

UNIVERSITÉ DE NEUCHÂTEL
INSTITUT DE BIOLOGIE
LABORATOIRE SOL & VÉGÉTATION

Distribution des communautés lombriciennes et pédogenèse en forêts alluviales. Etude le long de deux gradients écologiques.

THESE

Présentée pour l'obtention du grade de Docteur ès Sciences

Par

Clémence Salomé

Jury :

Prof. Jean-Michel Gobat, directeur de thèse (UniNE, Neuchâtel)

Dr. Claire Le Bayon, co-directrice de thèse (UniNE, Neuchâtel)

Prof. Eric Verrecchia, Rapporteur, (Université de Lausanne)

Dr. Claire Guenat, Rapporteur, (EPF-Lausanne)

Dr. Eric Blanchart, Rapporteur (IRD, Montpellier)

Prof. Annick Schnitzler, Rapporteur (Université de Metz)

VOLUME I - TEXTE

Neuchâtel, le 23 mai 2011

IMPRIMATUR POUR LA THESE

Distribution des communautés lombriciennes et pédogenèse en forêts alluviales

Clémence Salomé

UNIVERSITE DE NEUCHATEL

FACULTE DES SCIENCES

La Faculté des sciences de l'Université de Neuchâtel,
sur le rapport des membres du jury

Mmes Claire Le Bayon (co-directrice de thèse), Claire Guenat (EPF Lausanne),
Annik Schnitzler (Uni. Paul Verlaine, Metz F),
MM. Jean-Michel Gobat (directeur de thèse), Eric Verrecchia (Uni. Lausanne)
et Eric Blanchart (IRD, Montpellier, F)

autorise l'impression de la présente thèse.

Neuchâtel, le 27 octobre 2011


Le doyen :
P. Kropf

RÉSUMÉ

Support physique et chimique indispensable, lieu d'échanges de matières et de circulation d'énergie, le sol représente une composante essentielle en tant que support de la vie et est au cœur même du fonctionnement des écosystèmes terrestres. Les fonctions de nutrition et de recyclage des éléments sont assurées en grande partie par l'horizon organo-minéral, le plus souvent correspondant à l'horizon le plus en surface du sol. Cet horizon est composé d'agrégats organo-minéraux, résultats des interactions physico-chimiques et biologique entre les constituants du sol et des organismes vivants à l'origine de la structure. Parmi ces organismes, les vers de terre en tant qu'ingénieurs intègrent au minéral la matière organique arrivant à la surface du sol.

Les zones alluviales, véritables écotones entre les systèmes aquatique et terrestre, sont caractérisées par une mosaïque d'habitats très variés. La dynamique alluviale, qui contrôle leur évolution dans une dimension spatio-temporelle, maintient par conséquent une forte diversité d'organismes adaptés à ces conditions d'instabilité. Les sols dans ces milieux sont extrêmement jeunes et reflètent la composition et les propriétés des matériaux qui ont été transportés. Bien que peu évolués, ces sols présentent cependant l'avantage de se trouver dans des milieux très productifs, riches en apports de matière organique, et où l'humification est généralement activée par des conditions favorables d'humidité. Ces sols jeunes, peuvent ainsi être des modèles pertinents pour étudier la formation de l'horizon organo-minéral.

Dans ce contexte, nous nous proposons d'étudier les facteurs biotiques et abiotiques intervenant dans la structuration des sols dans les premières étapes de la pédogenèse. Notre étude a été menée à différentes altitudes, et le long d'un gradient de végétation qui reflète un gradient de stabilisation des sols. L'état de structuration des horizons organo-minéraux a été appréhendé par l'analyse de macroagrégats, et par la porosité via l'analyse d'image. Les communautés lombriciennes ont été échantillonnées pour la partie biotique.

Sur 45 sols échantillonnés à trois altitudes (subalpin, montagnard et collinéen), la texture s'est révélée être de première importance dans la formation des agrégats, suivie par la matière organique. Les vers se sont aussi montrés indispensables à l'acquisition rapide d'une structure dans ces milieux. Les mesures des agrégats, bien corrélées aux mesures de porosité et à celles des stocks de carbone, démontrent l'importance de l'agrégation dans la création d'habitats et dans la fertilité des sols.

Concernant les communautés lombriciennes, 27 espèces ont été retrouvées. Des changements dans la composition spécifique des communautés ont été recensés de manière similaire aux trois étages altitudinaux, en réponse à des gradients texturaux et évolutifs des sols ainsi qu'à la dynamique alluviale.

Nos résultats suggèrent que la dynamique alluviale, à l'échelle de l'étage altitudinal agit plus sur le développement du sol et des communautés que n'agit le climat, le principale facteur étant la texture et donc indirectement la dynamique alluviale. Cependant, des spécificités par étage altitudinal en réponse au climat ou à une morphologie fluviale particulière ont aussi été relevées.

Mots-clés : dynamique alluviale ; fluviosols ; lombriciens ; forêts alluviales ; structure.

SOMMAIRE

Résumé	i
Chapitre 1 : Introduction générale	1
1 La formation des sols	4
2 La structure du sol	6
2.1 Analyse de la porosité du sol	7
2.2 Composante solide de la structure : les agrégats et leur formation	7
2.2.1 Formation des microagrégats	8
2.2.2 Les macroagrégats	8
2.2.3 L'étude des agrégats	11
3 Les vers de terre	11
4 Les zones alluviales : définition et fonctionnement	13
5 Contexte et objectifs de l'étude	17
Chapitre 2 : Les zones alluviales de Suisse - Présentation des sites d'étude	19
1 Les zones alluviales en Suisse	21
2 Présentation des zones alluviales étudiées	21
2.1 Étage alpin : la zone alluviale de la Gemmi, objet n°1124 de l'inventaire	23
2.2 Étage subalpin : la zone alluviale du Gastereholz, objet n°74 de l'inventaire	23
2.3 Étage montagnard : la zone alluviale « les auges de Neirivue », objet n°66a de l'inventaire	24
2.4 Étage collinéen : la zone alluviale de Umiker Schachen, objet n°40 de l'inventaire	24
3 Végétation alluviale et choix de l'échantillonnage	25
Chapitre 3 : Les sols	29
1 Introduction	31
2 Matériel et méthodes	34
2.1 L'échantillonnage et la description des sols	34
2.2 Analyses en laboratoire	34

2.3	Nomenclature utilisée	35
2.4	Statistiques	35
3	Résultats	35
3.1	Paramètres pédologiques le long du gradient altitudinal	36
3.2	Descripteurs pédologiques le long des gradients de végétation	40
3.2.1	Gradient de végétation à l'échelle du profil de sol	40
3.2.2	Gradient de végétation à l'échelle des horizons	43
4	Discussion-Synthèse	47
4.1	Gradient altitudinal	47
4.2	Le gradient de végétation	48
5	Conclusion	51

Chapitre 4 : Étude des facteurs environnementaux influençant la

	distribution des communautés lombriciennes en forêts alluviales	53
1	Introduction	55
2	Matériel et méthodes	57
2.1	Échantillonnage des lombriciens	57
2.2	Identification des espèces et des catégories écologiques, comptages et pesées	57
2.3	Traitement des données et analyses statistiques	58
2.3.1	Statistiques univariées : étude du gradient altitudinal et du gradient de végétation	58
2.3.2	Statistiques multivariées	58
3	Résultats	59
3.1	Description quantitative des communautés lombriciennes	59
3.1.1	Biomasses, densités et catégories écologiques	59
3.1.2	Diversité des communautés	64
3.2	Analyses multivariées	67
3.2.1	Analyse de partition de variance	67
3.2.2	Analyse de redondance sur la matrice espèce	68

4	Discussion	70
4.1	Forte hétérogénéité dans les communautés lombriciennes	70
4.2	Les gradients d'altitude et de végétation marquent-ils de réels changements dans les communautés ?	71
4.3	Mise en évidence d'un effet de compétition interspécifique ?	72
4.4	Intégration des paramètres pédologiques au sein des deux gradients	73
5	Conclusion	75
Chapitre 5 : Structuration des sols en forêt alluviale		77
PARTIE A : Analyse des agrégats		80
1	Introduction	80
2	Matériel et méthodes	81
2.1	Statistiques	81
2.1.1	Analyses univariées	81
2.1.2	Régressions linéaires multiples	82
3	Résultats	83
3.1	Etude le long du gradient altitudinal et des gradients de végétation sur le MWD et WSA	83
3.1.1	Gradient altitudinal	83
3.1.2	Gradients de végétation	83
3.2	Effet texture tous sites confondus	85
3.3	Effet conjoint des paramètres pédologiques et des vers	85
3.3.1	Description de l'ACP au subalpin	86
3.3.1	Description de l'ACP au montagnard	88
3.3.3	Description de l'ACP au collinéen	89
3.4	Échelle du profil de sol	90
4	Discussion	92
4.1	Forte hétérogénéité	92
4.2	Influence des paramètres physico-chimiques	92
4.3	Influence des paramètres biologiques	95
5	Conclusion	98

PARTIE B : La porosité	99
1 Introduction	99
2 Matériel et méthodes	100
2.1 Prélèvement des échantillons	100
2.2 Préparation des tranches polies	100
2.3 Analyse des lames	101
2.3.1 Acquisition d'images	101
2.3.2 Segmentation, seuillage et traitement de l'image	102
2.4 Les paramètres de porosité obtenus	103
3 Traitement des données	105
4 Résultats	105
4.1 La porosité totale et les types de pores	105
4.1.1 Gradient altitudinal	105
4.1.2 Distribution de la taille des pores	106
4.2 Analyse en composantes principales	109
4.2.1 Étage collinéen	109
4.2.2 Étage montagnard	110
4.2.3 Étage subalpin	111
4.3 Porosité structurale vs. porosité texturale	112
4.4 Relation entre agrégats et porosité (sur 37 échantillons)	114
5 Discussion	115
5.1 Gradient altitudinal et gradient de végétation	115
5.2 Porosité texturale vs. porosité structurale	116
6 Synthèse des parties A et B	117
 Chapitre 6 : Synthèse générale	 121
1 L'approche par niveau d'intégration, l'application aux sols	123
2 La structuration de l'horizon organo-minéral	125
2.1 Le déterminisme de l'héritage textural sur le potentiel d'agrégation	125
2.2 Une compensation de la texture par la matière organique	126
2.3 Les vers en tant que bâtisseurs de la structure	126

3	La structure à l'échelle du profil de sol et pédogenèse	127
3.1	Évolution des sols: un réel gradient climatique ou un gradient amont-aval très marqué?	
3.2	Quel poids accorder au facteur temps dans la pédogenèse en milieu alluvial ?	129
4	D'une phase biogéomorphique à la phase biologique: Application au sol et conséquences fonctionnelles sur l'écosystème	130
5	Conclusion-Perspectives	134
	Bibliographie	137
	Remerciements	153

Chapitre 1 : Introduction générale



Par sa position, à l'interface entre le monde minéral et organique, le sol est un véritable écotone (Gobat et al., 2010). Support physique et chimique indispensable, le sol offre une ressource d'éléments nutritifs disponibles essentiels à la croissance des plantes ; lieu d'échanges de matières et de circulation d'énergie, le sol représente une composante essentielle en tant que support de la vie et est au cœur même du fonctionnement des écosystèmes terrestres (Brady et Weil, 2008).

Dioum (2008, in Brady et Weil, 2008) met en évidence quelques rôles clés que les sols jouent dans les écosystèmes. Le premier auquel on pense est celui de support pour la plupart des plantes ; la fertilité des sols est essentielle à ce niveau en termes notamment de réservoir en élément minéraux et de puits/source de carbone. Un autre rôle clé est en lien direct avec le recyclage des éléments, à savoir le fonctionnement des cycles biogéochimiques.

Dioum (in Brady et Weil, 2008) souligne également que les propriétés du sol sont les facteurs principaux contrôlant le devenir de l'eau et le système hydrologique. La fertilité est alors renforcée grâce une structure assurant la cohésion du système et favorisant à la fois les transferts d'eau et de nutriments.

D'autre part, la structure du sol (agrégats, porosité) offre des habitats très diversifiés pour de nombreux organismes. En particulier, l'horizon organo-minéral du sol, celui généralement situé le plus en surface dans la dimension verticale d'un profil, est à la fois le lieu de nutrition préférentiel des plantes, mais également le lieu de vie de tout un cortège d'organismes indispensables entre autres au recyclage des matières organiques. Les organismes du sol, depuis les microorganismes (bactéries, champignons) jusqu'aux mammifères (taupes, blaireaux) coexistent dans le sol et interagissent, bénéficiant de cet habitat mais intervenant également pour le modifier et l'ajuster en fonction de leurs besoins (bioturbation).

L'importance des sols et de leurs fonctions dans les écosystèmes terrestres nous a conduits dans cette étude à nous focaliser sur les toutes premières étapes de la pédogenèse. L'idée générale de ce travail est d'appréhender la mise en place de la structure des sols en lien avec l'activité biologique dans des milieux où les processus de pédogenèse sont encore très jeunes. Dans cette introduction, des généralités sur la formation des sols seront abordées, avec un focus particulier sur la mise en place de la structure ainsi que sur le rôle des communautés lombriciennes. Le milieu dans lequel nous avons travaillé sera également présenté, à savoir les zones alluviales. Enfin, les objectifs de l'étude seront précisés et les hypothèses de travail posées.

1 La formation des sols

La formation d'un sol résulte de facteurs que sont le climat, le substrat (roche-mère), la végétation, les organismes vivants, le tout agissant en interaction dynamique dans le temps et dans l'espace. Ceci est résumé par l'équation des sols:

$Sol = f(\text{climat, roche, relief, organismes, temps})$

proposée par Jenny (1941) et fortement inspirée des travaux de Dokouchaev.

La figure 1 schématise les étapes de formation des sols et leur développement. Grâce à une végétation croissante et l'arrivée d'organismes du sol, sur une roche préalablement altérée physiquement, l'horizon de surface s'enrichit en matière organique et s'épaissit sous l'influence de la vie (formation d'un horizon A organo-minéral). Parallèlement, mais estimé à une échelle de temps plus importante, des horizons minéraux intermédiaires se différencient du matériel minéral parental grâce à des processus d'altération chimique de la roche et/ou par des transferts de matières.

Etudier la dynamique de la formation des sols n'est pas chose évidente car les processus se déroulent dans une dimension temporelle dépassant largement celle de l'homme et du scientifique. Cependant, certains « sols » se prêtent à de telles investigations ayant pour objectif de comprendre les processus principalement relatifs à la formation de l'horizon organo-minéral. Parmi ces sols, on peut trouver par exemple les surfaces mises à nu par le retrait des glaciers, les sols volcaniques, les sols alluviaux, les sols désertiques ou encore les ANTHROPOSOLS.

L'étude de chronoséquences pour lesquelles l'âge de formation des sols est connu précisément, comme par exemple après le retrait des glaciers, permettent d'estimer la vitesse de développement d'un sol (Alexander et Burt, 1996 ; Burt et Alexander, 1996 ; Egli et al., 2006). Ces études, bien qu'elles se situent généralement dans des environnements où les températures sont peu élevées et où les processus sont lents, rapportent que, dès 20 ou 30 ans, des premiers signes de développement du sol apparaissent. Dans l'étude d'Egli et al. (2006), c'est principalement au bout de 100 ans que l'évolution est nette, associée à un enrichissement du sol en matière organique. Pour les ANTHROPOSOLS, les études de Pey (2011) et Strehler (1997) démontrent que des changements majeurs concernant la solution du sol et l'évolution de la matière organique ont déjà lieu après une année. Ces études soulignent également que les facteurs clés de la structuration des sols sont la faune du sol et les racines des plantes. Ce résultat mis en évidence dans l'étude de Bureau (1995) en milieu alluvial démontre l'importance de la part biotique dans la différenciation morphologique du substrat. L'évolution de leurs propriétés physiques restant grandement dépendant de leurs caractéristiques physico-chimiques initiales (Strehler 1997 ; Bullinger-Weber et al., 2007).

Finalement, dans ces sols jeunes, les descripteurs relatifs à la structure du sol seraient donc de relativement bons indicateurs de leur degré d'évolution.

• Soil formation and plant growth

• Erosion and weathering Climate 2b 9 - 4
1 Climate 2 a + b integr.: 2.1: 14 - 1

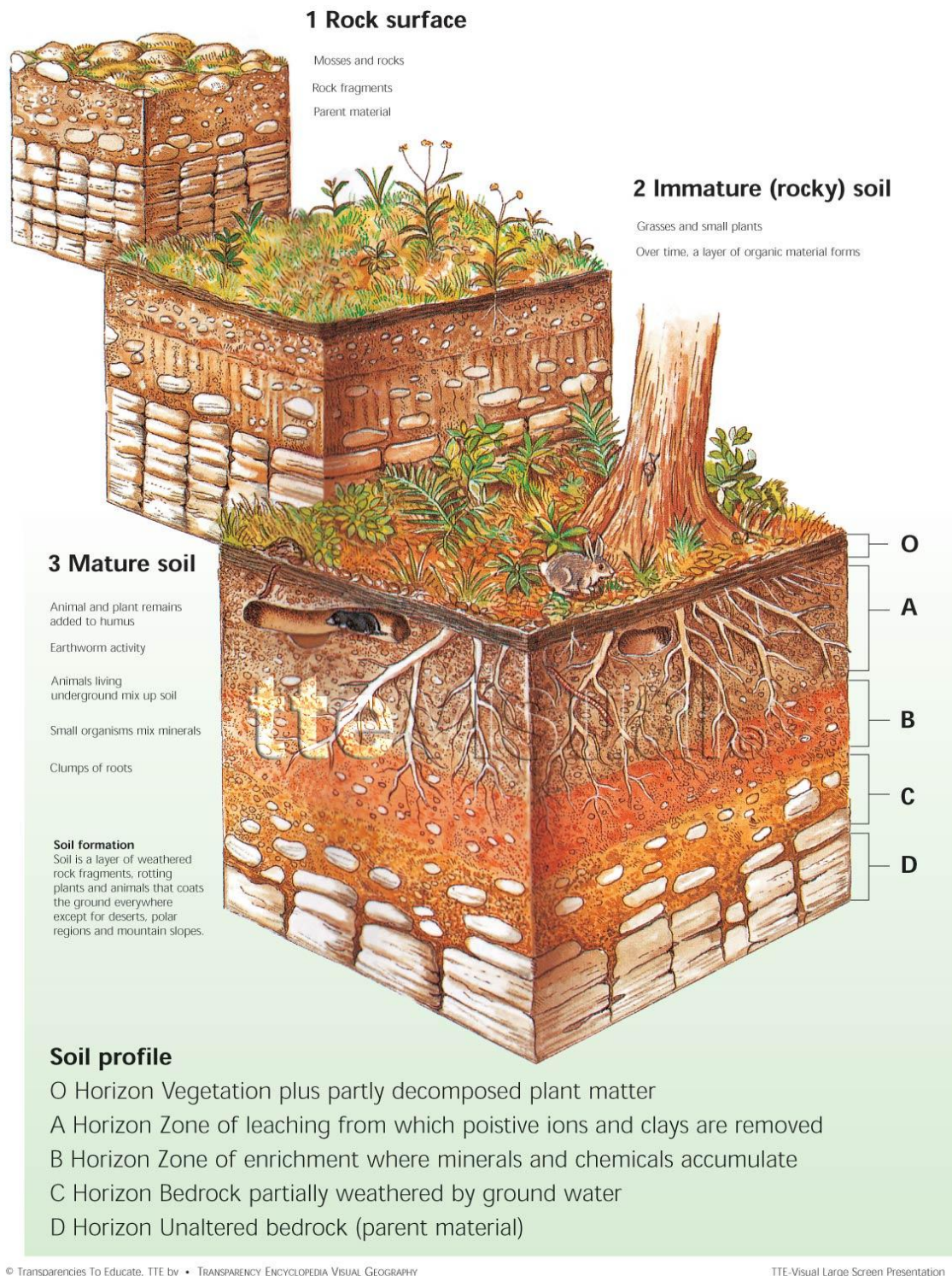


Figure 1: Schéma de la formation d'un sol.

Copyright Web: <http://www.ttevisual.com/geography/content4.asp>

2 La structure du sol

La structure du sol peut être définie comme le mode d'assemblage des particules solides du sol (Gobat et al., 2010).

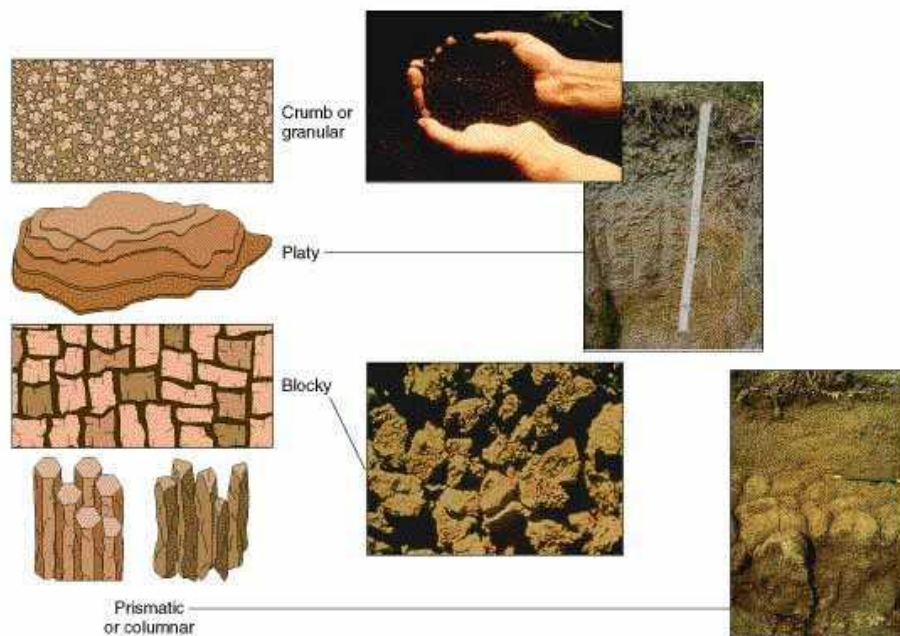


Figure 2: Exemples de structures du sol.

Copyright Web: http://www.gf.uns.ac.rs/~wus/wus07/web6/structure_microstructure.html

La structure, qui peut être de différents types (figure 2), est le résultat de l'interaction de facteurs biotiques (racines, faune du sol, microorganismes) et abiotiques, intrinsèques (texture, minéralogie, matière organique) ou extrinsèques (climat, forces physiques) (Kay, 1998). Au cours de leur développement, en parallèle d'un apport croissant de matière organique et de l'évolution de l'écosystème, la structure des sols va évoluer, se complexifier impliquant l'activité d'une diversité d'organismes très variable selon leur taille, leur nombre, leurs fonctions (Brown et al., 2000). Le sol va ainsi acquérir de nouvelles propriétés physiques, chimiques et biologiques qui auront des conséquences sur son propre fonctionnement et plus globalement sur celui de l'écosystème.

S'agissant des horizons de surface organo-minéraux, la structure résulte principalement de processus biologiques liés à la matière organique et incluant l'activité d'un grand nombre d'organismes vivants. La structure du sol est donc dynamique et intégrative des processus se déroulant dans les sols à différentes échelles spatio-temporelles (Gobat et al., 2010). Depuis l'échelle microscopique à l'échelle macroscopique, elle régit la répartition des bactéries, des champignons et de la pédofaune (Kämpf et Hauser, 1993 ; Mummey et Stahl, 2004 ; Ranjard et al., 2000 ; Ruamps et al., 2011 ; Strong et al., 2004). De fortes relations quantitatives entre la structure et certains organismes ont été mises en évidence par Hassink et al. (1993), démontrant une relation linéaire entre la biomasse des nématodes et des bactéries en fonction de certaines tailles de pores. De telles relations selon Young

et Ritz (2000) sont toutefois difficiles à mettre en évidence car les facteurs abiotiques du sol entrent aussi en considération dans la distribution des organismes.

2.1 Analyse de la porosité du sol

La porosité représente l'ensemble des vides et régule les flux d'eau et de gaz dans les sols. Initialement, la porosité était principalement étudiée en lien avec les problématiques liées à la dynamique de l'eau dans les sols. Gobat et al. (2010) classent les pores en trois classes de taille exprimant des réserves en eau plus ou moins importantes :

- La macroporosité, supérieure à 50 μm , contient l'eau de gravité qui est rapidement drainée, et donc rapidement indisponible pour les plantes.
- La mésoporosité, ou porosité capillaire, constituée des pores de 0,2 à 50 μm , contient l'eau facilement utilisable par les plantes. Elle correspond à la réserve utile du sol.
- Enfin, la microporosité, inférieure à 2 μm est inutilisable par les plantes, la force de succion des racines n'étant pas suffisante pour extraire cette eau fortement piégée dans les micropores ou encore celle liée aux minéraux.

La micro- et la mésoporosité sont hautement dépendantes de la texture des sols, alors que la macroporosité est le reflet de la structure. En d'autres termes, se distinguent également une porosité matricielle, principalement due à l'assemblage des particules d'argile, une porosité texturale ou lacunaire, due à l'arrangement des grains de limons et de sable, et enfin une porosité structurale (Fiès et Bruand, 1990, 1998 ; Fiès, 1992). Par rapport aux méthodes classiques d'estimation de la porosité, les techniques faisant appel à l'analyse d'image de sol non perturbé (lames polies, lames minces ou encore cylindres) permettent actuellement non seulement d'étudier la taille des pores mais aussi leurs formes et leur connectivité (Hallaire et Curmi, 1994 ; Kribaa et al., 2001 ; Marcelino et al., 2007). La structure s'étudie ainsi en 2D ou en 3D, cette dernière étant plus intéressante et plus proche de la réalité concernant la connectivité des pores (Prado et al., 2009).

2.2 Composante solide de la structure : les agrégats et leur formation

Les agrégats du sol résultent de l'assemblage des différentes particules solides organiques et/ou minérales du sol (figure 3). En milieu tempéré, la matière organique est le principal agent de la structure et de l'agrégation (Coleman et al., 2004 ; Six et al. 2002 ; Chenu et al., 2000).

La matière organique peut être caractérisée par sa taille, sa composition chimique, son degré d'humification, sa localisation dans la structure du sol et son origine (végétale, microbienne ou encore animale). S'agissant de son origine, Jastrow et Miller (1991) distinguent l'influence biologique au travers de l'activité des organismes ou de leurs produits (de type polysaccharides). Ces différents types de matière organique et leurs interactions avec les autres composants du sol vont intervenir dans la formation de particules secondaires, ou agrégats.

On distingue globalement deux tailles d'agrégats: ceux inférieurs à 250 μm sont nommés microagrégats, et ceux supérieurs à 250 μm , les macroagrégats. Une subdivision en sous-classes de taille est également employée dans la littérature: de 2 à 50 μm , de 50 à 250 μm , de 250 μm à 2 mm

et enfin supérieure à 2 mm. Cette séparation fondée sur la taille reflète des stabilités différentes dues à des mécanismes de formation n'impliquant pas les mêmes constituants du sol ni les mêmes agents de liaison (Kogel-Knabner et al., 2008 ; Tisdall et Oades, 1982). Le concept d'agrégation des sols proposé par Tisdall et Oades (1982), revu et complété par de nombreux auteurs (voir la synthèse de Six et al., 2004), est basé sur un modèle hiérarchique dans lequel les microagrégats s'assemblent pour former des macroagrégats. Parallèlement, au sein des macroagrégats se forment aussi des microagrégats.

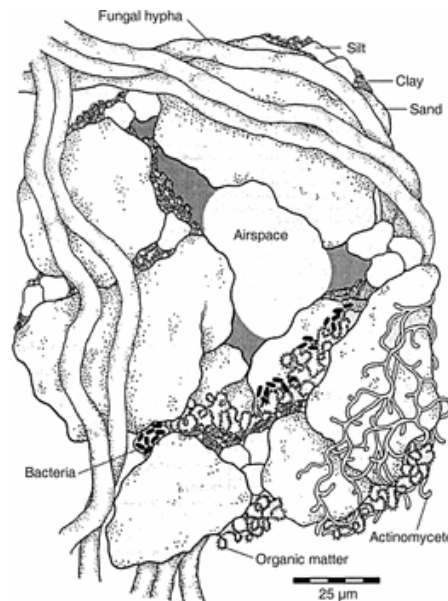


Figure 3: Agrégat de sol "modèle": les particules de sable, limon et argile sont liées entre elles par le biais de ponts cationiques et de matière organique. Les microorganismes du sol participent également à l'agrégation des particules entre elles (Bruns, Encyclopedia of Soil Science: Second Edition, 2006).

2.2.1 Formation des microagrégats

Définis comme ayant une taille inférieure à 250 µm, ils sont le siège du complexe argile-humique, principalement s'agissant des agrégats inférieurs à 50 µm. Ils sont constitués de liaisons fortes entre les argiles, et comportent également des composés organiques stabilisés par humification, le tout relié par le biais de cations métalliques ou encore de polysaccharides d'origine microbienne (Chenu, 1989, 1993 ; Kogel-Knabner et al., 2008). La force de ces interactions est marquée, si bien que ces agrégats sont considérés comme les plus stables (Edwards et Bremner, 1967 ; Kogel-Knabner et al., 2006 ; Puget et al., 2000 ; Pulleman et Marinissen, 2004). Les composés humiques sont considérés comme des agents persistants de l'agrégation et les polysaccharides comme des agents transitoires (Tisdall et Oades, 1982) du fait de leur turnover important.

2.2.2 Les macroagrégats

Dans le modèle de Tisdall et Oades (1982), les microagrégats s'assemblent en macroagrégats grâce à des agents temporaires ou transitoires, d'origine principalement biologique. Ils peuvent être formés par des mécanismes physico-chimiques impliquant des produits de l'activité microbienne tels que les

des exo-polysaccharides, mais aussi grâce à l'« emmaillotage » des réseaux racinaires et ceux des hyphes de champignons. Issus de sécrétions racinaires, bactériennes ou encore fongiques, les polysaccharides peuvent être bien corrélés aux mesures caractérisant usuellement les agrégats, à savoir leur stabilité ou encore leur diamètre (Haynes et al., 1991 ; Haynes, 2000). Ces macroagrégats contiennent aussi des particules primaires de la taille des microagrégats ou supérieure.

Les modèles d'agrégation proposés par Six et al. (2002b) impliquent 3 mécanismes de l'agrégation en milieu tempéré (figure 4) :

- L'arrivée de matière organique sous forme particulaire dans le sol (d'origine racinaire ou aérienne) stimule l'activité microbienne. L'activité d'emmaillotage des hyphes de champignons avec d'autres particules du sol initie la formation de l'agrégat, qui se stabilise grâce aux exsudats résultant de l'activité microbienne au travers de la décomposition de la matière organique particulaire fraîche.
- Les racines, tout comme les hyphes des champignons, emmaillotent les particules de sols. Les exsudats racinaires stimulent par la suite l'activité des microorganismes qui vont stabiliser ces agrégats.
- L'activité de la macrofaune, telle que celle des vers de terre, crée des déjections de taille importante constituant également des agrégats. Ces déjections, enrichies en matière organique et en mucus, stimulent l'activité microbienne qui va ensuite les stabiliser.

Selon ce modèle d'agrégation, la formation de microagrégats au sein des macroagrégats est aussi un des processus de formation de microagrégats. La stabilisation des macroagrégats dépend par la suite toujours de l'action biologique, mais également d'un effet "temps" en lien notamment avec les cycles d'humectation et de dessiccation, reconnus pour agir sur la stabilisation des agrégats (Blanco-Canqui et Lal, 2004). Les forces impliquées dans la formation des macroagrégats sont moindres, ils sont par conséquent moins stables mais aussi plus sensibles aux contraintes physiques qui s'exercent sur le sol (pratiques agricoles, passage d'engins, etc.) (Six et al., 2002b).

Dans un autre ordre d'idées, Kristiansen et al. (2006) montrent sur des sols de textures différentes que les agrégats supérieurs à 1 mm reflètent la composition texturale du sol, ce qui en fait des intégrateurs des propriétés physiques des sols.

