, 323-328.

- Nahmani, J.** et Rossi, J.-P., 2003. Soil macroinvertebrates as indicators of pollution by heavy metals. *Comptes Rendus Biologies* 326, 295-303.
- Nahmani, J.**, Lavelle, P., Lapied, E. et van Oort, F., 2003. Effects of heavy metal soil pollution on earthworm communities in the north of France. The 7th International Symposium on Earthworm Ecology – Cardiff-Wales – 2002. *Pedobiologia* 47, 663–669.
- Nahmani, J.**, Capowiez, Y. et Lavelle, P., 2005. Effects of metal pollution on soil macroinvertebrate burrow systems. *Biology and Fertility of Soils* 42, 31-39.
- Natal-da-Luz, T.**, Amorim, M.J.B., Römbke, J. et Sousa, J.P., 2008. Avoidance tests with earthworms and springtails: defining the minimum exposure time to observe a significant response. *Ecotoxicology and Environmental Safety* 71, 545–551.
- Nedeltcheva, T.**, 2005. Analyse spatiale de la composition chimique des ruisseaux vosgiens. Nancy, UHP Nancy I. 234 pp.
- Nedeltcheva, T.**, Piedallu, C., Gégout, J.-C., Boudot, J.-P., Angéli, N. et Dambrine, E., 2006. Environmental factors influencing streamwater composition on sandstone (Vosges Mountains). *Annals of Forest Science* 63, 369-376.
- Neilson, R.**, Robinson, D., Marriott, C.A., Scrimgeour, C. M., Hamilton, D., Wishart, J., Boag, B. et Handley, L. L., 2002. Above-ground grazing affects floristic composition and modifies soil trophic interactions, *Soil Biology and Biochemistry* 34, 1507–1512.
- Nentwig, W.**, 1980. The selective prey of linyphiid-like spiders and their space webs. *Oecologia* 45, 236-243.
- Neues, F.**, Hild, S., Epple, M., Martic, O. et Ziegler, A., 2011. Amorphous and crystalline calcium carbonate distribution in the tergite cuticle of moulting *Porcellio scaber* (Isopoda, Crustacea). *Journal of Structural Biology* 175, 10–20
- NF ISO 10694** : Détermination de la teneur en carbone total après combustion (analyse élémentaire).
- NF ISO 13878** : Détermination de la teneur en azote total après combustion (analyse élémentaire).
- NF X 31-147** : Qualité des sols : sols sédiments, mise en solution totale par attaque acide. AFNOR, 12 pp.
- NF X 31-130** : Détermination de la capacité d'échange cationique (CEC). Méthode à l'acétate d'ammonium.
- Niemelä, J.**, 2000. Biodiversity monitoring for decision-making. *Annal Zoologici Fennici* 37, 307–317.
- Novais, S.C.**, Soares, A.M.V.M. et Amorim, M.J.B., 2010. Can avoidance in *Enchytraeus albidus* be used as a screening parameter for pesticides testing? *Chemosphere* 79, 233–237.
- Novotny, V.** et Basset, Y., 2000. Ecological characteristics of rare species in communities of tropical insect herbivores : pondering the mystery of singletons. *Oikos* 89, 564-572.
- Nys, C.**, 2008. L'amendement : un remède à l'acidification des milieux. plaquette INRA.

- Nys, C.** et Flot, J. L., 2005. La restauration des sols forestiers acides (amendement) : base technique, expérience pratique et contexte socio-économique. Journée d'information et de débat "pluies acides, 20 ans après". ECOFOR. Muséum d'Histoire Naturelle (Jardin des Plantes, Paris 5ième).
- Nys, C.,** Picard, J. F. et Dambrine, E., 2004. Restauration de la qualité des sols et des eaux de deux bassins versants situés dans les Vosges gréseuses et les Vosges cristallines. Caractérisation initiale des sites ateliers d'amendement calco-magnésien. Bassins versants de Cornimont et Senones. Nancy.
- Oksanen, J.,** Blanchet, F. G., Kindt, R., Legendre, P., O'Hara, R., B, Simpson, G.L., Solymos, P., Stevens, M. H. H. et Wagner, H., 2010. Vegan: Community Ecology Package. R package version 1. 17-3. <http://CRAN.R-project.org/package=vegan>.
- ONF,** 2007. Rendez-Vous-Techniques de l'ONF n°15. 68 pp. ww.onf.fr
- ONF,** Oudot, G., 2011. Améliorer l'état sanitaire des forêts feuillues de la Vôge. Plaquette ONF.
- Opper, B.,** Németh, P. et Engelmann, P., 2010. Calcium is required for coelomocyte activation in earthworms. *Molecular Immunology* 47, 2047–2056.
- Ormaza-Gonzales, F.I** et Statham, P.J., 1996. A comparison of methods for the determination of dissolved and particulate phosphorus in natural waters. *Ecology* 30, 2739–2747.
- Ormerod, S. J.** et Rundle, S. D., 1998. Effects of experimental acidification and liming on terrestrial invertebrates: implications for calcium availability to vertebrates. *Environmental Pollution* 103, 183-191.
- Oulehle, F.,** Hofmeister, J., Cudlin, P. et Hruska, J., 2006. The effect of reduced atmospheric deposition on soil and soil solution chemistry at a site subjected to long-term acidification, Nacetin, Czech Republic. *Science of The Total Environment* 370, 532-544.
- Owojori, O.J.** et Reinecke, A.J., 2009. Avoidance behaviour of two eco-physiologically different earthworms (*Eisenia fetida* and *Aporrectodea caliginosa*) in natural and artificial saline soils. *Chemosphere* 75, 279–283.
- Paoletti, M.G.,** 1999. Using bioindicators based on biodiversity to assess landscape sustainability. *Agriculture, Ecosystems & Environment* 74, 1–18.
- Party, J.-P.,** 1999. Acidification des sols et des eaux de surface des écosystèmes forestiers français : facteurs, mécanismes et tendances. Taux d'altération sur petits bassins versants silicatés. Application au calcul des charges critiques d'acidité, Université de Strasbourg. 249 pp.
- Party, J.-P.,** 2002. Expérimentation de chaulage dans des bassins versants vosgiens à Senones et Cornimont. Rapport de description des sols à l'état initial. Strasbourg 33 pp.
- Patterson, T., M.** et Coelho, D. L., 2009. Ecosystem services: Foundations, opportunities, and challenges for the forest products sector. *Forest Ecology and Management* 257(8): 1637-1646.
- Pawlowski, L.,** 1997. Acidification: its impact on the environment and mitigation strategies. *Ecological Engineering* 8, 271–288.

- Pearce**, J.L. et Venier, L.A., 2006. The use of ground beetles (Coleoptera: Carabidae) and spiders (Araneae) as bioindicators of sustainable forest management: A review. *Ecological Indicators* 6, 780-793.
- Pedroli-Christen**, A. 1993. Faunistique des Mille-pattes de Suisse. Diplopoda. Documenta Faunistica Helvetiae. Neuchatel, Suisse. 472 pp.
- Pekar**, S., Coddington, J.A. et Blackledge, T.A., 2011. Evolution of stenophagy in spiders (Araneae): evidence based on the comparative analysis of spider diets. *Evolution* 66, 776-806.
- Persson**, T., Lundkvist, H., Wirén, A., Hyvönen R. et Wessén, B., 1989. Effects of acidification and liming on carbon and nitrogen mineralization and soil organisms in mor humus. *Water, Air and Soil Pollution* 45, 77-96.
- Peterson**, B.J., Fry, B., 1987. Stable isotopes in ecosystem studies. *Annual Review of Ecology and Systematics* 18, 293–320.
- Petto**, R., 1990. Abundance and prey of *Coelotes terrestris* (Wider) (Aranea, Agelenidae) in hedges. *Bulletin of British Arachnological Society* 8, 185-193.
- Picard**, J. F., Becker, M. et Lebourgeois, F., 1994. Modifications de la flore et de l'humus induites par un apport de calcium dans différents écosystèmes forestiers du Nord-Est de la France. In : *Forêt et Amendements calcaires*, INRA-CFR: 61-73.
- Pierret**, A., Capowiez, Y., Belzunces, L. et Moran, C. J., 2002. 3D reconstruction and quantification of macropores using X-ray computed tomography and image analysis. *Geoderma* 106, 247-271.
- Pinheiro**, J.C. et Bates, D.M., 2000. *Mixed-effects Models in S and S-Plus*. Springer, New York. 528 pp.
- Pitkänen**, J. et Nuutinen, V., 1997. Distribution and abundance of burrows formed by *Lumbricus terrestris* L. and *Aporrectodea caliginosa* Sav. in the soil profile. *Soil Biology and Biochemistry* 29, 463-467.
- Pollierer**, M.M., Langel, R., Scheu, S. et Maraun, M., 2009. Compartmentalization of the soil animal food web as indicated by dual analysis of stable isotope ratios ($^{15}\text{N}/^{14}\text{N}$ and $^{13}\text{C}/^{12}\text{C}$). *Soil Biology and Biochemistry* 41, 1221-1226.
- Ponge**, J.F., 2003. Humus forms in terrestrial ecosystems: a framework to biodiversity. *Soil biology and Biochemistry* 35, 935-945.
- Ponsard**, S. et Ardit, R., 2000. What Can Stable Isotopes ($\delta^{15}\text{N}$ and $\delta^{13}\text{C}$) Tell about the food web of soil macro-invertebrates. *Ecology* 81, 852–864.
- Post**, D.M., 2002. Using stable isotopes to estimate trophic position: models, methods, and assumptions. *Ecology* 83, 703-718.
- Potthoff**, M., Asche, N., Stein, B., Muhs, A. et Beese, F., 2008. Earthworm communities in temperate beech wood forest soils affected by liming. *European Journal of Soil Biology* 44, 247-254.
- Prechtel**, A., Alewell, C., Armbruster, M., Bittersohl, J., Cullen, J. M., Evans, C. D., Helliwell, R. C., Kopacek, J., Marchetto, A., Matzner, E., Meesenburg, H., Moldan, F., Moritz, K., Vesely, J. et Wright, R., 2001. Response of sulphur dynamics in European catchments to decreasing sulphate deposition. *Hydrology and Earth System Sciences* 5, 311-325.

- Prietzl, J., Mayer, B. et Legge, A. H., 2004.** Cumulative impact of 40-years of industrial sulfur emissions on a forest soil in west-central Alberta (Canada). *Environmental Pollution* 132, 129-144.
- Quinn, G. P. et Keough, M. J., 2002.** Experimental design and data analysis for biologists. Cambridge University Press, Cambridge. 537 pp.
- Rafidison, 1982.** Rôle de la faune dans l'humification: transformation des feuilles de hêtre par un ver anécique (*Nicodrilus velox*). Université de Nancy I. 104 pp.
- Rainio, J. et Niemelä, J., 2003.** Ground beetles (Coleoptera: Carabidae) as bioindicators. *Biodiversity and Conservation* 12, 487-506.
- Ranger, J., Mohamed Ahamed, D. et Geldaye, D., 1994.** Effet d'un amendement calco-magnésien associé ou non à une fertilisation, sur le cycle biogéochimique des éléments nutritifs dans une plantation d'épicéa commun (*Picea abies* Karst) dépérissante dans les Vosges. *Annals of Forest Science* 51, 455-475.
- Räty, M., 2004.** Growth of *Lumbricus terrestris* and *Aporrectodea caliginosa* in an acid forest soil, and their effects on enchytraeid populations and soil properties. *Pedobiologia* 48, 321-328.
- Räty, M. et Huhta, V., 2003.** Earthworms and pH affect communities of nematodes and enchytraeids in forest soil. *Biology and Fertility of Soils* 38, 52-58.
- Räty, M. et Huhta, V., 2004.** Earthworm communities in birch stands with different origin in central Finland. *Pedobiologia* 48, 283-291.
- R Development Core Team, 2008.** R: A Language and Environment for Statistical Computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. <http://www.R-project.org>.
- Reinecke, A.J., Reinecke, S.A., 2004.** Earthworms as test organisms in ecotoxicological assessment of toxicant impacts on ecosystems. In: *Earthworm Ecology*, Edwards, C.A. (Ed.). CRC Press, Boca Ration, FL, 299-320.
- Renaud, J. P., Picard, J. F., Richter, C. et Nys, C., 2000.** Restauration de sols forestiers acides par un amendement calco-magnésien. Cas du Massif Vosgien et de l'Ardenne. Rapport DERF-ONF-INRA. 39 pp.
- Rineau, F., 2008.** Etude des conséquences du chaulage sur la structure et le fonctionnement des communautés d'ectomycorhizes des forêts des Vosges. Nancy. 353 pp.
- Rineau, F. et Garbaye, J., 2009.** Effects of liming on ectomycorrhizal community structure in relation to soil horizons and tree hosts. *Fungal Ecology* 2(3): 103-109.
- Rineau, F., Rose, C., Le Thiec, D. et Garbaye, J., 2010.** Liming in a beech forest results in more mineral elements stored in the mantle of *Lactarius subdulcis* ectomycorrhizas. *Fungal Biology* 114, 1007-1014.
- Rineau, F., Maurice, J.-P., Nys, C., Voiry, H. et Garbaye, J. 2010** Forest liming durably impact the communities of ectomycorrhizas and fungal epigeous fruiting bodies. *Annals of Forest Science* 67, 110.
- Rittner, P. et Roth, M., 1995.** Effects of compost fertilization and liming on the elemental composition of soil invertebrates. *Acta Zoologica Fennica* 196, 254-257.