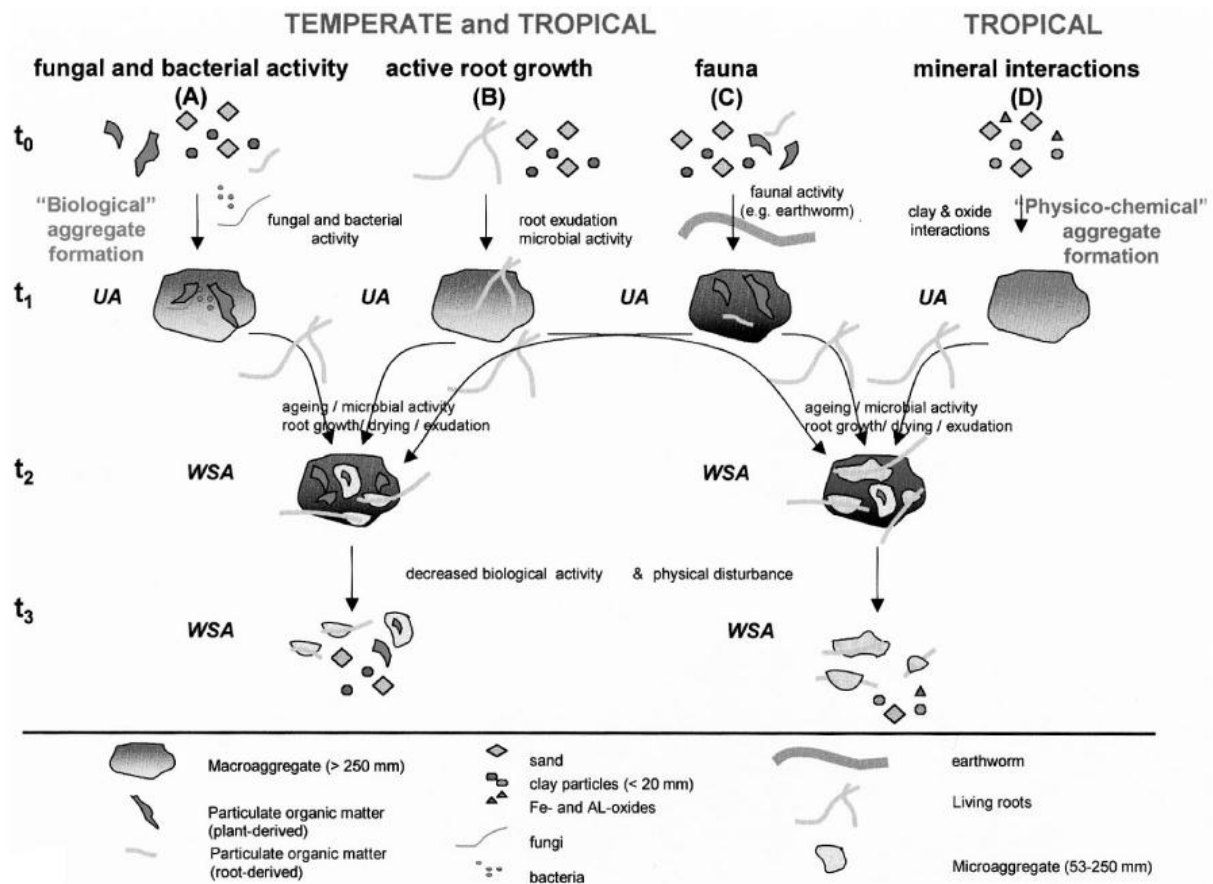


Figure 4: Formation des agrégats en système tempéré et tropical. L'activité des champignons, des bactéries, des racines et de la faune sont les principaux agents de l'agrégation en milieu tempéré (Six et al., 2002b).

Des facteurs extrinsèques agissent aussi sur la formation et la stabilisation des agrégats. Le climat par exemple implique des processus de réhydratation et humectation ou encore des cycles de gel-dégel (Blanco-Canqui et Lal, 2004). Amezketa (1999) souligne cependant des résultats contradictoires de différentes études menées à ce sujet, principalement attribuables aux conditions expérimentales des tests, mais également au type de sol. Ces effets ne semblent donc pas généralisables. Les températures jouent également un rôle dans l'agrégation en agissant indirectement sur l'activité biologique et la rapidité des processus. Finalement, le facteur temps intervient. À court terme (semaines/mois), après l'arrivée de matière organique au sol, la stabilité de l'agrégation est globalement améliorée, mais l'intensité du résultat est très variable en fonction de la qualité initiale de la matière organique (Monnier, 1965). Le long d'une chronoséquence d'une dizaine d'années dans une prairie restaurée, Jastrow et al. (1998) démontrent une augmentation très forte des quantités de macroagrégats stables dès la première année. Ils attribuent ce résultat aux racines et aux hyphes de champignons qui forment et initient les processus de stabilisation des agrégats.

2.2.3 L'étude des macro-agrégats

L'étude physique de ces agrégats, fait le plus souvent appel à des tests de résistance suite à une agitation dans l'eau. Différents tests de stabilité sont proposés dans la littérature, reflétant différents mécanismes de destruction des agrégats. Dans le même sens, les protocoles proposent de travailler seulement sur certaines classes de taille d'agrégats ou au contraire sur l'ensemble du sol. Ces méthodes permettent d'obtenir des données relatives à une quantité d'agrégats mais également sur leur taille. La méthode la plus usitée reste celle proposée par Kemper et Rosenau (1986). Amezketa (1999) met cependant en garde sur la difficulté de comparer les résultats de différentes études, étant donné la forte variabilité dans les résultats qui est fonction du prétraitement appliqué à l'échantillon (séchage, tamisage), de la taille des agrégats sélectionnés du temps d'agitation dans l'eau, etc.

3 Les vers de terre

Parmi les acteurs biologiques indispensables à la fertilité des sols, les vers de terre sont reconnus comme étant de véritables ingénieurs du sol (Jones et al., 1994 ; Lavelle et al., 1997). Déjà très tôt, Darwin (1881) soulignait leur rôle fondamental dans la formation de la « terre végétale ». Lavelle estime qu'environ 400 tonnes terre par hectare et par an passent dans le tractus digestif des vers de terre dans des conditions optimales. Graham et al. (1995), dans une séquence de 41 ans, rapportent un développement de l'horizon organo-minéral de 7 cm en présence de vers contre 1 cm en leur absence.

Trois grandes catégories écologiques de lombriciens ont été définies par Bouché (1977), (figure 5). Les vers de terre épigés, se nourrissant principalement de matière organique à la surface du sol et se déplaçant peu dans le profil de sol n'ont qu'un impact modeste sur le développement de l'horizon organo-minéral (Brown et al., 2000). Par contre, leur rôle de fragmentation de la matière organique est important. Les vers endogés quant à eux vivent principalement dans le sol et se nourrissent de matière organique intégrée à la matrice minérale. Leurs déjections se font également dans le sol, dans des galeries qu'ils occupent de manière non permanente. Ils brassent les horizons du sol dans une dimension plutôt horizontale. Les vers anéciques enfin se nourrissent majoritairement de matière organique en surface, et créent des déjections à la surface (turricules) ou dans leurs galeries verticales qu'ils occupent de façon plus permanente.

Ces catégories écologiques sont toutefois régulièrement remises en question, et des subdivisions se dénotent de plus en plus fortement en fonction des espèces, révélant des comportements intermédiaires à ces classes (Felten et Emmerling, 2009 ; Lavelle et Spain, 2001).

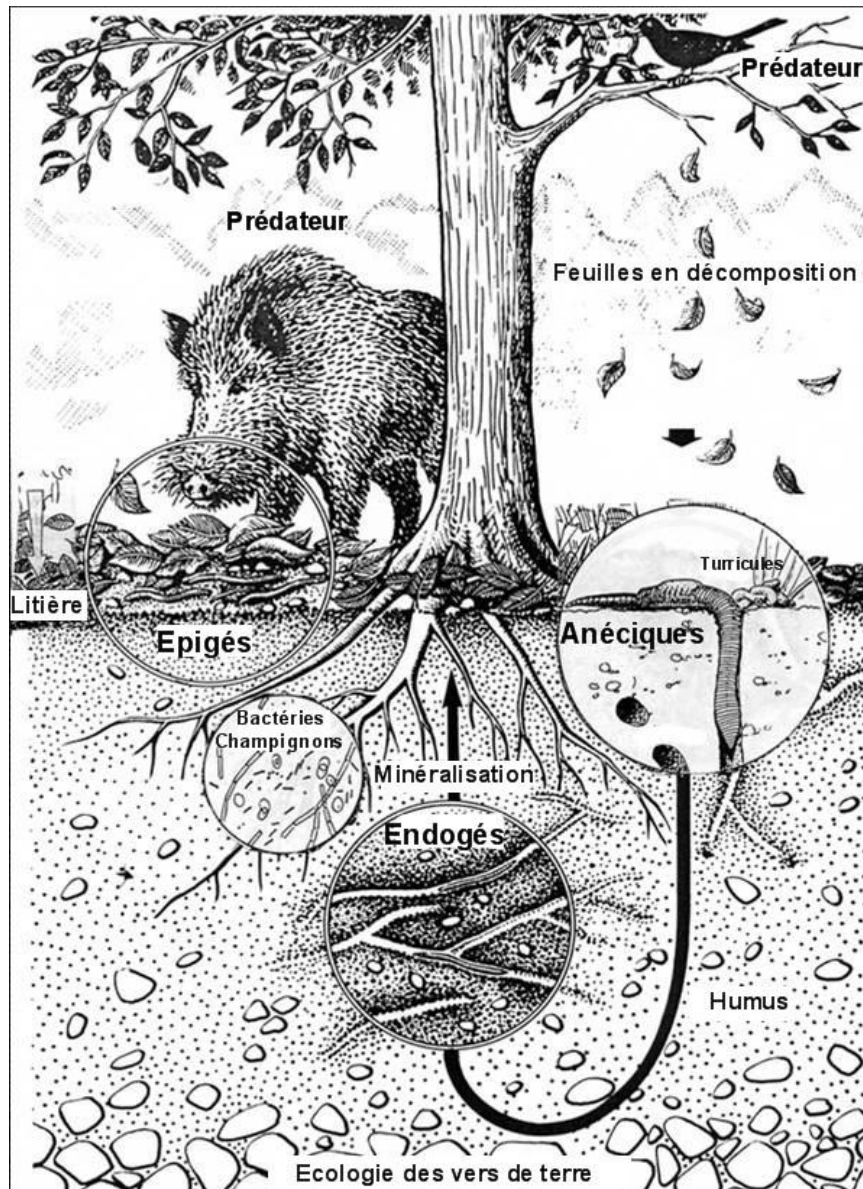


Figure 5: Catégories écologiques de vers de terre selon la classification de Bouché (1977).

Copyright Web: <http://www.lombritek.com/>

L'action de bioturbation des lombriciens sur la structure des sols intervient à différents échelles, principalement via la formation de déjections et de galeries. Leur rôle important dans le recyclage des éléments, la bioturbation du sol, sur les propriétés physiques, hydriques et biologiques du sol (Edwards et Bohlen, 1996 ; Lavelle et Spain, 2001; Lee, 1985) leur confère donc l'appellation d'ingénieurs des écosystèmes.

S'agissant des déjections, qu'elles soient en surface (turricules) ou dans le profil de sol (fèces), elles sont le résultat d'un mélange intime de matières organiques et minérales. Par leur ingestion de sol, les vers déstructurent dans un premier temps les agrégats préexistants dans leur tube digestif où de

nouvelles interactions entre l'organique et le minéral se déroulent, accompagnées d'une activité microbienne et enzymatique stimulée grâce notamment à l'ajout de mucus (Barois et al., 1993).

Par leurs déjections, les vers redonnent en quelque sorte une structure « neuve » au sol. Par conséquent, ils réorganisent sans cesse la structure des sols lorsque leur activité est intense. S'agissant des galeries, les vers de terre agissent aussi sur la structure des sols (Shipitalo et Butt, 1999) ce qui va engendrer des conséquences fonctionnelles sur la dynamique de l'eau et le transfert des éléments.

Au final, différents auteurs (Martin, 1991 ; Pulleman et al., 2005) révèlent que les vers contribuent à une meilleure séquestration de la matière organique dans les agrégats (surtout dans les microagrégats) en impliquant une meilleure protection et donc une moindre minéralisation du carbone. L'étude de Bossuyt et al. (2006) met aussi en évidence une intégration différente de la matière organique dans les agrégats en fonction des espèces. En termes d'impact sur la physique du sol, Blanchart et al. (1997) en milieu tropical soulignent l'importance de la présence de différentes espèces dans le milieu pour le maintien de la structure. En effet, ces auteurs mettent en évidence la présence d'espèces "compactantes" (Chauvel et al., 1997) et "décompactantes". En milieu tempéré, les travaux de Milleret et al. (2009) en conditions contrôlées ont aussi montré l'existence d'une espèce compactante, *Allolobophora chlorotica*. Cependant, ces auteurs soulèvent que cet effet peut aussi être attribuable au type de sol utilisé et aux conditions d'étude. Le synthèse réalisée par Shipitalo et Le Bayon (2004) donne également des informations relatives aux notions de stabilité à plus ou moins long terme des agrégats engendrés par les vers de terre, celles-ci étant fortement dépendantes des conditions du milieu, des matériaux initiaux ainsi que des espèces considérées.

4 Les zones alluviales : définition et fonctionnement

Un cours d'eau est caractérisé par un lit mineur, qu'il occupe en temps normal, et d'un lit majeur comme extension maximale qu'il peut atteindre lors des crues les plus fortes. Les zones alluviales sont définies par Kuhn et Amiet (1988) comme étant « *des lieux périodiquement ou épisodiquement inondés bordant les torrents, les rivières, les fleuves et souvent aussi les lacs, et dans lesquels les racines des végétaux sont temporairement atteintes par une nappe phréatique à fortes fluctuations* ». Ce sont aussi des systèmes jeunes, constamment perturbés et des milieux parmi les plus dynamiques et les plus complexes à leur état naturel, caractérisés par une productivité élevée, parmi les plus importantes d'Europe centrale (Hausamann et al., 2005). Les paysages alluviaux se caractérisent par une forte diversité d'habitats et d'organismes adaptés à exploiter l'hétérogénéité spatio-temporelle du milieu (Ward et al., 1999a). Ce sont les phénomènes de crues, de changement de trajectoire des cours d'eau et la forte connectivité entre les milieux qui créent cette mosaïque d'habitats faisant la typicité et la richesse de ces milieux (Ward et al., 1999b). Comme relevé par Pautou (1984), « *L'hydrosystème, durant la courte période où on l'analyse, constitue une étape de transition plus ou moins durable entre un état passé qu'il est difficile de connaître et un état futur qu'il est difficile de prévoir* ».

Les zones alluviales sont aussi des écosystèmes qui ont connu d'importantes modifications par l'homme (endiguement, barrages, etc.) et qui font aujourd'hui l'objet de nombreux projets de restauration nécessitant préalablement une bonne compréhension de la dynamique naturelle de ces écosystèmes faisant souvent appel à de nombreuses disciplines (Tockner et Stanford, 2002).

Dans une compréhension holistique du fonctionnement des écosystèmes alluviaux, Petts et Amoros (1996) soulignent l'importance de considérer les rivières et ses milieux connexes comme un système à trois dimensions dépendant des transferts d'énergie, de matériel et d'organismes latéralement, verticalement et longitudinalement. L'intégrité de l'hydrosystème dépend en effet des interactions entre des processus hydrologiques, géomorphologiques et biologiques, agissant à différentes échelles spatio-temporelles. L'hydrosystème fluvial peut être vu comme le niveau supérieur hiérarchique de sous-systèmes, imbriqués à des échelles spatiales différentes et régis par des facteurs agissant à des échelles temporelles qui leur sont spécifiques (Petts et Amoros, 1996). Ces auteurs définissent cinq niveaux d'intégrations (figures 6 et 7):

- Le bassin versant (« drainage basin »): c'est le plus haut niveau d'intégration qui est délimité par une ligne de partage des eaux. Sa dimension est contrôlée par des processus géologiques et climatiques agissant à une échelle temporelle de l'ordre de 10^4 années.
- Les secteurs fonctionnels (« functional sectors »): ils sont définis sur des critères hydrologiques et géomorphologiques (Bravard et Gilvear, 1996) et sont caractérisés par des régimes hydriques et sédimentaires particuliers. Les morphologies fluviales, par exemple, en tresse ou en méandres définies par Rutz (1978, in Petts et Amoros, 1996) caractérisent des secteurs fonctionnels différents.
- Les ensembles fonctionnels (« functional sets »): ce sont des sous-unités des secteurs fonctionnels et sont caractérisés par des modèles de terrain particuliers. Les barres sédimentaires, les bras morts, les plaines d'inondation ou encore le couloir fluvial principal sont des ensembles fonctionnels. Ils sont contrôlés à une échelle de temps de l'ordre de 10^1 à 10^3 années.
- Les unités fonctionnelles (« functional units ») : elles sont caractérisées par des communautés végétales et animales indicatrices des conditions écologiques du site (fréquence des inondations, influence de la nappe, etc.). Elles sont le reflet de successions de végétation qui s'organisent souvent le long d'un gradient topographique. Leur évolution est comprise à une échelle de temps de 10^{-1} à 10^2 années.
- Méso-habitats (« mesohabitats »): ils sont caractérisés par des conditions écologiques s'exprimant à une échelle très locale (définie, dans le Rhône supérieur, de 1 à 10^3 m²). Ils traduisent une hétérogénéité à petite échelle au sein des unités fonctionnelles et sont particulièrement sensibles aux variations environnementales provoquées par la dynamique alluviale. De ce fait, les processus intervenant dans la modification de ces mésohabitats agissent à une échelle de 10^{-2} à 10^1 années.

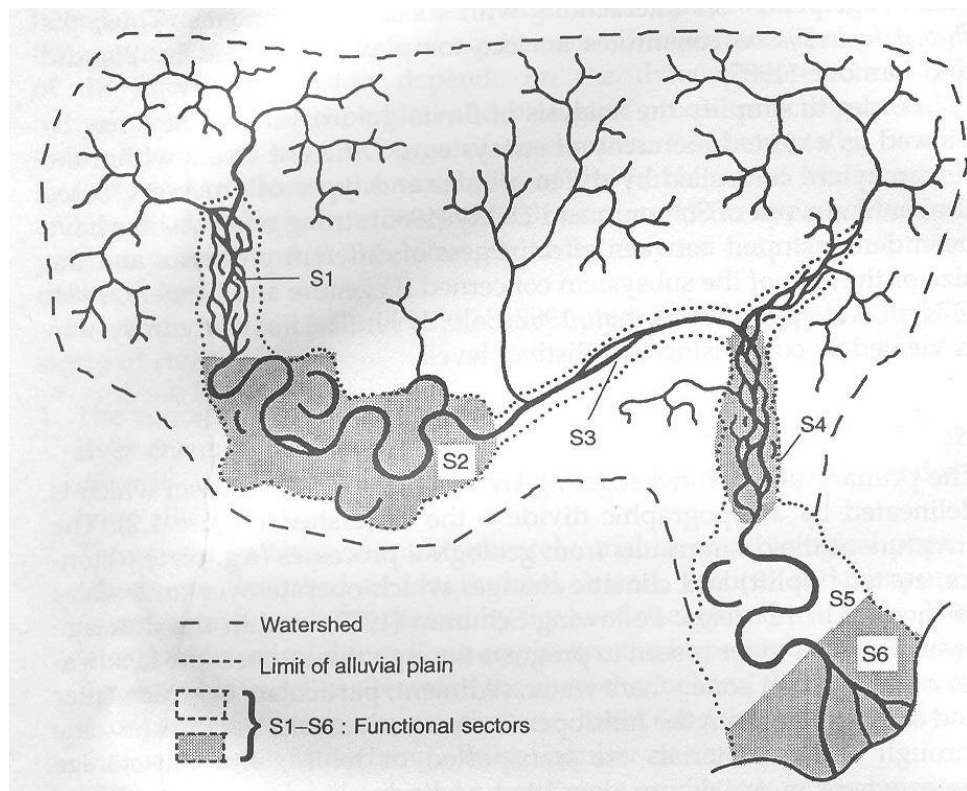


Figure 6 : Représentation schématique des secteurs fonctionnels en zone alluviale, au nombre de six (S1 à S6). Petts et Amoros (1996).

À l'échelle du secteur fonctionnel, la végétation va rapidement coloniser le milieu. Une succession primaire prend place et des changements dans la végétation dans le temps et dans l'espace s'accompagnent de changements des conditions écologiques du milieu (Amoros et Wade, 1996). Corenblit et al. (2007) proposent 4 phases modèles des interactions entre les facteurs abiotiques et biotiques lors des successions de végétation. Le passage d'une phase à une autre est caractérisé par des changements de contribution de deux types d'énergies utilisées par le système : la phase initiale sous le contrôle exclusif d'une énergie mécanique hydraulique et une phase finale d'utilisation de l'énergie solaire, les deux types d'énergie se concurrençant dans les phases intermédiaires (Gobat, comm. pers.).

- La phase géomorphique, caractérisée par les processus abiotiques tel que l'érosion, la sédimentation, les crues.
- La phase pionnière, correspondant au recrutement de la végétation pionnière sur des surfaces nues où les processus abiotiques dominent.
- La phase biogéomorphique, correspondant à l'établissement de la végétation et au début de la succession. Cette phase est dominée à la fois par des processus abiotiques (dépôts, érosion, crues) et biotiques.
- Enfin la phase écologique, où les interactions biotiques dominent pour les successions de végétation. L'influence de la dynamique alluviale est moins forte, le système se contrôle de l'intérieur.

Ces phases modèles sont illustrées différemment à la figure 8 où une zonation de végétation traduisant un gradient de dynamique alluviale s'établit le long d'un gradient topographique et d'éloignement à la rivière.

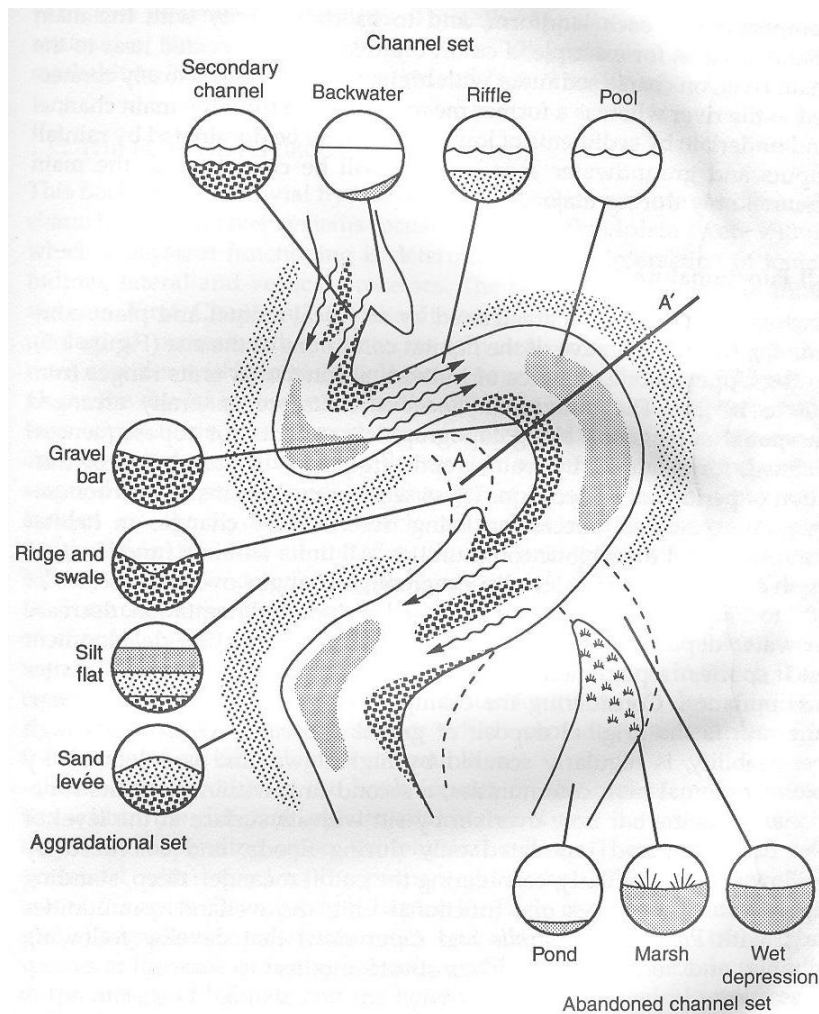


Figure 7 : Exemple schématique de trois ensembles fonctionnels (3 à 4 unités pour chaque) au sein d'un secteur de méandres (Petts et Amoros, 1996).

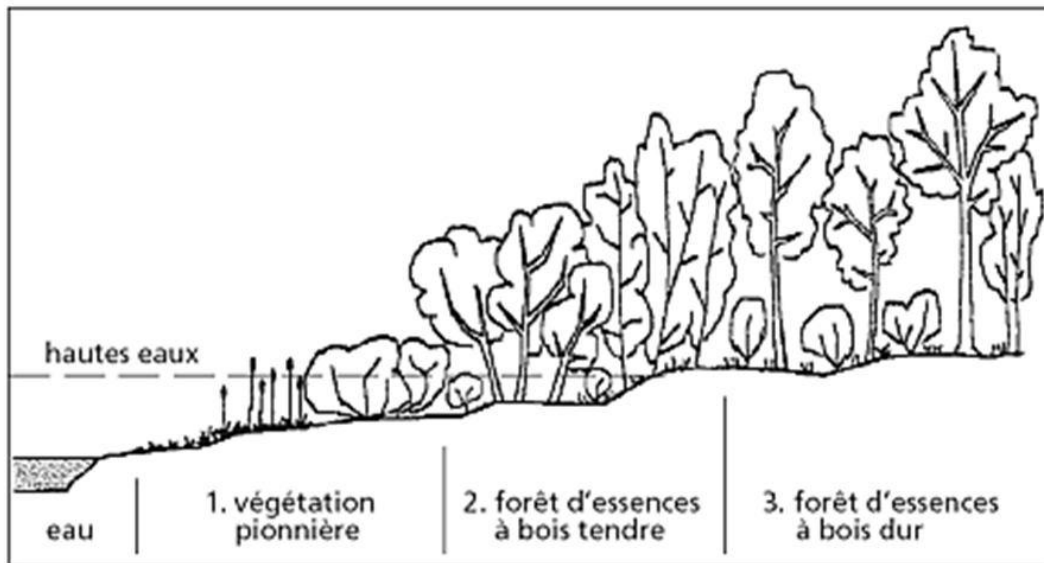


Figure 8: Schéma théorique de zonation de végétation en plaine alluviale (Hausammann et al., 2005).

5 Contexte, objectifs et hypothèses de l'étude

La plupart des études traitant sur la structure des sols (horizon organo-minéral) et des facteurs influençant sa stabilité sont principalement menées sur des sols ayant déjà acquis une structure pédologique par le passé. L'étude de la structuration des sols jeunes en milieu naturel reste assez rarement étudiée dans la littérature. C'est la raison pour laquelle nous nous proposons d'étudier de tels sols qu'il est possible de trouver en milieu alluvial. Ces sols se développant dans des sédiments récemment apportés par la rivière et toujours sous son influence permettent d'accéder à la mise en place des premières étapes de la pédogenèse, principalement la formation de l'horizon organo-minéral.

Notre étude a été réalisée le long de deux gradients. Le premier, le long d'une succession de végétation reflétant une influence décroissante de la dynamique alluviale (comparaison d'unités fonctionnelles). Par ce gradient, le facteur temps de stabilisation est testé. Le deuxième, le long d'un gradient altitudinal (comparaison de secteurs fonctionnels), permet de tester l'influence du climat et du changement de la dynamique fluviale. Le facteur climatique reflétant principalement la température et la période d'activité biologique.

Les hypothèses générales de l'étude sont que:

- Sous l'effet de contraintes abiotiques telles que climat, la structuration des sols et la pédogenèse sont ralenties aux étages supérieurs. Les processus sont en effet plus lents, et les stades initiaux peinent à se mettre en place.
- Le long du gradient d'alluvialité, les processus de pédogenèse seront aussi ralenties par des contraintes d'ordre mécanique dues à la dynamique alluviale. Des gradients dans le degré d'évolution de la structure des sols seront observables au sein de chaque étage altitudinal.

- Les processus de structuration sont fortement dépendants de l'activité des communautés lombriciennes. On suppose, à l'exemple de la végétation, des changements dans leur distribution en réponse aux deux gradients étudiés. La structure des sols pourrait alors présenter une signature de l'activité des différentes communautés observées *in situ*.

L'objectif principal de ce travail était donc d'étudier la mise en place de la structure des sols alluviaux, et le rôle des vers de terre en temps qu'ingénieurs du sol. Pour ce faire, il était d'abord important de comprendre le contexte pédologique et/ou sédimentaire dans lequel la structure du sol allait être étudiée. Ensuite, les études des communautés lombriciennes dans ces environnements étant extrêmement rares, il paraissait très intéressant d'approfondir cet aspect. Le manuscrit qui suit s'organise donc en 5 chapitres.

Le chapitre 2 présente les sites d'étude et la stratégie d'échantillonnage.

Le chapitre 3 présente le contexte pédologique dans lequel la structure et les communautés de vers ont été étudiées. Les sols alluviaux échantillonnés, inconnus initialement, sont décrits et discutés le long des deux gradients.

Le chapitre 4 s'intéresse aux communautés lombriciennes et aux facteurs influençant leur distribution dans ces écosystèmes.

Finalement, le chapitre 5 s'intéresse dans la section A à l'étude des facteurs influençant la formation des macroagrégats ; la section B est consacrée à l'étude de la macroporosité.

Enfin, une synthèse (chapitre 6) clôture ce manuscrit.

Chapitre 2 : Les zones alluviales de Suisse - Présentation des sites d'étude



Photos : De haut en bas et de gauche à droite: glacier de Kanderfin; zone alluviale de l'étage alpin (objet n°1129), subalpin (objet n°74), montagnard (objet n°66a) et collinéen (objet n°40).

1 Les zones alluviales en Suisse

Quatre grands cours d'eau européens que sont le Rhône, le Rhin, l'Inn et le Tessin prennent leur source et développent leurs cours supérieurs et moyens en Suisse, conférant à ce pays l'appellation de « château d'eau de l'Europe ». Par cette constatation et les menaces de plus en plus importantes pesant sur les cours d'eau, la Suisse se doit d'une certaine manière d'assumer une responsabilité particulière dans la sauvegarde de ces milieux (Hausammann et al., 2005). Suite à la recommandation du Conseil de l'Europe en 1982 de protéger ces zones dans un but de conservation, la Suisse fut le premier pays à réaliser l'inventaire de ses zones alluviales (Kuhn et Amiet, 1988). En 1992, une Ordonnance fédérale sur la protection des zones alluviales est entrée en vigueur (OZA, 1992). Aujourd'hui, l'inventaire comprend 282 zones alluviales classées d'importance nationale. Pour chacune d'elles, des cartes de végétation au 1/10000^{ème} ont été réalisées (Gallandat et al., 1993) dans un objectif de servir d'outil pour leur gestion et leur protection, ces mesures étant du ressort de l'autorité cantonale.

2 Présentation des zones alluviales étudiées

Afin de répondre au gradient altitudinal, quatre zones alluviales appartenant à quatre étages bioclimatiques ont été choisies. Les objets de l'inventaire, n°1124 « La Gemmi », n°74 « Le Gastereholz », n°66a « Les auges de Neirivue » et n°40 « Umiker Schachen » correspondent respectivement aux étages alpin, subalpin, montagnard et collinéen. Ces zones alluviales présentent les caractéristiques communes d'être encore relativement naturelles, et de se développer dans un environnement carbonaté. Leur localisation géographique est présentée à la figure 1, et leurs caractéristiques générales climatiques et hydrologiques dans le tableau 1. Pour les objets n°66 et n°40, ces données ont été obtenues auprès du Service Conseil Zones Alluviales et par consultation des sites internet de la Section Eau de l'OFEV (Office Fédéral de l'environnement) et de MétéoSuisse. Le travail de Staehli (2010) a été également utilisé pour toutes les données relatives à l'objet n°74. L'objet 1124 est sans aucun doute celui pour lequel les informations sont quasi inexistantes. Cependant, le statut de marge proglaciaire suffit pour comprendre sa dynamique. Les quatre sites étudiés sont, respectivement depuis l'étage alpin à collinéen, traversés par la Lämmerendalu, la Kander, la Sarine et enfin l'Aar. Toutes ces rivières appartiennent au bassin versant du Rhin.

Tableau 1: Caractéristiques générales des sites étudiés. Les débits, les températures et les précipitations correspondent aux mesures moyennes calculées sur une période de trente ans minimum.

<http://www.bafu.admin.ch/schutzgebiete-inventare/07839/index.html?lang=de>

Étage altitudinal (a.s.l.)	Alpin (objet n°1124) 2300 m	Subalpin (objet n°74) 1370 m	Montagnard (objet n°66) 750 m	Collinéen (objet n°40) 350 m
Coordonnées	46°23'N,7°36'E	46°27'N,7°39'E	46°32'N,7°04'E	47°28'N,8°10'E
Rivière	Lämmerendalu	Kander	Sarine	Aar
Surface de la zone alluviale (ha)	210.7	161.6	83.5	124.3
Morphologie fluviale (Rust, 1978 in Petts and Amoros, 1996)	Marge proglaciaire	Tresse	Tresse	Méandre
Débit moyen m ³ .s ⁻¹		Moyenne: 2.1	Moyenne: 23.3	Moyenne: 316
Débit max (année)	Données non disponibles	Max: 21 (2005)	Max: 460 (1940)	Max: 1387 (2007)
Débit min (année)		Min: 0.02	Min: 1.83 (1973)	Min: 93.4 (1967)
Températures annuelles (°C) et	T= 0°C	T= 5.4 °C	T= 6.5°C	T= 8.8 °C
Précipitations annuelles (mm)	P= 1188	P= 1180 mm	P= 1250 mm	P= 1060 mm
Évènements de crues de temps de retour supérieur à 20 ans (Q20) sur la période de 2000 à 2010	Données non disponibles	2005	2004/2007	2006/2007

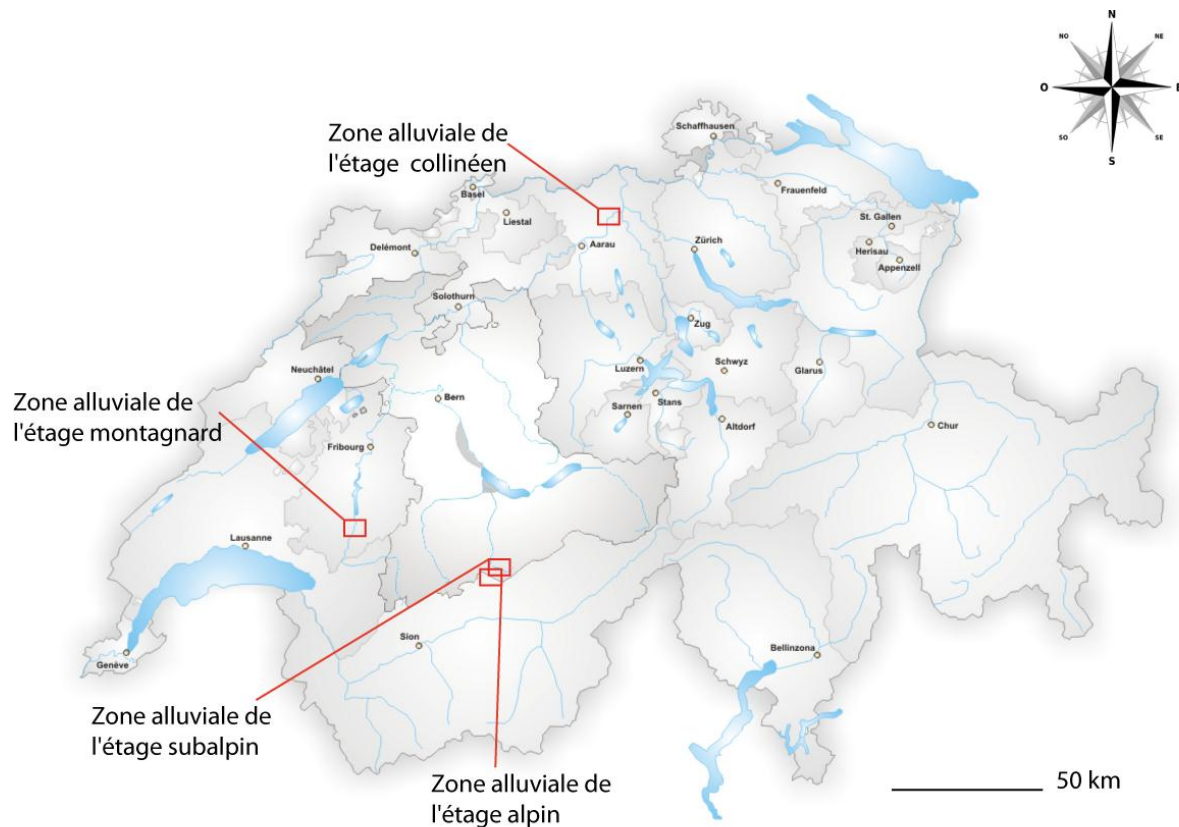


Figure 1 : Carte de la Suisse avec la localisation des quatre zones alluviales étudiées.

2.1 Étage alpin : la zone alluviale de la Gemmi, objet n°1124 de l'inventaire

La zone alluviale de la Gemmi à une altitude de 2300 m se situe dans le canton du Valais, au-dessus de Loèche-les-Bains. Cette zone est une marge proglaciaire, définie au sens de l'inventaire comme « *comprenant les zones récemment libérées par les glaces, ainsi que les dépôts glaciaires et fluvioglaciaires attenants* » (Gerber et al., 2005). La rivière qui y prend sa source est la Lämmerendalu.

2.2 Étage subalpin : la zone alluviale du Gastereholz, objet n°74 de l'inventaire

La zone alluviale du Gastereholz à 1370 m d'altitude se situe dans le canton de Berne au-dessus de Kandersteg. Cette zone alluviale subalpine est traversée par la Kander naissant du glacier du Kanderfirn à moins d'une dizaine de kilomètres en amont de la zone d'étude. Elle finit son parcours en se jetant dans le lac de Thoun. Dans la zone du Gastereholz, la Kander présente un style fluvial en tresses et est caractérisée par un régime hydrologique de type glaciaire. La courbe des débits annuels présente un seul pic au cours de l'été et les écoulements sont très faibles en hiver (annexe 1 p.1). Le débit moyen mesuré de 1950 à 1982 est de $2,1 \text{ m}^3 \cdot \text{s}^{-1}$ avec des valeurs moyennes estivales de $5,3 \text{ m}^3 \cdot \text{s}^{-1}$ et hivernales de $0,1 \text{ m}^3 \cdot \text{s}^{-1}$ (OFEV, 2010). Quotidiennement, le régime hydrologique de la

Kander dépend aussi des températures en agissant sur la fonte des glaciers et des variations du débit entre le jour et la nuit ont été mises en évidence par Staehli (2010) (respectivement $21 \text{ m}^3 \cdot \text{s}^{-1}$ et $14 \text{ m}^3 \cdot \text{s}^{-1}$). Cet auteur met aussi en évidence la conséquence de telles variations du débit journalier dans le maintien de l'hétérogénéité des biotopes (Arscott et al., 2000 ; Benke et al., 2000), en plus des phénomènes de crue dépendants des précipitations. Ce phénomène est connu sous le nom de « flow pulse » (Tockner et al., 2000). Globalement, cette zone est représentative d'un système en tresses caractéristique d'un état naturel.

2.3 Étage montagnard : la zone alluviale « les auges de Neirivue », objet n°66a de l'inventaire

Sur le lieu-dit de Grandvillard, à une altitude de 750 m, cette zone alluviale s'étend sur une superficie de 83,5 ha. La Sarine en ce lieu est caractérisée par un débit moyen de $23,3 \text{ m}^3 \cdot \text{s}^{-1}$ (mesuré depuis 1923 à la station de mesure à Broc). Son régime hydrologique est plutôt de type nival avec un débit maximal en mai et minimal en janvier (annexe 1 p.3). Le système en tresses est caractéristique de cette zone, avec une multiplication des chenaux moins importante que la zone alluviale subalpine. La zone n'est en effet pas dépourvue d'influence anthropique étant donné la présence d'un barrage et d'endiguement à quelques kilomètres en amont. En 2004 et 2007, la zone alluviale a été touchée par d'importantes crues d'un temps de retour supérieur à 20 ans (annexe 1 p.3).

2.4 Étage collinéen : la zone alluviale de Umiker Schachen, objet n°40 de l'inventaire

Cette zone alluviale représente une superficie de 123,4 ha, à une altitude de 340 m. Le régime hydrologique de l'Aar à ce niveau est de type nival avec un débit maximum en mai et juin. Le débit moyen mesuré depuis 1935 est de $316 \text{ m}^3 \cdot \text{s}^{-1}$. Des crues d'un temps de retour supérieur à 10 ans ont été enregistrées en avril 2006, et une importante crue d'un temps de retour de 200 ans a été enregistrée au mois d'août 2007 avec un pic maximum à $1387 \text{ m}^3 \cdot \text{s}^{-1}$, ce qui en fait la plus importante crue recensée depuis 1916 (annexe 1 p.5). C'est sans doute le site d'étude où l'influence anthropique est la plus forte avec une installation hydroélectrique « au fil de l'eau¹ » située à l'entrée de la zone alluviale. Entre 1949 et 1953, un bras a été canalisé, la figure 2 illustre l'état naturel de cette zone avant et après cette date. Malgré cette forte influence anthropique, ce site d'étude a été tout de même choisi comme référence d'un étage collinéen. Il n'existe en effet plus, à notre connaissance, de sites n'ayant subi aucune modification de leur régime hydrologique à cette altitude. De plus, l'accessibilité au site, mais surtout la présence d'une mosaïque de végétation alluviale variée a orienté notre choix en faveur de cette zone pour représenter l'étage collinéen.

¹ Une centrale hydroélectrique est dite « au fil de l'eau » lorsqu'elle possède un réservoir d'une durée de remplissage inférieure à 2 heures. Le débit d'eau est ainsi utilisé tel qu'il se présente.



Figure 2: Zone alluviale d'Umiker Schachen avant (à gauche) et après endiguement (à droite). Les travaux d'endiguement se sont déroulés entre 1949 et 1953.

3 Végétation alluviale et Choix de l'échantillonnage

La zonation caractéristique de la végétation en zone alluviale représentée à la figure 8 du chapitre d'introduction ou encore à la figure 3 ci-dessous, fait référence à des successions théoriques retrouvées spécifiquement dans ces milieux. En effet, pendant des périodes de stabilité suffisamment longues, la végétation évolue par stades en une série typique (Gallandat et al. 1993) traduisant une influence décroissante de la dynamique alluviale en faveur de régulations internes au sein des phytocénoses. Cette série débute théoriquement par une végétation herbacée pionnière, puis lui succède la saulaie, ensuite l'aulnaie et finalement la frênaie.

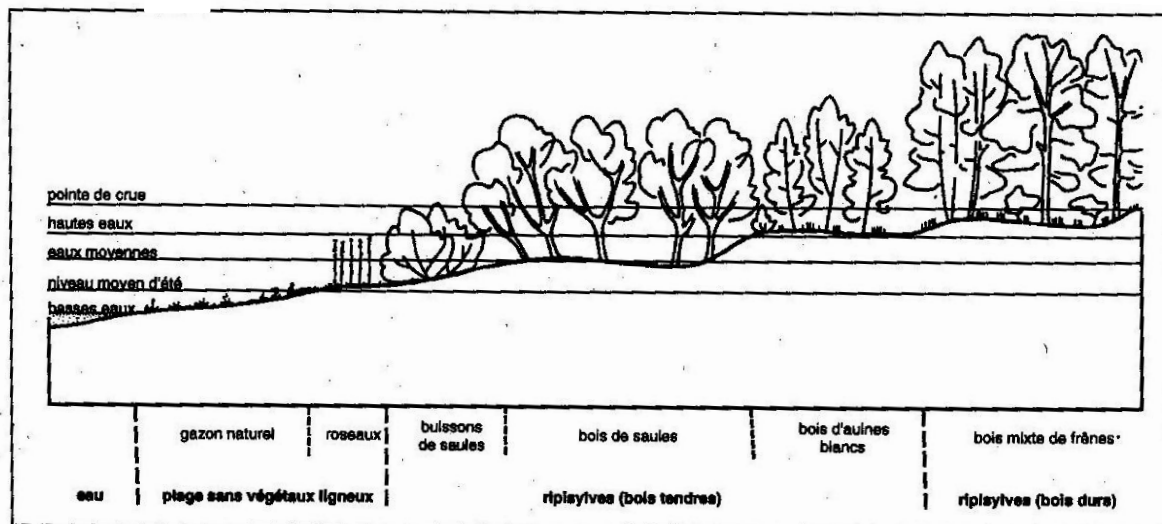


Figure 3: Zonation classique de la végétation d'une zone alluviale naturelle Imboden, 1976 dans Gallandat et al. 1993)

Afin d'étudier la structuration le long d'un tel gradient de dynamique alluviale, l'échantillonnage s'est donc fondé sur la végétation, en utilisant les cartes établies par Gallandat et al. (1993). Les unités de végétation appartenant aux groupements des bois tendres et des bois durs ont été choisies et trois unités correspondant aux stades de saulaie, aulnaie et frênaie ont été sélectionnées pour l'étude. Elles seront appelées respectivement dans la suite du travail forêts « post-pionnières », « intermédiaires » et « matures ».

Cependant, la présence de ces stades typiques n'est pas idéalement retrouvée à tous les étages. Tout d'abord, à l'étage subalpin et à l'étage montagnard, le stade des saulaies échantillonnées se rapporte à l'alliance du *Salicion elaeagni* et à l'association du *Salicetum elaeagno-daphnoidis*, avec cependant une variante à dominance d'*Alnus incana* pour l'étage subalpin (Staehli, 2010), en comparaison à l'alliance *Salicion albae* retrouvée à l'étage collinéen. Ensuite, le frêne (*Fraxinus excelsior*) n'étant pas présent à l'étage subalpin, des « vieilles aulnais » ont été choisies pour représenter ce stade, ce qui les différencie de « jeunes aulnais » (Amstutz, communication personnelle) ; les deux appartiennent tout de même aux groupements à *Alnus incana* retrouvés aussi aux étages inférieurs. La différenciation de la « jeune aulnaie » par rapport à la « vieille aulnaie » repose sur une strate arborescente représentée à 90 % par *Alnus incana* et l'apparition de *Lonicera coerulea* dans la strate arbustive basse pour la jeune aulnaie, alors que la vieille aulnaie est caractérisée par les espèces comme *Lonicera coerulea* en quantité plus importante, *Prunus padus*, *Sorbus aucuparia*, *Acer pseudoplatanus* et *Picea abies* dans la strate arbustive haute. À l'étage collinéen et montagnard, les frênais correspondent en fait à des « ripisylves de transition » pour lesquelles le statut phytosociologique n'est pas clair du fait d'importants décalages floristiques traduisant une perturbation de la dynamique naturelle (voir Gallandat et al., 1993 et Roullier, 1995). Cependant, étant soustraites à l'influence directe de la rivière et n'étant alimentées que par l'eau de pluie ou de ruissellement (Gallandat et al., 1993), ces ripisylves de transition répondent tout de même au stade recherché. Finalement, à l'étage alpin, seule une végétation herbacée pionnière était présente.

Les travaux de Dupertuis (2005) et de Staehli (2010) mettent en évidence pour les étages montagnard et subalpin, une série temporelle dans l'établissement de la végétation concernant les unités choisies. Un tel travail n'ayant pas été réalisé sur le site d'Umiker-Schachen il ne nous est pas possible d'affirmer une telle relation à cet étage.

Au sein de chacune des unités sélectionnées, des coordonnées ont été tirées aléatoirement, et correspondent aux emplacements des fosses pédologiques et de l'échantillonnage des lombricidés. Au total, 47 points d'échantillonnage sur les quatre sites d'étude sont répartis comme suit :

Étage alpin : 2 points d'échantillonnage

Étage subalpin (annexe 2 p. 7 et 9)

Forêts post-pionnières (unités 6 cartographiées): 3 points d'échantillonnage

Forêts intermédiaires (unités 8 cartographiées): 6 points d'échantillonnage dans deux unités indépendantes géographiquement

Forêts matures (unités 8 cartographiées): 6 points d'échantillonnage dans deux unités indépendantes géographiquement

Étage montagnard (annexe 2 p. 7 et 11)

Forêts post-pionnières (unités 7 cartographiées): 5 points d'échantillonnage dans deux unités indépendantes géographiquement

Forêts intermédiaires (unités 8 cartographiées): 3 points d'échantillonnage

Forêts matures (unités 12 cartographiées) : 4 points d'échantillonnage

Étage collinéen (annexe 2 p. 7 et 13)

Forêts post-pionnières (unité 7 cartographiées): 6 points d'échantillonnage dans deux unités indépendantes géographiquement

Forêts intermédiaires (unités 8 cartographiées): 6 points d'échantillonnage dans deux unités indépendantes géographiquement

Forêts matures (unités 12 cartographiées) : 6 points d'échantillonnage dans deux unités indépendantes géographiquement

La zone alluviale alpine a rapidement été mise de côté compte tenu du caractère encore trop brut de ses sols et de la présence uniquement de végétation pionnière. Aussi, aucun ver de terre n'a été extrait et l'absence de développement d'un horizon de surface ne permettait pas d'en étudier sa structuration biologique avec les méthodes initialement choisies. Cette zone alluviale ne sera donc pas considérée dans la suite de l'étude, mais ces résultats seront évoqués dans certaines parties du manuscrit.

La codification des points d'échantillonnage a été réalisée de la manière suivante :

La première lettre majuscule correspond à la première lettre de la rivière qui traverse la zone alluviale considérée (K pour Kander, S pour Sarine et A pour Aar respectivement à l'étage subalpin, montagnard et collinéen). La ou les deuxième(s) lettre(s) se rapportent au stade de végétation considéré (PP, I ou M pour post-pionnier, intermédiaire et mature). Quand des stades de végétation similaires sont échantillonnés, mais qu'ils appartiennent à des unités cartographiées indépendantes géographiquement dans la zone alluviale, le numéro du profil de sol est précédé du chiffre 1 ou 2. Le numéro final se rapporte au numéro du profil de sol dans l'unité de végétation. Par exemple K-I-2.3 signifie que l'échantillonnage a eu lieu à l'étage subalpin (Kander), dans un stade de végétation intermédiaire, dans la seconde unité de ce type cartographiée, et que nous nous situons au niveau du 3^{ème} profil de sol.

Ces codes sont retrouvés dans les annexes figurant les points d'échantillonnage (annexe 2), et les associations végétales.

Chapitre 3 : Les sols



1 Introduction

Les sols alluviaux se développent dans des alluvions fluviales, matériaux apportés par les eaux au gré des crues et des décrues (Baize et Girard, 2009). Ils ont, au départ, la composition et les propriétés en termes de texture, minéralogie et degré d'altération, des matériaux qui ont été transportés (Gerrard, 1987). Ces derniers proviennent soit des versants, où les particules sont prélevées par le ruissellement, soit du lit des cours d'eau, où l'érosion des berges remet en mouvement des matériaux (déstockage) (Campy et Macaire, 2003). Les processus d'érosion, de transport et de sédimentation dépendent du débit et de la taille des particules disponibles. De ce fait, à l'échelle d'un large bassin versant, la charge solide transportée est très variable et s'échelonne des argiles jusqu'aux blocs.

D'après Schumm (1977), l'existence d'un gradient granulométrique et minéral entre l'amont et l'aval permet la distinction de trois tronçons de rivière : supérieur, moyen et inférieur. Globalement, les secteurs supérieurs du cours d'eau, à forte pente et où l'érosion domine, sont caractérisés par des alluvions à dominance grossière (bloc, galets, graviers, sables), alors que dans les secteurs inférieurs, les processus de sédimentation dominent et des alluvions plus fines sont retrouvées (Guenat et al., 2003 ; He et Walling, 1998 ; Walling et Moorehead, 1989). De plus, selon la sensibilité relative des roches à l'érosion mécanique, les alluvions subissent d'amont en aval une évolution pétrographique, où les roches tendres et solubles disparaissent au profit de minéraux résistants (Campy et Macaire, 2003). Un gradient granulométrique similaire entre l'amont et l'aval s'observe aussi transversalement depuis le chenal principal vers les milieux connexes (Guenat et al., 2003). L'énergie de l'eau et donc la taille moyenne des particules véhiculées par l'eau diminuent avec l'éloignement au lit principal. C'est ce que Walling et He (1998) estiment par le taux de sédimentation, défini comme la masse des dépôts par cm^2 par année.

Ces caractéristiques globales, dépendantes de la morphologie du cours d'eau, de la taille du bassin versant et du gradient amont-aval, sont révélatrices d'une approche très hydrologique et géomorphologique du système. Ce schéma reste donc assez théorique, car la topographie du terrain (Walling et He, 1998) et la végétation (Tabacchi et al., 2000) interviennent dans les processus de sédimentation à une échelle plus locale, ce qui aboutit à un très haut degré de variabilité latérale et verticale (Bullinger-Weber et Gobat, 2006 ; Cabezas et al., 2010 ; Walling et He, 1998 ; Santos et al., 2000). La végétation influence les dépôts dès les stades les plus pionniers, en agissant sur le flux d'eau et le transport sédimentaire (Gurnell et Petts, 2006 ; Tabacchi et al., 2000). Les obstacles au courant, créés par la végétation et le bois mort, favorisent une sédimentation d'alluvions plus fines créant des hétérogénéités à une échelle très locale (Arnold et Gobat, 1998). Ces processus, qualifiés de biogéomorphologiques par Corenblit et al. (2007), régulent la dynamique et contribuent d'autant plus à la mosaïque sédimentaire retrouvée dans ces milieux.

La transformation des sédiments, leur évolution pédologique et l'homogénéisation, qui rompt progressivement la stratification des dépôts (Edelman et Van Der Voorde, 1987) résultent ensuite d'une combinaison de facteurs divers tels que le climat, l'activité biologique, la végétation, et les

caractéristiques initiales des dépôts (Bullinger-Weber et al., 2007). Bureau et al. (1994) suggèrent aussi la possibilité d'un héritage pédologique dans les facteurs accélérant la pédogenèse. Des horizons ayant acquis une évolution pédologique peuvent être érodés et se redéposer en aval, sur des sols qui ne sont que faiblement évolués. Finalement, le temps de stabilisation et la fréquence des dépôts interviennent fortement dans la pédogénèse, comme illustré par la figure 1, puisque la fréquence des dépôts conditionne la possibilité d'un développement d'un horizon de surface. Dès lors, les sols alluviaux exhibent une hétérogénéité pédologique au niveau de leur composition et de leur évolution.

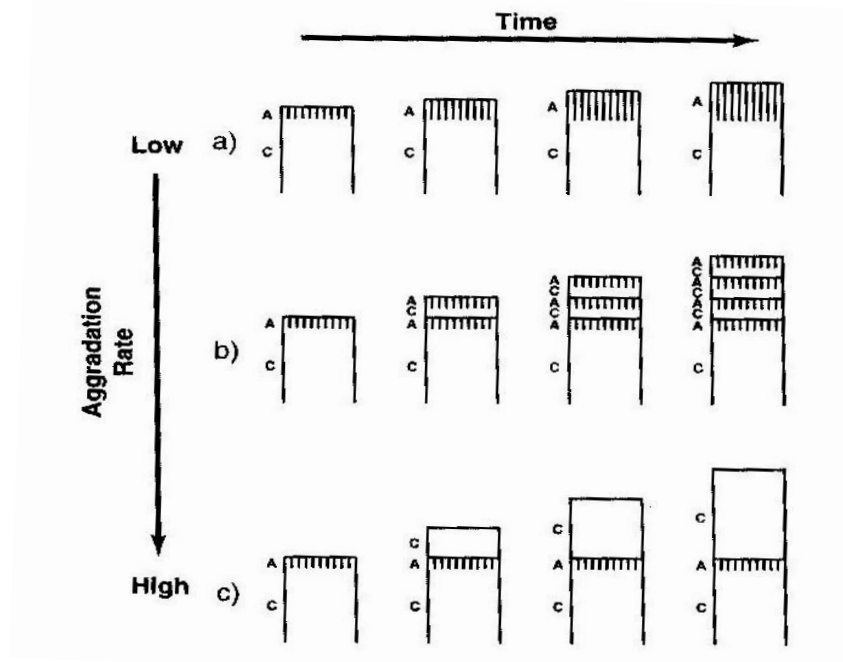


Figure 1: Effet du temps et du taux d'aggradation sur la pédogenèse (Daniels, 2003).

Enfin, le rôle joué par la nappe alluviale peut également orienter la pédogenèse et le fonctionnement des sols. Cette nappe, renouvelée constamment et à teneurs relativement élevées en oxygène dissous, est rarement réductrice. Le plus souvent, elle ne provoque pas de processus de réduction ou de ségrégation du fer (Duchaufour, 1983). Cependant, en fonction de la texture des sols et des oscillations de la nappe, la circulation de l'eau peut être ralentie et favoriser des phénomènes d'oxydoréduction. Selon l'intensité de ces processus, les sols alluviaux peuvent évoluer vers des sols hydromorphes tels que les réductisols, RÉDOXISOLS ou encore les histosols.

La classification des fluvisols *stricto sensu* est complexe du fait principalement de leur hétérogénéité et de leur jeunesse. Alors que la WRB (2006) regroupe les sols alluviaux sous le terme unique de *fluvisol*, le Référentiel pédologique (Baize et Girard, 2009) propose lui quatre références le long d'une séquence évolutive théorique (figure 2). Un horizon diagnostique J (jeune ou atypique), de surface ou de profondeur distingue les quatre types de fluvisols. Le Js différencie les FLUVIOSOLS JUVÉNILES des FLUVIOSOLS BRUTS (sans horizon organo-minéral) et des FLUVIOSOLS TYPIQUES (avec un horizon A). L'horizon Jp différencie quant à lui les FLUVIOSOLS TYPIQUES des FLUVIOSOLS BRUNIFIÉS (avec un horizon S). Les FLUVIOSOLS TYPIQUES peuvent aussi être séparés en deux groupes, 1 ou 2, en fonction

de la profondeur du solum. Cette profondeur est fixée à 80 cm. Finalement, la grève alluviale (D) est considérée comme la limite inférieure du solum.

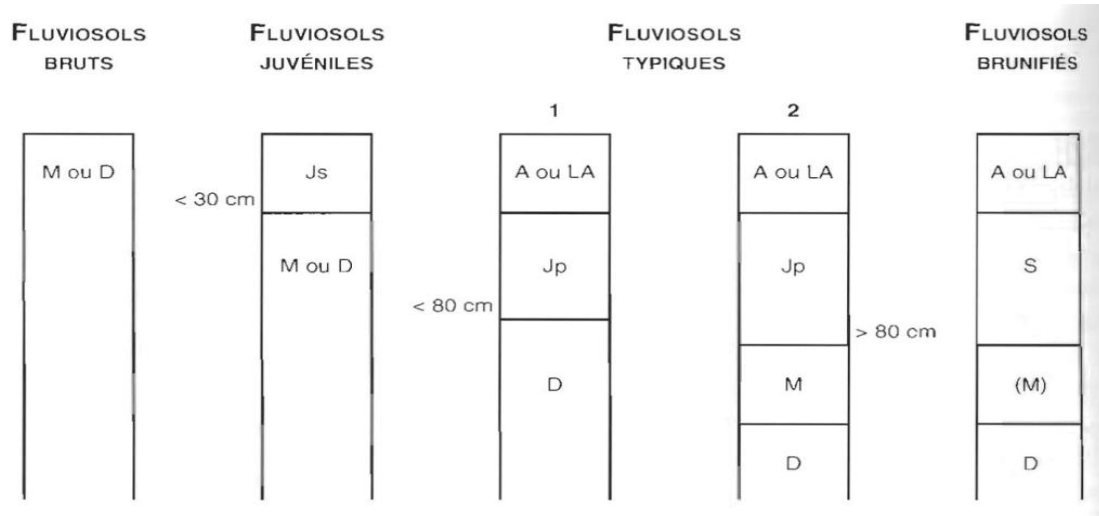


Figure 2: Séquence évolutive des fluviosols selon le Référentiel pédologique (Baize et Girard, 2009).

Ce chapitre a pour objectif de présenter le contexte pédologique dans lequel les communautés de vers et la structure du sol ont été étudiées et de discuter des éventuels changements pédologiques le long du gradient d'altitude et de celui concernant les communautés végétales. Les hypothèses sont les suivantes:

- i. Malgré un contexte géomorphologique fluvial différent entre les sites étudiés, une similarité dans le fonctionnement pédologique est attendue. En effet, le facteur évolutif premier est le même, à savoir, la dynamique alluviale.
- ii. Le gradient amont-aval s'accompagne d'un changement granulométrique avec des teneurs relatives en particules plus fines croissantes de l'amont vers l'aval.
- iii. Du fait du climat et du gradient amont-aval, un gradient pédologique est attendu le long du gradient altitudinal. Les températures agissant positivement sur l'activité biologique et sur la vitesse des processus en règle générale, la pédogenèse est plus avancée en basse altitude.
- iv. La séquence évolutive théorique des fluviosols se déroule le long des gradients de végétation. Cependant, une hétérogénéité à petite échelle modère ce gradient.

Pour répondre à ces hypothèses et afin de contextualiser l'environnement pédologique dans lequel les vers de terre et la structure du sol ont été étudiés, une description de terrain et des analyses pédologiques sur les trente premiers centimètres ont été effectuées. La texture, les quantités et la qualité de la matière organiques (carbone organique C_{org} , azote total N_{tot} , rapport C/N) et teneurs en carbonates ($CaCO_3$) sont des paramètres attendus pour varier le long des gradients étudiés. Le dosage des teneurs et le calcul des stocks de matière organique apportent des éléments quant à la pédogenèse en cours et au degré d'évolution des sols. Les formes du fer ont aussi été analysées et les indices du fer proposés par Arduino et al. (1986, 1984) (Fe_o/Fe_d et Fe_d-Fe_o/Fe_t , respectivement négativement et positivement corrélés avec l'âge des sols) ont été calculés et testés. Dans la suite du

manuscrit, ces paramètres seront en partie réutilisés pour répondre aux problématiques relatives aux vers de terre et à la structure des sols.

2 Matériel et Méthodes

2.1 L'échantillonnage et la description des sols

À chaque point d'échantillonnage défini dans le chapitre 2, soit 45 au total (15 au subalpin, 12 au montagnard et 18 au collinéen), une fosse pédologique a été creusée sur environ 50 cm.

Les horizons présents dans les 30 premiers centimètres ont été prélevés et soumis à des analyses physico-chimiques classiques, dans l'objectif ultérieur de corrélérer ces données avec les données des lombriciens. La tarière était ensuite utilisée afin de compléter la description des sols et sonder la profondeur totale.

2.2 Analyses en laboratoire

Les analyses physico-chimiques effectuées sur les horizons des 30 premiers centimètres ont été les suivantes :

- Carbone organique (C_{org}) (dosé par combustion sèche)
- Azote total (N_{tot}) (dosé par combustion sèche)
- Carbonates totaux ($CaCO_3_{tot}$) (dosés par dégagement de CO_2 suite à une attaque par une solution d'HCl)
- Carbonates actifs ($CaCO_3_{act}$) (Méthode Drouineau-Galet : dosage de la quantité résiduelle d'oxalate suite à une agitation de l'échantillon dans une solution d'oxalate d'ammonium insolubilisant le calcium)
- Trois formes du Fer :
 - Fer total (Fe_{tot}) : après digestion par l'acide fluorhydrique
 - Fer libre extrait à l'oxalate (Fe_o) (méthode Tamm)
 - Fer libre extrait au citrate-bicarbonate-dithionite (Fe_d) (méthode Mehra-Jackson)
- Granulométrie minérale en cinq fractions (méthode à la pipette dite de Robinson pour les argiles et les limons et tamisage pour les sables).

Les échantillons ont été traités au laboratoire d'analyses des sols d'Arras pour toutes ces mesures, à l'exception de la granulométrie en cinq fractions effectuée à l'Ecole polytechnique Fédérale de Lausanne et au Laboratoire Sol et Végétation de l'Université de Neuchâtel. Les analyses se sont faites sur du sol sec et tamisé à 2 mm.

Enfin, la masse volumique apparente des horizons a été estimée afin de calculer des stocks. Pour ce faire, un cylindre de volume connu a été rempli à ras bord de sol sec tamisé à 5 mm. La masse de sol comprise dans le cylindre, rapportée au volume de ce dernier, a fourni une estimation de sa masse volumique apparente. Ces mesures ne sont certes pas idéales par rapport à des valeurs absolues de

masse volumique apparente, mais elles permettent néanmoins de comparer les échantillons entre eux.

2.3 Nomenclature utilisée

Les horizons et les sols ont été classés selon le Référentiel Pédologique (Baize et Girard, 2009). Compte tenu de la forte hétérogénéité et de la complexité retrouvée, il n'est pas rare que les horizons aient une double voire triple attribution. Afin de pas alourdir les schémas des profils de sol, le suffixe « -ca » après un horizon et le qualificatif de « carbonaté » après le nom du sol ne sont jamais indiqués ; ils sont cependant toujours sous-entendus car tous les horizons contiennent des teneurs en carbonates minimales de 200 g.kg^{-1} de sol. Finalement, l'utilisation des chiffres romains n'a été adoptée que pour des sols polyphasés et donc pour lesquels des phases de pédogénèse étaient diagnostiquées dans le profil de sols (présence d'horizon A ou Js en profondeur). Les formes d'humus ont été nommées selon Jabiol et al. (2007).