- Ritz**, K., Black, H.I.J., Campbell, C.D., Harris, J.A. et Wood, C., 2009. Selecting biological indicators for monitoring soils: A framework for balancing scientific and technical opinion to assist policy development. *Ecological Indicators* 9, 1212-1221.
- Roberts**, M. J., 1996. *Spiders of Britain and Northern Europe*. Collins Field Guide. HarperCollins Publishers, London, 373 pp.
- Roberts**, D.W., 2010. labdsv: Ordination and Multivariate Analysis for Ecology. R package version 1.4-1. <http://CRAN.R-project.org/package=labdsv>.
- Robinson**, C.H., Pearce, T.G., Ineson, P., Dickson, D.A. et Nys, C., 1992. Earthworm communities of limed coniferous soils: field observations and implications for forest management. *Forest Ecology and Management* 55, 117–134.
- Robinson**, C. H., Ineson, P., Pearce, T. G. et Parrington, J., 1996. Effects of earthworms on cation and phosphate mobilisation in limed peat soils under *Picea sitchensis*. *Forest Ecology and Management* 86, 253-258.
- Romero**, S.A. et Hardwood, J. D., 2010. Diel and seasonal patterns of prey available to epigeal predators: evidence of food limitation in a linyphiid spider community. *Biological control* 52, 84-90.
- Røssberg**, I., Frank, J. et Stuanes, A. O., 2006. Effects of liming and fertilization on tree growth and nutrient cycling in a Scots pine ecosystem in Norway. *Forest Ecology and Management* 237, 191-207.
- Rosenberg**, W., Nierop, K. G. J., Knicker, H., de Jager, P. A., Kreutzer K. et Weiss, T., 2003. Liming effects on the chemical composition of the organic surface layer of a mature Norway spruce stand (*Picea abies* [L.] Karst.). *Soil Biology and Biochemistry* 35, 155-165.
- Rossi**, J.-P., Mathieu, J., Cooper, M. et Grimaldi, M., 2006. Soil macrofaunal biodiversity in Amazonian pastures: matching sampling with patterns. *Soil Biology and Biochemistry* 38, 2178–2187.
- Rossi**, J.-P., Celini, L., Mora, P., Mathieu, J., Lapied, E., Nahmani, J., Ponge, J.F. et Lavelle, P., 2010. Decreasing fallow duration in tropical slash-and-burn agriculture alters soil macroinvertebrate diversity: a case study in southern French Guiana. *Agriculture, Ecosystems and Environment* 135, 148–154.
- Rossi**, J.-P. et Van Halder, I., 2010. Towards indicators of butterfly biodiversity based on multiscale landscape description. *Ecol. Indic.* 10, 452–458. Rossi, J.-P., 2011a. Rich: an R package to analyse species richness. *Diversity* 3, 112–120.
- Rossi**, J.-P., 2011. Extrapolation and biodiversity indicators: handle with caution! *Ecological Indicators* 11, 1490–1491.
- Ruiz**, N., Mathieu, J., Célini, L., Rollard, C., Hommay, G., Iorio, E. et Lavelle, P., 2011. IBQS: a synthetic index of soil quality based on soil macro-invertebrate communities *Soil Biology and Biochemistry* 43, 2032–2045.
- Rundgren**, S. et Nilson, P., 1997. Sublethal effects of aluminium on earthworms in acid soil: the usefulness of *Dendrodrilus rubidus* (Sav.) in a laboratory test system. *Pedobiologia* 41, 417–436.

- Rusek**, J. et Marshall, V. G., 2000. Impacts of airborne pollutants on soil fauna. *Annual Review of Ecology and Systematics* 31, 395-423.
- Salmon**, S. et Ponge, J-F., 1999. Distribution of *Heteromurus nitidus* (Hexapoda, Collembola) according to soil acidity: interactions with earthworms and predator pressure. *Soil Biology and Biochemistry* 31, 1161-1170.
- Sanders**, D. et Platner, C., 2007. Intraguild interactions between spiders and ants and top down control in a grassland food web. *Oecologia* 150, 611-624.
- Santorufu**, L., Van Gestel, C.A.M., Rocco, A. et Maisto, G., 2012. Soil invertebrates as bioindicators of urban soil quality. *Environmental Pollution* 161, 57-63.
- Satchell**, J.E., 1967. Lumbricidae. In : *Soil Biology*, Burges, A and Raw, F. (Eds.), Academic Press, London. 259-322.
- Schaaf**, W. et Hüttel, R. F., 2006. Experiences with liming in European countries - results of long-term experiments. *Journal of Forest Science* 52, 35-44.
- Scheu**, S. et Falca, M., 2000. 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., 2002. The soil food web: structure and perspectives. *European Journal of Soil Biology* 38, 11-20.
- Schneider**, K., Migge, S., Norton, R.A., Scheu, S., Langel, R., Reineking, A. et Maraun, M., 2004. Trophic niche differentiation in soil microarthropods (Oribatida, Acari): evidence from stable isotope ratios ($^{15}\text{N}/^{14}\text{N}$). *Soil Biology and Biochemistry* 36, 1769-1774.
- Schrader**, S. et Zhang, H., 1997. Earthworm casting: stabilization or destabilization of soil structure? *Soil Biology and Biochemistry* 29, 469-475.
- Seeber**, J., Seeber, G.U.H., Kössler, W., Langel, R., Scheu, S. et Meyer, E., 2005. Abundance and trophic structure of macro-decomposers on alpine pastureland (Central Alps, Tyrol): effects of abandonment of pasturing. *Pedobiologia* 49, 221-228.
- Shipitalo**, M.J., Le Bayon, R.C., 2004. Quantifying the effects of earthworms on soil aggregation and porosity. In: *Earthworm Ecology*, 2nd ed., Edwards, C.A. (Ed.), CRC Press, Boca Raton, FL, 183-200.
- Six**, J., Bossuyt, H., Degryze, S., Denef, K., 2004. A history of research on the link between (micro)aggregates, soil biota, and soil organic matter dynamics. *Soil and Tillage Research* 79, 7-31.
- Soil Survey Staff**, 1999. *Soil Taxonomy*, 2nd ed. USDA, Natural Resources Conservation Service, Washington, DC.
- Souchier**, B., 1971. Evolution des sols sur roches cristallines à l'étage montagnard (Vosges). Nancy, UHP Nancy. 130 pp.
- Sousa**, A., Pereira, R., Antunes, S.C., Cachada, A., Pereira, E., Duarte, A.C. et Goncalves, F., 2008. Validation of avoidance assays for the screening assessment of soils under different anthropogenic disturbances. *Ecotoxicology and Environmental Safety* 71, 661-670.

- Spence**, K.O. et Rosenheim, J.A., 2005. Isotopic Enrichment in Herbivorous Insects: A Comparative Field-Based Study of Variation. *Oecologia* 146, 89–97.
- Springett**, J. A et Syers, J.K., 1984. Effect of pH and calcium content of soil on earthworm cast production in the laboratory. *Soil Biology and Biochemistry* 16, 185-189.
- Sousa**, W.P., 1984. The role of disturbance in natural communities. *Annual Review of Ecology and Systematics* 15, 353–391.
- Stenger**, A., Harou, P. et Navrud, S., 2009. Valuing environmental goods and services derived from the forests. *Valuing Environmental Goods and Services Derived from the Forests. Journal of Forest Economics* 15, 1-14.
- Stoddard**, J. L., 1994. Long-term changes in watershed retention of nitrogen: Its causes and aquatic consequences. *Environmental chemistry of lakes and reservoirs*. L. Baker. Washington, D.C., American Chemical Society. *Advances in Chemistry Series No. 237*.
- Stoddard**, J. L., Jeffries, D. S., Lukewille, A., Clair, T. A., Dillon, P. J., Driscoll, C. T., Forsius, M., Johannessen, M., Kahl, J. S., Kellogg, J. H., Kemp, A., Mannio, J., Monteith, D. T., Murdoch, P. S., Patrick, S., Rebsdorf, A., Skjelkvale, B. L., Stainton, M. P. , Traaen, T., Van Dam, H., Webster, K. E., Wieting, J. et Wilander, A., 1999. Regional trends in aquatic recovery from acidification in North America and Europe. *Nature* 401, 575-578.
- Streets**, D. G., Tsai, N. Y., Akimoto, H. et Oka, K., 2001. Trends in emissions of acidifying species in Asia, 1985-1997. *Water, Air, and Soil Pollution* 130, 187-192.
- Sucker**, C., Puhlmann, H., Zirlewagen, D., von Wilpert, K. et Feger, K. H., 2009. Soil-conservation liming in forests for improved water quality - comparative studies at catchment level. *Hydrologie Und Wasserbewirtschaftung* 53, 250-262.
- Suthar**, S., Singh, S., Dhawan, S., 2008. Earthworms as bioindicator of metals (Zn, Fe, Mn, Cu, Pb and Cd) in soils: Is metal bioaccumulation affected by their ecological category? *Ecological Engineering* 32, 99-107.
- Tang**, D., Lydersen, E., Seip, H. M., Angell, V., Eilertsen, O., Larssen, T., Liu, X., Kong, G., Mulder, J., Semb, A., Solberg, S., Torseth, K., Vogt, R. D., Xiao, J. et Zhao, D., 2001. Integrated monitoring program on acidification of Chinese terrestrial systems (impacts)—A Chinese–Norwegian collaboration project. *Water, Air and Soil Pollution* 130, 1073-1078.
- Theenhaus**, A. et Schaefer, M., 1995. The effects of clear-cutting and liming on the soil macrofauna of a beech forest. *Forest Ecology and Management* 77, 35-51.
- Thorez**, A, Compere, P., Goffinet, G., 1992; Ultrastructure and mineral composition of the tergite cuticle of the iulid millipede *Ophiulus pilosus*. *Berichte des Naturwissenschaftlich-medizinischen Vereins Innsbruck* 10, 63-70.
- Tiunov**, A. V., 2007. Stable isotopes of carbon and nitrogen in soil ecological studies. *Biology Bulletin* 34, 395-407.
- Topp**, W., Thelen, K. et Kappes, H., 2010. Soil dumping techniques and afforestation drive ground-dwelling beetle assemblages in a 25-year-old open-cast mining reclamation area. *Ecol. Eng.* 36, 751–756.

- Toutain**, F., Diagne A. et Le Tacon, F., 1987. Effets d'apports d'éléments minéraux sur le fonctionnement d'un écosystème forestier dans l'Est de la France. *Revue d'Ecologie et de Biologie du Sol* 24, 283-300.
- Traugott**, M., Schallhart, N., Kaufmann, R. et Juen, A., 2008. The feeding ecology of elaterid larvae in central European arable land: new perspectives based on naturally occurring stable isotopes. *Soil Biology and Biochemistry* 40, 342-349.
- Udovic**, M. et Lestan, D., 2010. *Eisenia fetida* avoidance behavior as a tool for assessing the efficiency of remediation of Pb, Zn and Cd polluted soil. *Environmental Pollution* 158, 2766–2772.
- Ulrich**, B., 1983. Soil acidity and its relations to acid deposition. In: Effects of accumulation of air pollutants in forest ecosystems. Ulrich, B., Pankrath, J. D. (Eds.), Reidel Publishing Company. Dordrecht, Boston, London, 127–146.
- Underwood**, A.J., 1992. Beyond BACI: the detection of environmental impacts on populations in the real, but variable, world. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 161, 145-178.
- Underwood**, E.C. et Fisher, B.L., 2006. The role of ants in conservation monitoring: If, when, and how. *Biological Conservation* 132, 166-182.
- Uvarov**, A. V., 2009. Inter- and intraspecific interactions in lumbricid earthworms: Their role for earthworm performance and ecosystem functioning. *Pedobiologia* 53, 1-27.
- van der Heijden**, G., Legout, A., Nicolas, M., Ulrich, E., Johnson, D. W. et Dambrine, E., 2011. Long-term sustainability of forest ecosystems on sandstone in the Vosges Mountains (France) facing atmospheric deposition and silvicultural change. *Forest Ecology and Management* 261, 730-740.
- Vance**, G. F., 2002. Acid Rain and N Deposition. In : Encyclopedia of Soil Science. R. Lal. et M. Dekker (Eds.) Boca Raton, 5-10.
- Vandewalle**, M., de Bello, F., Berg, M., Bolger, T., Dolédec, S., Dubs, F., Feld, C., Harrington, R., Harrison, P., Lavorel, S., da Silva, P., Moretti, M., Niemelä, J., Santos, P., Sattler, T., Sousa, J., Sykes, M., Vanbergen A. et Woodcock, B., 2010. Functional traits as indicators of biodiversity response to land use changes across ecosystems and organisms. *Biodiversity and Conservation* 19, 2921-2947.
- van Gestel**, C.A.M. et Hoogerwerf, G., 2001. Influence of soil pH on the toxicity of aluminium for *Eisenia andrei* (Oligochaeta: Lumbricidae) in an artificial soil substrate. *Pedobiologia* 45, 385–395.
- van Straalen**, 1998. Evaluation of bioindicator systems derived from soil arthropod communities. *Applied Soil Ecology* 9: 429-437.
- Vimmerstedt**, J.P., 1983. Earthworm Ecology in reclaimed opencast coal mining sites in Ohio. In: Earthworm Ecology. Satchell, J.E. (Ed.). Chapman and Hall, London, UK, 229–240.
- Vitz**, A.C. et Rodewald, A. D., 2012. Using stable isotopes to investigate the dietary trophic level of fledgling songbirds. *Journal of Field Ornithology* 83, 73-84.
- Wardle**, D.A., 2002. Communities and Ecosystems: Linking the aboveground and belowground components. Princeton University Press, United Kingdom. 392 pp.