2.4 Statistiques

Des analyses de variance (ANOVA) hiérarchiques ont été effectuées pour tester le facteur altitude sur les différents paramètres pédologiques analysés ou décrits sur le terrain.

Pour tester les gradients de végétation, des ANOVAs à un facteur étaient réalisées par sites sur les paramètres relatifs à l'échelle du solum (profondeur, stocks de C_{org} et N_{tot}).

Par étage altitudinal, des analyses en composantes principales (ACP) ont été opérées sur tous les horizons analysés en laboratoire. Ceci permettant de déceler des éventuels gradients pédologiques le long des stades de végétation, mais également de visualiser les relations entre les tous les descripteurs. Pour ce faire, tous les horizons analysés en laboratoire (correspondant aux trente premiers centimètres) ont été considérés comme des objets indépendants. Un code couleur a ensuite été appliqué en fonction de leur appartenance aux stades de végétation.

3 Résultats

Les profils de sols sont décrits et les résultats des analyses pédologiques des horizons analysés sont présentés en annexe 3 (pages 15 à 45).

Globalement, les sols se répartissent ainsi : 5 FLUVIOSOLS BRUTS (dont quatre à l'étage subalpin), 16 FLUVIOSOLS JUVÉNILES, 13 FLUVIOSOLS TYPIQUES de type 1, 10 FLUVIOSOLS TYPIQUES de type 2 (tous à l'étage collinéen), et un RÉDOXISOL. Les sols des étages montagnard et collinéen présentent tous des formes d'humus de type mull, principalement des eumulls, alors que les sols de l'étage subalpin présentent des formes d'humus plus complexes, dans certains cas à double fonctionnement biologique (horizons holorganiques sur horizon A biomacrostructuré).

3.1 Paramètres pédologiques le long du gradient altitudinal

La profondeur des sols, estimée jusqu'à atteindre une grève alluviale¹, est un paramètre qui diffère fortement entre les étages (figure 3). Les sols de l'étage collinéen ont une profondeur moyenne de 140 cm, ce chiffre étant néanmoins sous-estimé du fait que la grève n'a pu être atteinte dans toutes les situations. Les sols des étages montagnard et subalpin sont en moyenne significativement moins profonds (respectivement 43 et 31 cm).

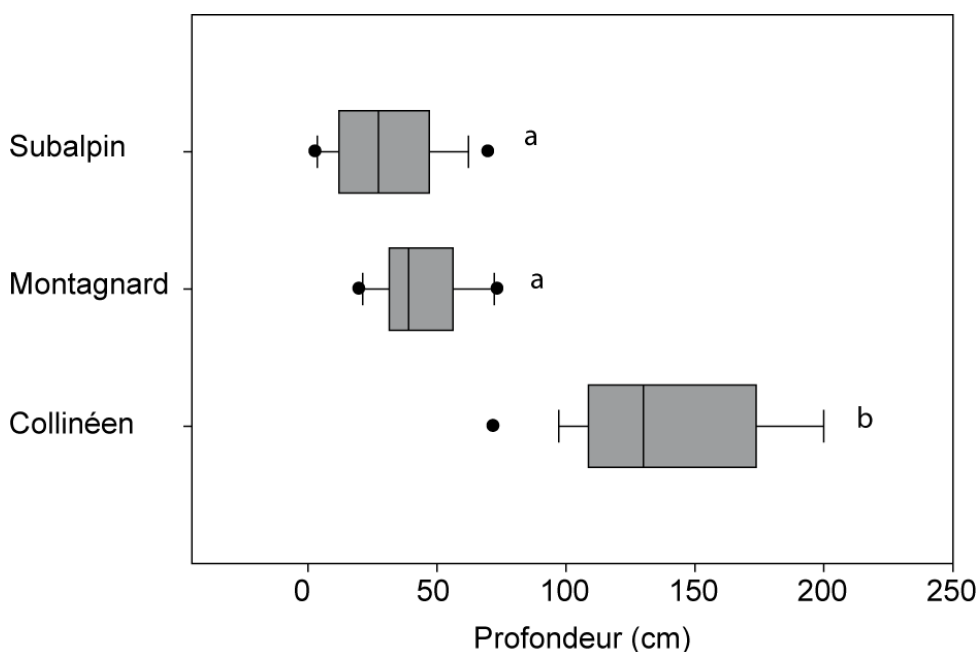


Figure 3: Boxplots et résultat de l'ANOVA hiérarchique des profondeurs des sols en fonction de l'étage altitudinal. $F_{2,6} = 39.17$, $p < 0.001$.

L'ensemble des horizons analysés dans les 30 premiers centimètres présentent une très forte hétérogénéité texturale reflétant principalement un gradient de sables (figure 4). Bien qu'à tous les étages les horizons appartiennent principalement aux cinq mêmes classes granulométriques, les horizons de l'étage subalpin contiennent moins d'argiles et plus de limons. À l'inverse, les horizons de les étages montagnard et collinéen sont plus riches en argiles, mais ces dernières sont retrouvées dans des proportions plus faibles au collinéen par rapport au montagnard. Le gradient de sables, commun à tous les étages, montre cependant une différence en considérant la taille de ces particules. Les horizons de l'étage collinéen sont surtout composés de sables fins, alors qu'à l'étage montagnard se sont les sables grossiers qui dominent. Finalement, ces analyses effectuées sur la terre fine

¹ Staehli (2010) souligne le fait qu'il serait plus approprié de parler d'« une » grève alluviale plutôt que de « la » grève alluviale car sa présence n'indique pas forcément que le sol s'arrête à son niveau. De plus, la grève alluviale ne se situant pas toujours au même niveau topographique, l'auteur souligne qu'il est fort probable que, dans les sols, la grève alluviale recensée ne soit pas la même (dépôt et âge différents).

tamisée à 2 mm ne rendent pas compte des particules minérales de tailles supérieures correspondant aux graviers et cailloux. Ces matériaux sont retrouvés dans quasi tous les sols à l'étage subalpin, dans quelques-uns à l'étage montagnard et sont totalement absents à l'étage collinéen.

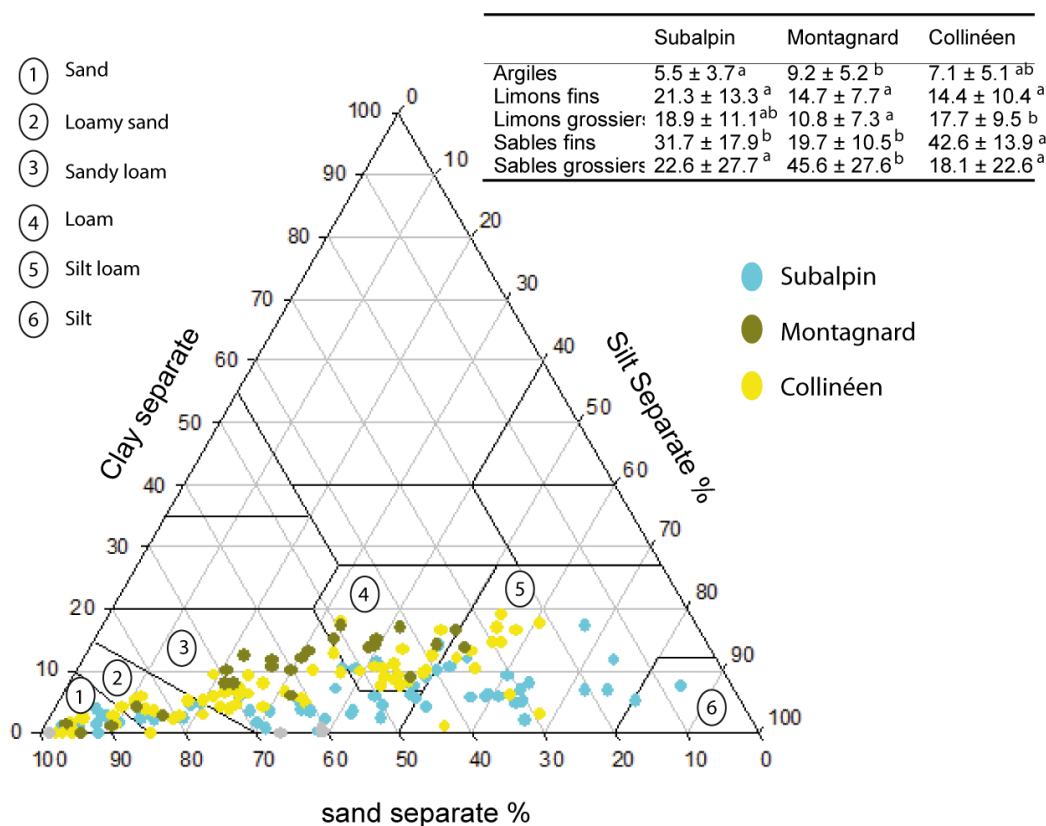


Figure 4: Répartition des horizons en fonction de l'étage altitudinal, dans le triangle granulométrique (USDA).

Les teneurs en $\text{CaCO}_3_{\text{tot}}$ contenues dans les horizons différencient fortement l'étage collinéen de l'étage montagnard et subalpin (tableau 1). À l'étage collinéen, les teneurs moyennes en carbonates sont les plus faibles (205 g.kg^{-1}) et la variance entre les horizons l'est également. Les sols de l'étage montagnard présentent des valeurs moyennes significativement plus élevées qu'à l'étage subalpin, avec des teneurs respectivement de 535 et 446 g.kg^{-1} . La variance de ces données est très forte aux deux étages.

Les teneurs en $\text{CaCO}_3_{\text{act}}$, tous sites confondus, varient entre 0,47 et $12,22 \text{ g.kg}^{-1}$. Les sols de l'étage collinéen présentent des valeurs en moyenne significativement plus faibles qu'aux deux autres étages.

Les trois formes du fer analysées présentent toutes des valeurs plus importantes à l'étage subalpin par rapport aux étages collinéen et montagnard (tableau 1). Les indices du fer proposés par Arduino et al. (1986,1984) vont dans le sens d'un gradient amont-aval quant à l'état évolutif des sols. L'étage subalpin présente des valeurs pour ces deux indices significativement différentes des étages collinéen et montagnard. L'étage montagnard se démarque également pour l'indice $\text{Fe}_d - \text{Fe}_o / \text{Fe}_t$, présentant des

valeurs plus importantes et allant donc dans le sens d'une évolution pédologique plus avancée de ces sols.

Globalement, pour les teneurs en C_{org} et en N_{tot} , il n'existe pas de différence significative entre les étages en considérant tous les horizons analysés (tableau 1). Cependant, c'est à l'étage subalpin que les teneurs de C_{org} maximales sont enregistrées, la plus importante atteignant 88 g.kg^{-1} . En ne sélectionnant qu'un seul horizon par profil de sol, de surcroît organo-minéral, la tendance est plus forte sans pour autant être significative (figure 5). Les teneurs en C_{org} dans les horizons organo-minéraux présentent en moyenne un gradient décroissant inversement avec l'altitude. La variance est aussi très importante à l'étage subalpin moindre à l'étage montagnard, et très faible à l'étage collinéen.

Concernant les rapports C/N, il existe un gradient croissant et significatif avec l'altitude.

Enfin, les stocks de matière organique, exprimés en $\text{kg de } C_{org} \cdot \text{m}^{-2}$ ou en $\text{g de } N_{tot} \cdot \text{m}^{-2}$ pour 30 cm de profondeur, ne sont pas significativement différents entre les étages (voir figure 8 partie 3.2.1). Les stocks de C_{org} varient de $0,0008$ à $0,99 \text{ kg.m}^{-2}$ à l'étage subalpin, de $0,22$ à $0,86 \text{ kg.m}^{-2}$ à l'étage montagnard et enfin de $0,21$ à $0,72 \text{ kg.m}^{-2}$ à l'étage collinéen. Pour le N_{tot} , les valeurs, exprimées en g.m^{-2} , varient respectivement de $0,35$ à $71,3$, de $12,81$ à $66,64$ et de $11,67$ à $63,85$ pour les étages subalpin, montagnard et collinéen.

Tableau 1 : Analyses pédologiques de tous les horizons analysés en fonction de l'étage. (Moyenne $\pm$ écart type, min - max). Les lettres abc sont les résultats des tests ANOVAs ou de Kruskal-Wallis.

	Subalpin	Montagnard	collinéen	F-value ou χ^2 (χ^2)	p-value
$\text{CaCO}_3 \text{ tot}$ g.kg^{-1}	446.4 ± 86.6^a (250.1-608.0)	534.6 ± 128.5^b (343.2-721.9)	205.5 ± 12.3^c (174.4-229.9)	$\chi^2_{2,135}=103.81$	<0.001
$\text{CaCO}_3 \text{ act}$ g.100 g^{-1}	5.65 ± 3.51^a (0.82-12.22)	4.97 ± 2.3^a (0.76-10.12)	3.55 ± 1.86^b (0.47-7.37)	$\chi^2_{2,135}=12.52$	=0.001
Fe_o g.100 g^{-1}	0.43 ± 0.12^a (0.22-0.66)	0.27 ± 0.08^b (0.15-0.46)	0.25 ± 0.06^b (0.09-0.43)	$\chi^2_{2,135}=53.22$	<0.001
Fe_d g.100 g^{-1}	0.68 ± 0.19^a (0.38-1.12)	0.59 ± 0.16^b (0.31-0.81)	0.52 ± 0.14^b (0.25-0.82)	$F_{2,135}=11.16$	<0.001
Fe_{tot} g.100 g^{-1}	1.77 ± 0.32^a (1.16-2.33)	1.45 ± 0.48^b (0.73-2.14)	1.56 ± 0.38^b (0.79-2.3)	$F_{2,135}=6.50$	=0.002
C_{org} g.kg^{-1}	22.21 ± 20.27 (1.65-87.55)	21.82 ± 14.10 (4.37-62.72)	17.86 ± 9.24 (1.57-40.52)	$\chi^2_{2,135}=1.064$	ns
$\text{Fe}_d - \text{Fe}_o / \text{Fe}_t$	0.14 ± 0.04^a (0.05-0.26)	0.23 ± 0.03^b (0.15-0.29)	0.17 ± 0.02^c (0.13-0.22)	$\chi^2_{2,135}=75.04$	<0.001
$\text{Fe}_o / \text{Fe}_d$	0.64 ± 0.07^a (0.49-0.86)	0.46 ± 0.05^b (0.39-0.60)	0.48 ± 0.07^b (0.34-0.60)	$\chi^2_{2,135}=73.03$	<0.001
N_{tot} g.kg^{-1}	1.47 ± 1.49 (0.16-6.36)	1.58 ± 1.11 (0.22-5.12)	1.41 ± 0.79 (0.06-3.49)	$\chi^2_{2,135}=2.26$	ns
C/N	17.2 ± 4.4^a (9.8-31.1)	14.8 ± 2.5^b (12.0-20.8)	13.5 ± 2.9^c (10.6-27.9)	$\chi^2_{2,135}=35.40$	<0.001

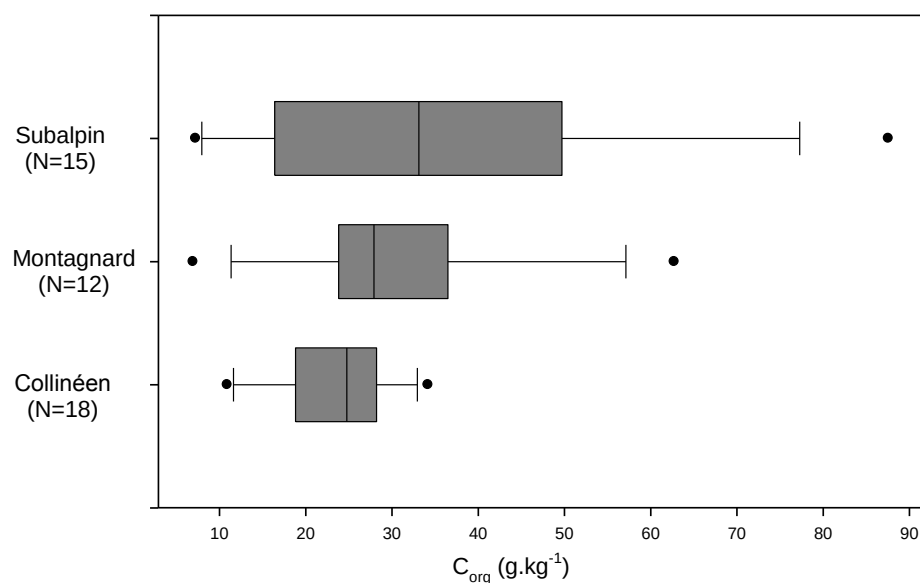


Figure 5 : Boxplot des teneurs en C_{org} dans l'horizon organo-minéral en fonction de l'étage altitudinal

L'ensemble des descripteurs pédologiques a été intégré dans une analyse en composante principale, en projetant tous les horizons de tous les étages altitudinaux. La figure 6 illustre très bien que les horizons de l'étage subalpin se démarquent de ceux des étages collinéen et montagnard. Cependant, cette séparation se fait principalement le long du deuxième axe portant 20% de variance restante après les 47% de variance expliquées par le premier axe. Les descripteurs discriminant l'étage subalpin étant ceux relatifs aux formes du fer et à la qualité de la matière organique (ratio C/N). Concernant tous les autres descripteurs pédologiques, des disparités très fortes entre les horizons des sols d'un même étage sont visibles le long de l'axe 1.

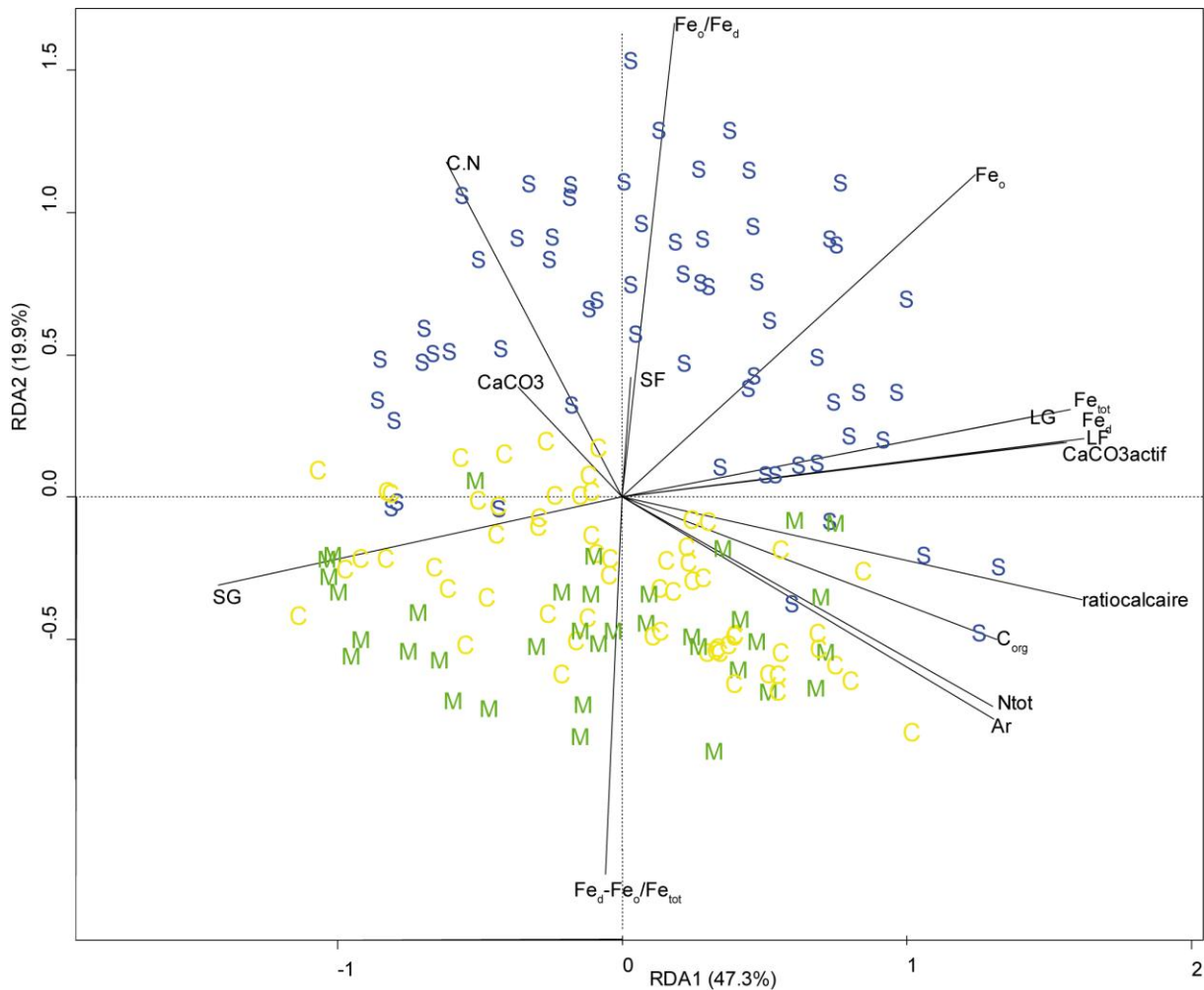


Figure 6 : Projection de tous les horizons des trois étages altitudinaux en fonction des descripteurs pédologiques du tableau 1. En bleu et S : horizons des sols de l'étage subalpin ; en vert et M : horizon des sols de l'étage montagnard ; en jaune et C : horizons des sols de l'étage collinéen.

3.2 Descripteurs pédologiques le long des gradients de végétation

Les caractéristiques concernant l'échelle du profil de sol, à savoir la profondeur et les stocks de C_{org} et de N_{tot} , sont présentées sous forme d'histogrammes, avec les résultats des ANOVAs comparant les stades de végétation au sein de chaque étage altitudinal (partie 3.5.1). En ce qui concerne les horizons, ils ont été soumis, par étage cette fois, à une ACP avec comme variables leurs paramètres physico-chimiques (partie 3.5.2).

3.2.1 Gradient de végétation à l'échelle du profil de sol

Profondeur des sols

Des profondeurs significativement plus importantes dans les sols des forêts matures sont retrouvées à l'étage subalpin et montagnard (figure 7). À l'étage collinéen, les sols des forêts intermédiaires présentent des profondeurs plus faibles, mais ce résultat n'est pas significatif.

Stocks C_{org} et N_{tot}

Les ANOVAs, effectuées à chaque étage altitudinal et comparant les stocks de C_{org} en fonction des stades de végétation (figure 8), montrent qu'aux étages subalpin et montagnard les stocks sont plus importants dans les forêts matures que dans les forêts post-pionnières et intermédiaires. À l'étage collinéen, malgré une légère tendance allant dans le même sens, les résultats statistiques ne se sont pas révélés significatifs.

L'analyse effectuée sur les données des stocks de N_{tot} conduit aux mêmes interprétations (non montrés).

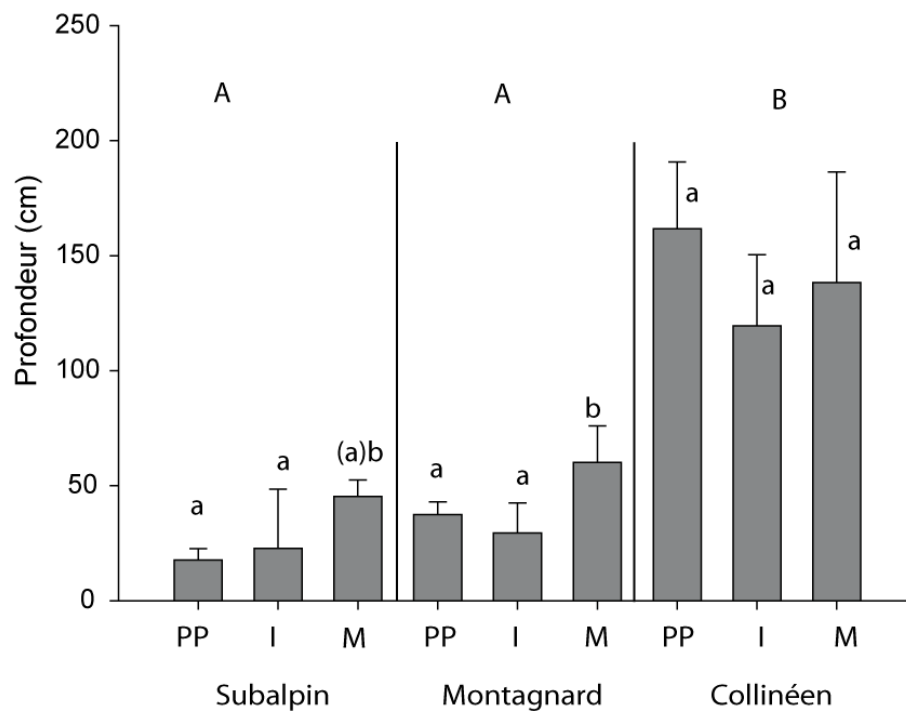


Figure 7: Profondeur des sols en fonction des stades de végétation. Les lettres minuscules sont les résultats des ANOVAs effectuées à chaque étage altitudinal testant l'effet stade de végétation. Subalpin : $F_{2,12}=3.58$, $p=0.06$; Montagnard : $F_{2,9}=6.99$ $p=0.014$; Collinéen $F_{2,15}=1.95$ $p=0.16$.

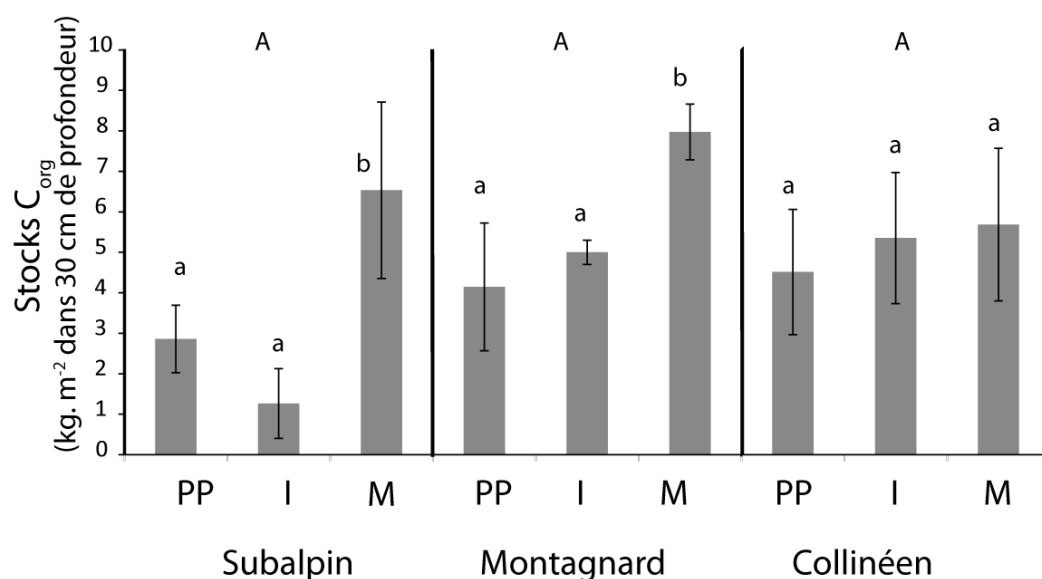


Figure 8: Stocks de carbone organique C_{org} en fonction des stades de végétation par étage altitudinal. Les lettres majuscules sont le résultat de l'ANOVA hiérarchique comparant les étages ; les lettres minuscules sont les résultats des ANOVAs comparant les stades de végétation au sein des étages: Subalpin : $F_{2,12}=17.862$, $p<0.001$; Montagnard : $F_{2,9}=13.352$ $p=0.002$; Collinéen $F_{2,15}=0.766$ $p=0.48$.

Types de sols

Le tableau ci-dessous illustre la distribution des sols en fonction des stades de végétation. Communément aux trois étages, les sols des forêts matures sont majoritairement des FLUVIOSOLS TYPIQUES, alors que les FLUVIOSOLS JUVÉNILES dominent dans les forêts post-pionnières. Dans les forêts intermédiaires, les FLUVIOSOLS TYPIQUES dominent aux étages montagnard et collinéen alors que les FLUVIOSOLS BRUTS dominent à l'étage subalpin.

Tableau 2: Nombre de profils correspondant à un type de fluviosol par stade de végétation et par étage altitudinal.

	subalpin			montagnard			collinéen		
	PP	I	M	PP	I	M	PP	I	M
FLUVIOSOL BRUT		4							1
FLUVIOSOL JUVÉNILE	2	2	1	4			4	2	1
FLUVIOSOL TYPIQUE 1			5	1	3	4			
FLUVIOSOL TYPIQUE 2							2	4	4
RÉDOXISOL	1								

3.2.2 Gradient de végétation à l'échelle des horizons

Étage subalpin

L'ACP effectuée avec les paramètres physico-chimiques explique par ses deux premières composantes 72,5 % de la variance (figure 9). L'analyse permet tout d'abord de visualiser la forte corrélation entre les différents paramètres mesurés (voir aussi tables des corrélations en annexe 4 page 47). Les argiles, les limons, les formes du fer, le calcaire actif, le rapport calcaire actif sur calcaire total, le C_{org} et le N_{tot} sont très corrélés entre eux. À l'opposé, le calcaire total, les sables grossiers et le C/N sont fortement corrélés et anti-corrélés avec les variables précédentes. Le long du deuxième axe, les deux rapports concernant les formes du fer s'opposent fortement.

La première composante, expliquant plus de 50% de la variance, sépare les horizons sableux et pauvres en matière organique des horizons aux textures plus fines et plus riches en matière organique. Le long de ce premier axe, les horizons des forêts intermédiaires se retrouvent en grande partie dans les valeurs négatives de l'axe, et ceux des forêts matures plutôt dans les valeurs positives. Le long de la deuxième composante, exprimée par les deux rapports des formes du fer et par les sables fins, les horizons des forêts post-pionnières se situent plutôt dans la partie positive, traduisant une pédogénèse moins avancée. Les horizons des forêts matures et intermédiaires se répartissent de manière homogène le long de cet axe.

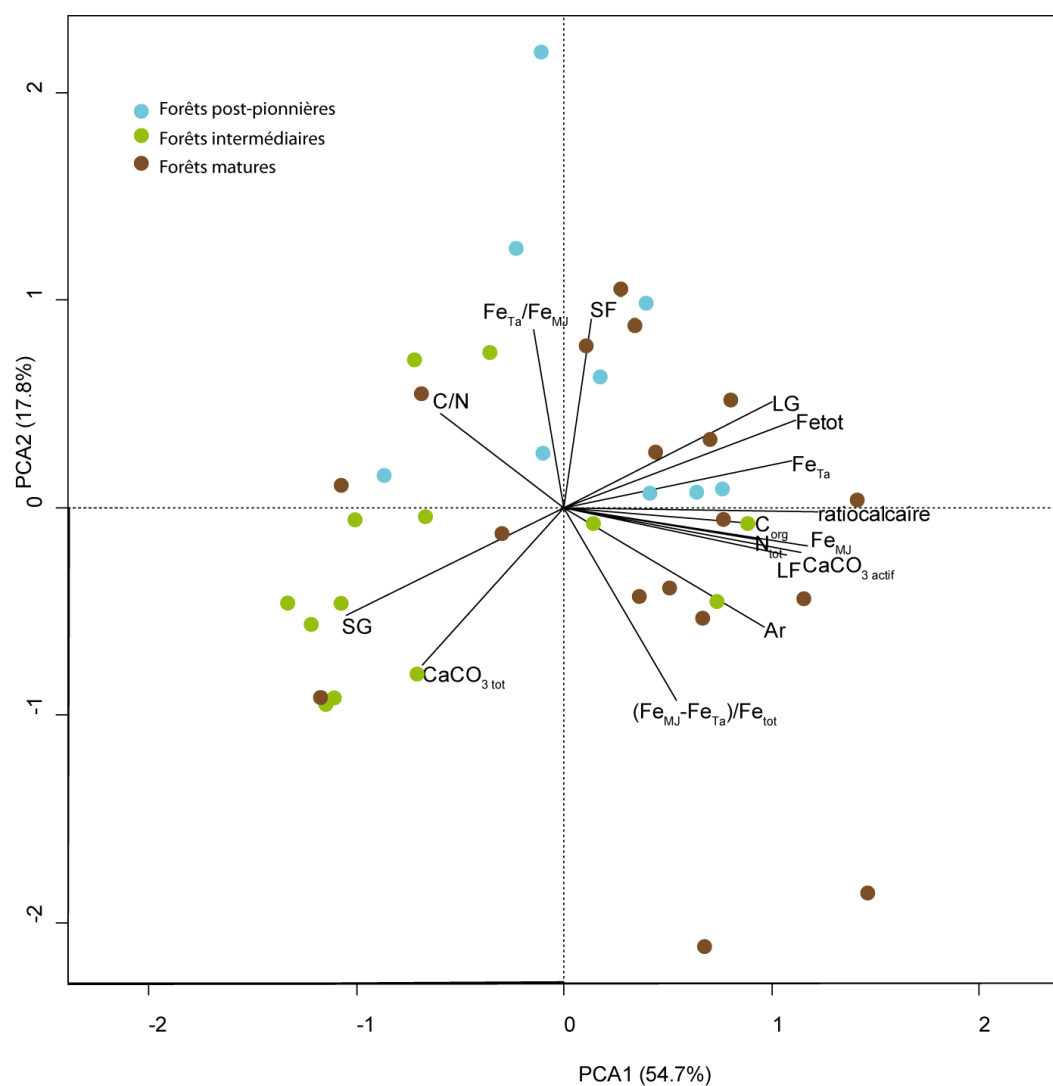


Figure 9: ACP effectuée sur les paramètres physico-chimiques des horizons de l'étage subalpin. Les formes du fer sont représentées ($Fe_{Ta} = Fe_o$; $Fe_{MJ} = Fe_d$; Fe_{tot}) ainsi que la texture (SG : sables grossiers ; SF : sables fins ; LG : limons grossiers ; LF : limons fins ; Ar : argiles ; C_{org} : carbone organique ; N_{tot} : azote total ; $CaCO_3_{tot}$: carbonates totaux ; $CaCO_3_{act}$: carbonates actifs).