- Wang**, C., Guo, P., Han, G., Feng, X., Zhang, P. et Tian, X., 2010. Effect of simulated acid rain on the litter decomposition of *Quercus acutissima* and *Pinus massoniana* in forest soil microcosms and the relationship with soil enzyme activities. *Science of the Total Environment* 408, 2706–2713.
- Waring**, R.H. et Running, S.W., 2007. *Forest ecosystems: analysis at multiple scales*. Academic Press, San Diego, CA. 370 pp.
- WRB**, IUSS Working Group, 2006. World reference base for soil resources 2006, 2nd ed. World Soil Resour Rep. No. 103. FAO, Rome. 128 pp.
- WGE** Working Group on Effects, 2004. Review and assessment of air pollution effects and their recorded trends United Kingdom. Convention on Long-range Transboundary Air Pollution. Natural Environment Research Council, United Kingdom. 56 pp.
- Weatherley**, N. S., 1988. Liming to mitigate acidification in freshwater ecosystems: A review of the biological consequences. *Water, Air and Soil Pollution* 39, 421-437.
- Whalen**, J., Sampedro, L., Waheed, T., 2004. Quantifying surface and subsurface cast production by earthworms under controlled laboratory conditions. *Biology and Fertility of Soils* 39, 287–291.
- Wilcox**, C., Domínguez, J., Parmelee, R. et McCartney, D., 2002. Soil carbon and nitrogen dynamics in *Lumbricus terrestris* L. middens in four arable, a pasture, and a forest ecosystems. *Biol. Fertil. Soils* 36, 26–34.
- Wilkins**, R.G. et Wilkins, P.C., 2003. *The Role of Calcium and Comparable Cations in Animal Behaviour*. The Royal Society of Chemistry Edition, New Mexico, 217 pp.
- WRB** Classification, 2006. World Reference Base for Soil Resources 2006. In: World Soil Resources Reports No. 103, 2nd ed IUSS, Working Group WRB, FAO, Rome, 128 pp.
- Yunusa**, I.A.M., Braun, M. et Lawrie, R., 2009. Amendment of soil with coal fly ash modified the burrowing habit of two earthworm species. *Applied Soil Ecology* 42, 63–68.
- Zanella**, A., Jabiol, B., Ponge, J.F., Sartori, G., De Waal, R., Van Delft, B., Graefe, U., Cools, N., Katzensteiner, K., Hager, H. et Englisch, M., 2011. A European morpho-functional classification of humus forms. *Geoderma* 164, 138-145.
- Zhao**, Y., Duan, L., Xing, J., Larssen, T., Nielsen, C. P. et Hao, J., 2009. Soil Acidification in China: Is Controlling SO₂ Emissions Enough? *Environmental Science & Technology* 21, 8021-8026.

ANNEXES

LISTE DES ANNEXES

**ANNEXE 1 : RESULTATS OBTENUS A PARTIR DES TESTS D'AMENDEMENTS
REALISES DANS LES VOSGES DANS LES ANNEES 90..... A-D**

**ANNEXE 2 : EXEMPLES DE PROFILS DE SOL OBSERVES SUR LES 4 BASSINS
VERSANTS EN MONTAGNE (CORNIMONT ET SENONES) E-F**

**ANNEXE 3 : ETAT DES CONNAISSANCES SUR LES BASSINS VERSANTS DE
CORNIMONT ET SENONES..... G-H**

**ANNEXE 4 : ETAT DES CONNAISSANCES SUR LES PARCELLES L91 ET C DE
LA FORET DE HUMONT..... I**

**ANNEXE 5 : LISTE DES TAXAS ECHANTILLONNES SUR LES BASSINS
VERSANTS DE CORNIMONT ET SENONES (sol, litière et mousses) J-K**

**ANNEXE 6 : DONNEES BRUTES DES DENSITES DES TAXA ECHANTILLONNES
DANS LES SOLS ET LITIERES DES BASSINS VERSANTS DE
CORNIMONT ET SENONES L-O**

**ANNEXE 7 : PARAMETRES CHIMIQUES DU SOL MESURES SUR LES 4 SITES
ETUDIES.....P-Q**

ANNEXE 1 : RESULTATS OBTENUS A PARTIR DES TESTS D'AMENDEMENT REALISES DANS LES VOSGES DANS LES ANNEES 90.

REFERENCE	TYPE D'ESSAIS D'AMENDEMENT	LIEU/SUBSTRAT/VEGETATION	EFFETS OBSERVES
Bonneau <i>et al.</i> , 1992	essais de fertilisation sur peuplements adultes (1985) 8 essais différents : - Ca 2500kg/ha calcaire broyé + 400kg chaux vive - CaMg 2500kg/ha 12% MgO + 400kg de chaux vive - NPKCaMg 2500kg/ha 12% MgO + 400kg de chaux vive + 200kg/ha d'azote + 200 d'acide phosphorique+ 150kg de K2O - KMg : 500kg/ha	- Rouffach granite à biotite / sapin et Epicéa adultes - Vologne grès permien - Remiremont grès vosgien - Mortagne grès intermédiaire - Russ granite acide de Kagenfels - Grendelbruch granite acide de Kagenfels - Grossmann grès vosgien - Louchbach granite acide du Valtin	- 1 an jusqu'à 5 ans après les traitements avec Ca et CaMg : diminution du taux de défoliation des arbres (pas d'effet supplémentaire avec l'apport de Mg et N+P+K+Mg) - Ca et CaMg : suppression presque totale du jaunissement des aiguilles (<i>i.e.</i> amélioration de la nutrition magnésienne et calcique des arbres) : meilleur résultat pour CaMg que Ca seul - la fertilisation n'a eu son plein effet qu'au bout de 3 ans - diminution de la défoliation sur témoin et amélioration de Ca et Mg dans les sols sur témoin due à des phénomènes climatiques (succession de printemps pluvieux / étés très chauds et très secs) - 4 ans après la fertilisation avec CaMg, Ca augmente jusqu'à 5 cm de profondeur jusqu'à 20 cm, mais pas au-delà de 25 cm / pour Mg : enrichissement jusqu'à 30 cm de profondeur / Al régresse nettement jusqu'à 5cm et moins entre 5 et 30cm / le pH augmente jusqu'à 20cm - Ca/Al encore très faibles même de 10 à 20 cm ; Mg/Al se rapproche du minimum souhaité - augmentation du Ca, Ca/Al, Mg/Al dans les eaux gravitaires du sol / augmentation plus importante dans le traitement NPKCaMg que CaMg (effet d'entraînement des cations par lessivage de l'azote) - le drainage des nitrates n'augmente pas après la fertilisation avec CaMg
Bonneau <i>et al.</i> , 1992	essais sur jeunes peuplements - printemps 1986 12 essais : - Mg 120 g par plant - CaMg 230 g par plant - N + CaMg 63 g par plant	grès / jeunes plantations d'Epicéa ou de Sapin de 5 à 10 ans granites rhyolithes pauvres	- Importance de la solubilité du fertilisant pour avoir un effet plus visible - diminution du taux de jaunissement des aiguilles / effet plus visible avec Mg que CaMg, - ajout de N à CaMg ou Mg dans une plantation carencée en N renforce l'effet de CaMg ou Mg - augmentation de la concentration en Mg dans les plants dès la deuxième année / la teneur en calcium varie peu dans le traitement Mg seul - si seul N est apporté, détérioration de la nutrition magnésienne pendant 2 ans. 4 ans et demi après, l'effet négatif disparaît / annulation de l'effet nuisible des apports azotés sur les jeunes plants avec une fertilisation magnésienne) - fertilisation magnésienne appliquée en surface autour de chaque plant très efficace sur les jeunes plantations jaunissantes / augmentation de la croissance sur des peuplements très dépérissants) - sur les peuplements adultes, une fertilisation calcique ou calco-magnésienne est nettement plus performante
Lebourgeois <i>et al.</i> , 1993	étude dendroécologique / croissance radiale sur essais de 1985 Bonneau (1992) de Sapin - Ca, CaMg, KMg, NPKCaMg	Vologne Mortagne Grendelbruch Russ	- diminution ou léger rétablissement de la croissance radiale des résineux pendant 5 ans sur les sites témoins / rétablissement de la croissance de la plupart des arbres fertilisés - 5 ans après amendement : modification de la composition floristique - ajout de Ca seul ou avec d'autres éléments : amélioration biologique de l'humus - étude de la croissance des sapins entre 1940 et 1990 sur témoin : dépression de croissance juste après les années 70 (révolution industrielle) puis augmentation très forte avec des niveaux jamais observés en 1990 (facteurs climatiques : augmentation de la quantité de pluies, sols plus profonds; et anthropiques : augmentation du CO2 atmosphérique et des dépôts azotés) - accroissement radial et refoliation plus importants observés avec fertilisation : niveau plus élevé pour le traitement NPKCaMg (résultat sûrement expliqué par l'ajout d'azote qui permet une réponse plus rapide du traitement) - seuls les arbres dominants et co-dominants ont une croissance plus forte avec les traitements - pour les arbres avec un taux de défoliation faible, pas d'effet significatif des fertilisants sur la croissance radiale ni sur l'état sanitaire / effet se manifestant surtout sur les sapins avec fort taux de défoliation
Frochot <i>et al.</i> , 1986	avril 1981 canche flexueuse - Ca2 1500kg/ha de CaO - NPKCa2 : 150kg/ha P2O5 + 1500 kg/ha + 150kg/ha de K2SO4 + 200 kg/ha de N	Darney	- dans le traitement avec Ca2, dès l'épandage du calcaire réduction progressive du tapis de Canche / régression assez nette pour les 2 premières années après amendement, avant stabilisation.

REFERENCE	TYPE D'ESSAIS D'AMENDEMENT	LIEU/SUBSTRAT/VEGETATION	EFFETS OBSERVES
Becker <i>et al.</i> , 1992	8 traitements N, P, Ca, N+P, N+Ca, P+Ca, N+P+Ca 200kg/ha N, 150 kg.ha P205, 1500kg.ha CaO	1969 granites <i>Abies Alba</i>	- observation sur 20 ans (1969-1989): l'amendement a modifié la végétation: sur témoin <i>Vaccinium myrtillus</i> domine (espèce inféodée au milieu acide) alors que sur les sites amendés, <i>Festuca altissima</i> et des espèces nitrophiles dominent la communauté - modification du type d'humus: passage d'un mor à un moder puis mull (effet direct de l'amendement / des changements de quantité de lumière au sol et de température dû à une perte moins importante de bourgeons suite à l'amélioration de la santé de la forêt et diminution des dépôts d'azote)
Picard <i>et al.</i> , 1994	croissance N 200Kg.ha P 150kg ha Ca 1500 kg.ha, NP, NCa, PCa, NPCa: 14m autour du centre de chaque placette	1969 ; les Hospices de Nancy ; granite du Brézouard ; sols cryptopodzolique à moder au podzol à mor sapin adultes de 110 ans en 1969	- 20 ans après amendement (1969-1989) : seuls les traitements comportant du calcium modifient la composition floristique. - Avant amendement des espèces acidiphiles dominaient (<i>Vaccinium myrtillus</i> , <i>Deschampsia flexuosa</i> , <i>Luzula sylvatica</i> , <i>Luzula luzuloides</i>). - Après amendement, invasion d'espèces neutrophiles ou neutro-nitrophiles (e.g. <i>Sambucus racemosa</i> , <i>Urtica dioica</i> , <i>Silene dioica</i> , <i>Stellaria nemorum</i> , <i>Galium retundifolium</i> , <i>Cardamine amara</i>). - après amendement : extension considérable de <i>Festuca altissima</i> (recouvrement > 75% de la surface du relevé) et des espèces comme <i>Senecio fuschii</i> , <i>Athyrium filix-femina</i> et <i>Digitalis purpurea</i> sont observées alors qu'elles étaient absentes - après amendement : augmentation de la fréquence et l'abondance des espèces acidoclines (<i>Prenanthes purpurea</i> , <i>Solidago virgaurea</i> , <i>Oxalis acetosella</i> , <i>Rubus idaeus</i>), certaines espèces acidophiles régressent (e.g. <i>Deschampsia flexuosa</i> , <i>Polytrichum formosum</i> , <i>Sorbus mougeoti</i> , <i>Dicranum scoparium</i> , <i>Hypnum cupressiforme</i> , <i>Vaccinium myrtillus</i>). - modification du type d'humus par ajout de calcium seul : passage d'un moder à mull-modér puis mull acide
	Programme DEFORPA sur l'état sanitaire des forêts Ca: 2500kg/ha CaMg 2500kg/ha KMg / NPKCaMg carré d'observation de 30 m de coté	1985 (observation en septembre/octobre 1990 Mortagne et Vologne, juin 91 pour Grendelbruch et Russ) sapinières adultes	- sur 4 autres sites 4 ans après amendement avec Ca : enrichissement net en espèces neutrophiles et aucun changement avec KMg : apparition d'espèces à caractère neutro-nitrophile plus ou moins affirmé (e.g. <i>Epilobium montanum</i> , <i>Sorbus aria</i> , <i>Oxalis acetosella</i> , <i>Veronica officinalis</i> , <i>Salix caprea</i> , <i>Luzula pilosa</i> , <i>Frangula alnus</i> , <i>Urtica dioica</i> , <i>Acer pseudoplatanus</i> , <i>Rubus idaeus</i> , <i>Stachys sylvatica</i> , <i>Cardamine pratensis</i> , <i>Paris quadrifolia</i> , <i>Silene dioica</i> , <i>Veronica montana</i>) - après fertilisation avec Ca il y a augmentation de l'indice floristique de fertilité - l'apparition de nombreuses espèces à caractère neutro-nitrophile traduit une amélioration du niveau de nutrition minérale de la végétation. Il ne s'agirait pas de l'effet direct de l'ajout de N mais l'effet indirect du calcium sur le fonctionnement des humus.
	influence d'un amendement calcique deux traitements: Ca 1500kg.ha CaO / NPKCa observation 3 fois par an de 1981 à 1986 (avril, août, octobre)	épandage entre le 22 et le 24 avril 1981 Darney hêtraie adulte à <i>Deschampsia flexuosa</i> (tapis continu de monospécifique)	- avant traitement en outre la Canche, très faible quantité de <i>Vaccinium myrtillus</i> , <i>Carex pilulifera</i> , <i>Luzula luzuloides</i> , <i>Polytrichum formosum</i> , et de semis de hêtres. - Après traitement, aucune apparition d'espèce nouvelle / la fréquence de la Canche a décliné régulièrement 2 ans après fertilisation au Ca puis devient stable / pas de variation avec NPKCa
Bonneau 1995	Ca2 / NPKCa2	1973 Darney grès à <i>Voltzia</i> ; hêtre 90 ans	- accroissement de surface terrière durant les 5 ans après amendement avec ajout de Ca2 et NPKCa2 / augmentation de la fructification de <i>Rhodopaxillus</i> 4 ans après amendement - augmentation de la biomasse de lombric: de 30 à 130 kg/ha dans Ca2 et 58 kg/ha dans NPKCa2 / diminution du stock de litière (de 11 à 9,5 et 6 t/ha) - juste après amendement, pas de diminution des teneurs en N ni en P dans les feuilles, alors que des augmentations de 0,48% à 0,74 % de Ca et de 0,10 % à 0,12% de Mg dans les feuilles pour les traitements Ca2 et NPKCa2, respectivement)
	Ca 1250kg/ha de CaO, CaMg 1440kg/ha +390 kg/ha MgO + 400kg de chaux vive, NPKCaMg, KMg, SMg	automne 1985 ou printemps 86 col du Louchbach granite du Valtin, sol podzolique épicéas de 67 ans 1000m	Jusqu'à 7 ans après l'amendement : diminution du jaunissement dans les traitements avec Ca, augmentation de la masse foliaire et de l'accroissement circulaire net / aucune modification de la teneur en N foliaire, augmentation de la teneur en Ca et Mg
	Ca 1250kg/ha de CaO, CaMg 1440kg/ha +390 kg/ha MgO + 400kg de chaux vive, NPKCaMg, KMg, SMg	printemps 1985 Grendelbruch granite du Kagenfels Sapin pectiné	diminution du jaunissement (particulièrement dans le traitement CaMg), diminution du pourcentage de perte d'aiguilles, augmentation de la teneur en Ca et Mg dans les feuilles / peu de changement pour les concentrations en N et P
	CaMg (720 kg/ha de CaO + 500kg/ha de MgO)+ sel de magnésium , sel de Mg seul, CaMg seul	avril 1990 Ban d'Etival grès intermédiaire Epicéa commun de 10 ans à l'emplacement d'une vieille sapinière-hêtraie coupé à blanc après chablis	3 ans après amendement : diminution nette de l'état de jaunissement surtout en présence de Ca dans le fertilisant - teneur plus importante en Mg mesurée dans les aiguilles vertes traitées avec du CaMg et du sel de Mg - plus de Ca dans les aiguilles jaunes suite à l'amendement / aucun changement de teneur en N, P et K dans les aiguilles

REFERENCE	TYPE D'ESSAIS D'AMENDEMENT	LIEU/SUBSTRAT/VEGETATION	EFFETS OBSERVES
Garbaye 1979	6 traitements, Ca2 1500kg/ha de CaO, P, Pca, NPCaK comptage des carcophores, relevés mycologiques	hiver 1971-1972 Darney basses-vosges 300-400m d'altitude, grès à Voltzia et intermédiaire futaie de hêtre agée de 90 ans avec quelques chênes rouvres hêtraie à luzule blanche <i>Luzula albida</i> / hêtraie à canche flexueuse <i>Deschampsia flexuosa</i>	5 ans après amendement : apparition de carcophores de 8 espèces avec traitement Ca2 (parfois dépressif avec NPK associé à Ca) sur des mull mésotrophes ou même des moder alors que ces espèces sont caractéristiques des mull / augmentation de l'abondance d'autres espèces comme le pied bleu <i>Rhodopaxillus nudus</i> (intérêt économique) / aucune espèce acidiphile ne disparaît après fertilisation
Bonneau 1993	essais de fertilisation sur peuplements adultes 8 essais Traitements : - Ca 2500kg/ha calcaire broyé + 400kg chaux vive - CaMg 2500kg/ha 12% MgO + 400kg de chaux vive - NPKCaMg 2500kg/ha 12% MgO + 400kg de chaux vive + 200kg/ha d'azote +200 d'acide phosphorique+ 150kg de K2O - KMg : 500kg/ha	printemps 85 Rouffach : granite à biotite / peuplements de 80 à 100 ans sapins Vologne : grès permien sapins Remiremont grès vosgien sapins Mortagne grès intermédiaire sapins Russ granite acide de Kagenfels sapins Grendelbruch granite acide de Kagenfels sapins Grossmann grès vosgien Epicéas Louchbach granite acide du Valtin Epicéas	- 5 ans après l'amendement : diminution du taux de défoliation est observée (de 25 à 16%-9%) avec ajout de calcium /diminution du taux de jaunissement (de 0,36 à 0,04%) / reverdissement spontané des aiguilles dans le témoin - augmentation de la croissance des arbres de 34 à 50 % / concentration en Mg des aiguilles plus élevée avec CaMg (0,125-0,134 % et +0,109% sur témoin); même tendance pour le Ca (0, 522-0,531 %; + 0,385 % sur témoin) - améliorations spontanées observées sur témoin expliquées par une baisse progressive de la pollution acide (diminution de SO2 dans la station du Donon entre 85-90 alors que les printemps pluvieux et les étés secs ont pu impliquer la perte de cations échangeables par lessivage (période de crise entre 83-84) / en dehors des périodes de crise, si dans les aiguilles de première année Ca<0,47% et Mg <0,13% ou pour les aiguilles de 4ème année Mg <0,08%, fertilisation indispensable pour ne pas dépasser 20% de défoliation moyenne ou 15% d'arbres présentant plus de 10% d'aiguilles jaunissantes en période de crise
Ranger <i>et al.</i> , 1994 ; Mohamed <i>et al.</i> , 1993	CaMg (CaCO3 1400kg/ha + CaO 1100 + 400MgO); NPKCaMg	automne 1985 forêt de Plainfaing, col du Bonhomme granite acide du Valtin 1100m deuxième génération d'épicéa commun de 70 ans	- régression des symptômes de dépérissement 2 ans après amendement puis disparition au bout de 5 ans - amélioration de la nutrition des arbres dans les traitements CaMg et NPKCaMg / pas d'évolution de la nutrition en N et K et augmentation de P dans le traitement NPKCaMg - accroissement de la circonférence des arbres avec le traitement CaMg - diminution du pourcentage de défoliation en 4 ans de 24% à 3% (35% à 6% dans NPKCaMg) / de même pour le taux de jaunissement - modification de l'humus par passage d'un moder à moder-mull avec CaMg et mull avec NPKCaMg après 4 ans / les épaisseurs de la litière et de la couche OH ont diminué avec apparition de structure d'origine biologique dans l'horizon A1 / le C/N de la litière n'a pas évolué - effet de l'amendement surtout à la surface du sol : augmentation du pH (de 3,4 à 4,5), de la concentration en Ca échangeable et de Mg, diminution de l'acidité d'échange et en particulier d'Al - resaturation du sol en Ca limitée aux horizons superficiels du sol, et celle en Mg un peu plus profonde (différence d'affinité relative de ces ions pour les anions organiques) - pas de meilleurs résultats avec l'ajout de NPK avec CaMg sur la neutralisation de l'acidité / différences observées dues aux anions apportés par les fertilisants qui seraient des vecteurs à la migration des cations les plus mobile, Mg étant plus mobile que Ca. - L'utilisation de produits solubles permet une pénétration plus importante des cations Ca et Mg / charge ionique plus faible dans les solutions gravitaires du sol avec l'ajout de CaMg (diminution de NO3 ⁻ , SO4 ²⁻ , Al ³⁺ , H ⁺ , augmentation de Ca et Mg)
Le Tacon et Oswald, 1977	6 traitements, Ca2 1500kg/ha de CaO, P, Pca, NPCaK estimation de la fructification du hêtre: ramassage des faines et des cupules	hiver 1971-1972 Darney basses-vosges 300-400m d'altitude, grès à Voltzia et intermédiaire futaie de hêtre agée de 90 ans avec quelques chênes rouvres hêtraie à luzule blanche <i>Luzula albida</i> / hêtraie à canche flexueuse <i>Deschampsia flexuosa</i>	- 4 ans après amendement : augmentation du nombre de cupules de hêtre (de 65 /m² sur témoin à 105-221 / m² sur placettes fertilisées avec du Ca et autres fertilisants), de la fainée (multiplication par 3,3), du nombre total de faines (de 72 /m² sur témoin à 120-255 / m² sur placettes fertilisées avec du Ca et autres fertilisants), du nombre de faine viable (36/m² sur témoin à 58-117/m² avec les traitements avec du Ca) - augmentation de la composition minérale en Ca des semenciers 2 ans après amendement (augmentation du Ca: 0,48 % sur témoin à 0,59-0,74% avec traitements; Mg: pas de changement)
Devèvre <i>et al.</i> , 1994	- traitements: CaMg (2500kg/ha de récalcit magnésien à 12% de MgO+ 400kg de chaux magnésienne vive Etude des microorganismes délétères (de nature fongique) sont associés au jaunissement de l'Epicéa commun	1985 col du Louchbach, col du Bonhomme altitude 1100m granite du Valtin Epicéa âgés de 66 ans en 1991	- enrayement du jaunissement de l'Epicéa avec CaMg en supprimant la composante délétère de la microflore du sol fongique associés au jaunissement des résineux / nette revitalisation des arbres 4 ans après amendement - augmentation du pH de 3,25 à 4,9, de la concentration en Ca échangeable, de Mg et diminution d'Al - modification du type d'humus d'un moder à moder-mull avec diminution de l'épaisseur de la litière et pas de changement du C/N - augmentation du nombre d'espèces fongiques isolées avec l'amendement et le pH du sol (24 espèces sur témoin à 34 sur amendé) / augmentation du nombre de propagules/g de sol sec / réduction de la proportion des champignons qui sont tolérants à l'acidité et l'Al

REFERENCE	TYPE D'ESSAIS D'AMENDEMENT	LIEU/SUBSTRAT/VEGETATION	EFFETS OBSERVES
Renaud <i>et al.</i> , 2001	8 sites amendés en 1985 (Bonneau <i>et al.</i> , 1992)	1985 : Epicéas et Sapins pectinés 5 sites sur Vosges gréseuses	- 7 ans après amendement, le pH moyen de l'humus a augmenté de 3,7 à 4,2 sous Epicéa et de 4,1 à 4,5 sous Sapin - augmentation dans l'horizon 0-5cm sous épicea : pH de 3,6 à 4,1, Ca échangeable, Mg, CEC, diminution de Al / sous sapin : augmentation du pH de 3,8 à 4,4, de Ca, de Mg, de CEC, diminution de Al
	1 colline sous vosgiennes 757 CaO + 380 MgO kg/ha deux fois	1991 Humont grès vosgien; 569 m Epicéas Sapins	Modification de la communauté floristique avec amendement : augmentation de la richesse spécifique floristique moyenne en particulier dans la strate herbacée de 30 sur témoin à 39 sur amendé / 14 espèces apparaissent; 34 sont en progression (les neutroacidoclines comme <i>Luzula</i> <i>Veronica</i> <i>Brubus</i> , <i>Sorbus</i> et même quelques acidiphiles), 8 sont en régression (une mousse très acidiphile (<i>Leucobryum glaucum</i>) et 1 a disparu (<i>Betula sp.</i>)
	12 sites Vosges cristallines 2,5t/ ha CaCO ₃ + MgO 1600m ² / 40m x 40m / hélicoptère ou main 631 CaO + 317 MgO kg/ha deux fois 757 CaO + 380 MgO kg/ha deux fois 716 CaO + 360 MgO kg/ha trois fois 631 CaO + 317 MgO kg/ha trois fois 621 CaO + 317 MgO kg/ha deux fois 1170 CaO + 295 MgO kg/ha trois fois 757 CaO + 380 MgO kg/ha deux fois 700 CaO + 375 MgO kg/ha une fois 700 CaO + 375 MgO kg/ha une fois	1991 Donon grès vosgien; 778m Epicéas 1991 Grand Fossard leptinite; 760m Epicéas / Sapins 1991 Hospices granite du Valtin 1048m Epiceas 1991 Fraize granite du Valtin 947m Sapins 1991 Bonhomme granite du Valtin 953m Epicéas 1991 Bonhomme (cies) granite du Valtin 1044m Epicéas 1991 Vagney granite de Remiremont 771m Sapins 1989 Aumontzey Mignatite de Gerbelpal 672m Epicéas 1989 Grange Mignatite de Gerbelpal 707m Epicéas	- pas de modification des stocks de C, N K ₂ O et P ₂ O ₅ après amendement - meilleure santé des arbres après amendement (diminution du taux de défoliation au bout de 2 ans : 58-73% d'arbres améliorés sur amendé pour les épiceas; 49-59% pour les sapins / au bout de 6 ans 84-97 % d'épicéas améliorés; 74-90% de sapins) - moins d'aiguilles jaunissantes avec l'amendement - augmentation de la croissance de l'Epicéa : + 35% de la surface terrière - accroissement de la concentration en Ca dans les feuilles (1,8 à 2,9 g/kg épiceas et de 3,7 à 5,4 pour le sapin) et en Mg (0,61 à 0,96 pour épiceas et 1,02 à 1,65 pour sapin)/ diminution du K
Toutain <i>et al.</i> , 1987	fertilisation apportée à l'origine en forêt de Darney pour améliorer la fructification des hêtres et augmenter la production de graines	1971-1972 Darney 300-400m d'altitude grès à Voltzia / hêtres régénération naturelle âgée de 90 ans avec quelques chênes rouvres et dans la strate herbacée dominance de la canche flexueuse	10 ans après amendement, augmentation du nombre de turricules de vers de terre anéciques, de la pourriture blanche / la couche de feuilles est diminuée avec un passage d'un humus de type moder à mull et moins de racines mycorrhizées
Diagne, 1978	épandage par tracteur sur 40 m x 40 m Ca ₂ 1500kg/ha de CaO sous forme de calcaire / NPKCa (200kg N 150kg P ₂ O ₅ , 675 kg CaO, 150 kg K ₂ O)		- augmentation de Ca de 1 à 4,8 meq/100g dans les 5 premiers cm du sol avec l'ajout de Ca ₂ / pas de modification de la concentration en Mg / augmentation du pH de 3,8 à 4,3 en 0-10cm et diminution de l'Al de 4,9 à 1,7meq/100g - productivité et biomasse foliaire augmentés / augmentation du taux de minéralisation de C et N - augmentation de la biomasse lombricienne de <i>N. velox</i> de 70kg/ha en témoin à 130 dans la parcelle Ca ₂ , 350 dans NPKCa - diminution du nombre d'apex mycorrhizés et du poids des racines / C diminue de 17,3 à 12 et le C/N de 22,2 à 19,7 / augmentation de la quantité en humine d'insolubilisation - augmentation de la productivité forestière (surface terrière : + 17,7% dans Ca ₂ +37,5% dans NPKCa; 5 ans après amendement)