Étage montagnard

L'ACP effectuée sur les horizons de l'étage montagnard (figure 10) explique par ses deux premiers axes environ 83% de la variance. Quatre groupes de variables se forment : un premier groupe relatif aux textures fines, matière organique, formes du fer et calcaire actif s'oppose aux groupes de variables composées des sables grossiers, du C/N et des carbonates totaux. Le deuxième axe sépare les deux rapports concernant les formes du fer. Le long du premier axe, une bonne dispersion des horizons est recensée, opposant ceux provenant des forêts post-pionnières à ceux des forêts matures et intermédiaires. Il n'y a pas par contre pas de gradient évident relatif au stade forestier le long du deuxième axe.

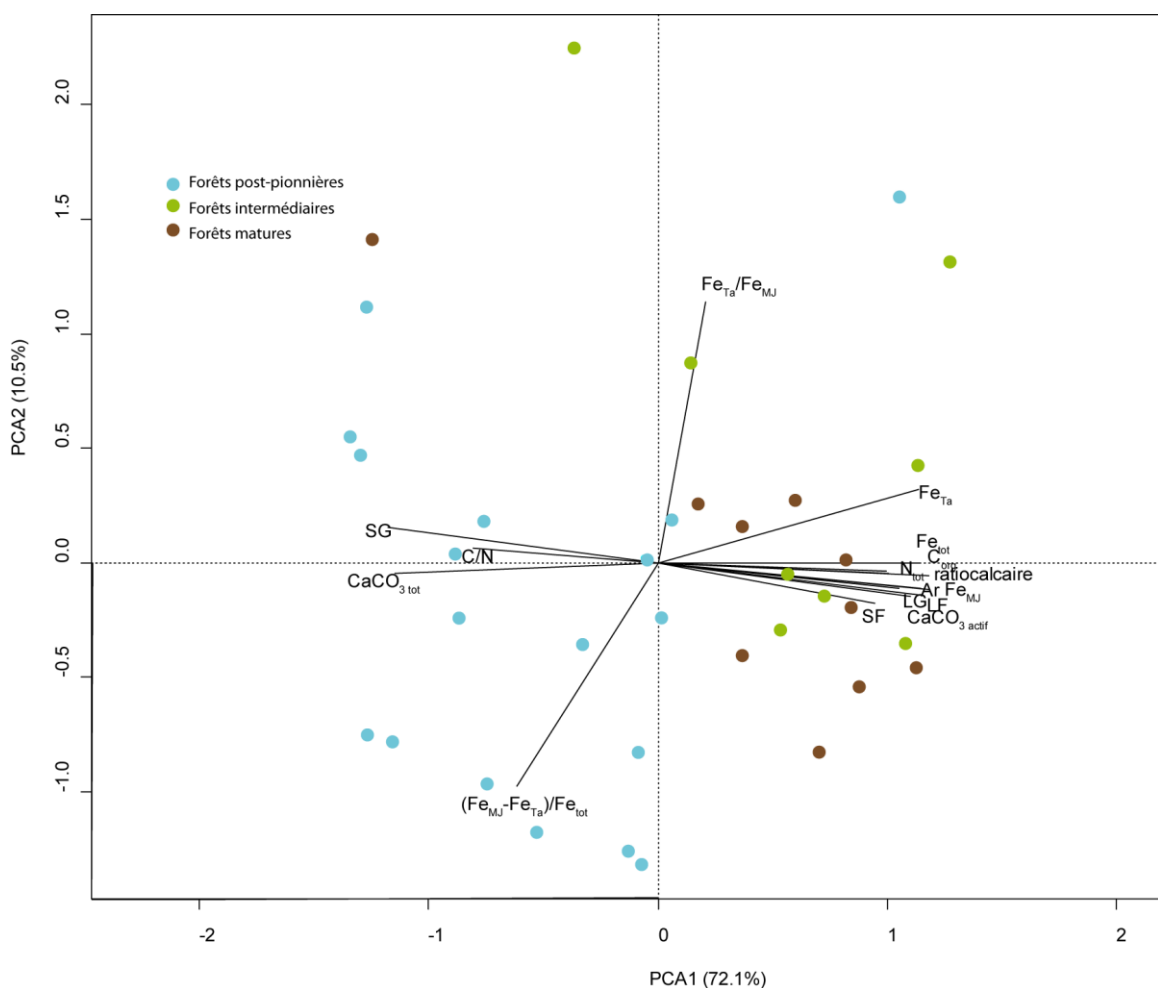


Figure 10: ACP effectuée sur les paramètres physico-chimiques des horizons de l'étage montagnard. Les légendes sont similaires à celles de la figure 7.

Étage collinéen

L'ACP effectuée à l'étage collinéen (figure 11), expliquant près de 80% de la variance, distingue aussi quatre grands groupes de variables comme sur les ACP des autres étages. Cependant, sur la première composante, les carbonates totaux sont associés avec le groupe des textures fines, des teneurs en matière organique et des formes du fer. La deuxième composante est le reflet des rapports des formes du fer. Globalement, le gradient de végétation est moins clair à cet étage. Les horizons appartenant aux sols d'un même stade de végétation présentent de fortes hétérogénéités dans leurs paramètres physico-chimiques et leur degré d'évolution. Cependant, ce sont principalement des horizons des forêts post-pionnières et intermédiaires qui sont caractérisés par des rapports Fe_o/Fe_d les plus forts.

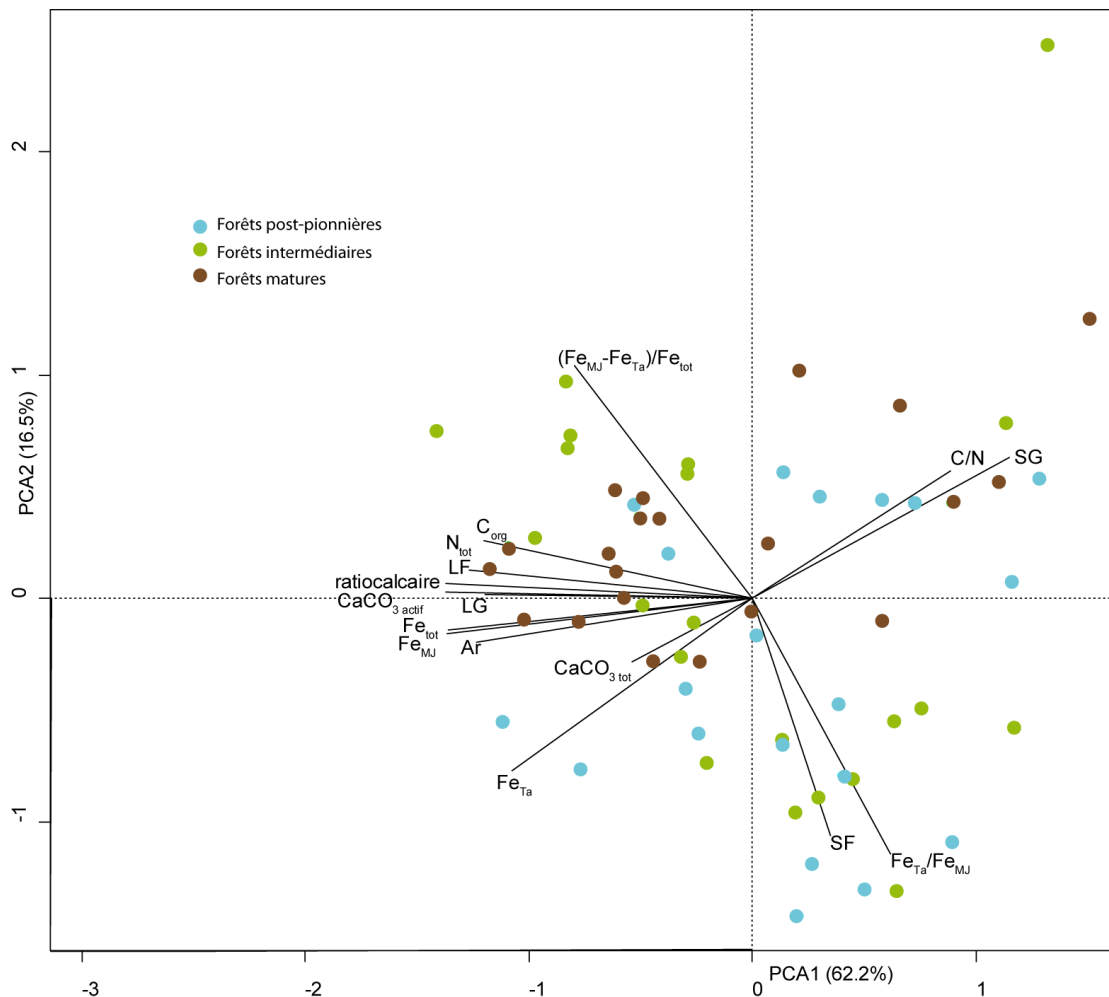


Figure 11: ACP effectuée sur les paramètres physico-chimiques des horizons de l'étage collinéen. Les légendes sont similaires à celles de la figure 7.

4 Discussion-Synthèse

Les analyses des trente premiers centimètres des sols effectués par horizons et complétées de sondages à la tarière révèlent globalement, à tous les étages, une très forte diversité de sols. Cette diversité de sols est due à la qualité initiale des dépôts et à leur épaisseur, à l'évolution des sols *in situ* et à leur rajeunissement éventuel par des processus de dépôt ou d'érosion, conduisant ainsi à une mosaïque de sols à petite et grande échelle, déjà soulevée par Mendoças (1995). Cette mosaïque de sols est aussi reflétée par des stocks de matière organique très hétérogènes au sein des trois étages étudiés, ces stocks étant d'ailleurs tout à fait cohérents avec d'autres études menées en forêt alluviale (Cierjacks et al., 2010 ; Gieses et al., 2003 ; Fierz et al., 1995 ; Wigginton et al., 2000). Cette hétérogénéité est en partie révélatrice du gradient de végétation, utilisé comme base de l'échantillonnage, qui sera discuté en deuxième partie. Avant tout, des différences de fonctionnement entre les trois zones alluviales ont été soulevées et méritent d'être discutées.

4.1 Gradient altitudinal

Bien que les textures des horizons appartiennent à des classes granulométriques communes aux trois étages, les textures plus grossières (graviers, cailloux), observées aux étages montagnard et subalpin et non prises en compte par l'analyse de la terre fine, mettent en évidence un affinement textural inversement avec l'altitude. Ce gradient est aussi prouvé par la présence moindre d'argiles à l'étage subalpin et les plus faibles pourcentages de sables grossiers à l'étage collinéen. Cependant, conformément au gradient amont-aval supposé, l'hypothèse de retrouver des proportions d'argiles plus importantes à l'étage collinéen n'est pas validée. La présence de lacs en aval de la zone alluviale de l'étage collinéen pourrait expliquer ce résultat. En effet, en parcourant successivement les lacs de Brienz, de Thun et de Bienne, l'Aar s'appauvrit de ses particules à l'exemple du Rhône à la sortie du Léman ou encore de la Limmat à la sortie du lac de Zurich. La granulométrie des sédiments retrouvés dans la zone alluviale d'Umiken Shachen se trouve donc dépendante du potentiel de recharge entre le lac de Bienne et la zone alluviale étudiée. Les teneurs en carbonates totaux, plus faibles à l'étage collinéen, pourraient illustrer un changement dans la composition minéralogique des sédiments le long du gradient amont-aval. Cependant, selon l'hypothèse concernant les textures, ceci ne semble pas évident à affirmer. Une étude des formations superficielles dans la partie du bassin versant de l'Aar entre le lac de Bienne et la zone alluviale d'Umiken Shachen pourrait apporter beaucoup d'informations concernant ces deux aspects.

Entre les étages, la différence la plus frappante entre les sols est leur profondeur. Alors qu'à l'étage collinéen les sols présentent des profondeurs de plus de 70 cm, cette valeur est la profondeur maximale atteinte aux étages subalpin et montagnard. Ce résultat s'explique par le gradient amont-aval, où la production sédimentaire domine en amont alors qu'en aval ce sont surtout les processus de sédimentation (Campy et Macaire, 2003). Parallèlement à cela, la morphologie fluviale en tresses, caractérisant la zone alluviale subalpine et dans une moindre mesure la zone alluviale montagnarde, se traduit par des processus d'avulsion dominants sur l'aggradation (Petts et Amoros, 1996). Ainsi, la

mise en place et la stabilisation des sols sont moins dépendantes de l'aggradation à ces étages qu'elles ne le sont à l'étage collinéen. Il convient tout de même de préciser qu'à l'étage subalpin, la grève atteinte lors des sondages à la tarière repose sur des sédiments d'une profondeur atteignant 200 m à certains endroits (Heim, 1908, in Staehli, 2010).

Conséquences non seulement de la profondeur mais aussi du gradient textural et climatique, d'un point de vue évolutif, les FLUVIOSOLS TYPQUES 1 et 2 dominent aux étages collinéen et montagnard. À l'étage subalpin, les FLUVIOSOLS JUVÉNILES dominent en exhibant souvent des horizons de surface non entièrement transformés par l'activité de la faune. Les épaisseurs des horizons A ou Js, généralement plus faibles à cet étage, sont probablement le résultat d'une activité biologique réduite dans le temps. Aussi, la présence d'un horizon sous-jacent à texture très grossière bloque également le développement de ces horizons et la colonisation par la faune dans la dimension verticale du profil de sol. Les formes d'humus à cet étage, présentant une accumulation de matière organique, traduisent un facteur climatique fort, où la période d'activité biologique réduite à peine à six mois et les températures plus basses ne permettent pas la minéralisation (*sensu lato*) et l'intégration au sol de toute la litière ou matière organique exogène apportée au sol. Parallèlement, les teneurs en C_{org} dans les horizons A des sols les plus évolués sont plus importantes au subalpin. Ce résultat, retrouvé dans d'autres études de gradients altitudinaux (Zehetner et Miller, 2006) est aussi la conséquence d'une moindre minéralisation due aux basses températures (Carreiro et Koske, 1992 ; Franzluebbers et al., 2001), conduisant à des rapports C/N plus élevés dans ces horizons.

Les formes du fer, et principalement les ratios, séparent nettement l'étage subalpin des étages collinéen et montagnard. Ces ratios du fer suggèrent une pédogénèse moins avancée à l'étage subalpin pouvant s'expliquer par des processus d'altération plus lents. Cependant, les processus d'érosion dominant à cet étage conduisent aussi à des rajeunissements fréquents des sols où chaque épisode de crue peut emporter des matériaux « évolués » et les redéposer plus en aval. La présente étude n'ayant pas pour objectif d'évaluer ces processus, de plus amples investigations focalisées sur ces aspects mériteraient tout de même d'être menées afin d'estimer les parts respectives de l'héritage pédologique et de l'évolution *in situ*.

Finalement, les processus relatifs à l'hydromorphie semblent être spécifiques à chaque site étant seulement diagnostiqués aux étages subalpin et collinéen. Seul un sol dans le stade post-pionnier à l'étage subalpin, le sol K-PP-2, voit l'influence de la nappe fortement ralentir son évolution. L'explication d'un tel résultat s'explique principalement par l'échantillonnage où les unités de végétation choisies ne sont pas celles des milieux caractérisés par des conditions d'hydromorphie importantes.

4.2 Le gradient de végétation

En fonction de la zone alluviale considérée, les unités de végétations échantillonnées peuvent être globalement différenciées sur des critères pédologiques. Aux étages montagnard et subalpin, nos résultats corroborent les études de Pautou (1984), Wigginton (2000) et de Fierz (1995) mettant en évidence l'importance des teneurs ou des stocks en matière organique du sol dans l'organisation des

forêts alluviales. Par contre, à l'étage collinéen, l'absence de gradient de matière organique avec le gradient de végétation conforte l'étude de Cierjacks et al. (2010) le long du Danube. Ceci s'explique possiblement par le fait que les zones alluviales de plaine sont sans doute les zones les plus soumises à l'impact anthropique, autant par les nombreux barrages existant en amont que par les divers travaux d'aménagement des cours d'eau à l'exemple des importantes modifications effectuées sur le site d'Umiken-Shachen entre 1949 et 1953 (Figure 2, Chapitre 2). Les gradients écologiques en sont donc perturbés.

La zone alluviale de l'étage montagnard présente un gradient pédologique croissant avec le gradient de végétation. Ce gradient pédologique est défini tant par la profondeur des sols, leur texture et leur stock de matière organique. Cette zone alluviale a pour particularité de présenter de véritables terrasses pour lesquelles l'exhaussement va de pair avec le gradient de végétation et des sols. La terrasse la plus exhaussée n'est pas pour autant totalement isolée des événements de crues, comme recensé dans le profil S-M-3. Ce site d'étude apparaît donc comme un modèle relativement idéal du fonctionnement d'une zone alluviale, où tous les gradients sont fortement corrélés. Le saut évolutif à l'échelle du profil de sol (profondeurs, et stocks de C_{org} et N_{tot}) est cependant très marqué entre les forêts intermédiaires et matures. Pautou (1984) rapporte que le passage à la forêt de bois dur représente un saut dans la production de biomasse. Étant donné que l'influence générale de la dynamique alluviale est moins importante dans ces forêts, ces dernières acquièrent une dynamique autogène où les processus de recyclage y sont plus importants. Par conséquent, la matière organique plus abondante pas ou peu exportée enrichit les sols. L'ACP effectuée sur les horizons sépare par contre les forêts post-pionnières des forêts matures et intermédiaires, les teneurs en C_{org} étant moins importantes pour les forêts post-pionnières. Ceci soulève l'importance du choix des descripteurs pédologiques à considérer pour mettre en évidence des relations sols-végétation ou alors discriminer des stades de séquence évolutive.

Au site subalpin, les sols des forêts matures sont globalement plus évolués (présence d'horizons A d'épaisseur plus importante, stocks de C_{org} plus élevés). Les sols des forêts post-pionnières sont quant à eux assez typiques d'un stade très jeune mais déjà, un décalage évolutif met en évidence l'importance des caractéristiques initiales des sédiments sur la vitesse de la pédogénèse (Guenat et al., 1999). Entre ces deux stades, correspondant au gradient attendu, les sols des forêts intermédiaires de K-I-2 et K-I-1.3 sont encore très bruts mais une stabilisation est traduite par leur forme d'humus de type hémimor. Les sols K-I-1.1 et K-I-1.2 sont quant à eux assez intermédiaires entre les stades post-pionniers et matures quant à leur évolution pédologique. La séquence évolutive est donc globalement retrouvée à cet étage, mais là aussi l'importance du choix des descripteurs est soulevée. Staehli (2010) suggère d'ailleurs qu'à cette altitude, les formes d'humus seraient d'excellents indicateurs de la dynamique alluviale.

À l'étage collinéen, le gradient pédologique attendu n'est pas aussi évident, et la profondeur totale des sols ne traduit en aucun cas un gradient de stabilisation. Les forêts situées sur la rive gauche de l'Aar exhibent globalement un gradient pédologique (type de sol, stocks de C_{org}) suivant le gradient de végétation mais, déjà, un décalage sol-végétation est perceptible avec le sol A-PP-1.2 qui a atteint la maturité d'un FLUVIOSOL TYPIQUE 2. Les sols échantillonnés sur la rive droite, à l'exception des sols A-

PP-2.1 et A-PP-2.2 assez typiques de stades jeunes, ne révèlent pas le gradient pédologique attendu, du moins pas en surface. En rive droite, la proximité au cours d'eau de la forêt mature A-M-2, pourtant fortement exhaussée, la rend plus exposée à une fréquence de dépôts plus importante, qui plus est de sédiments plus grossiers (Walling et He, 1998) que la forêt intermédiaire A-I-2 plus éloignée. Cependant, la présence en profondeur d'horizons A dans les sols d'A-M-2 est la preuve d'une stabilisation passée (Gérard, 1987). Bullinger et Gobat (2006) trouvent d'ailleurs ce type de sol sur la zone alluviale de la Sarine en tant que *facies model* d'évolution des paysages alluviaux. Les sols A-M-2.1 et 2 ont finalement été fortement rajeunis par une crue de forte intensité, déposant des sédiments de texture grossière et créant un décalage fort entre les sols et la végétation dans les 30 premiers centimètres. Ces situations également retrouvées par Cierjacks et al. (2010) sont une belle illustration d'un « stade de transition » pour la végétation, ce stade étant attribué lors de décalage floristique important (Gallandat et al., 1993), pouvant être dû à l'impact anthropique (Roulier, 1995). Les trois sols de A-M-2, échantillonnés dans ce type de forêt (unité de cartographie n°12, annexe 2), montrent cependant des états évolutifs très différents. Ces situations particulières dans cette zone alluviale de l'étage collinéen et celles des sols des forêts intermédiaires de l'étage subalpin (sols K-I-1 et sol K-I-2.3) démontrent une fois de plus le rôle de l'héritage textural dans la vitesse de la pédogenèse (Guenat et al., 1999). Ceci pouvant être d'autant plus marqué à l'étage collinéen où les processus sont beaucoup plus rapides (cas du profil A-PP-1.2) et où les paramètres biotiques interviennent avec plus d'intensité (Frontier et al., 2008). Le degré d'évolution des fluviolsols, principalement estimé par le degré de maturité de l'horizon organo-minéral, est donc fortement attribuable, originellement, à la texture. Les fortes corrélations retrouvées entre le C_{org} et les particules fines confirment cette hypothèse. Betchol et Naiman (2010) insistent d'ailleurs, en milieu alluvial et dans les stades les plus jeunes, sur l'importance de ce paramètre dans l'accumulation de la matière organique.

Alors que les indices de fer discriminent relativement bien les étages, ils semblent moins pertinents pour discriminer les différents stades de végétation. L'étude de Bullinger-Weber et al. (2007) montre que de tels sols dans des forêts encore sous influence de la dynamique alluviale sont probablement encore trop jeunes pour que ces rapports mettent en évidence une série temporelle dans l'évolution des sols. En outre, nos analyses ont été effectuées sur les horizons de surface et correspondent donc, dans les profils de sols, aux dépôts les plus récents. A ce niveau encore, l'héritage pédologique mérite d'être questionné, pouvant interférer avec les processus de pédogenèse *in situ*. Il n'est donc pas si surprenant de trouver des indices dénotant une évolution pédologique plus avancée dans les forêts post-pionnières

5 Conclusion

Les hypothèses émises au début de l'étude ont été, en partie, vérifiées.

Le gradient amont-aval relatif à la dynamique et à la morphologie fluviale est mis en évidence par l'affinement textural, l'épaisseur des sols, les teneurs en carbonates et les formes du fer. Globalement, les sols de l'étage subalpin sont aussi plus jeunes d'un point de vue évolutif, leur pédogenèse *in situ*

étant principalement ralentie par le climat, les textures plus grossières des dépôts et possiblement par un rajeunissement par érosion.

L'hétérogénéité intra-étage dans la mise en place des sols, leurs caractéristiques physico-chimiques et leur évolution est forte, engendrant une mosaïque de sols qui souligne le caractère encore dynamique et la typicité de ces milieux. Ces zones sous protection conservent donc un caractère encore relativement naturel. Cette hétérogénéité, à petite et grande échelle, comparable et similaire entre les trois zones alluviales confirme aussi le caractère azonale de ces sols, justifié par leur jeunesse mais aussi par la texture ralentissant ou au contraire accélérant la pédogenèse.

L'échantillonnage, basé sur les cartes de végétation et censé refléter des gradients pédologiques, est plus ou moins confirmé. Cependant, le gradient pédologique n'est pas systématiquement détectable dans les 30 premiers centimètres et les descripteurs nécessaires au diagnostic de l'état évolutif des sols se révèlent potentiellement nombreux et même spécifiques à chacune des zones étudiées.

Concernant la typologie des sols, les différences intra- ou inter-étages sont permises en partie grâce à la nouvelle référence FLUVIOSOL JUVÉNILE apparue dans l'édition 2009 du référentiel pédologique. La pertinence de cette référence est clairement démontrée, sans cela, la majorité des sols de l'étude appartiendrait aux FLUVIOSOLS TYPIQUES. Cette nouvelle référence s'avère donc utile pour mettre en évidence des différences dans le degré d'évolution des sols sans nécessiter, en fonction des objectifs fixés, de passer par des descripteurs physico-chimiques et des analyses de laboratoire. Un effort serait également à faire dans ce sens s'agissant de l'utilisation de la nouvelle clé de détermination des formes d'humus (Zanella et al., 2010). Cette dernière étant publiée après le travail de terrain, il n'a pas été possible de l'appliquer. Toutefois, elle s'avère particulièrement pertinente s'agissant des formes d'humus sur substrat sableux (psammoformes) et apporte des informations tout à fait intéressantes en termes de fonctionnement de l'épisolum humifère.

Finalement, à l'issue de la caractérisation des sols dans ces trois zones alluviales, il est possible d'affirmer que les sols de la zone alluviale de l'étage collinéen et de l'étage subalpin se distinguent fortement, hormis sur les stocks de matière organique. Cette distinction est le reflet d'une dynamique et d'une morphologie fluviale très différente, accompagnées de conditions climatiques aussi très contrastées. Les sols de l'étage montagnard se révèlent par contre avoir des caractéristiques communes aux deux altitudes extrêmes étudiées. La morphologie en tresse de la Sarine au lieu-dit de Grandvillars, lui confère un fonctionnement de mise en place des sols proche de l'étage subalpin. Cependant, les conditions climatiques plus favorables et un affinement textural des sédiments aboutissent à une évolution pédologique plus proche de l'étage collinéen. Finalement, La zone de Grandvillars révèle un fonctionnement de zone alluvial plutôt typique des systèmes en tresse, sous un contexte climatique et d'héritage pédologique ou sédimentaire l'attirant vers des processus pédogénétiques plus typiques de la zone de l'étage collinéen. Un point commun entre toutes ces zones étant tout de même l'hétérogénéité des textures conditionnant probablement en premier lieu le potentiel évolutif des sols. L'hétérogénéité dans la mise en place des sols, leurs caractéristiques pédologiques et leur évolution au sein d'un même stade de végétation est aussi prouvée. Dès lors, la prise en compte des paramètres pédologiques, en plus du gradient d'altitude et des gradients de

végétation, s'impose pour la suite de l'étude, ces paramètres étant reconnus pour agir sur les communautés lombriciennes et la structure du sol.

Chapitre 4: Étude des facteurs environnementaux influençant la distribution des communautés lombriciennes en forêts alluviales



D'une manière générale, il est à noter que les études conduites en milieu alluvial sur les communautés lombriciennes sont peu nombreuses. À notre connaissance, aucune recherche n'a combiné à ce jour communautés lombriciennes et gradients d'altitude et de végétation dans un tel milieu. L'étude que nous présentons ici dans ce troisième chapitre est donc tout à fait originale.

La plupart des résultats présentés dans ce chapitre ont par ailleurs été valorisés sous la forme d'un poster puis d'un article accepté dans la revue *Pedobiologia* dans un numéro spécial faisant suite au dernier colloque international sur l'écologie des vers de terre (ISEE, 2010). Cet article est consultable en annexe 10. Le chapitre qui suit s'articule classiquement, avec tout d'abord une introduction générale sur les facteurs influençant la distribution des communautés et sur les études menées en milieu alluvial, puis par une partie matériel et méthodes exposant les démarches d'échantillonnage et de statistiques, suivie d'une partie résultats. Cette dernière est divisée en deux sous-parties, une première s'intéressant aux biomasses, aux densités et aux catégories écologiques le long des gradients d'altitude et de végétation ; la seconde partie focalise sur les espèces et établit des liens avec les caractéristiques pédologiques. Enfin, une discussion clôture ce chapitre et est suivie d'une synthèse et de perspectives.

1 Introduction

À l'échelle globale, les communautés de vers de terre sont très variables en nombre, en biomasse et pas moins de 3500 espèces sont aujourd'hui identifiées de par le monde (Bohlen, 2002). Dans la plupart des cas, la biomasse des vers de terre excède celle de tous les invertébrés du sol (Edward, 2004).

Selon les types de milieux, les communautés peuvent être composées d'une dizaine d'individus ou moins par mètre carré sur une profondeur de 30 à 40 cm (environ 1 g.m^{-2}) à plus de 1000 individus (200 g.m^{-2}) (Curry, 2004). Ainsi, la distribution des espèces, la composition des communautés, leur abondance, leur biomasse et leur activité en milieu naturel sont conditionnées à la fois par des facteurs abiotiques et biotiques qui sont le reflet de différentes échelles d'approche. À une échelle globale, Lavelle (1983) met en évidence une très nette séparation des communautés en fonction d'abord de la température, puis de la litière (qualité et quantité). Les groupes de communautés de vers de terre reflètent alors les grands biomes et se caractérisent par des espèces différentes mais aussi par des combinaisons de catégories écologiques différentes. À une échelle plus locale, la température, l'humidité, les paramètres physico-chimiques du sol (principalement la texture, le pH, la profondeur, et l'humidité du sol), la ressource en matière organique (quantité et qualité) ainsi que les facteurs biotiques que sont la compétition et la prédation agissent sur la distribution et la composition de ces communautés (Curry, 2004 ; Lavelle et Spain, 2001 ; Lee, 1985). Curry (2004) soulève cependant que, malgré les efforts en terme de recherche sur les facteurs influençant les communautés de vers, peu d'études se révèlent être très concluantes ; les ouvrages de référence en matière d'écologie des espèces restant principalement ceux d'Edwards et Bohlen (1996), Lee (1985) et de Bouché (1972, 1977). Récemment, plusieurs études telles que celles d'Ammer et al. (2006), Lapied et al. (2009) et Pospiech et Skalski (2006) ont mis en évidence que les populations de vers

sont déterminées prioritairement par les facteurs pédologiques tels que la profondeur du sol, la texture, la teneur en matière organique et en nutriments.

En milieu alluvial, les perturbations d'intensité plus ou moins forte, d'origines hydrique et/ou sédimentaire, ainsi que les phénomènes d'engorgement temporaire ou permanent sont des paramètres qui influencent la distribution des organismes du sol (Lambeets et al., 2009 ; Langhans, 2006 ; Reese et Batzer, 2007). Selon Mather et Christensen (1988), les conditions plus ou moins d'anaérobie dans les sols inondés seraient le principal stress qui agirait sur les communautés lombriciennes. Certains auteurs concluent que les biomasses et/ou la diversité des vers de terre sont plus faibles dans les sols inondés que dans ceux qui ne le sont pas (Ausden et al., 2001; Ivask et al., 2007; Pizl, 1999; Plum, 2005). Cependant, Schutz et al. (2008) et Zorn et al. (2005) recensent des biomasses et des densités de vers parfois très importantes en zone alluviale. Des fluctuations de populations de vers de terre dans le temps en réaction aux périodes d'inondations ont aussi été mises en évidence (Zorn et al., 2005).

L'ensemble de ces études ne considère toutefois que peu les paramètres pédologiques comme facteurs explicatifs de l'abondance, de la biomasse et de la richesse spécifique retrouvées dans ces milieux. Pourtant, ces organismes sont fortement dépendant des caractéristiques du sol et, comme démontré dans le chapitre 3, les sols alluviaux se révèlent être très hétérogènes.

Parallèlement à cette complexité, les sols alluviaux sont également très jeunes, en lien avec la dynamique fluviale. D'une certaine manière, ils sont donc des milieux en cours de colonisation et où potentiellement des successions de communautés de vers peuvent rapidement s'établir (Eijsackers et al., 2009). Comme souligné par Eijsackers (2010), les guildes de successions en faune du sol ne doivent pas être strictement définies par les stratégies r et K ou par leur catégorie écologique. En effet, l'amplitude des espèces en fonction des paramètres environnementaux, principalement pédologiques, est aussi à prendre considération. C'est ce que démontrent en partie Pospiech et Skalski (2006) dans des habitats post-industriels où la structure des communautés de vers ne reflète pas des changements de successions mais est fortement affectée par des facteurs de microhabitats à une échelle très locale.

Dans ce contexte d'alluvialité, et en considérant l'ensemble des facteurs pouvant potentiellement affecter la distribution des vers de terre, notre étude a pour objectif de caractériser les communautés lombriciennes dans ces environnements hétérogènes que sont les forêts alluviales. La plupart des travaux menés dans les milieux soumis à l'influence de l'eau se sont principalement focalisés à des altitudes inférieures à 200 m dans des prairies ou des champs cultivés, alors que ceux conduits en forêts alluviales et au-delà des altitudes de plaine sont rares (Bullinger-Weber et al., 2007; Guenat et al., 1999). Dans ce contexte mal connu d'un point de vue pédofaunistique, trois dimensions sont considérées pour l'étude des communautés lombriciennes: i) un gradient altitudinal, reflet du climat, ii) un gradient de succession de végétation reflétant *a priori* un gradient de stabilisation, et iii) les paramètres pédologiques, en tenant compte également de la profondeur du sol

Dans ce cadre, nous émettons l'hypothèse que des changements dans les communautés de vers devraient intervenir pour chacune de ces dimensions considérées. Le long du gradient altitudinal,

nous suggérons que les espèces lombriciennes varient et que certaines d'entre elles sont caractéristiques du changement de climat. D'une forêt post-pionnière à une forêt mature, nous prévoyons que les biomasses et les abondances de lombriciens vont augmenter, et ce quel que soit l'étage altitudinal ; de plus, des changements dans la composition des communautés (catégories écologiques, diversité spécifique) vont intervenir en réponse au gradient de stabilisation. Enfin, au regard des paramètres pédologiques, ces derniers devraient engendrer une certaine micro-hétérogénéité dans les gradients supposés.

2 Matériel et méthodes

2.1 Échantillonnage des lombriciens

Afin d'obtenir une idée la plus représentative possible des communautés de vers présentes dans les sols étudiés, l'échantillonnage s'est fait à raison de trois fois un mètre carré à proximité immédiate des fosses pédologiques, à l'automne et au printemps. Les prélèvements étaient réalisés en combinant, si possible¹, une extraction à la farine de moutarde suivie d'un tri manuel d'un bloc de sol extrait (méthode dite du « hand sorting »). Selon le protocole de Lawrence et Bowers (2002), une solution de moutarde à concentration de 100 g de farine de moutarde dans un arrosoir de 10L était versée sur un mètre carré. Deux rinçages successifs (deux arrosoirs de 10 L) à l'eau claire étaient ensuite effectués pour diluer la farine et neutraliser le milieu. Suite à cette extraction, un cube de sol d'une largeur de bêche (20*20*20 cm) était extrait au centre du carré et émietté sur le terrain afin d'y récupérer les individus non remontés en surface. Les individus extraits dans ce cube étaient rapportés par calcul à 1 m² et additionnés aux individus collectés par l'extraction à la moutarde.

Pour des raisons de temps de collecte, le prélèvement s'est déroulé au printemps et à l'automne 2008 pour le site collinéen et montagnard, à l'automne 2008 et printemps 2009 pour le site subalpin excepté pour les forêts post-pionnières pour lesquelles la session d'automne a été effectuée en 2009.

2.2 Identification des espèces et des catégories écologiques, comptages et pesées

Tous les individus adultes ou sub-adultes ont été comptés et pesés individuellement et déterminés à l'espèce par consultation des ouvrages de Sims et Gerard (1999), Bouché (1972) et Cuendet (1995, non publié), et rattachés aux trois catégories écologiques définies par Bouché (1977). L'ouvrage de Sims et Gerard (1999) a été retenu pour la nomenclature des espèces. Les individus juvéniles étaient quant à eux comptés et pesés globalement par groupe de même morphologie, taille et couleur, et

¹ Les prélèvements sur des sols trop grossiers, typiquement reposant directement sur la grève, se sont restreints à l'extraction chimique.

déterminés jusqu'au rang taxonomique du genre. Leur rattachement à une espèce au pro rata des adultes et sub-adultes a ensuite été effectué.

2.3 Traitements des données et analyses statistiques

Par profil de sol, les biomasses et les densités moyennes totales et par catégorie écologique ont été calculées, regroupant les deux saisons d'échantillonnage. Les résultats ont été exprimés en g.m^{-2} et ind.m^{-2} respectivement pour les mesures des biomasses et des densités. Enfin, une matrice d'abondance et une matrice de biomasse d'espèces, sommant les individus adultes, sub-adultes et juvéniles, ont été générées.

2.3.1 Statistiques univariées : étude du gradient altitudinal et du gradient de végétation

L'effet du gradient altitudinal sur les biomasses et les densités totales et par catégorie écologique a été testé par une ANOVA hiérarchique, et l'effet du gradient de végétation par une ANOVA à un facteur au sein de chaque étage altitudinal. Les ANOVAs qui se révélaient significatives au seuil de $p < 0.05$ mais également lorsqu'une tendance était détectée ($p < 0.1$) étaient complétées par un test post hoc de Tukey. Des lettres minuscule a, b et c, ont été attribuées dans la présentation des résultats pour marquer les différences dans les facteurs testés. Les données étaient préalablement soumises aux tests de Shapiro et de Bartlett pour vérifier les conditions d'application des ANOVAs. Une transformation par le log ou la racine carré, ou encore un test non paramétriques de Kruskal-Wallis ont été effectués au besoin lorsque les conditions d'application n'étaient pas respectées.

2.3.2 Statistiques multivariées

Des partitions de variance ont ensuite été réalisées avec ces mêmes données, ainsi qu'avec la matrice d'abondance des espèces dans le but d'attribuer l'importance relative de l'altitude, des stades de végétation et des paramètres pédologiques (voir matrice « sol » ci-dessous) dans la distribution des communautés. L'étude de la distribution des espèces a enfin été possible par une analyse de redondance (RDA). Les 45 profils de sol et vers associés composaient les 45 objets de l'analyse. La matrice « espèces » constitue les variables à expliquer, et la matrice « environnement » les facteurs explicatifs. La matrice « espèces » avec transformation de Hellinger (Legendre et Gallagher, 2001) est composée des abondances au rang systématique de l'espèce en supprimant les espèces considérées comme rares² dans l'étude. La matrice « environnement » est composée des données suivantes, regroupées en trois sous-matrices pour les partitions de variance:

- Matrice altitude : données exprimées en mètre (1 variable)
- Matrice unité de végétation : codées en variables binaires (3 variables),

² Les espèces considérées comme rares ont été retirées de l'analyse compte tenu que l'explication de leur distribution par les paramètres étudiés se révélait peu généralisable, étant donné leur faible occurrence dans les échantillons.

- Matrice sol (8 variables):
 - Un indice de dynamique alluviale a été proposé dans cette étude afin de quantifier les perturbations actuelles liées à la fréquence des dépôts. Il correspond au nombre de couches sédimentaires dans les 30 cm.
 - Profondeur totale du sol.
 - Stock de C_{org} .
 - Épaisseur de l'horizon holorganique.
 - Profondeur d'apparition de l'hydromorphie.
 - Texture (5 variables) : la texture s'est révélée être un paramètre difficile à considérer dans cette analyse du fait de la présence de plusieurs horizons pouvant présenter des textures très différentes au sein d'un même profil de sol. Faire une moyenne granulométrique pondérée des différents horizons aurait rendu l'interprétation délicate et aurait supprimé l'hétérogénéité, qui plus est, caractéristique du milieu alluvial. Afin de conserver l'intégralité des données texturales, nous avons préféré travailler à partir des classes du triangle granulométrique. Ces dernières, au nombre de cinq, constituent donc les nouvelles variables pour lesquelles sont attribuées les épaisseurs relatives des horizons dans une ou plusieurs classes granulométriques. Ainsi, un profil de sol contenant trois horizons de 10 cm chacun et appartenant à trois classes granulométriques différentes est noté dans la matrice comme suit : 33,3% dans chacune des trois classes et 0% dans les deux autres.

Toutes les analyses statistiques ont été opérées avec le logiciel R (R Development CoreTeam, 2008) en utilisant le Package Vegan pour les analyses multivariées.

3 Résultats

3.1 Description quantitative des communautés lombriciennes

3.1.1 Biomasses, densités et catégories écologiques

Gradient altitudinal

Les biomasses et les densités moyennes retrouvées dans les 45 profils de sols présentent globalement une très forte hétérogénéité (figure 1). Les valeurs minimales de biomasses sont de respectivement de 0,1, 2,1 et 13,8 $g.m^{-2}$ pour l'étage subalpin, montagnard et collinéen et les valeurs maximales atteignent respectivement 48,0, 67,5 et 158,8 $g.m^{-2}$. Les minimums des abondances sont respectivement de 1,3, 7,0 et 32,2 $ind.m^{-2}$ et les valeurs maximums de 209,8, 160,5 et 523,3 $ind.m^{-2}$ pour l'étage subalpin, montagnard et collinéen. Les ANOVAs hiérarchiques ont fait ressortir des valeurs de biomasses significativement plus élevées pour l'étage collinéen comparées aux deux autres étages, ainsi qu'une tendance dans les abondances, plus élevées à l'étage collinéen par

rapport à l'étage subalpin. En comparant les catégories écologiques (tableau 1), seuls les vers anéciques ont une abondance et une biomasse significativement plus élevées à l'étage collinéen par rapport aux deux autres altitudes. Les valeurs des biomasses et des abondances relatives illustrent nettement que les proportions d'anéciques s'intensifient inversement avec l'altitude, au contraire des espèces épigées qui tendent à décliner le long de ce gradient.

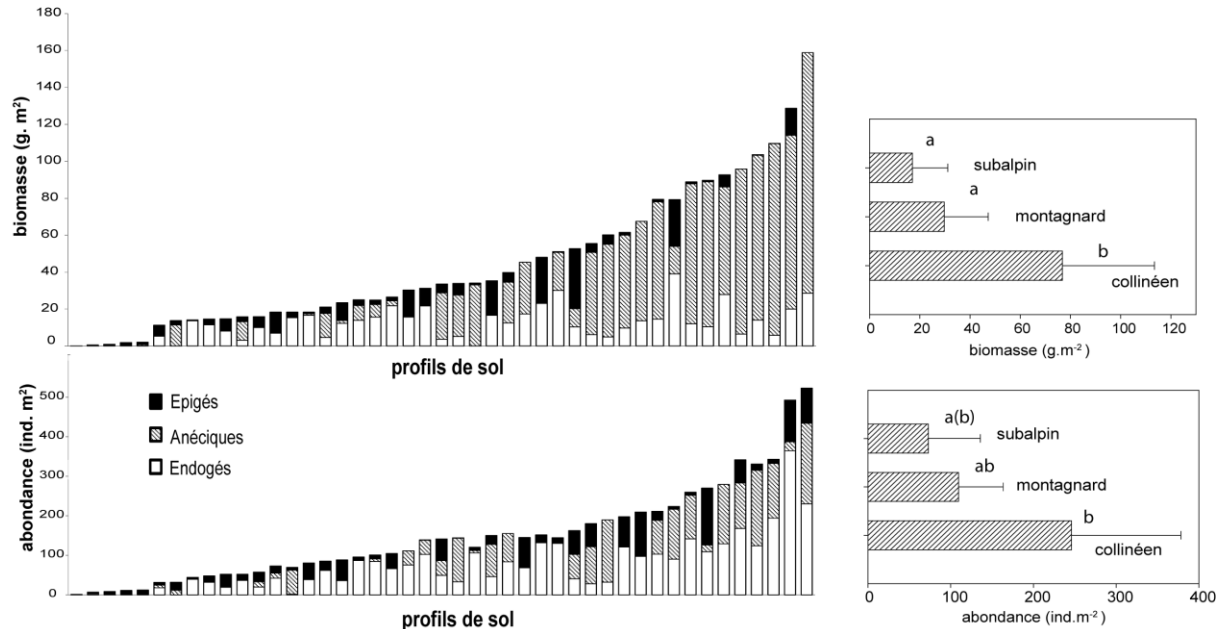


Figure 1 : Histogrammes verticaux: biomasses moyennes et abondances moyennes avec les 3 catégories écologiques dans les 45 profils de sol classés par ordre croissant des valeurs. Histogrammes horizontaux: biomasses moyennes et abondances moyennes par étage altitudinal, tous profils confondus.

Tableau 1: Moyennes et écarts-types des abondances et des biomasses absolues par catégorie écologique en fonction de l'étage altitudinal. Les valeurs des biomasses et des abondances relatives (en %) sont données à titre indicatif.

		Subalpin	Montagnard	Collinéen	F-statistique	p-value
Abondances ind. m ⁻²	épigés	30.4 (30.6)	15.0 (20.5)	38.1 (41.4)	F _{2,6} =1.07	ns
	endogés	42.5 (37.8)	72.1 (43.5)	104.9 (92.7)	F _{2,6} =1.30	ns
	anéciques	0 ^a	16.1 ^a (21.4)	98.6 ^b (57.2)	F _{2,6} =34.85	<0.01
Biomasses g. m ⁻²	épigés	7.2 (7.4)	2.6 (2.7)	6.1 (9.1)	F _{2,6} =1.49	ns
	endogés	9.9 (7.8)	12.8 (8.7)	12.7 (10.3)	F _{2,6} =0.17	ns
	anéciques	0 ^a	14.2 ^a (15.6)	57.8 ^b (35.3)	F _{2,6} =18.91	<0.01
Abondances %	épigés	41.7%	14.5%	15.8%		
	endogés	58.3%	69.9%	43.4%		
	anéciques	0.0%	15.6%	40.8%		
Biomasses %	épigés	42.1%	8.8%	8.0%		
	endogés	57.9%	43.2%	16.6%		
	anéciques	0.0%	48.0%	75.5%		

Gradient de végétation

L'étude du gradient de végétation au sein de chaque étage étudié n'aboutit pas à un gradient clair et généralisable (figure 2 et tableau 2). À l'étage subalpin, les forêts post-pionnières abritent significativement des abondances plus importantes de vers que les forêts intermédiaires mais les biomasses n'ont pas révélé de différence significative. Au niveau des catégories écologiques, les abondances et les biomasses plus importantes des endogés distinguent les forêts post-pionnières et matures des forêts intermédiaires. Pour l'étage montagnard, des différences d'abondances significativement plus élevées dans les forêts intermédiaires que dans les forêts post-pionnières sont relevées, alors qu'en termes de biomasse, les forêts matures présentent des valeurs en moyenne plus élevées. Ces différences se retrouvent également au niveau des catégories écologiques. Les anéciques sont significativement plus nombreux et avec des biomasses tendanciellement plus importantes dans les forêts matures, alors que les endogés, que ce soit en nombre ou en biomasse, sont significativement plus faibles dans les forêts post-pionnières. Enfin, les abondances des épigés sont tendanciellement plus importantes dans les forêts post-pionnières. Finalement, à l'étage collinéen, aucune différence dans les abondances et les biomasses moyennes totales le long du gradient n'a été recensée. Par contre, les abondances et les biomasses des épigés dans les forêts post-pionnières sont plus importantes que dans les forêts matures.

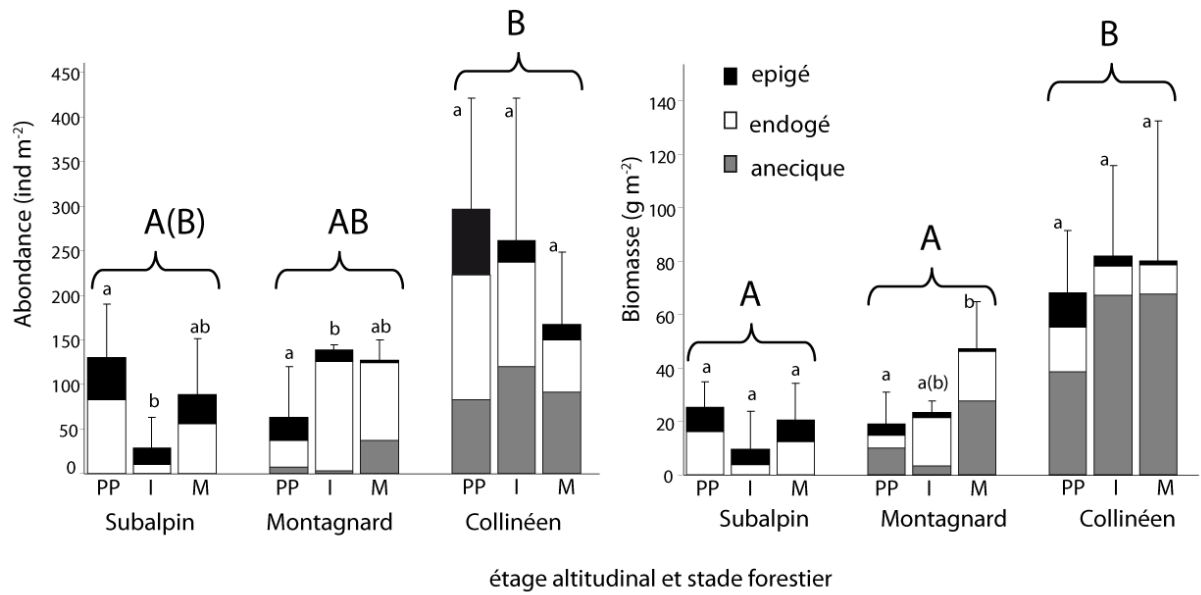


Figure 2: Moyennes des abondances et des biomasses totales et par catégorie écologique et par stade forestier au sein de chaque étage altitudinal. Les lettres majuscules représentent le résultat des ANOVAs hiérarchiques comparant l'étage altitudinal, et les lettres minuscules, les résultats des ANOVAs comparant les stades de végétation. Les barres d'erreur correspondent aux écarts-types des biomasses et des abondances totales.

Tableau 2 : Résultats des tests ANOVAs ou tests Kruskal-Wallis testant les stades forestiers sur les moyennes des abondances et les biomasses absolues. Les valeurs des biomasses et des abondances relatives (en %) sont données à titre indicatif. PP : forêts post-pionnières, I : Forêts intermédiaires, M : Forêts matures.

		Subalpin					Montagnard					Collinéen				
		PP	I	M	F- statistique	p- value	PP	I	M	F- statistique	p- value	PP	I	M	F- statistique	p- value
Abondances ind. m ⁻²	épigés	46.0 (27.3)	19.7 (19.3)	33.3 (40.7)	F _{2,12} =	ns	25.8 (28.7)	13.5 (5.3)	2.8 (24.0)	F _{2,9} =1.55	ns	73.9 ^a (44.6)	24.0 ^{(a)b} (32.8)	16.6 ^b (21.5)	F _{2,15} =5.01	0.02
	endogés	83.3 ^a (33.0)	9.5 ^b (15.1)	55.2 ^a (29.1)	F _{2,12} =9.94	<0.01	30.2 ^a (25.7)	122.8 ^b (14.5)	86.6 ^{(b)c} (11.24)	F _{2,9} =22.65	<0.01	139.2 (122.3)	117.5 (87.6)	57.9 (48.5)	F _{2,15} =1.27	ns
	anéciques	-	-	-	-		7.0 ^a (5.9)	2.8 ^a (2.8)	37.37 ^b (26.5)	F _{2,9} =5.47	0.03	83.5 (65.2)	120.2 (50.0)	92 (59.2)	F _{2,15} =0.64	ns
Biomasses g. m ⁻²	épigés	9.1 (4.7)	5.5 (7.7)	7.8 (8.7)	F _{2,12} =0.24	ns	4.4 ^a (3.2)	1.8 ^{ab} (0.8)	0.8 ^b (1.52)	F _{2,9} =4.30	0.05	12.8 ^a (12.8)	3.8 ^{ab} (5.5)	1.6 ^b (2.0)	F _{2,15} =4.39	0.03
	endogés	16.3 ^a (5.1)	4.0 ^b (6.8)	12.6 ^{a(b)} (6.3)	F _{2,12} =4.67	0.03	4.8 ^a (4.5)	18.1 ^b (3.3)	18.8 ^b (7.7)	F _{2,9} =8.70	<0.01	16.6 (13.8)	10.9 (7.0)	10.5 (9.8)	F _{2,15} =0.61	ns
	anéciques	-	-	-	-		10.0 ^{ab} (9.9)	3.4 ^{a(b)} (3.0)	27.6 ^b (19.4)	F _{2,9} =3.38	0.08	38.6 (26.6)	67.1 (24.7)	67.8 (47.4)	X _{2,15} =1.41	ns

		Subalpin			Montagnard			Collinéen		
		PP	I	M	PP	I	M	PP	I	M
Abondances %	épigés	35.6%	67.4%	37.6%	40.9%	9.7%	2.2%	24.9%	9.2%	9.9%
	endogés	64.4%	32.6%	62.4%	47.9%	88.3%	68.3%	46.9%	44.9%	34.8%
	anéciques	0.0%	0.0%	0.0%	11.1%	2.0%	29.5%	28.2%	45.9%	55.3%
Biomasses %	épigés	35.8%	57.7%	38.4%	22.8%	7.8%	1.9%	18.8%	4.7%	1.9%
	endogés	64.2%	42.3%	61.6%	25.0%	77.6%	39.7%	24.4%	13.3%	13.2%
	anéciques	0.0%	0.0%	0.0%	52.2%	14.6%	58.4%	56.8%	82.0%	84.9%

3.1.2 Diversité des communautés

Un total de 27 espèces et sous-espèces a été recensé sur les trois sites (tableau 3). L'étage subalpin comptant 11 espèces est le site présentant la richesse spécifique la plus faible, contre respectivement 20 et 19 espèces aux étages montagnard et collinéen. Cette différence de richesse spécifique se retrouve au niveau de toutes les catégories écologiques (tableau 3). Il apparaît intéressant qu'en fonction du niveau d'intégration considéré (figure 3), les différences dans les richesses spécifiques apparaissent fortement à l'échelle locale qu'est le profil de sol.

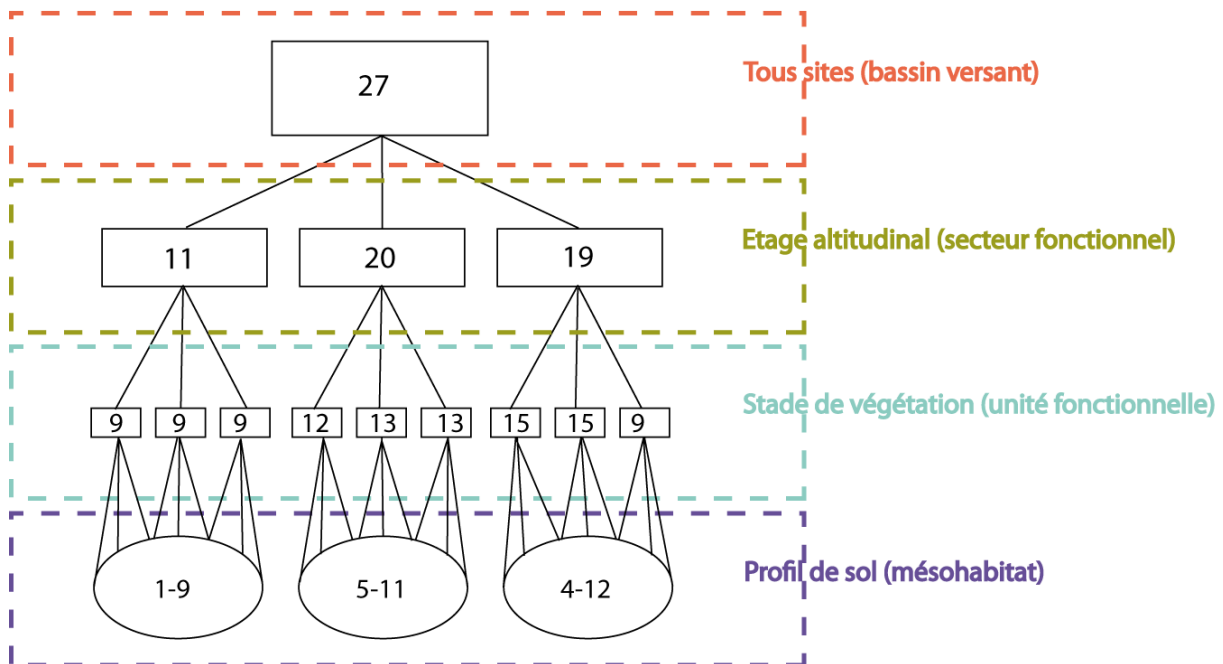


Figure 3 Richesse spécifique en fonction du niveau d'intégration selon Petts et Amoros, 1996 (inspiré de Ward et al., 1999).

Sur les 27 espèces recensées, 14 ont été considérées dans l'étude comme des espèces rares, n'ayant été retrouvées que dans quelques profils de sol (tableau 3). Pour les espèces fréquentes, *Aporrectodea caliginosa caliginosa*, *Aporrectodea rosea*, *Dendrobaena octaedra*, *Dendrodrilus rubidus*, *Lumbricus rubellus* et *Octolasion tyrtaeum* sont retrouvés aux trois étages altitudinaux. Cependant, la sous-espèce *O. t. tyrtaeum* est principalement présente à l'étage subalpin alors que *O. t. lacteum* l'est à tous les étages. *Lumbricus moliboeus* est seulement présent à l'étage subalpin. Enfin, aucune espèce anécique n'a été trouvée à l'étage subalpin. Des différences significatives des biomasses des individus d'une même espèce sont observées, avec des biomasses plus importantes des endogés et des épigés en altitude (tableau 4).

Aucun des indices de diversité calculés (Shannon, Simpson, Piélou, richesse spécifique) n'a montré de différence statistique entre les stades forestiers et l'altitude (résultats non montrés).

Tableau 3: Liste des espèces, occurrence dans les profils et biomasses moyennes (g. m⁻²) et abondances moyennes par étage (ind.m⁻²) en considérant les profils où les espèces sont présentes. * Espèces considérées comme rares dans l'étude. ET : écart-type.

		Nombre de profils où l'espèce est observée			Biomasse moyenne (g.m ⁻² ±ET)			Abondance moyenne (ind.m ⁻² ±ET)		
		Subalpin N=15	Montagnard N=12	Collinéen N=18	Subalpin	Montagnard	Collinéen	Subalpin	Montagnard	Collinéen
Espèces épigées	<i>Dendrobaena octaedra</i>	15	9	13	0.2 ±0.2	0.6 ±0.9	1.5 ±1.1	2.9 ±2.7	12.8 ±18.4	24.9 ±17.2
	<i>Dendrodriulus rubidus</i>	3	1	7	0.6 ±0.5	0.04	0.08 ±0.1	9.7 ±9.1	0.3	2.4 ±2.2
	<i>Dendrodriulus subrubicundus</i>	7	2	4	0.2 ±0.2	0.01 ±0.01	0.1 ±0.1	2.9 ±3.2	0.3 ±0.1	3.3 ±3.0
	<i>Lumbricus moliboeus</i>	10	—	—	2.9 ±2.9	—	—	9.6 ±9.2	—	—
	<i>Lumbricus rubellus</i>	13	10	14	5.5 ±6.6	2.5 ±1.9	6.3 ±9.6	18.7 ±25.8	5.6 ±4.4	22.5 ±36.6
	* <i>Eisenia andrei</i>	—	—	1	—	—	0.03	—	—	0.8
	* <i>Octodrilus argoviensis</i>	—	—	1	—	—	0.00	—	—	0.3
	* <i>Lumbricus castaneus</i>	—	—	1	—	—	0.09	—	—	0.1
	* <i>Eiseniella tetraedra</i>	—	1	2	—	0.03	0.02 ±0.01	—	0.7	0.6 ±0.4
	* <i>Dendrobaena pygmaea pygmaea</i>	—	1	—	—	0.002	—	—	0.2	—
	* <i>Dendrobaena p. cognetti</i>	—	1	—	—	0.002	—	—	0.2	—
	* <i>Bimastos eiseni</i>	—	1	—	—	0.03	—	—	0.2	—
Espèces anéciques	<i>Aporrectodea caliginosa nocturna</i>	—	6	18	—	9.5 ±11.7	48.7 ±28.9	—	14.6 ±21.3	87.1 ±55.5
	<i>Lumbricus terrestris</i>	—	11	13	—	9.5 ±7.9	11.2 ±14.4	—	7.5 ±6.2	13.1 ±15.6
	* <i>Aporrectodea longa ripicola</i>	—	3	—	—	0.5 ±0.4	—	—	0.7 ±0.6	—
	* <i>Aporrectodea l. ripicola viridis</i>	—	2	—	—	0.5 ±0.3	—	—	0.8 ±0.7	—
	* <i>Aporrectodea longa</i>	—	—	1	—	—	6.1	—	—	4.2
	* <i>Aporrectodea giardi</i>	—	—	2	—	—	0.3 ±0.08	—	—	0.4 ±0.4
Espèces endogées	<i>Allolobophora chlorotica chlorotica</i>	—	4	2	—	0.3 ±0.6	8.4 ±11.2	—	2.6 ±4.9	81.6 ±109.2
	<i>Aporrectodea caliginosa caliginosa</i>	5	9	17	1.5 ±2.3	1.1 ±1.6	3.5 ±4.7	10.3 ±18.5	5.0 ±6.4	34.9 ±45.0
	<i>Aporrectodea handlirschi</i>	9	—	1	2.2 ±1.7	—	0.4	15.8 ±13.0	—	4.2
	<i>Aporrectodea icterica</i>	—	3	6	—	5.2 ±2.7	4.6 ±4.5	—	14.9 ±10.2	14.4 ±10.5
	<i>Aporrectodea rosea</i>	7	9	12	1.8 ±3.6	3.6 ±3.3	4.4 ±3.3	11.1 ±20.2	22.7 ±21.5	44.3 ±45.5
	<i>Octolasion cyaneum</i>	4	1	—	2.7 ±3.5	11.3	—	3.8 ±3.4	8.7	—
	<i>Octolasion tyrtaeum lacteum</i>	11	12	11	4.7 ±4.5	5.3 ±4.7	3.0 ±2.8	15.7 ±13.1	28.7 ±32.0	20.4 ±23.2
	<i>Octolasion tyrtaeum tyrtaeum</i>	11	1	4	4.2 ±5.8	1.6	4.1 ±3.9	15.9 ±21.5	4.8	21.5 ±26.1
	* <i>Aporrectodea caliginosa alternitosa</i>	—	3	—	—	3.4 ±1.9	—	—	7.3 ±4.1	—

Tableau 4 : Biomasses moyennes des individus adultes et sub-adultes par espèce en fonction de l'étage altitudinal et résultats des tests ANOVAs ou de Kruskal-Wallis comparant le facteur étage altitudinal.