ANNEXE 2 : EXEMPLES DE PROFILS DE SOL OBSERVES SUR LES 4 BASSINS VERSANTS EN MONTAGNE (CORNIMONT ET SENONES)

GRANITE TEMOIN GA	Fosse n°1 : Podzosol Ocrique  A (0-10cm) BPs₁ (10-30) BPs₂ (30-50) C (50->65) Transect n°1	Fosse n°2 : Podzosol Ocrique  A (0-10cm) BPs (10-25) Sal (25-50) C (50->65) Transect n°1	Fosse n°4 : Colluviosol  A (0-10cm) AS (10-30) SC₁ (30-45) SC₂ (45->60) Transect n°2	Fosse n°5 : Alocrisol Humique  Ah (0-10cm) Salh (10-30) Sal (30-60) C (->60) Transect n°3
GRANITE AMENDE GL	Fosse n°2 : Alocrisol Typique  A (0-15cm) Sal₁ (15-40) Sal₂ (40-60) C (60->65) Transect n°1	Fosse n°3 : Podzosol Ocrique  A (0-15cm) BPs₁ (15-45) BPs₂ (45-65) C (65->75) Transect n°2	Fosse n°4 : Podzosol Ocrique  A (0-15cm) BPs₁ (15-40) BPs₂ (40-60) C (60->70) Transect n°2	Fosse n°6 : Alocrisol Typique  A (0-10cm) Sal₁ (10-35) Sal₂ (35-60) C (60->70) Transect n°3

Photos D.Aran / P. Wagner

GRES TEMOIN SA	Fosse n° 2 : Alocrisol Typique  A (0-10cm) Sal₁ (10-25) Sal₂ (25-40) Sal-C (40->60) Transect n°1	Fosse n° 4 : Alocrisol Typique  A (0-20cm) Sal₁ (20-35) Sal₂ (35-50) C (50->70) Transect n°2	Fosse n° 5 : Alocrisol Typique  A (0-10cm) Sal₁ (10-30) Sal₂ (30-50) C (50->60) Transect n°3	Fosse n° 6 : Alocrisol Typique  Ae (0-20cm) Sal₁ (20-35) Sal₂ (35-50) C (50->60) Transect n°3
GRES AMENDE SL	Fosse n° 1 : Podzosol Humique  Ae (0-20cm) Eh (20-35) BPs (35->65) Transect n°1	Fosse n° 3 : Podzosol Humique  A (0-5cm) Eh (5-20) E (20-40) BPh (40->75) Transect n°2	Fosse n° 5 : Alocrisol Typique  A (0-5cm) Sal₁ (5-30) Sal₂ (30-50) Sal₃ (50->75) Transect n°3	Fosse n° 6 : Podzosol Meuble  A (0-5cm) E (5-15) BPh (15-35) BPs (35->60) Transect n°3

Photos D.Aran / P. Wagner

ANNEXE 3 : ETAT DES CONNAISSANCES SUR LES BASSINS VERSANT DE CORNIMONT ET SENONES.

REFERENCE	ANALYSES REALISEES	DATES	RESULTATS OBSERVES
Angéli, 2006	précipitations solution du sol (lysimètres installés un an après amendement); eaux de surface / conductivité eaux de surfaces / chimie	décembre 2002 à décembre 2005 (n=68) échantillonnage après chaque épisode de pluie d'octobre 2004 à octobre 2005 (n=8 à 20) senones de juin 2003 à décembre 2005 cornimont novembre 2003 à décembre 2005 Cornimont janvier 2002 à décembre 2005 en haut, au centre et en bas du bassin versant Senones de janvier 2002 à décembre 2005	- Lors de la reprise de la végétation en mars 2004 puis en mars 2005, augmentation marquée des concentrations des éléments apportés par amendement tels que Ca, Mg, K, Cl et S-SO₄, ainsi que de N-NO₃ dans la composition des pluviollessivats; éléments stockés par l'arbre depuis l'amendement et réémis lors des périodes de récréation de l'arbre classiques de début du printemps - sur grès : Un an après l'amendement, on constate une très forte augmentation des concentrations en Ca et Mg et pH, particulièrement marquée dans les horizons profonds - sur grès : forte augmentation du pH durant la période d'amendement puis baisse puis nouvelle augmentation lors d'une crue en janvier 2004; avec le temps les pH élevés sont de moins en moins marqués. Ca et Mg: même chose puis vers septembre 2005 les concentrations en Ca semblent retourner à leurs valeurs d'avant amendement surtout pour Ca, Mg reste un peu supérieures - sur grès: augmentation de Cl, la concentration en sulfate du gypse augmente fortement au moment de l'amendement puis diminution plus faible dans le ruisseau amendé que acide; pas de différence de nitrate après amendement, diminution Al, - sur grès: durée du stock disponibles pour l'écosystème avant épuisement total, calculés sur les bases des produits exportés est de 259 ans pour Ca et 168 ans pour Mg - sur granite: rapide augmentation du Ca au moment de l'amendement puis une seconde moins prononcée pour Ca et autant pour Mg lors de la crue; Ca et Mg tendent progressivement vers une concentration environ 2 fois supérieure à leur niveau d'avant amendement - sur granite : sulfate augmente rapidement puis diminuent, le Cl explose puis décroissance très régulière: une grande partie de ce traceur évacué en 17 mois; pas de changement pour le nitrate; diminution de Al jusqu'à des concentrations nulles - sur granite: augmentation de la conductivité après amendement; pas d'augmentation significative du pH - sur granite: temps de résidence : 17 mois - la présence de crassins sur granite: l'essentiel des écoulements se fait latéralement à travers les fines couches de sol (de l'ordre de 40cm) et par les fissures du socle rocheux avec des temps de résidence très courts de l'ordre de 1 à 2 ans - sur grès: la porosité est importante à plus de 6-7 mètres (probablement jusqu'à 50 m) et draine ainsi les eaux en profondeur. Le temps de résidence y est ainsi élevé de 17 à 20ans
Baudoin, 2007	chimie de l'eau état initial des écosystèmes avant et 2 mois après amendement fonctionnement des cours d'eau dégradation des litières de hêtre et d'aulne	8 janvier 2003-11 juin 2003 30 décembre 2003 au 26 mai 2004 avant amendement 8 janvier 2003 dépôt des sacs après amendements 30 décembre 2003 dépôts d'autres sacs	- augmentation de minéralisation après amendement due à un enrichissement en calcium et magnésium - sur granite seulement augmentation du pH et de la capacité à neutraliser les acides et diminution de l'aluminium - sur grès : pas d'augmentation de pH et de l'ANC, augmentation de l'aluminium de 200µg/L - augmentation de la conductivité après amendement liée directement à l'augmentation en Ca et Mg pour granite et retombées d'amendement dans l'eau sur grès - plus de nitrates et sulfates dans les cours d'eaux sur grès: pas dû à des différences de dépôts atmosphériques mais sûrement dû à la porosité des roches mères et le temps de résidence des eaux qui en découle; d'après le temps de résidence différent les sulfates et nitrates sur granite proviendraient de dépôts récents alors que sur grès de dépôts au cours des années 80 - restauration du bassin versant sur grès ne semble pas pleinement effective à court terme; hypothèse: produits déposés sur le sol seraient encore en transit dans le substrat; confirmé à plus long terme: seule une infime part des traceurs utilisés et donc d'apports d'amendement a été retrouvée au niveau du ruisseau sur grès et cela essentiellement durant quelques mois après épandages - après 123 jours d'immersion; tous les ruisseaux ont une même cinétique de dégradation avant amendement - modèle linéaire pour la dégradation dans les grosses mailles et exponentiel dans les fines mailles

REFERENCE	ANALYSES REALISEES	DATES	RESULTATS OBSERVES
Baudoin, 2007	expérimentation sacs à litières fine maille grosse maille 5g de feuilles analyse des communautés fongiques hyphomycètes associés aux litières ergostérol pour quantifier les biomasses d'hyphomycètes aquatiques sporulation: la production de spores est corrélée à l'activité des hyphomycètes; le taux de sporulation reflète l'implication des hyphomycètes dans le processus de dégradation des litières communauté de macro-invertébrés associés aux litières		- granite: 3 mois après amendement augmentation du taux de dégradation du hêtre: 32 % après 108 jours alors que c'est 18% dans les ruisseaux acides mais plus bas que dans les ruisseaux neutres; entre la deuxième et première année taux de décomposition multiplié par 2,8 ou 4,6 - grès: pas de changement de dégradation du hêtre, il est comme sur acide après amendement, et pas de changement entre les 2 années - seule différence entre fine maille et grosse maille: sur ruisseau granitique amendé - pour l'aulne: augmentation du taux de dégradation après amendement mais moins important que pour le hêtre - liaison entre augmentation de la dégradation et l'amélioration des caractéristiques chimiques sur granite après amendement surtout à l'augmentation du pH (>5,5) - pas de changement dans les fines mailles: effet amendement sur les communautés d'invertébrés déchetueurs spécialistes de la litière de hêtre - augmentation de la palatibilité des feuilles de hêtre par les hyphomycètes - les concentrations en aluminium apparaissent comme étant le facteur de contrôle principal du processus de dégradation des litières - aucun effet observé sur les cinétiques de concentrations en ergostérol et sur la production de spores - l'amendement a permis sur granite l'augmentation de la diversité spécifique des hyphomycètes aquatiques: apparition de 10 nouvelles espèces permettant d'obtenir une richesse proche du ruisseau neutre; effet de l'aluminium et du pH - assemblages d'invertébrés associés aux litières sur sites amendés conservent des caractéristiques proches de celles des ruisseaux acides et éloignés de celles des cours d'eau neutres - pas d'augmentation de la richesse taxonomique totale pour aucun groupes trophiques analysés: maintien de stress acides dans les cours d'eaux amendés; étude réalisée seulement quelques mois après l'amendement trop peu de temps pour la recolonisation par les macro-invertébrés - diminution abondance et richesse moyenne des déchetueurs (surtout plécoptères) dans les litières dans les ruisseaux amendés : sur grès peut être dû à l'augmentation de l'aluminium - larves plus massives dans le cours d'eau amendé sur granite; liaison avec l'augmentation de la vitesse de décomposition
Clivot <i>et al.</i> , 2012	communautés bactéries du sol extraction d'ADN et amplification PCR DGGE biolog	octobre 2007 et mai 2008	- différences de structures des communautés entre acide et amendé: sur grès aux deux saisons et sur granite seulement au printemps - réponse différentes sur les substrats: diversité d'utilisation des substrats plus grande sur amendé que sur contrôle sur granite ; pas d'effet en automne pour grès mais plus grande diversité sur amendé que sur acide au printemps - indice de richesse et de diversité (ARN16s, OTUs) plus grand sur acide que sur amendé: plus petite diversité en Acidobactéria, Firmicutes, Actinobacteries et une plus grande de Proteobactéries sur site amendé

ANNEXE 4 : ETAT DES CONNAISSANCES SUR LES PARCELLES L91 ET C DE LA FORET DE HUMONT.

REFERENCE	ANALYSES REALISEES	RESULTATS OBSERVES
Genet, 2009 effet de l'amendement sur l'allocation du carbone dans le hêtre	- mesure de la circonférence de chaque arbre, proportion des branches mortes dans la canopée en Octobre 2006, hauteur dominante - 10 arbres en bonne santé et 10 arbres dépérissants sur contrôle: âge, croissance radiale, quantité de carbohydrates - analyses de sol en juin 2007; ions échangeables et CN - quantité d'eau gravimétrique en octobre 2008 / eau du sol extractible - distribution verticale et densité des racines - variations inter-annuelles de croissance radiale sur arbres en bonne santé et dépérissants - croissance à long terme (indice) - allocation du carbone (année 2007) - évaluation des carbohydrates - biomasse de l'arbre, des racines - estimation de la quantité du Carbone allouée à la croissance (pendant la saison de croissance) - concentrations en carbohydrates dans l'arbre et les racines - surface des feuilles, contenu en chlorophylle, masse, C et N	- description du sol: transformation d'un moder à un oligomull / grande densité de vers >25/m² / amélioration de la structure de l'horizon A du sol - racines fines vivantes jusqu'à 90 cm pour l'amendé et 100cm dans le sol témoin - quantité d'eau gravimétrique: 21,9% sur amendé, 22,5% sur contrôle: densité apparente: 1,23g/g sur amendé et 1,19 sur témoin: même profil de décroissance des eaux gravimétriques et de croissance de la densité apparente avec la profondeur du sol - eau du sol extractible moyenne de 115 mm pour amendé et 159 pour témoin; LAI plus grand (besoin de plus d'eau), plus de racines, moins d'eau extractible dans sol amendé - pH KCl de 3,6 en surface et BS<10% pour le témoin et pour le site amendé 16 ans après 3,8; diminution du C, N, K, Na, P, Al; augmentation de Ca, Mg, Mn, taux de saturation en bases à 30% - densité de racines : pas de différence dans la densité et dans la répartition autour du tronc; différence dans la distribution verticale: entre 10 et 30 cm densité plus importante sur amendé - 97% des arbres sur amendé n'ont pas de symptômes visuels de dépérissement; 2% dépérissement modéré de la cime, sur témoin: seulement 17% sont en bonne santé, 51% modérément atteints, 38% sévèrement touchés. Les arbres dominants sont les plus touchés; 20% des arbres avec une circonférence de 50-120 cm ont leurs branches touchées par un dépérissement - feuilles sur amendé plus fines et avec une biomasse plus faible que sur témoin; plus de Ca et Mg dans les feuilles amendées / moins de K, Mn, S, Al, les feuilles des arbres dépérissants ont une concentration la plus importante d'aluminium - de 1991 à 1998 : augmentation de la largeur des cernes suite à l'amendement - réduction de croissance des arbres dépérissants entre 1983 et 1986, 1994 et 1996 et en 2004 (périodes de sécheresse) - carbohydrates non structuraux dans les feuilles et organes des arbres : concentrations plus importantes sur amendé par rapport à contrôle; les concentrations entre les arbres en bonne santé et dépérissants ne sont pas significativement différents; décroissance de la quantité de carbohydrates dans les racines pendant la saison de croissance car stimulation par l'amendement de la consommation de carbohydrates (diminution de la quantité de carbone) dans les racines des arbres. - pas de différence de biomasse des arbres entre amendé et témoin, mais plus faible pour les arbres dépérissants; - la croissance des arbres serait une variable d'ajustement pour augmenter la production de stock et la mobilisation de C pendant les contraintes climatiques - En condition de dépérissement, l'allocation du carbone à la croissance chute drastiquement au profit de l'allocation aux réserves, permettant aux arbres dépérissants de maintenir des concentrations en composés de réserves glucidiques identiques à celles des arbres sains.
Rineau, 2008 effet de l'amendement sur les communautés d'ectomycorhizes	- structure des communautés d'ECMs en octobre 2006, mai 2007 et octobre 2007 sous hêtres et épicéas - séquençage d'ADN sur des blocs de sol 8cm de diamètre, 15 cm d'épaisseur	- la modification des propriétés chimiques du sol (pH et concentrations en Ca-Mg échangeables versus concentrations en Al et Fe échangeables) est un facteur de structuration de la communauté d'ECMs plus fort que l'arbre hôte. - modification de la communauté fongique, passant d'une communauté typique de forêt acide de moyenne altitude dans les placeaux témoins vers une autre moins spécifique, caractérisée par une moindre dominance d'espèces acidophiles et l'apparition de nombreuses espèces de forêt mature.
Rineau <i>et al.</i> , 2009	comptage des carpophores érigés	- augmentation de l'abondance d'espèces ubiquistes à la place des espèces acidophiles
Rineau <i>et al.</i> , 2010	- activités enzymatiques des ECMs - mobilisation des nutriments inorganiques du sol par les ECMs - chélation du fer - évaluation de la mobilisation effective des nutriments par étude des éléments qui composent le manteau des apex mycorhiziens	- modification de l'activité des enzymes sur le profil de sol après amendement et capacité de mobilisation des nutriments de la matière organique du sol - augmentation de l'activité enzymatique qui permet la dégradation des tissus cellulaires; de l'acide phosphatase, diminution de l'activité leucine aminopeptidase - diminution de l'activité potentielle de mobilisation du fer dans les racines ECM alors que l'amendement augmente la concentration en Fer échangeable - le chaulage modifie le potentiel d'altération des minéraux par les communautés d'ECMs par sécrétion d'oxalate, alors que le morphotype <i>Lactarius subdulcis</i> était responsable de l'essentiel de potentiel d'altération - plus de Ca, Mg, Mn, K, Si, Al et Fe dans les manteaux des ECMs après chaulage