	Subalpin	Montagnard	Collinéen	F-value ou χ^2 (χ^2)	p-value
<i>Allolobophora chlorotica chlorotica</i>	x	0.24 (0.08)	0.22 (0.07)	$F_{1,75}=1.93$	ns
<i>Aporrectodea caliginosa alternitosa</i>	x	0.55 (0.17)	x		
<i>Aporrectodea caliginosa caliginosa</i>	0.44 ^a (0.13)	0.33 ^b (0.11)	0.16 ^c (0.11)	$\chi^2_{2,400}=149.6$	<0.01
<i>Aporrectodea caliginosa nocturna</i>	x	1.43 (0.47)	1.35 (0.36)	$\chi^2_{1,535}=1.17$	ns
<i>Aporrectodea handlirschi</i>	0.17 (0.06)		0.08		
<i>Aporrectodea icterica</i>	x	0.56 (0.13)	0.46 (0.09)	Non testé	
<i>Aporrectodea longa ripicola</i>	x	0.97 (0.23)	x		
<i>Aporrectodea longa ripicola viridis</i>	x	2.51	x		
<i>Aporrectodea rosea</i>	0.20 ^a (0.07)	0.19 ^a (0.09)	0.14 ^b (0.07)	$\chi^2_{2,286}=41.25$	<0.01
<i>Bimastos eiseni</i>	x	0.15	x		
<i>Dendrobaena octaedra</i>	0.11 ^a (0.09)	0.09 ^b (0.03)	0.09 ^b (0.04)	$\chi^2_{2,586}=24.69$	<0.01
<i>Dendrobaena pygmea cognetti</i>	x	0.01	x		
<i>Dendrobaena pygmea pygmea</i>	x	0.01	x		
<i>Dendrodrilus rubidus</i>	0.10 ^a (0.02)	0.12 ^a (0.04)	0.05 ^b (0.02)	$F_{2,46}=29.41$	<0.01
<i>Dendrodrilus rubidus subrubicundus</i>	0.16	0.05	0.04		
<i>Eiseniella tetraedra</i>	x	0.04	0.03		
<i>Lumbricus castaneus</i>	x	x	0.55		
<i>Lumbricus rubellus</i>	0.81 ^a (0.23)	0.66 ^b (0.24)	0.52 ^c (0.22)	$\chi^2_{2,610}=160.05$	<0.01
<i>Lumbricus terrestris</i>	x	3.10 (0.98)	3.50 (1.03)		
<i>Lumbricus meliboeus</i>	0.89 (0.31)	x	x		
<i>Octalasion cyaneum</i>	1.78 (0.38)	1.97 (0.24)	x		
<i>Octalasion tyrtaeum lacteum</i>	0.58 ^a (0.37)	0.29 ^b (0.10)	0.21 ^c (0.08)	$\chi^2_{2,611}=150.81$	<0.01
<i>Octalasion tyrtaeum tyrtaeum</i>	0.48 ^{ab} (0.19)	0.69 ^b (0.23)	0.52 ^{ab} (0.25)	$F_{2,171}=2.76$	0.066
<i>Eisenia andrei</i>	X	x	0.04 (0.01)		
<i>Octodrilus argoviensis</i>	x	x	0.01 (0.01)		
<i>Aporrectodea giardi</i>	x	x	1.83		
<i>Aporrectodea longa</i>	x	x	1.47		

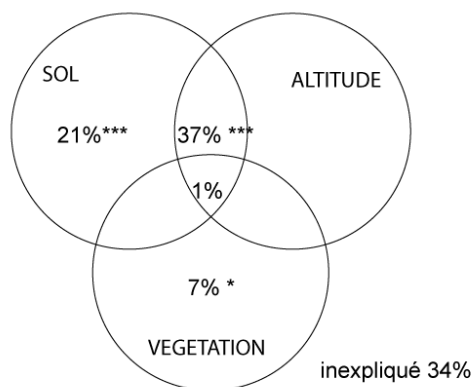
3.2 Analyses multivariées

Dans cette section, les 45 prélèvements sont considérés comme 45 objets indépendants, caractérisés par leurs paramètres pédologiques, l'étage altitudinal et l'unité de végétation auxquels ils appartiennent. Ces paramètres dits « environnementaux » sont divisés en trois sous-matrices pour les analyses de partition de la variance.

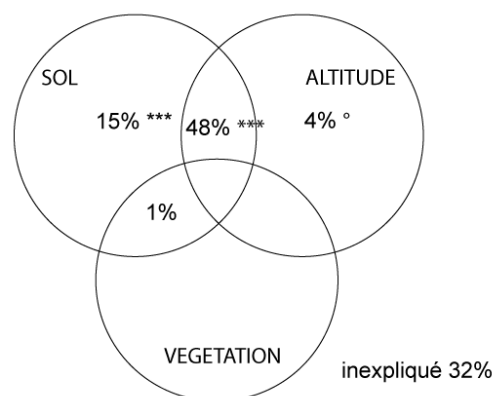
3.2.1 Analyses de partition de variance

Biomasses et densités totales par catégories écologiques

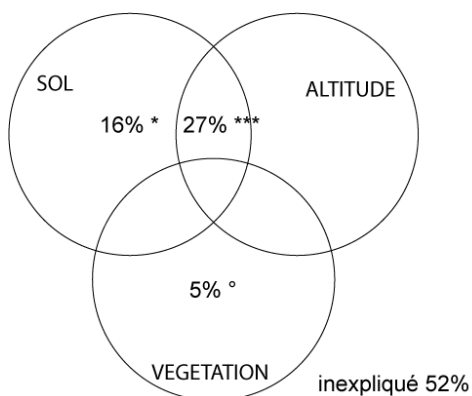
Abondances moyennes totales



Biomasses moyennes totales



Abondances par catégories écologiques



Biomasses par catégories écologiques

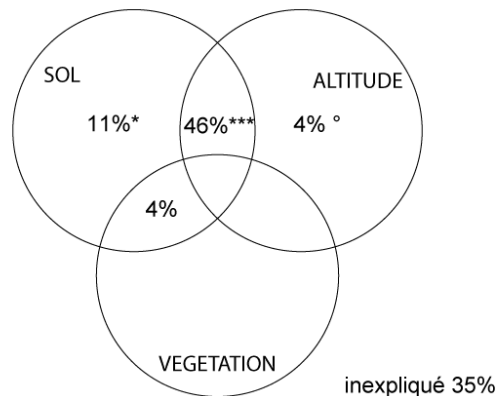


Figure 4: Résultats des analyses de partition de variance réalisées sur les mesures de biomasses et de densités totales et par catégories écologiques.

Globalement, en considérant l'ensemble des paramètres « environnementaux », 48% à 68% des variances sont significativement expliqués (figure 4). Les analyses révèlent que le gradient d'altitude explique globalement entre 27 et 50% des variances dans les communautés. Les gradients de végétation n'expliquent que 1 à 7% des variances. Cependant, la majorité de ces pourcentages, principalement en ce qui concerne l'altitude, est partagée avec les paramètres pédologiques. Aussi,

ces derniers expliquent significativement à eux seuls, entre 11 et 21% des variances dans les communautés de vers.

Matrice espèce.

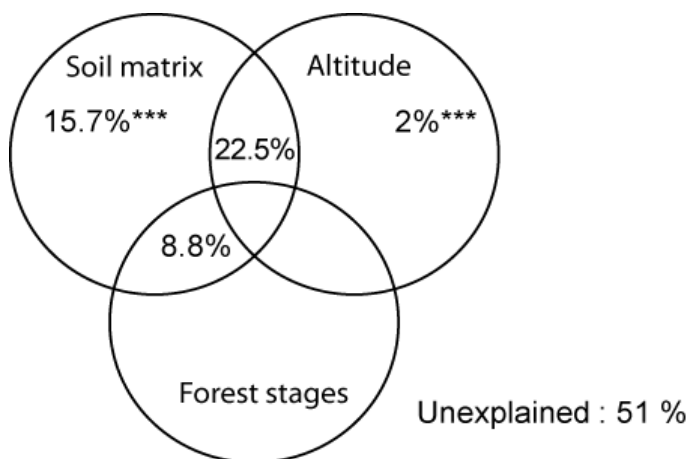


Figure 5: Résultat de la partition de variance effectuée sur la matrice abondance des espèces.

L'analyse de partition de variance sur la matrice abondance d'espèces aboutit à 49% d'explication par les paramètres environnementaux (figure 5). Sur ce pourcentage de variance expliqué, 8,8% sont partagés entre les stades forestiers et les paramètres pédologiques, et 22,5% entre l'altitude et ces mêmes paramètres pédologiques. 2% sont expliqués exclusivement par l'altitude, et 15,7% exclusivement par les paramètres pédologiques.

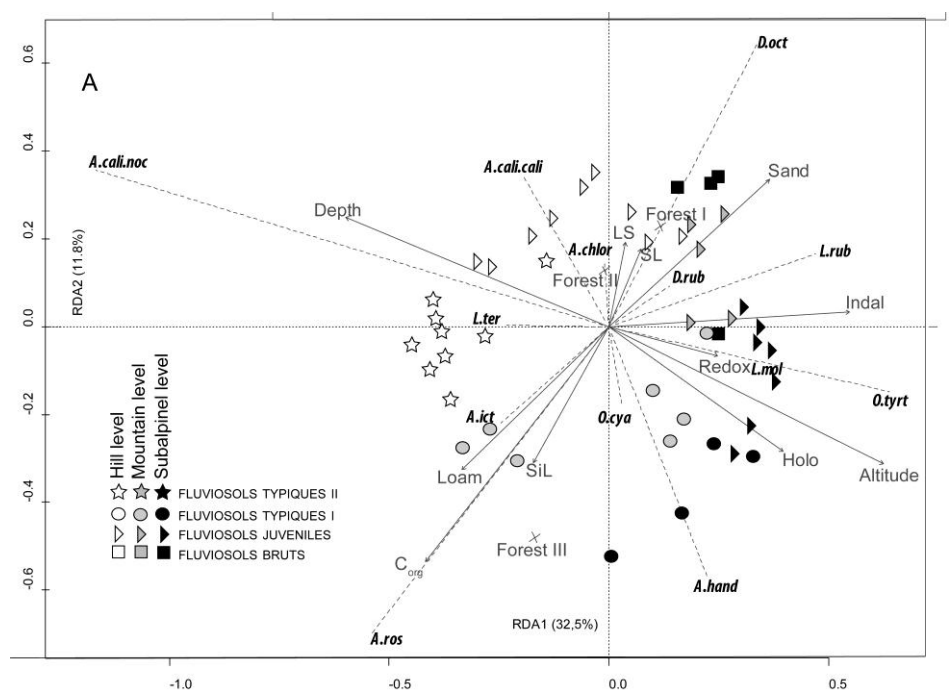
3.2.2 Analyse de redondance sur la matrice espèces

L'analyse de redondance faite avec les mêmes matrices de données explique 64% de la variance des données espèces. Les trois premiers axes significatifs et représentant respectivement 32,5%, 11,8% et 9,1% sont interprétés, regroupant à eux trois une variance expliquée significative de 53,4% ($p=0.001$). Toutes les variables, à l'exception de deux classes granulométriques : sandy-loam, loamy-sand et le stade forestier intermédiaire, se sont révélées être significatives (Annexe 5 p.49).

Les figures 6 A et B représentent, dans les plans 1-2 et 2-3, la projection des variables environnementales, des variables espèces et des objets (profils de sol) pour lesquels le nom a été remplacé par des symboles référant au type de sol et à l'étage altitudinal. Le premier axe porte du côté négatif la profondeur des sols et de l'autre côté, positif, l'altitude, l'indice d'alluvialité ainsi que l'épaisseur des horizons holorganiques et dans une moindre mesure l'hydromorphie. À ces variables environnementales *A. caliginosa nocturna* est retrouvé associé avec la profondeur, alors qu'à l'opposé se retrouvent les espèces comme *L. rubellus*, *O. tyrtaeum* et *L. moliboëus*. Le long de ce premier axe, quasi tous les objets de l'étage collinéen et trois de l'étage montagnard se séparent des échantillons des étages subalpin et montagnard. À la fois le long des axes 1 et 2 et le long de l'axe 2, un gradient oppose les sols dominés par les sables et associés à l'espèce *D. octaedra* et dans une moindre mesure *D. rubidus* et *L. rubellus*, aux sol dominés par des texture plus fines et aux stock de C_{org} plus élevés dans lesquels sont retrouvées les espèces comme *A. rosea*, *A. icterica* et *A. handlirshi*. Enfin,

le long de ce gradient, les forêts matures s'opposent aux forêts post-pionnières. Sur la projection 2-3, on retrouve le long de l'axe 3 un groupe avec tous les sols à dominance sableuse avec *D. octaedra*, mais cette fois-ci associé avec des forêts intermédiaires. L'épaisseur de l'horizon holorganique contribue également à l'axe 3. Entre les axes 2 et 3, *A. handlirshi* est associé à l'altitude, à l'épaisseur des horizons holorganiques, au C_{org} , aux textures fines et aux forêts matures. *O. tyrtaeum*, *L. rubellus*, *A. cali. caliginosa* sont quant à eux fortement exprimés le long de l'axe 3, avec des variables caractérisant plutôt les forêts post-pionnières comme l'hydromorphie (surtout pour *O. tyrtaeum*), l'indice d'alluvialité et des textures intermédiaires ou hétérogènes au sein des profil de sol. L'espèce *L. terrestris* est également associée à ces paramètres.

Globalement, la répartition des objets, dans les 2 espaces de la RDA, met en évidence un lien entre les communautés de vers et les trois types de fluviolosols.



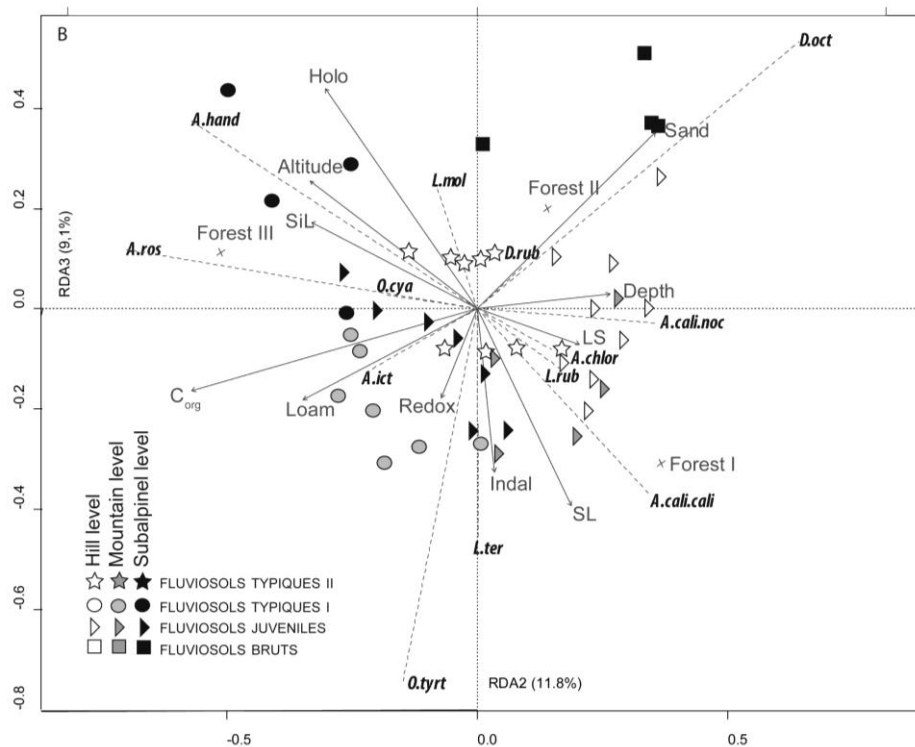


Figure 6: Projection des variables environnementales, des espèces et des objets suite à l'analyse de redondance (RDA). A : plan des axes 1-2, B : plan des axes 2-3.

4 Discussion

4.1 Forte hétérogénéité dans les communautés lombriciennes

Tous étages confondus, les valeurs extrêmes dans les biomasses par mètre carré se différencient d'un facteur 1000, et les abondances par un facteur 500. Ces chiffres considérables témoignent de l'hétérogénéité de la distribution des vers de terre au sein des écosystèmes alluviaux. Les valeurs maximales retrouvées pour les densités et les biomasses sont respectivement de 523 ind.m⁻² et 159 g.m⁻² moyennant les deux sessions d'échantillonnage et concernent l'étage collinéen. Ces valeurs sont plus faibles que celles de Zorn et al. (2005), en plaine le long du Rhin mais comparables avec celles de Shutz et al. (2008) et Fournier (communication personnelle) à des altitudes relativement similaires. À l'étage montagnard, les valeurs maximales obtenues sont plus faibles que celles de Bullinger-Weber et al. (2007), cependant leur échantillonnage effectué uniquement à l'automne peut expliquer ces différences. Dans notre étude, l'échantillonnage à l'automne a été d'une manière générale plus important au niveau des vers collectés que celui du printemps (résultats non montrés), ce qui soulève l'importance d'un échantillonnage le plus exhaustif possible, particulièrement dans ces milieux où d'importantes fluctuations à la fois de l'abondance et de la biomasse peuvent être enregistrées (Zorn, 2005).

Au niveau de la richesse spécifique à l'échelle des trois altitudes, la surface échantillonnée représente une petite surface de 270 m² sur laquelle 27 espèces et sous-espèces ont été recensées. Ce chiffre

correspondant à plus de la moitié des espèces actuellement comptées en Suisse à savoir 44 (www.faunaeur.org) et prouve en généralisant à l'écosystème sol, l'importance jouée par les zones alluviales en tant que réservoir de biodiversité (Tockner et al., 2006 ; Ward et al., 1999). Les espèces rares que nous avons recensées ne le sont pas systématiquement en milieux humides ou dans d'autres milieux selon la littérature. Certaines d'entre elles comme *E. tetraedra* et *A. longa ripicola*, citées dans les travaux de Bouché (1972) comme étant typiquement ripicoles et/ou hygrophiles, ont été recensées en milieu humide par Ausden et al. (2001), Beylich et Graefe (2002) et Yvask et al. (2007). Leur présence ponctuelle dans nos échantillons n'est pas contradictoire avec ces auteurs, car ces espèces pourraient être plutôt confinées dans des sols non considérés dans notre étude, c'est-à-dire en bordure des cours d'eau, dans des bras morts, ou encore dans des sols très hydromorphes. L'espèce *A. giardi* est, selon les travaux de Cuendet (1997), uniquement retrouvée à l'extrême ouest de la Suisse. Selon le même auteur, *A. longa*, est quant à elle généralement absente des milieux forestiers. Finalement, les espèces comme *A. cali. alternitosa*, *E. andrei*, *D. pygmea* et *B. eiseni* très rarement citées dans la littérature, sont considérées comme rares en milieu naturel (Cuendet, 1995, non publié). Tout comme pour la végétation, la présence d'espèces rares et non inféodées au milieu alluvial peut s'attribuer à l'exportation des cocons par les eaux depuis les versants (Atlavinyte et Payarskaite, 1962; Schwert, 1980 in Eijsackers, 2010) les amenant à se retrouver dans ces milieux de manière accidentelle. Les 13 autres espèces, largement retrouvées dans l'étude, le sont aussi de manière générale dans la bibliographie, exception faite cependant pour *L. moliboeus*, uniquement recensée par Bouché (1972) et Cuendet (1986) dans des sols d'altitude. Bouché (1972) lui attribue d'ailleurs un caractère acidophile, ce qui n'est pas en adéquation avec notre étude menée en milieu carbonaté. La recherche de sites potentiels de cette espèce s'avère donc indispensable pour caractériser ses préférences écologiques *a priori* méconnues.

Edwards (2004) rapporte que la richesse spécifique, même dans les systèmes les plus complexes, excède rarement 10. À l'étage montagnard, 20 espèces sont recensées ce qui dénote bien l'extrême complexité des écosystèmes alluviaux. La question de la diversité de végétation dans de tels milieux, impliquant par conséquent une diversité des ressources alimentaires, peut également être posée. Finalement, la forte richesse spécifique répond à l'hétérogénéité globale due à la dynamique alluviale et révélée par la prise en compte de gradients de végétation, du gradient altitudinal et également de la dimension « sol ».

4.2 Les gradients d'altitude et de végétation marquent-ils de réels changements dans les communautés ?

Au niveau des espèces et de leur diversité, les résultats mettent en avant un changement le long du gradient d'altitude. Tout d'abord, aucun ver n'a été recensé à l'étage alpin. D'autre part, des espèces étaient retrouvées uniquement à certains étages et la richesse spécifique était moins importante à l'étage subalpin. Ce dernier résultat corrobore la synthèse faite par (Decaëns, 2010) sur les modèles macroécologiques (« macroecological patterns ») des organismes du sol, mettant en évidence que la richesse spécifique tend à diminuer avec l'altitude. Bien que l'ensemble des catégories écologiques à

l'étage subalpin marque cette tendance, l'absence d'anécique à cet étage n'est pas le résultat d'un facteur climatique, mais plutôt d'un contexte spécifique à la zone alluviale. En effet, un échantillonnage de prospection dans une prairie proche, mais hors de la zone alluviale, a révélé une forte présence de vers anéciques infirmant donc l'hypothèse climatique sur l'aire de répartition des vers appartenant à cette catégorie écologique. À l'étage alpin, une même prospection a été réalisée légèrement en dehors de la zone alluviale active, mais seul un individu, d'ailleurs fortement suspecté de s'être échappé du bec d'un prédateur, a été retrouvé. Bien que Cuendet (1986) et Bouché (1972) en France et en Suisse aient tout de même recensé des communautés de vers dans des pâturages situés à des altitudes supérieures de la zone alluviale de l'étage alpin, il ressort de notre étude que pour des écosystèmes comparables, la température agit positivement sur la richesse spécifique (Frontier et al., 2008).

Alors qu'une tendance se dessine d'un point de vue des abondances moyennes, les biomasses se révèlent être plus importantes à l'étage collinéen qu'aux étages subalpin et montagnard. La forte présence des espèces anéciques, d'une taille et d'un poids beaucoup plus important que les vers endogés ou épigés, contribue à cette observation qui se confirme par les différences significatives tant en biomasse qu'en abondance des anéciques en fonction de l'altitude.

Le long du gradient de stades forestiers, malgré quelques différences retrouvées, aucun modèle généralisable aux trois étages ne peut être établi. Seul à l'étage montagnard l'hypothèse initiale de biomasse et de densités plus élevées dans les forêts matures a été vérifiée. À l'étage collinéen, aucune différence le long de ce gradient n'a été démontrée, et l'étage subalpin montrait des biomasses et des densités plus faibles dans les forêts intermédiaires. Ces résultats suggèrent qu'à l'échelle des unités de végétation, d'autres facteurs, principalement pédologiques, interviennent dans la distribution des communautés comme démontré par Pospiech et Skalski (2006). Parallèlement à ces résultats, et considérant les catégories écologiques, un schéma qui semblait se dessiner à l'étage collinéen et montagnard montrant des abondances de vers épigés plus importantes dans les forêts post-pionnières n'est pas vérifié à l'étage subalpin. Les paramètres pédologiques, pouvant être à l'origine de ce résultat, n'excluent cependant pas qu'une compétition impliquant les vers anéciques puisse s'établir en faveur de ces derniers.

4.3 Mise en évidence d'un effet de compétition interspécifique ?

Dans les chronoséquences, les épigés et quelques endogés sont souvent retrouvés comme étant les premiers à coloniser un milieu vierge (Eijsackers et al., 2009 ; Tamis et Dehaes, 1995). Dans le contexte alluvial, ceci a été également suggéré par Bullinger-Weber (2007). La colonisation importante des vers anéciques par exemple suite au processus d'aggradation (effet profondeur du sol), peut engendrer une compétition avec les vers épigés pour la matière organique comme il a été proposé par Curry (2004). Ceci conduit ainsi à la réduction des populations de vers épigés. L'absence de ver anécique à l'étage subalpin, et donc l'absence de compétition pour la ressource alimentaire, maintiendrait donc les populations d'épigés dans les stades les plus matures, expliquant alors l'absence de différence significative pour cette catégorie écologique le long du gradient de végétation à cet étage. La compétition des vers anéciques pourrait aussi ne pas se restreindre exclusivement à

affecter les populations des espèces épigées. À l'étage subalpin, les biomasses moyennes des individus endogés adultes (tout comme certains épigés) sont globalement plus importantes et significatives pour les espèces comme *A. cali caliginosa*, *O. t. lacteum* et *A. rosea* suggérant qu'en l'absence de ver anécique, les individus soient plus corpulents. La source de matière organique peut être mise en cause. En effet, des changements de comportement des endogés en fonction de leur coexistence avec certaines espèces anéciques ont été mis en évidence par Felten et Emmerling (2009). Ces auteurs ont démontré que les espèces *A. cali caliginosa* et *O. tyrtaeum* avaient tendance à aller s'approvisionner directement dans la litière en l'absence d'espèce anécique. L'observation, principalement à l'étage subalpin, de galeries de vers endogés débouchant sur les horizons holorganiques suggère qu'ils viennent y trouver leur source de nourriture. Ceci semble être particulièrement valable dans des horizons présentant une structure encore très proche du sédiment, situés en surface et à texture plutôt fine. Le sol encore très minéral et insuffisamment riche en matière organique pour assurer le besoin énergétique des endogés les incite à s'approvisionner dans les horizons holorganiques. Ceci suggère pour ces espèces une certaine plasticité de leur niche écologique (Frontier et al., 2008), qui permet d'assurer en retour une intégration de la MO au sol en l'absence de vers anéciques.

Finalement, l'analyse du gradient altitudinal et des stades forestiers sur les biomasses, densités et catégories écologiques ne fournit que quelques éléments de réponse quant à l'hétérogénéité retrouvée dans l'étude. Bien que certaines tendances aient été mises en évidence, une analyse plus fine intégrant les paramètres pédologiques se révèle donc indispensable. Ceci est par ailleurs démontré par les analyses de variance mettant clairement en évidence qu'une forte proportion des variances expliquées dans les communautés est partagée avec les paramètres pédologiques. Ces derniers ont aussi leur part d'explication propre.

4.4 Intégration des paramètres pédologiques au sein des deux gradients

La profondeur du sol s'avère être le premier paramètre explicatif dans la RDA discriminant clairement la présence des espèces anéciques, principalement celle de *A. cali nocturna*. Ce paramètre couramment admis dans la littérature pour influencer cette catégorie écologique (Bouché, 1972 ; Lavelle et al., 1999 ; Philipson et al., 1976 ; Pospiech et Skalski, 2006) n'apparaît cependant pas entièrement suffisant pour expliquer leur distribution, étant donné les profondeurs semblables des sols à l'étage collinéen, tous non dominés par ces espèces. Le long du premier axe de la RDA, les stocks de C_{org} et les textures fines sur l'ensemble du profil s'expriment également, suggérant fortement d'influencer également leur présence. Les deux paramètres (texture et C_{org}) étant hautement corrélés, il est cependant difficile de distinguer leur contribution respective. Carbone organique et texture expliquent également la distribution de *A. rosea*, *A. handlirshi*, *A. icterica* et *O. cyaneum* indépendamment de l'étage altitudinal considéré. La relation mise en évidence par Nordström et Rundgren (1974) pour *A. rosea* avec le C_{org} , semble relativement nouvelle pour les deux autres espèces étant donné le manque d'études y faisant référence. Néanmoins, il est important de relever que le stock de C_{org} dans les 30 premiers centimètres n'est pas directement le reflet des teneurs dans

les horizons, et qu'un effet structure du sol peut aussi se dissimuler derrière ce paramètre. Les FLUVIOSOLS TYPIQUES, dans lesquels sont retrouvées ces espèces, présentent tous un horizon A biomacrostructuré. À l'opposé, se trouvent les sols présentant une texture sableuse sur l'ensemble du profil. Cette texture abrasive pour les vers et largement reconnue pour leur être hostile (El-Duweini et Ghabbour, 1965 ; Lee, 1985) favorise alors la dominance des espèces « épigées strictes ». Ces espèces engendrent en retour une très faible intégration de la matière organique au sol, et donc une faible modification de l'habitat. Entre ces paramètres texturaux extrêmes caractérisant l'ensemble du profil, associés aux valeurs extrêmes de stocks de matière organique, se trouve toute une gamme de sols, principalement les FLUVIOSOLS JUVÉNILES, fréquemment réalluvionnés et exhibant donc des caractéristiques fortement dépendantes de la dynamique alluviale. Ces sols ne sont pas caractérisés par une mais plusieurs textures (et structures) conduisant ces sols à présenter potentiellement plusieurs habitats, superposés dans la dimension verticale du profil de sol. Ils sont aussi, pour certains d'entre eux, fortement influencés par une nappe d'eau provoquant des périodes d'hydromorphie plus ou moins importantes, en fonction des caractéristiques texturales des sols. Les espèces telles qu'*O. t. tyrtaeum*, *A. cali. caliginosa*, *L. rubellus*, *A. chlorotica*, mais également *L. terrestris* sont retrouvées dans de tels sols, ce qui est en adéquation avec les études conduites en milieux humides et soumis aux crues et ou à des périodes d'engorgement temporaires ou permanents (Zorn et al., 2005 ; Beylich et Graefe, 2002). Exception faite cependant pour *L. terrestris* qui est cité comme une espèce peu tolérante aux excès d'eau et fuyant l'hydromorphie dans les sols (Beylich et Graefe, 2002 ; Cannavacciuolo et al., 1998 ; Decaëns et al., 2003 ; Keplin et Broll, 2002). La RDA ne positionnant pas pour autant cette espèce dans les sols à caractère hydromorphe, sa présence dans les sols plus fortement soumis à la dynamique alluviale traduirait plus une indifférence au niveau granulométrique et profondeur du sol, cette dernière variable n'expliquant pas aussi fortement sa distribution comme pour *A. cali. nocturna*. Les espèces fortement sous l'influence de la dynamique alluviale sont tolérantes aux événements impliqués par la dynamique du milieu, même si leur stratégie face aux perturbations (fuite, résistance ou stratégie r) diffère selon les espèces (Zorn et al., 2007). Ainsi, il est possible de leur attribuer un certain caractère pionnier de ces milieux.

Globalement, les communautés de vers tendent vers trois grandes associations d'espèces caractérisant un gradient de perturbation dû à la dynamique alluviale. Ces associations ayant leur typicité altitudinale (*L. rubellus*) se corrèlent en partie avec les gradients de végétation. *A. cali. noct.*, *A. rosea*, *A. handlirshi*, *O. cyaneum* caractérisent les sols stabilisés représentés par les FLUVIOSOLS TYPIQUES 1 ou 2. Certaines de ces espèces sont d'ailleurs caractéristiques de milieux forestiers (Bouché, 1972 ; Cuendet, 1997 ; Phillipson et al., 1976) indiquant la moindre influence de la dynamique alluviale. Les espèces *O. tyrtaeum*, *L. rubellus*, *A. chlorotica* et *A. cali. cali* caractérisent les sols subissant plus fortement l'effet de la dynamique alluviale. Enfin, les espèces épigées strictes sont plutôt caractéristiques des sols, stabilisés ou non, exhibant une texture sableuse sur l'ensemble du solum. Les profils de sols sur la RDA ne se répartissant pas parfaitement en trois groupes mais formant des gradients entre ces groupes, révèlent la forte mosaïque dans ces milieux, et les nombreux stades intermédiaires dans les successions des communautés lombriciennes. Aussi, des

phénomènes de rajeunissement par érosion ou dépôt peuvent aboutir à une superposition des communautés dans la dimension verticale du profil de sol.

5 Conclusion

La compréhension de l'hétérogénéité de la distribution des communautés de vers s'achève finalement en considérant l'échelle locale (le méso-habitat). L'effet climatique illustré par le gradient altitudinal influence plutôt la présence ou l'absence de certaines espèces plus qu'il n'agit à l'échelle des communautés. Il faut toutefois soulever que le facteur climatique considéré pourrait s'avérer être un « effet site » plus qu'un effet climatique. Un élargissement de l'échantillonnage à d'autres zones alluviales situées à des altitudes similaires que celles étudiées serait pertinent pour définir statistiquement un véritable effet « climat ».

Le gradient de végétation, lui aussi hautement dépendant de la dynamique alluviale n'a pas montré de véritable effet direct sur les communautés. La stabilisation (au travers du développement de la végétation) implique des interactions de compétition interspécifique favorisant les espèces anéciques et certaines espèces endogées comme *A. rosea*, *O. cyaneum* et *A. handlirschi* et *A. ictérica* au détriment des espèces épigées et des espèces endogées pionnières.

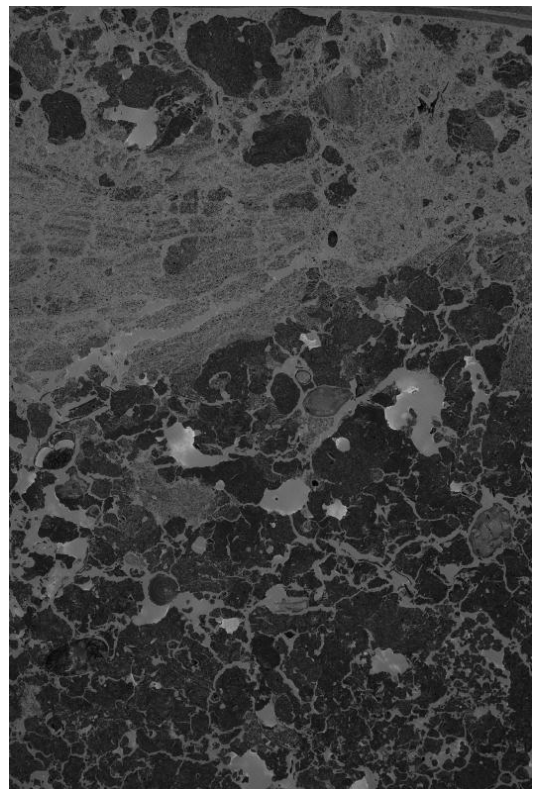
Finalement, les paramètres pédologiques hautement dépendants de la dynamique alluviale régissent prioritairement la distribution des espèces, leur abondance et leur biomasse.