ANNEXE 5 : LISTE DES TAXAS ECHANTILLONNES SUR LES BASSINS VERSANTS DE CORNIMONT ET SENONES (sol, litière et mousses)

ORDRE	FAMILLE	GENRE	ESPECE	ORDRE	FAMILLE	GENRE	ESPECE
Haplotaxida	Lumbricidae	<i>Lumbricus</i>	<i>castaneus</i>	Isopoda	Trichoniscidae	<i>Trichoniscus</i>	<i>pusillus</i>
Araneida	Agelenidae				Porcellionidae	<i>Porcellio</i>	<i>scaber</i>
	Amaurobiidae	<i>Amaurobius</i>		Coleoptera	Carabidae	<i>Abax</i>	<i>parallelepipedus</i>
		<i>Callobius</i>	<i>claustrarius</i>			<i>Carabus</i>	<i>auronitens</i>
		<i>Coleotes</i>	sp			<i>Notiophilus</i>	<i>biguttatus</i>
			<i>inermis</i>			<i>Pterostichus</i>	<i>madidus</i>
			<i>terrestris</i>				<i>oblongopunctatus</i>
	Araneidae	<i>Araneus</i>					<i>pumilio</i>
	Clubionidae	<i>Clubiona</i>	sp				<i>diligens</i>
			<i>terrestris</i>			<i>Trechus</i>	<i>obtusus</i>
	Dysderidae	<i>Dysdera</i>	sp		Coccinellidae	<i>Anatis</i>	<i>ocellata</i>
			<i>crocata</i>		Scydmaenidae	<i>Cephennium</i>	<i>gallicum</i>
		<i>Harpactea</i>	<i>hombergi</i>				<i>thoracicum</i>
	Hahniidae	<i>Cryphoea</i>	<i>silvicola</i>			<i>Nevraphes</i>	
	Linyphiidae		sp			<i>Stenicnus</i>	sp
		<i>Agyneta</i>	<i>conigera</i>				<i>collaris</i>
		<i>Asthermagus</i>	<i>paganus</i>		Staphylinidae	<i>Acrotona</i>	
		<i>Macrargus</i>	<i>rufus</i>			<i>Bryophacis</i>	<i>rufus</i>
		<i>Centromerus</i>	<i>brevivulvatus</i>			<i>Dasycerus</i>	<i>sulcatus</i>
			<i>arcanus</i>			<i>Euplectus</i>	
			<i>dilutus</i>			<i>Geostiba</i>	<i>circellaris</i>
			<i>incilium</i>			<i>Lathrobium</i>	<i>fulvipenne</i>
		<i>Diplocephalus</i>	<i>latifrons</i>			<i>Leptusa</i>	<i>globulicollis</i>
		<i>Labulla</i>	<i>thoracica</i>				<i>fumida</i>
		<i>Maro</i>	<i>minutus</i>				<i>pulchella</i>
		<i>Micrargus</i>	<i>herbigradus</i>				<i>simoni</i>
		<i>Microctenonyx</i>	<i>subitaneus</i>			<i>Lordithon</i>	<i>lunulatus</i>
		<i>Microneta</i>	<i>viaria</i>				<i>thoracicus</i>
		<i>Monocephalus</i>	<i>fuscipes</i>			<i>Mniusa</i>	<i>incrassata</i>
			<i>castaneipes</i>			<i>Oxyopoda</i>	<i>annularis</i>
		<i>Porrhomma</i>	sp			<i>Plectophloeus</i>	
			<i>convexum</i>			<i>Liogluta</i>	<i>microptera</i>
			<i>pallidum</i>				<i>wuesthoffi</i>
			<i>pygmaeum</i>			<i>Ocalea</i>	<i>picata</i>
		<i>Tapinocyba</i>	<i>pallens</i>			<i>Othius</i>	<i>subuliformis</i>
		<i>Tapinopa</i>	<i>longidens</i>				<i>punctulatus</i>
		<i>Lepthyphantes</i>				<i>Omalius</i>	<i>nigriceps</i>
		<i>Tenuiphantes</i>	sp			<i>Quedius</i>	sp
			<i>alacris</i>				<i>nemoralis</i>
			<i>tenebricola</i>				<i>umbrinus</i>
			<i>zimmermanni</i>				<i>xanthopus</i>
		<i>Theridion</i>				<i>Stenus</i>	<i>montivagus</i>
		<i>Thyreosthenius</i>	<i>biovatus</i>			<i>Xantholinus</i>	<i>tricolor</i>
		<i>Walckenaeria</i>	<i>antica</i>		Zopheridae	<i>Coxelus</i>	<i>pictus</i>
			<i>corniculans</i>		Anobiidae	<i>Ernobius</i>	<i>mollis</i>
			<i>cucullata</i>			<i>Stegobium</i>	<i>paniceum</i>
			<i>dysderoides</i>		Cerambycidae	<i>Oxymirus</i>	<i>cursor</i>
		<i>Dicymbium</i>	<i>nigrum</i>				
Mimetidae		<i>Ero</i>			Cicadellidae		
Lycosidae			sp		Chrysomelidae	<i>Gonioctena</i>	<i>quinquepunctata</i>
		<i>Alopecosa</i>	<i>pulverulenta</i>			<i>Mniophila</i>	<i>muscorum</i>
		<i>Pardosa</i>					
		<i>Trochosa</i>	sp		Byrrhidae	<i>Byrrhus</i>	<i>glabratus</i>
	Salticidae	<i>Neon</i>	sp		Ciidae	<i>Octotemnus</i>	<i>glabriculus</i>
			<i>terricola</i>				
			<i>reticulatus</i>				
Tetragnathidae		<i>Metellina</i>	<i>segmentata</i>				
Theridiidae		<i>Robertus</i>	sp				
			<i>lividus</i>				
			<i>scoticus</i>				
Thomisidae		<i>Philodromus</i>					
		<i>Xysticus</i>	<i>lanio</i>				

ORDRE	FAMILLE	GENRE	ESPECE	ORDRE	FAMILLE	GENRE	ESPECE
Coleoptera	Curculionidae	<i>Acalles</i>	<i>lemur</i>	Geophilomorpha	Geophilidae	<i>Geophilus</i>	sp
		<i>Cotaster</i>	<i>cuneipennis</i>				<i>insculptus</i>
		<i>Leiosoma</i>	<i>oblongulum</i>				<i>studerii</i>
		<i>Otiorhynchus</i>	<i>griseopunctatus</i>				<i>truncorum</i>
			<i>nodosus</i>		Linotaeniidae	<i>Strigamia</i>	<i>acuminata</i>
			<i>singularis</i>				<i>crassipes</i>
			<i>scaber</i>				<i>transsilvanica</i>
			<i>chloropus</i>				sp
		<i>Strophosoma</i>	<i>capitatum</i>	Lithobiomorpha	Lithobiidae	<i>Lithobius</i>	<i>agilis</i>
			<i>melanogrammum</i>				<i>crassipes</i>
	Monotomidae	<i>Trachodes</i>	<i>hispidus</i>				<i>forficatus</i>
		<i>Barypeithes</i>	sp				<i>macilentus</i>
			<i>araneiformis</i>				<i>pelidnus</i>
		<i>Orchestes</i>	<i>fagi</i>				<i>tenebrosus</i>
		<i>Phyllobius</i>	<i>argentatus</i>				<i>valesiacus</i>
		<i>Polydrusus</i>	<i>impar</i>				<i>lapidicola</i>
		<i>Rhizophagus</i>	<i>dispar</i>				<i>subtilis</i>
							<i>tricuspis</i>
							<i>fuscus</i>
	Scarabaeidae	<i>Aphodius</i>	<i>foetens</i>	Julida	Blaniulidae	<i>Proteroiulus</i>	
		<i>Volinus</i>	<i>sticticus</i>		Julidae		sp
	Cerylonidae	<i>Cerylon</i>	<i>fagi</i>	Chordeumatida	Chordeumatidae	<i>Leptoiulus</i>	<i>simplex</i>
			<i>ferrugineum</i>				sp
	Leiodidae	<i>Agathidium</i>	<i>histeroides</i>				<i>gallica</i>
			<i>seminulum</i>			<i>Melogona</i>	<i>germanica</i>
						<i>Mycogona</i>	
						<i>Orthochordeumella</i>	<i>fulva</i>
	Ptiliidae	<i>Nargus</i>	<i>wilkinsi</i>			Craspedosomatidae	<i>Craspedosoma</i>
							<i>rawlini</i>
					Haaseidae	<i>Xylophageuma</i>	<i>zschokkei</i>
							sp
	Salpingidae	<i>Salpingus</i>	<i>suturalis</i>	Polydesmida	Polydesmidae	<i>Polydesmus</i>	<i>angustus</i>
	Elateridae	<i>Ampedus</i>	<i>ruficollis</i>				
			<i>erythrogonus</i>	Stylommatophora	Arionidae	Helicidae	
			<i>nigrinus</i>				
			<i>subfuscus</i>				
		<i>Melanotus</i>	<i>castanipes</i>				
Coleoptera larvae	Carabidae_larvae						
	Staphylinidae_larvae						
	Curculionidae_larvae						
	Elateridae_larvae						
Lepidoptera larvae							
Diptera larvae							
Dermaptera	Formicidae	<i>Chelidura</i>	<i>acanthopygia</i>				
		<i>Formica</i>	<i>lugubris</i>				
		<i>Camponotus</i>	<i>herculaneus</i>				
		<i>Lasius</i>	<i>platythorax</i>				
		<i>Myrmica</i>	<i>ruginodis</i>				

ANNEXE 6 : DONNEES BRUTES DES DENSITES DES TAXA ECHANTILLONNES DANS LES SOLS ET LITIERES DES BASSINS VERSANTS DE CORNIMONT ET SENONES (densité moyenne (.m⁻²) sur les 21 points aux 2 saisons d'échantillonnage et dans les sols et litières poolés (SD) / abondance totale sur 1250 cm² pour chaque taxa (pour le total en gris) ; p-value d'une ANOVA (GLM ; approximation de quasi-Poisson * p < 0,05 ; ** p < 0,01 ; *** p < 0,001)

ORDRE	FAMILLE	GENRE	ESPECE	SA	SL	GA	GL
Haplotaxida	Lumbricidae	<i>Lumbricus</i>	<i>castaneus</i>	6,1 (11,3) * / 16	14,1 (14,5) / 37	25,1 (18,3) * / 66	34,3 (21,8) / 90
Araneida				24 (34,7) * / 63	6,9 (12,7) / 18	25,5 (19,7) ** / 67	11,4 (10) / 30
	Agelenidae			0,4 (1,7) / 1	1,1 (3,8) / 3	0,8 (2,4) / 2	0,4 (1,7) / 1
	Amaurobiidae			1,9 (4,3) *** / 5	0 / 0	5,3 (7,7) * / 14	1,5 (3,2) / 4
		<i>Amaurobius</i>	<i>sp</i>	0,4 (1,7) / 1	0 / 0	0 / 0	0 / 0
		<i>Callobius</i>	<i>claustrarius</i>	0,4 (1,7) / 1	0 / 0	0 / 0	0 / 0
		<i>Coleotes</i>	<i>sp</i>	1,1 (2,9) ** / 3	0 / 0	5,3 (7,7) ** / 14	0,8 (2,4) / 2
		<i>Coleotes</i>	<i>terrestris</i>	0 / 0	0 / 0	0 * / 0	0,8 (2,4) / 2
	Linyphiidae			21,7 (34) * / 57	4,2 (12,6) / 11	9,9 (10,9) / 26	5,3 (9,6) / 14
		<i>Centromerus</i>	<i>brevivulvatus</i>	0 / 0	0 / 0	0,4 (1,7) / 1	0 / 0
		<i>Monocephalus</i>	<i>castaneipes</i>	2,6 (8,9) * / 7	0 / 0	0 / 0	0 / 0
		<i>Macrargus</i>	<i>rufus</i>	0 / 0	0 / 0	0,4 (1,7) / 1	0 / 0
		<i>Diplocephalus</i>	<i>latifrons</i>	3,1 (5,9) / 8	0,8 (3,5) / 2	0 / 0	0,4 (1,7) / 1
		<i>Micrargus</i>	<i>herbigradus</i>	2,3 (8,8) * / 6	0 / 0	0 / 0	0 / 0
		<i>Microneta</i>	<i>viaria</i>	0 / 0	0 / 0	0,8 (2,4) * / 2	0 / 0
		<i>Tapinopa</i>	<i>longidens</i>	0,4 (1,7) / 1	0 / 0	0 / 0	0 / 0
		<i>Lepthyphantes/Tenuiphantes</i>	<i>tenebricola</i>	0 / 0	0 / 0	0,4 (1,7) / 1	0,4 (1,7) / 1
		<i>Lepthyphantes/Tenuiphantes</i>	<i>zimmermanni</i>	0 / 0	0,4 (1,7) / 1	0,4 (1,7) / 1	0,4 (1,7) / 1
		<i>Walckenaeria</i>	<i>dysderoides</i>	0 / 0	0 / 0	0,8 (2,4) / 2	0,4 (1,7) / 1
	Linyphiidae		<i>sp</i>	13,3 (30) / 35	3,0 (10,6) / 8	6,9 (9,9) / 18	3,8 (9) / 10
	Mimetidae	<i>Ero</i>	<i>sp</i>	0 / 0	0 / 0	0 / 0	0,4 (1,7) / 1
	Lycosidae			0 / 0	0,4 (1,7) / 1	0 / 0	0,4 (1,7) / 1
		<i>Alopecosa</i>	<i>pulverulenta</i>	0 / 0	0 / 0	0 / 0	0,4 (1,7) / 1
		<i>Trochosa</i>	<i>terricola</i>	0 / 0	0,4 (1,7) / 1	0 / 0	0 / 0
	Dysderidae			0 / 0	0 / 0	0,4 (1,7) / 1	0,4 (1,7) / 1
		<i>Dysdera</i>	<i>sp</i>	0 / 0	0 / 0	0,4 (1,7) / 1	0 / 0
		<i>Harpactea</i>	<i>hombergi</i>	0 / 0	0 / 0	0 / 0	0,4 (1,7) / 1
	Hahniidae	<i>Cryphoea</i>	<i>slvicola</i>	0 / 0	0 / 0	1,5 (4,1) ** / 4	0 / 0
	Theridiidae			0 ** / 0	1,1 (2,9) / 3	7,6 (15,3) / 20	3,0 (4,7) / 8
		<i>Robertus</i>	<i>lividus</i>	0 * / 0	0,8 (2,4) / 2	5,3 (11,1) / 14	1,9 (3,5) / 5
		<i>Robertus</i>	<i>sp</i>	0 / 0	0,4 (1,7) / 1	2,3 (5,2) / 6	1,1 (2,9) / 3

ORDRE	FAMILLE	GENRE	ESPECE	SA	SL	GA	GL
Isopoda	Porcellionidae	<i>Porcellio</i>	<i>scaber</i>	0 / 0	0 / 0	0,4 (1,7) / 1	0 / 0
Coleoptera	Anobiidae			0 / 0	0 / 0	0,4 (1,7) / 1	0,4 (1,7) / 1
		<i>Ernobius</i>	<i>mollis</i>	0 / 0	0 / 0	0 / 0	0,4 (1,7) / 1
		<i>Stegobium</i>	<i>paniceum</i>	0 / 0	0 / 0	0,4 (1,7) / 1	0 / 0
	Carabidae larves			9,1 (11,4) * / 24	3,8 (6) / 10	15,6 (14,9) * / 41	7,2 (7,9) / 19
	Carabidae			3,0 (5,3) / 8	6,9 (8,1) / 18	25,1 (24,0) * / 66	14,5 (11,2) / 38
		<i>Abax</i>	<i>parallelepipedus</i>	0 / 0	0 / 0	0,4 (1,7) / 1	0 / 0
		<i>Notiophilus</i>	<i>biguttatus</i>	0 * / 0	0,8 (2,4) / 2	0 / 0	0,4 (1,7) / 1
		<i>Pterostichus</i>	<i>madidus</i>	0 / 0	0 / 0	0 / 0	0,4 (1,7) / 1
		<i>Pterostichus</i>	<i>pumilio</i>	3,0 (5,3) / 8	6,1 (7,5) / 16	24,8 (23,7) * / 65	13,3 (11,4) / 35
		<i>Trechus</i>	<i>obtusus</i>	0 / 0	0 / 0	0 / 0	0,4 (1,7) / 1
	Cerambycidae	<i>Oxymirus</i>	<i>cursor</i>	0 / 0	0 / 0	0,4 (1,7) / 1	0 / 0
	Chrysomelidae	<i>Mniophila</i>	<i>muscorum</i>	0,4 (1,7) / 1	0,4 (1,7) / 1	0 / 0	0 / 0
	Curculionidae			1,1 (3,8) / 3	2,3 (4,5) / 6	10,7 (12,7) / 28	6,1 (6,6) / 16
		<i>Acalles</i>	<i>lemur</i>	0 / 0	0 / 0	0,4 (1,7) / 1	0 / 0
		<i>Otiorhynchus</i>	<i>griseopunctatus</i>	0 * / 0	0,8 (2,4) / 2	0 / 0	0 / 0
		<i>Otiorhynchus</i>	<i>nodosus</i>	0,8 (2,4) * / 2	0 / 0	0 / 0	0 / 0
		<i>Otiorhynchus</i>	<i>singularis</i>	0 / 0	0 / 0	0 *** / 0	1,5 (3,2) / 4
		<i>Strophosoma</i>	<i>capitatum</i>	0 / 0	0 / 0	0 / 0	0,4 (1,7) / 1
		<i>Barypeithes</i>	<i>araneiformis</i>	0 / 0	0 / 0	2,7 (7,3) ** / 7	0 / 0
		<i>Barypeithes</i>	<i>sp</i>	0 / 0	0 / 0	0,8 (2,4) / 2	0,4 (1,7) / 1
		<i>Orchestes</i>	<i>fagi</i>	0 / 0	0,8 (2,4) / 2	5 (8,2) / 13	2,7 (5,8) / 7
		<i>Otiorhynchus</i>	<i>scaber</i>	0,4 (1,7) / 1	0 / 0	0,4 (1,7) / 1	0 / 0
		<i>Phyllobius</i>	<i>argentatus</i>	0 / 0	0 / 0	0,8 (2,4) * / 2	0 / 0
		<i>Polydrusus</i>	<i>impar</i>	0 * / 0	0,8 (2,4) / 2	0 / 0	0 / 0
		<i>Strophosoma</i>	<i>melanogrammum</i>	0 / 0	0 / 0	0,8 (2,4) / 2	1,1 (2,9) / 3
	Curculionidae larves			0,8 (3,5) / 2	5,3 (17,4) / 14	1,5 (5,4) / 4	4,2 (10,9) / 11
	Elateridae			1,1 (3,8) * / 3	0 / 0	3,8 (7,4) / 10	1,9 (3,5) / 5
		<i>Ampedus</i>	<i>nigrinus</i>	0,4 (1,7) / 1	0 / 0	0 / 0	0 / 0
		<i>Athous</i>	<i>subfuscus</i>	0,8 (3,5) / 2	0 / 0	3,8 (7,4) / 10	1,9 (3,5) / 5
	Elateridae larves			35,4 (33,3) * / 93	17,9 (13,4) / 47	77,7 (54,9) *** / 204	33,1 (23,5) / 87
	Leiodidae	<i>Nargus</i>	<i>wilkini</i>	0 / 0	0 / 0	0,8 (2,4) * / 2	0 / 0
	Scydmaenidae			1,5 (5,4) * / 4	0 / 0	0,4 (1,7) / 1	0 / 0
		<i>Cephennium</i>	<i>gallicum</i>	0,8 (3,5) / 2	0 / 0	0 / 0	0 / 0
		<i>Cephennium</i>	<i>thoracicum</i>	0,8 (2,4) * / 2	0 / 0	0,4 (1,7) / 1	0 / 0

ORDRE	FAMILLE	GENRE	ESPECE	SA	SL	GA	GL
	Staphylinidae			9,5 (10,3) ** / 25	2,7 (4,6) / 7	16,8 (17) / 44	11,0 (10,6) / 29
		<i>Geostiba</i>	<i>circellaris</i>	0,8 (2,4) * / 2	0 / 0	0 / 0	0 / 0
		<i>Lathrobium</i>	<i>fulvipenne</i>	1,9 (3,5) / 5	1,1 (2,9) / 3	1,1 (2,9) / 3	0,8 (2,4) / 2
		<i>Mniusa</i>	<i>incrassata</i>	0,4 (1,7) / 1	0 / 0	0 / 0	0 / 0
		<i>Othius</i>	<i>punctulatus</i>	0,4 (1,7) / 1	0 / 0	1,1 (2,9) ** / 3	0 / 0
		<i>Liogluta</i>	<i>microptera</i>	0,4 (1,7) / 1	0 / 0	0 / 0	0 / 0
		<i>Liogluta</i>	<i>wuesthoffi</i>	0 / 0	0 / 0	0,4 (1,7) / 1	0,4 (1,7) / 1
		<i>Ocalea</i>	<i>picata</i>	0 / 0	0 / 0	0 / 0	0,4 (1,7) / 1
		<i>Omalius</i>	<i>nigriceps</i>	0 / 0	0 / 0	0,4 (1,7) / 1	0,8 (2,4) / 2
		<i>Othius</i>	<i>subuliformis</i>	5,7 (8,8) * / 15	0,8 (3,5) / 2	13,3 (14,4) / 35	8,4 (8,9) / 22
		<i>Quedius</i>	<i>nemoralis</i>	0 / 0	0 / 0	0,4 (1,7) / 1	0 / 0
		<i>Quedius</i>	<i>umbrinus</i>	0 / 0	0 / 0	0 / 0	0,4 (1,7) / 1
		<i>Xantholinus</i>	<i>tricolor</i>	0 * / 0	0,8 (2,4) / 2	0 / 0	0 / 0
	Staphylinidae larves			1,9 (3,5) / 5	1,5 (3,2) / 4	1,1 (2,9) / 3	0,8 (3,5) / 2
	Zopheridae	<i>Coxelus</i>	<i>pictus</i>	0 / 0	0 / 0	0 / 0	0,4 (1,7) / 1
	Cicadellidae			0 / 0	0 / 0	0,4 (1,7) / 1	0,8 (2,4) / 2
Dermaptera	Forficulidae	<i>Chelidura</i>	<i>acanthopygia</i>	0 / 0	0,4 (1,7) / 1	1,9 (3,5) / 5	2,7 (6,9) / 7
Diptera larvae				28,6 (23,4) ** / 75	12,2 (11,2) / 32	64 (51,4) * / 168	35,8 (21,3) / 94
Lepidoptera larvae				1,5 (3,2) / 4	0,4 (1,7) / 1	0 / 0	0,4 (1,7) / 1
Geophilomorpha + Lithobiomorpha				3,4 (3,0) / 68	3,2 (3,4) / 68	13,9 (7,7) / 291	10,3 (7,2) / 216
Geophilomorpha	Geophiliidae			16,4 (23,8) / 43	13,3 (12,2) / 35	38,9 (21,2) / 102	41,1 (28,1) / 108
		<i>Geophilus</i>	<i>insculptus</i>	0,4 (1,7) *** / 1	7,2 (9,1) / 19	0 / 0	1,5 (4,1) ** / 4
		<i>Geophilus</i>	<i>studerii</i>	3,8 (5,4) / 10	1,5 (4,1) / 4	11,0 (10,6) * / 29	5,7 (7,6) / 15
		<i>Geophilus</i>	<i>sp</i>	0,4 (1,7) / 1	1,5 (3,2) / 4	2,7 (5,3) / 7	0,8 (2,4) / 2
		<i>Geophilus</i>	<i>truncorum</i>	11,8 (21,9) * / 31	3,0 (4,7) / 8	25,1 (22,9) / 66	33,1 (28,7) / 87
	Linotaeniidae			1,9 (3,5) / 5	1,9 (4,3) / 5	7,6 (9,3) / 20	8,4 (10,9) / 22
		<i>Strigamia</i>	<i>acuminata</i>	1,9 (3,5) / 5	1,9 (4,3) / 5	6,9 (8,9) / 18	7,6 (10,3) / 20
		<i>Strigamia</i>	<i>crassipes</i>	0 / 0	0 / 0	0,8 (2,4) / 2	0,4 (1,7) / 1
		<i>Strigamia</i>	<i>transsilvanica</i>	0 / 0	0 / 0	0 / 0	0,4 (1,7) / 1

ORDRE	FAMILLE	GENRE	ESPECE	SA	SL	GA	GL
Lithobiomorpha	Lithobiidae			7,6 (13,0) / 20	10,7 (19) / 28	64,4 (52,5) * / 169	32,8 (36,7) / 86
		<i>Lithobius</i>	<i>sp</i>	0,8 (2,4) * / 2	5 (12,3) / 13	23,6 (27,8) / 62	12,6 (18) / 33
		<i>Lithobius</i>	<i>agilis</i>	0 / 0	0 / 0	0,8 (2,4) / 2	0,4 (1,7) / 1
		<i>Lithobius</i>	<i>crassipes</i>	1,9 (7,1) / 5	1,9 (5,6) / 5	4,6 (6,5) / 12	1,5 (4,1) / 4
		<i>Lithobius</i>	<i>forficatus</i>	0,8 (3,5) / 2	0,8 (2,4) / 2	0,4 (1,7) / 1	0 / 0
		<i>Lithobius</i>	<i>macilentus</i>	3,8 (9,3) / 10	2,3 (3,7) / 6	25,1 (20,4) / 66	16,4 (23,1) / 43
		<i>Lithobius</i>	<i>pelidnus</i>	0,4 (1,7) / 1	0 / 0	0,8 (3,5) / 2	0 / 0
		<i>Lithobius</i>	<i>tenebrosus</i>	0 / 0	0 / 0	0 / 0	0,4 (1,7) / 1
		<i>Lithobius</i>	<i>subtilis</i>	0 / 0	0,4 (1,7) / 1	0 / 0	0 / 0
		<i>Lithobius</i>	<i>tricuspis</i>	0 / 0	0,4 (1,7) / 1	9,1 (10,5) / 24	1,5 (4,1) / 4
Chordeumatida + Julida + Polydesmida				0,3 (0,6) / 6	0,7 (1,1) / 14	0,8 (0,9) / 16	1 (1,4) / 21
Chordeumatida	Chordeumatidae			2,3 (4,5) / 6	4,2 (7,8) / 11	3,8 (7) / 10	6,1 (9,8) / 16
		<i>Melogona</i>	<i>gallica</i>	0,4 (1,7) / 1	0,4 (1,7) / 1	0 *** / 0	2,3 (5,1) / 6
		<i>Mycogona</i>	<i>germanica</i>	0,8 (2,4) / 2	0,8 (2,4) / 2	1,1 (2,9) / 3	1,9 (4,3) / 5
		<i>Orthochordeumella</i>	<i>fulva</i>	0 / 0	0 / 0	0,8 (2,4) * / 2	0 / 0
	Chordeumatidae		<i>sp</i>	1,1 (2,9) / 3	3,0 (5,9) / 8	1,9 (4,3) / 5	1,9 (3,5) / 5
	Haaseidae	<i>Xylophageuma</i>	<i>zschokkei</i>	0 / 0	0 / 0	1,9 (3,5) / 5	0,4 (1,7) / 1
Julida	Julidae			0 * / 0	0,8 (2,4) / 2	0 ** / 0	1,1 (2,9) / 3
	Julidae		<i>sp</i>	0 * / 0	0,8 (2,4) / 2	0 / 0	0,8 (2,4) / 2
		<i>Leptoiulus</i>	<i>simplex</i>	0 / 0	0 / 0	0 / 0	0,4 (1,7) / 1
Polydesmida	Polydesmidae	<i>Polydesmus</i>	<i>sp</i>	0 / 0	0,4 (1,7) / 1	0,4 (1,7) / 1	0,4 (1,7) / 1
Stylommatophora	Arionidae			0,4 (1,7) / 1	0 / 0	4,6 (9) / 12	1,9 (4,3) / 5

ANNEXE 7: PARAMETRES CHIMIQUES DU SOL MESURES SUR LES 4 SITES ETUDIES (GRES PUIS GRANITE) AUX DEUX SAISONS D'ECHANTILLONNAGE (*p-value* des tests U réalisés indépendamment pour chaque substratum effet saison, effet transect, effet traitement ; n=15).

	GRES CONTRÔLE SA		EFFET TRANSECT SA		EFFET SAISON SA		GRES AMENDE SL		EFFET TRANSECT SL		EFFET SAISON SL	EFFET TRAITEMENT	
	AUTOMNE	PRINTEMPS	AUTOMNE	PRINTEMPS			AUTOMNE	PRINTEMPS	AUTOMNE	PRINTEMPS		AUTOMNE	PRINTEMPS
Humidité Résiduelle (%)	2,18 ± 1,45	1,33 ± 1,15	0,1959	0,3679	0,037		1,26 ± 0,51	1,79 ± 1,88	0,6487	0,048	0,8132	0,046	0,3669
Perte au feu (525°C ; %)	12,63 ± 8,49	8,45 ± 4,48	0,2808	0,3946	0,1485		8,22 ± 3,72	12,55 ± 12,95	0,7623	0,08	0,5325	0,1225	0,4363
Carbone organique (% de poids sec)	5,74 ± 3,25	5,09 ± 2,83	0,3946	0,3362	0,5393		4,64 ± 2,27	7,25 ± 7,51	0,7077	0,08	0,4773	0,2703	0,5949
Azote total (% de poids sec)	0,27 ± 0,096	0,3 ± 0,11	0,4724	0,6907	0,4864		0,22 ± 0,098	0,39 ± 0,34	0,7027	0,38	0,0229	0,1718	0,7437
C/N	20,24 ± 5,12	16,05 ± 3,42	0,1809	0,2753	0,0066		20,73 ± 2,67	17,18 ± 3,46	0,0066	0,005	0,012	0,2012	0,5668
Matière Organique (% de poids sec)	11,47 ± 6,496	10,18 ± 5,66	0,3946	0,3362	0,5393		9,28 ± 4,55	14,51 ± 15,02	0,7077	0,08	0,4773	0,2703	0,5949
pH H2O	3,85 ± 0,16	3,95 ± 0,12	0,468	0,1907	0,1143		4,32 ± 0,287	4,21 ± 0,39	0,4627	0,157	0,116	5,31E-05	0,034
pH KCl	3,04 ± 0,20	3,08 ± 0,19	0,5327	0,3314	1		3,48 ± 0,33	3,31 ± 0,47	0,3942	0,036	0,0576	0,00022	0,309
delta pH	0,81 ± 0,15	0,87 ± 0,18	0,968	0,032	0,5611		0,84 ± 0,19	0,91 ± 0,14	0,0043	0,0967	0,2384	0,2651	0,663
Ca2+ (mé/100g ou cmol+/kg)	0,47 ± 0,35	0,26 ± 0,22	0,7334	0,7334	0,0742		1,5 ± 1,37	2,7 ± 3,09	0,02	0,008	0,7472	0,02	5,619 e-05
Mg2+ (mé/100g ou cmol+/kg)	0,15 ± 0,09	0,12 ± 0,06	0,3791	0,7634	0,3245		0,49 ± 0,40	0,8 ± 0,89	0,013	0,009	0,7472	0,01	0,0003
K+ (mé/100g ou cmol+/kg)	0,13 ± 0,079	0,11 ± 0,04	0,4025	0,6188	0,5393		0,1 ± 0,04	0,13 ± 0,05	0,84	0,99	0,046	0,19	0,4363
Na+ (mé/100g ou cmol+/kg)	0,04 ± 0,02	0,02 ± 0,0097	0,6505	0,8781	0,00099		0,03 ± 0,03	0,03 ± 0,017	0,15	0,085	0,504	0,037	0,0675
Al3+ (mé/100g ou cmol+/kg)	2,03 ± 1,58	1,31 ± 1,12	0,0935	0,2209	0,1736		1,34 ± 0,65	0,668 ± 0,54	0,012	0,2808	0,0011	0,477	0,06128
H+ (mé/100g ou cmol+/kg)	1,71 ± 0,90	1,17 ± 0,49	0,2645	1	0,0553		0,81 ± 0,49	1,079 ± 0,62	0,4604	0,336	0,234	0,0023	0,6529
CEC DO 472nm (mé/100g ou cmol+/kg)	5,19 ± 2,12	4,45 ± 1,88	0,2753	0,4677	0,3046		4,52 ± 1,98	6,79 ± 3,96	0,1539	0,008	0,1023	0,2898	0,0742
Ca Mg (mé/100g ou cmol+/kg)	0,62 ± 0,44	0,376 ± 0,279	0,7334	0,8781	0,097		1,99 ± 1,77	3,49 ± 3,98	0,02	0,0087	0,78	0,0138	8,98E-05
Al / Ca Mg	4,86 ± 5,15	4,74 ± 4,10	0,4724	0,2276	0,7437		2,83 ± 4,83	1,17 ± 2,65	0,007	0,0075	0,069	0,0138	0,00017
S (mé/100g ou cmol+/kg)	0,79 ± 0,52	0,5 ± 0,317	0,5117	0,9704	0,0892		2,12 ± 1,78	3,65 ± 4,00	0,02	0,0087	0,7472	0,0157	0,00017
TEA (mé/100g ou cmol+/kg)	3,74 ± 1,60	2,47 ± 1,12	0,075	0,4025	0,0235		2,15 ± 0,63	1,75 ± 0,88	0,16	0,15	0,1861	0,0068	0,0675
S/T (%)	14,77 ± 5,62	11,36 ± 4,83	0,8106	0,5273	0,1064		41,7 ± 22,57	41,17 ± 27,36	0,01	0,008	0,7148	0,0001112	1,56E-05

	GRANITE CONTRÔLE GA		EFFET TRANSECT GA		EFFET SAISON GA		GRANITE AMENDE GL		EFFET TRANSECT GL		EFFET SAISON GL	EFFET TRAITEMENT	
	AUTOMNE	PRINTEMPS	AUTOMNE	PRINTEMPS			AUTOMNE	PRINTEMPS	AUTOMNE	PRINTEMPS		AUTOMNE	PRINTEMPS
Humidité Résiduelle (%)	4,6 ± 1,78	5,21 ± 2,40	0,06	0,056	0,4371		4,41 ± 1,63	4,03 ± 1,36	0,054	0,69	0,586	0,8403	0,1138
Perte au feu (525°C ; %)	24,82 ± 8,17	23,92 ± 7,56	0,21	0,12	1		24,24 ± 9,19	18,46 ± 6,82	0,1	0,45	0,064	1	0,0468
Carbone organique (% de poids sec)	13,24 ± 4,43	15,91 ± 5,23	0,08	0,018	0,1366		13,32 ± 4,95	10,92 ± 4,56	0,08	0,61	0,2005	0,801	0,0087
Azote total (% de poids sec)	0,72 ± 0,26	0,87 ± 0,26	0,06	0,017	0,1366		0,71 ± 0,27	0,65 ± 0,20	0,085	0,99	0,7168	0,9197	0,025
C/N	18,53 ± 1,44	18,32 ± 1,15	0,02	0,695	0,7689		19,01 ± 1,42	16,51 ± 1,87	0,59	0,12	0,00068	0,4793	0,016
Matière Organique (% de poids sec)	26,47 ± 8,86	31,82 ± 10,46	0,08	0,018	0,1366		26,64 ± 9,91	21,84 ± 9,11	0,082	0,61	0,2005	0,801	0,00871
pH H2O	3,95 ± 0,25	3,91 ± 0,21	0,2	0,36	0,6832		4,18 ± 0,19	4,04 ± 0,22	0,9	0,48	0,1224	0,0129	0,1429
pH KCl	3,33 ± 0,39	3,23 ± 0,32	0,42	0,37	0,5139		3,5 ± 0,26	3,36 ± 0,23	0,17	0,37	0,1888	0,077	0,1958
delta pH	0,62 ± 0,16	0,68 ± 0,12	0,73	0,31	0,3261		0,68 ± 0,16	0,68 ± 0,09	0,04	0,55	0,8356	0,758	0,7505
Ca2+ (mé/100g ou cmol+/kg)	0,9 ± 0,61	1,03 ± 0,63	0,17	0,19	0,6114		1,13 ± 0,71	0,93 ± 0,54	0,59	0,53	0,4397	0,2869	0,8291
Mg2+ (mé/100g ou cmol+/kg)	0,33 ± 0,17	0,39 ± 0,16	0,38	0,12	0,2471		0,52 ± 0,29	0,47 ± 0,21	0,57	0,17	1	0,0256	0,3229
K+ (mé/100g ou cmol+/kg)	0,26 ± 0,11	0,36 ± 0,13	0,22	0,09	0,0398		0,22 ± 0,082	0,23 ± 0,06	0,12	0,69	0,5551	0,3107	0,00871
Na+ (mé/100g ou cmol+/kg)	0,06 ± 0,02	0,064 ± 0,0197	0,71	0,23	0,5743		0,06 ± 0,017	0,06 ± 0,01	0,21	0,73	0,2737	0,6139	0,3728
Al3+ (mé/100g ou cmol+/kg)	4,66 ± 1,05	4,45 ± 1,83	0,22	0,048	0,5382		6,14 ± 1,76	5,16 ± 1,32	0,07	0,08	0,2352	0,0441	0,2363
H+ (mé/100g ou cmol+/kg)	1,6 ± 0,85	1,57 ± 0,92	0,9	0,61	0,8517		0,96 ± 0,47	1,01 ± 0,46	0,38	0,65	0,8919	0,064	0,08322
CEC DO 472nm (mé/100g ou cmol+/kg)	9,1 ± 2,79	10,86 ± 2,94	0,29	0,055	0,2471		10,94 ± 2,06	10,21 ± 1,77	0,15	0,26	0,4672	0,1389	0,8291
Ca Mg (mé/100g ou cmol+/kg)	1,23 ± 0,76	1,42 ± 0,78	0,3	0,19	0,5743		1,65 ± 0,99	1,4 ± 0,74	0,48	0,47	0,525	0,2035	0,9809
Al / Ca Mg	4,89 ± 2,54	3,97 ± 2,04	0,55	0,83	0,4696		5,19 ± 3,23	4,84 ± 2,84	0,18	0,12	0,8207	0,8798	0,5806
S (mé/100g ou cmol+/kg)	1,56 ± 0,87	1,84 ± 0,92	0,23	0,19	0,4696		1,96 ± 1,01	1,68 ± 0,77	0,75	0,53	0,4956	0,2226	0,7189
TEA (mé/100g ou cmol+/kg)	6,26 ± 1,39	6,01 ± 1,65	0,45	0,055	0,5382		7,09 ± 1,74	6,17 ± 1,51	0,067	0,08	0,2945	0,1857	0,6141
S/T (%)	16,31 ± 4,99	16,2 ± 5,21	0,3	0,38	0,9787		18,48 ± 11,21	16,7 ± 8,24	0,25	0,18	1	0,6498	0,9046