Les vers ont récemment été proposés être d'un intérêt fort en bioindication des sols (Didden 2003). Leurs applications en milieu revitalisé font l'objet de rares études (Fournier, soumis), d'autant qu'il manque cruellement de références en milieux naturels qui plus est en altitude (Bullinger-Weber et al., 2011, in press). Bien qu'elle soit restreinte à des milieux carbonatés, notre étude apporte quelques éléments de compréhension et de comparaison pour de futures investigations. D'une manière générale, comme précédemment souligné par Ward et al. (2002) et désormais applicable aux vers de terre, le succès d'une revitalisation de cours d'eau pourrait être appréhendé par l'hétérogénéité dans les communautés, laquelle est induite par la création d'une mosaïque d'habitats. Il ressort ensuite que les stades les plus dynamiques et les stades les plus stables sont respectivement caractérisés par des communautés différentes mais toutefois dépendantes des caractéristiques initiales des dépôts et des sols en place. Un changement de composition spécifique chez les espèces endogées, présentes à tous les étages, est d'ailleurs proposé comme indicateur des conditions du milieu et du degré d'évolution des sols.

Entre les stades « extrêmes » de forte dynamique ou de forte stabilisation, de nombreux stades de transition d'un point de vue des communautés lombriciennes existent comme démontré par la RDA. Pour toutes ces situations, les différentes espèces des trois grandes associations définies se côtoient dans des proportions relatives variables. Cependant, discriminer par les communautés de vers ces milieux de « transitions » en tant qu'évolution progressive ou régressive comme décelé par le décalage floristique, notamment par la méthode de phytosociologie synusiale intégrée (Gallandat et al., 1993 ; Gillet et Gallandat, 1996 ; Roulier, 1998 ; Staehli, 2010), semble être plus difficilement applicable à ce jour par l'étude des vers. De plus amples recherches dans de tel milieux mais

également dans le domaine de la dynamique des populations devraient être entreprises pour atteindre un tel objectif.

Chapitre 5 : Structuration des sols en forêt alluviale



La structure du sol ayant été définie dans l'introduction de ce manuscrit, elle ne sera donc pas l'objet d'une introduction spécifique. La structure des sols a été quantifiée sous ses deux aspects que sont ses constituants solides, à savoir les agrégats, et la porosité. Quelques lames minces de sol ont aussi été réalisées, et permettent d'illustrer certaines hypothèses (annexe 7 pages 57 à 71).

Deux travaux de master ont été réalisés dans le cadre de cette thèse à l'étage subalpin. Madame Gaëlle Monnat a travaillé sur le rôle des champignons saprophytes et mycorhiziens dans la structuration des sols alluviaux. Le travail a en partie consisté en une approche expérimentale, où l'aulne blanc était utilisé dans les microcosmes. Monsieur David Zigerli a quant à lui étudié la pédofaune épigée et endogée le long de séquences évolutives de végétation. Ces travaux seront en partie inclus dans la discussion, et permettront d'apporter notamment des éléments de réponse quant aux rôles de la pédofaune, des champignons et des racines, non étudiés dans ce manuscrit.

Ce chapitre 4 est subdivisé en deux parties (A et B). La partie A se focalise sur les macro-agrégats et les facteurs influençant leur formation. La partie B étudie la porosité de ces sols via l'analyse d'image en deux dimensions. Tout comme l'étude des vers de terre, le gradient altitudinal, le gradient de végétation ainsi que la dimension « sol » sont comparés et discutés.

Il est à noter que la partie A fait l'objet d'une publication en préparation qui devrait être soumise très prochainement à la revue *Geoderma*. La partie sur la porosité est la moins aboutie, mais fera également l'objet d'une publication ultérieurement.

PARTIE A : Analyse des macroagrégats

1 Introduction

Comme démontré dans le chapitre 3, les sols étudiés présentent une forte hétérogénéité dans leurs caractéristiques physico-chimiques et dans leurs degrés d'évolution. L'effet texture s'est aussi avéré, lors de la description terrain, souvent associé avec le développement de la structure. Parallèlement à cela, le chapitre 4 a montré comment les communautés de vers, elles aussi diversifiées, se distribuaient vis-à-vis de cette hétérogénéité pédologique. Tous ces facteurs, fortement corrélés entre eux, vont donc agir conjointement pour faire naître un sol.

Par l'analyse des agrégats, notre étude avait deux objectifs : le premier était de savoir quels étaient les facteurs qui influençaient la structuration des sols, en considérant d'une part les paramètres physico-chimiques des sols, et d'autre part les vers de terre en tant qu'ingénieurs de l'écosystème. Pour ce faire, l'horizon le plus représentatif de la structure dans les 30 premiers centimètres a été pris en compte pour l'analyse. Le second objectif était de répondre à une problématique à l'échelle du profil de sol, afin de comparer l'évolution des sols et l'agrégation en considérant les deux gradients pris en compte (étages altitudinaux et unités de végétation). Pour ce faire, des stocks de macroagrégats dans les 30 premiers centimètres ont été calculés.

Les hypothèses de l'étude sont les suivantes :

- 1) Les paramètres texturaux ainsi que les vers de terre sont de première importance dans la formation des agrégats ; ces deux variables déterminent le pourcentage de macroagrégats stables (WSA),
- 2) Les catégories écologiques des vers influencent de manière différentielle la taille des agrégats (en particulier le diamètre moyen, MWD),
- 3) À l'étage subalpin, la structure des sols est moins développée du fait des températures plus basses engendrant une période d'activité biologique plus courte par rapport à l'étage collinéen (influence sur le WSA et les stocks d'agrégats),
- 4) Le long des gradients de végétation traduisant des gradients de stabilisation, la structuration du sol sera plus développée et plus stable (influence sur le WSA et les stocks d'agrégats).

2 Matériel et méthodes

L'analyse des macro-agrégats a été appréhendée au travers de leur stabilité à l'eau testée d'après un protocole adapté de Kemper et Rosenau (1986). Pour cela, 30 grammes de sol sec, tamisé à 5 mm, sont déposés sur le tamis supérieur d'une colonne composée de quatre tamis (2 mm, 1 mm, 0,5 mm et 0,25 mm). Après ré-humectation de l'échantillon, la colonne est agitée dans l'eau pendant 10 minutes, avec immersion partielle du tamis supérieur. Après l'agitation, les fractions restantes sur les différents tamis sont récupérées dans des erlenmeyers, séchées à l'étuve à 105°C puis pesées. Ces fractions composées d'agréats et de particules primaires (sables, graviers, matières organiques figurées libres) sont ensuite dispersées dans de l'hexamétaphosphate de sodium (0,5%) afin de désagréger les agrégats et de ne retenir sur les tamis spécifiques que les particules primaires qui sont séchées, puis pesées. Ainsi, la masse de ces dernières est connue et déduite de la masse des fractions avant dispersion (agréats + particules primaires), afin d'obtenir la masse réelle des agrégats dans les échantillons. Cette méthode a permis d'obtenir deux mesures relatives aux agrégats, le pourcentage de macroagréats stables, exprimé en grammes d'agréats par gramme de sol (WSA pour « water stable aggregates ») et le diamètre moyen en millimètres de ces macroagréats stables (MWD). Les formules de calcul sont les suivantes :

$$(1) \quad WSA = (W_2 + W_1 + W_{0.5} + W_{0.25}) / W_{tot}$$

$$(2) \quad MWD = (3.5 \text{ mm} * W_2) + (1.5 \text{ mm} * W_1) + (0.75 \text{ mm} * W_{0.5}) + (0.375 \text{ mm} * W_{0.25})$$

Avec

W_i masse des agrégats de la taille du tamis spécifique (masse des fractions avant dispersion-particules primaires).

W_{tot} = masse de l'échantillon de sol, avec la masse des particules primaires > 2 mm déduite.

La masse des particules primaires supérieures à 2 mm a été déduite, car ces dernières sont de la taille du tamis à maille la plus large (2 mm). Ainsi, les particules primaires de cette taille ont peu de probabilité d'être constitutives des agrégats de cette même taille. De plus, les analyses physico-chimiques ayant été réalisées sur du sol tamisé à 2 mm, l'expression des résultats (g d'agrégat.g⁻¹ de sol inférieur à 2 mm) se rapporte à la même masse.

Cette analyse a été effectuée sur tous les horizons bio-structurés (Js ou A) présents dans les 30 premiers centimètres des sols. Pour les profils ne présentant pas de tels horizons (les sols de K-I-1 et le sol K-I-2.3), le premier horizon a tout de même été soumis à cette analyse.

Pour chaque horizon analysé (Js ou A) puis pour chaque profil, des stocks d'agréats ont été calculés en considérant l'épaisseur des horizons et leur masse volumique (cf. chapitre 3).

2.1 Statistiques

2.1.1 Analyses univariées

Dans un premier temps, l'effet altitudinal sur les variables MWD et WSA a été testé par des ANOVAs hiérarchiques. Des ANOVAs à un facteur ont ensuite été réalisées pour comparer ces variables en

fonction du stade de végétation à chaque étage. Une ANOVA supplémentaire a également comparée le WSA et le MWD en fonction des classes texturales des horizons. Pour toutes ces analyses, un seul horizon par profil a été considéré. L'horizon choisi est celui qui était le plus représentatif de la structure du profil de sols, soit en règle générale le plus épais.

Dans une deuxième partie des résultats, les stocks d'agrégats ont été considérés et soumis aux mêmes traitements statistiques comparant les unités de végétation et l'étage altitudinal. Une relation linéaire avec les biomasses de vers de terre est également proposée.

2.1.2 Régressions linéaires multiples

Afin de déterminer les facteurs impliqués dans l'agrégation des sols, des régressions ont été réalisées sur les WSA et le MWD des agrégats (un seul horizon par profil).

Les paramètres pédologiques, C_{org} , N_{tot} , rapport C/N, les trois formes du fer, $CaCO_3$ actif, texture 5 fractions, indice d'alluvialité (tous supposés contribuer à la formation d'agrégats), et les pourcentages des catégories écologiques des vers de terre ainsi que les biomasses totales de lombriciens ont été utilisés dans les régressions. Compte tenu de la forte dépendance entre tous ces paramètres et du nombre important de variables ainsi considérées, nous avons choisi d'opérer des analyses en composantes principales (ACP) afin de réduire le nombre de variables initiales en un nombre restreint qui considère la variance de ces dernières. Une fois les ACPs réalisées (une pour chaque étage altitudinal), les coordonnées des échantillons de sol sur les axes de l'ACP ont été extraites. Ces valeurs étaient considérées comme les nouvelles variables. Une telle opération préalable permet non seulement de diminuer le nombre de variables tout en conservant la variance dans les échantillons, mais permet également de travailler avec des variables indépendantes, les axes des ACP étant orthogonaux entre eux. Ainsi, la multi-colinéarité dans les données est évitée (Legendre et Legendre 1998). Ce type de traitement de données préalable aux régressions est retrouvé par exemple dans les études d'Ammer et al. (2006) ou Shinjo et al. (2000)

Au final, le nombre d'axes retenus pour l'analyse a été limité à 3.

3 Résultats

3.1 Etude le long du gradient altitudinal et des gradients de végétation sur le MWD et WSA

3.1.1 Gradient altitudinal

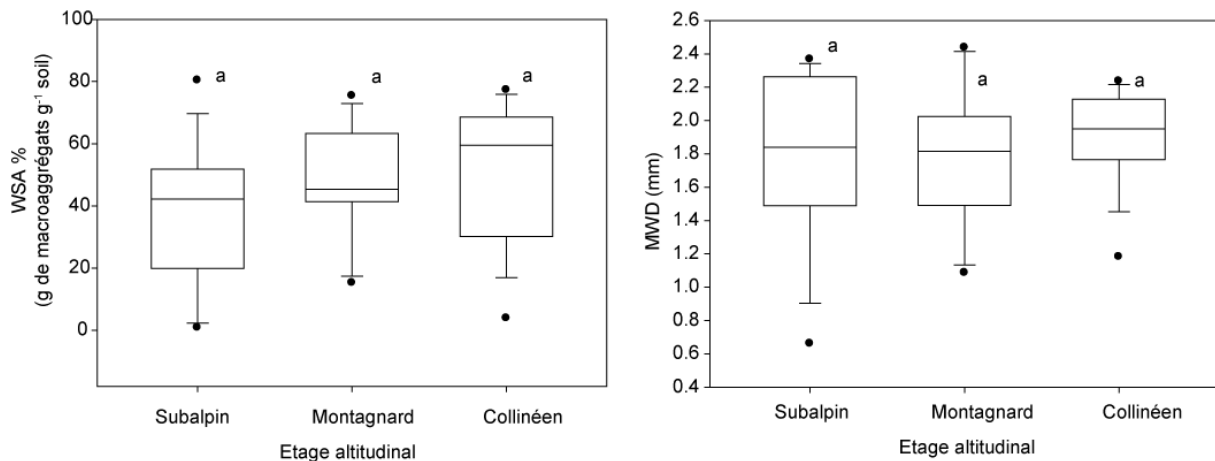


Figure 1: WSA et MWD en fonction de l'étage altitudinal. Les lettres minuscules sont les résultats des ANOVAs hiérarchiques (WSA: $F_{2,6}=0,8333$, $p\text{-value}=0,48$; MWD: $F_{2,6}=0,152$, $p\text{-value}=0,86$).

Le pourcentage de macroaggrégats stables (WSA) et leur diamètre moyen (MWD) dans les horizons organo-minéraux considérés ne présentent pas de différence entre les trois étages altitudinaux (figure 1). Cependant, au sein des étages, une très forte hétérogénéité est observée. Les plus forts pourcentages d'aggrégats stables mesurés s'élèvent à 80,3%, 75,4% et 77,2% respectivement aux étages subalpin, montagnard et collinéen. Les valeurs les plus faibles sont respectivement de 0,7%, 15,2% et 3,8%. Pour le MWD des agrégats, à l'étage subalpin, les valeurs varient de 0,66 à 2,37 mm. Pour l'étage montagnard, entre 1,09 et 2,44 mm et enfin pour l'étage collinéen entre 1,18 et 2,24 mm. La variance dans ces mesures est globalement plus forte à l'étage subalpin.

3.1.2 Gradients de végétation

La figure 2 présente les résultats des WSA et des MWD pour les stades forestiers au sein de chaque étage altitudinal. À l'étage subalpin, les forêts matures présentent tendanciellement des valeurs de WSA plus importantes que les forêts intermédiaires. Une tendance a également été mise en évidence avec le MWD. Elle concerne les forêts post-pionnières qui présentent des MWD plus importants que les forêts intermédiaires. L'étage montagnard quant à lui montre des résultats plus nets le long du gradient de végétation avec des valeurs de WSA croissantes le long de ce gradient. Cependant, les différences ne sont significatives qu'entre les forêts matures et les forêts post-pionnières. Pour le MWD, il tend à être plus important dans les forêts matures que celles intermédiaires ou post-pionnières. Enfin, à l'étage collinéen, malgré une augmentation des valeurs moyennes de WSA avec

le gradient de végétation, aucune différence significative n'a été relevée. Les MWD sont quant à eux très similaires entre les trois stades forestiers.

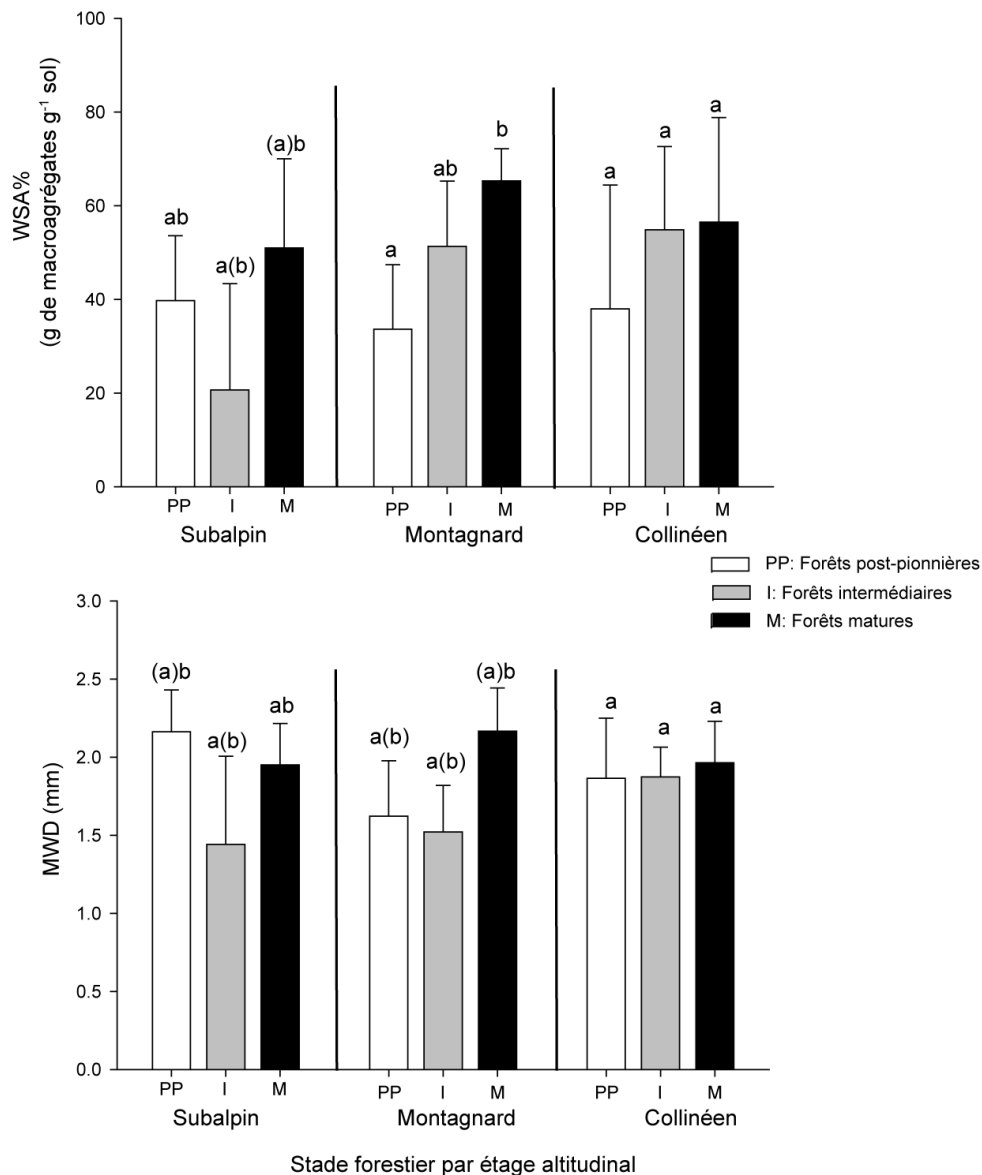


Figure 2: Histogrammes présentant les valeurs de WSA et du MWD en fonction des stades forestiers et de l'altitude. Les lettres minuscules sont les résultats des tests post-hoc suivant les ANOVAs réalisées par étage altitudinal testant l'effet du stade forestier. Les lettres entre parenthèses illustrent une tendance (p<0.1). Subalpin : WSA : $F_{2,12}=3,51$, p-value=0,06 : MWD : $F_{2,12}=3,75$, p-value=0,05. Montagnard : WSA: $F_{2,9}=7,89$, p-value=0,01; MWD: $F_{2,9}=4,56$, p-value=0,04. Collinéen: WSA : $F_{2,15}=1,25$, p-value=ns ; MWD : $F_{2,15}=0,21$, p-value=ns.

3.2 Effet texture tous sites confondus

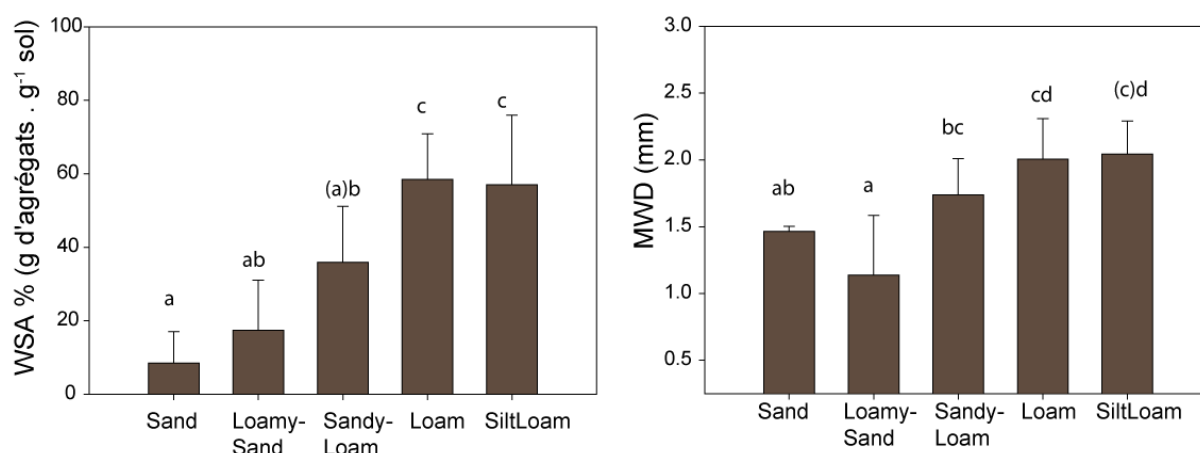


Figure 3: Histogrammes présentant les valeurs de WSA et du MWD, en fonction de la classe texturale (triangle des textures USDA). Les lettres minuscules sont les résultats des test post-hoc suivant les ANOVAs (WSA : $F_{4,40}=13,34$, $p<0,001$; MWD : $F_{4,40}=5,32$, $p=0,002$). Nombre d'échantillons par classe : Sand=3, Loamy-sand =4, Sandy-loam=12 Loam =14, Silt-loam= 12.

Sur la figure 3, les WSA et le MWD en fonction de la classe texturale de l'horizon sont illustrés, en compilant toutes les unités de végétation et les étages. Les termes anglophones ont été conservés car la traduction française s'est avérée moins précise et source de confusion.

De la classe « Sand » vers la classe « Silt Loam », un gradient d'agrégation apparaît (WSA) avec des valeurs significativement plus importantes pour la classe « Loam » et « Silt Loam » par rapport aux trois autres classes. Ce même gradient n'est pas aussi net pour le MWD bien que des différences significatives soient tout de même retrouvées entre les différentes classes. Les diamètres moyens des plus gros agrégats ont été retrouvés pour les textures les plus fines.

3.3 Effet conjoint des paramètres pédologiques et des vers

Dans ce paragraphe, les étages sont traités individuellement et seront comparés par la suite. Une ACP a donc été réalisée par site, afin d'en extraire les composantes principales utilisées comme variables explicatives pour les régressions. Les nouvelles variables issues de l'ACP sont appelées dans la suite du texte « facteurs » ou « nouvelles variables ». Les tableaux des contributions des variables initiales aux axes de l'ACP sont fournis ci-dessous dans le texte et les bi-plots des ACPs avec le cercle des contributions équilibrées se trouvent en annexe 6 (pages 51 à 55). Pour rappel, la contribution d'une variable à la formation d'un axe (ou composante principale CP) reflète sa corrélation avec l'axe. Les valeurs moyennes par étage des paramètres physico-chimiques et biologiques des horizons utilisés dans les régressions sont présentées dans le tableau 1.

Tableau 1: Récapitulatif par étages des différents paramètres caractérisant les horizons sélectionnés.

	Subalpin (N=15)	Montagnard (N=12)	Collinéen (N=18)
Abondance d'épigés (%)	53.4 ± 31.0	18.9 ± 19.6	18.2 ± 19.1
Abondance d'endogés (%)	46.6 ± 31.0	61.0 ± 18.2	35.1 ± 18.7
Abondance d'anéciques (%)	0	15.4 ± 14.4	44.9 ± 21.4
Biomasse totale des vers de terre (g.m ⁻²)	17.1 ± 14.1	29.7 ± 17.5	76.8 ± 36.6
Epaisseur de l'horizon considéré (cm)	5.6 ± 4.1	11.5 ± 6.5	11.8 ± 6.5
Indice d'alluvialité	3.6 ± 1.6	3.3 ± 1.1	2.3 ± 0.7
C _{org} (g.kg ⁻¹ soil)	36.3 ± 23.1	30.6 ± 13.5	23.3 ± 6.6
N _{tot} (g.kg ⁻¹ soil)	2.5 ± 1.7	2.3 ± 1.1	1.91 ± 0.6
C/N	16.5 ± 4.9	13.3 ± 1.3	12.3 ± 1.0
Argiles (%)	6.9 ± 4.4	12.0 ± 3.8	9.5 ± 5.41
Limons Fins (%)	23.6 ± 14.5	17.3 ± 5.3	18.5 ± 11.5
Limons Grossiers (%)	20.9 ± 12.0	11.7 ± 4.2	19.7 ± 6.9
Sables Fins (%)	27.2 ± 16.4	21.5 ± 7.8	40.1 ± 11.6
Sables Grossiers (%)	21.5 ± 26.9	37.5 ± 18.1	12.2 ± 14.5
CaCO ₃ actif (%)	6.9 ± 3.6	5.83 ± 1.3	4.4 ± 1.7
Fe _o (%)	0.5 ± 0.1	0.3 ± 0.1	0.3 ± 0.1
Fe _d (%)	0.7 ± 0.2	0.6 ± 0.1	0.6 ± 0.1
Fe _{total} (%)	1.9 ± 0.3	1.6 ± 0.4	1.7 ± 0.3

3.3.1 Description de l'ACP au subalpin

L'ACP effectuée à cet étage explique par les trois premières composantes 84,1% de la variance des variables pédologique et vers de terre (annexe 6 p.51 et tableau 2). Les variables s'exprimant le long de cette première composante sont nombreuses mais aucune ne sort du cercle des contributions équilibrées. Cet axe représente tout de même à lui seul 57,9% de la variance, où deux grands groupes d'horizons se démarquent. En effet, les sols reposant directement sur la grève ou à dominance sableuse (sols de K-I-1 et K-I-2.3) et caractérisés par des vers épigés se situent du côté négatif de l'axe, alors que les horizons à textures moins grossière et caractérisés par des biomasses lombriciennes plus importantes se situent du côté positif de l'axe. La deuxième composante est quant à elle fortement exprimée dans ses valeurs positives par l'indice d'alluvialité, le C/N et les sables fins, et dans une moindre mesure dans les valeurs négatives par les sables grossiers. La troisième composante est surtout exprimée par les teneurs en C_{org} et N_{tot} dans les valeurs négatives alors qu'elle est portée par les limons fins dans les valeurs positives.

Tableau 2: Contributions des variables à la formation des composantes principales à l'étage subalpin. Les valeurs en gras sont les valeurs les plus importantes.

	Abondance épigés %	Abondance endogés %	Abondance anéciques %	Biomasse totale	Indice alluvialité	C _{org}	N _{tot}	C/N	Argiles	Limons fins	Limons grossiers	Sables fins	Sables grossiers	CaCO ₃ actif	Fe Tamm (Fe _o)	FE Mehra-J (Fe _d)	Fe total (Fetot)
PC1																	
(57.9%)	-0.86	0.86	-	0.57	0.50	0.68	0.69	-0.46	0.74	0.76	0.80	-0.14	-0.80	0.88	0.86	0.83	0.91
PC2																	
(14.3%)	0.10	-0.10	-	0.37	0.60	-0.08	0.17	0.63	-0.33	-0.09	0.17	0.87	-0.50	-0.08	0.06	-0.10	0.12
PC3																	
(11.9%)	0.22	-0.22	-	0.21	0.09	-0.63	0.60	0.32	0.24	0.52	-0.11	-0.19	-0.15	0.36	0.35	0.34	0.00

Le résultat des régressions (tableau 3) est très satisfaisant pour le WSA (87% de la variance sont expliqués) mais moins pour le MWD (44% de la variance) bien que le modèle soit tout de même significatif. La nouvelle variable issue de la première composante (F1) est hautement significative pour les deux régressions. La deuxième et la troisième nouvelle variable (F2 et F3), issues des ACP, contribuent également significativement à l'explication du WSA mais de manière moins importante que F1. Globalement, ce résultat met en évidence un effet de la texture et des formes du fer de première importance, puis des teneurs en matière organique secondairement. La dynamique alluviale, les sables fins et des C/N plus haut semble également défavoriser le WSA.

Tableau 3: Résultats des régressions linéaires multiples des données WSA et MWD (y) au subalpin sur les nouvelles variables issues de l'ACP comme variables explicatives (respectivement F1, F2, et F3) selon l'équation suivante : $y=b_0+ b_1F1+b_2F2+b_3F3+\epsilon$.

y	b_0	b_1	b_2	b_3	R ²	F-statistics	Pr>F	ε
WSA	36.61 (<0.001)	19.42 (<0.001)	-5.70 (0.021)	-6.81 (0.008)	0.87	F _{3,11} =33.63	<0.001	8.22
MWD	1.79 (<0.001)	0.35 (0.004)	-0.06 (ns)	0.05 (ns)	0.44	F _{3,11} =4.68	0.02	0.37

3.3.2 Description de l'ACP au montagnard

Les trois premiers axes de l'ACP effectuée sur les horizons à l'étage montagnard expliquent 84,5% de la variance des variables originelles (tableau 4, annexe 6 p.53). Le premier axe des ACPs expliquant à lui seul 56,5% de la variance, est porté par les variables texturales, les formes du fer et les vers épigés, mais comme à l'étage subalpin, aucune d'entre elles ne dépasse le cercle des contributions équilibrées. La deuxième composante est formée principalement par les variables biomasse totale de vers et abondance relative d'anéciques dans les valeurs positives et dans les valeurs négatives par les teneurs en C_{org} et N_{tot} , ainsi que, dans une moindre mesure, par les vers endogés. Enfin, la troisième composante est principalement exprimée par le C/N, les limons grossiers, le $CaCO_3$ actif et l'indice d'alluvialité, ces variables dépassant ou presque le cercle des contributions équilibrées.

Tableau 4 : Contributions des variables à la formation des composantes principales. Les valeurs en gras sont les valeurs les plus importantes.

	Abondance épigés %	Abondance endogés %	Abondance anéciques %	Biomasse totale	Indice alluvialité	C_{org}	N_{tot}	C/N	Argiles	Limons fins	Limons grossiers	Sables fins	Sables grossiers	$CaCO_3$ actif	Fe Tamm (Fe_d)	FE Mehra-J (Fe_d)	Fe total (Fetot)
PC1																	
(56.5%)	0.76	-0.60	-0.24	-0.49	0.70	-0.51	-0.53	0.37	-0.86	-0.77	-0.58	-0.64	0.82	-0.59	-0.85	-0.86	-0.87
PC2																	
(14.6%)	-0.07	-0.42	0.77	0.64	-0.11	-0.55	-0.53	0.01	-0.02	-0.01	-0.07	0.19	-0.06	-0.38	0.07	0.13	0.15
PC3																	
(13.4%)	-0.31	0.29	0.14	0.26	-0.48	0.28	0.36	-0.54	-0.01	-0.29	-0.54	-0.29	0.34	-0.47	-0.09	-0.13	0.04

Les régressions effectuées avec ces nouvelles variables (tableau 5) sont significatives pour le WSA avec une variance expliquée de 74%, mais non significatives pour le MWD. Seule la première composante reflétant le gradient textural, celui des formes du fer et le pourcentage de vers épigés, explique significativement le modèle de WSA.

Tableau 5: Résultats des régressions linéaires multiples au montagnard des données WSA et MWD (y) sur les nouvelles variables issues de l'ACP comme variables explicatives (respectivement F1, F2, et F3) selon l'équation suivante : $y=b_0+b_1F1+b_2F2+b_3F3+\epsilon$.

y	b_0	b_1	b_2	b_3	R^2	F-statistics	Pr>F	ϵ
WSA	48.63 (<0.001)	-14.15 (<0.001)	0.55 (ns)	3.02 (ns)	0.74	$F_{3,8}=11.32$	0.003	9.19
MWD	1.78 (<0.001)	0.22 (0.049)	0.10 (ns)	-0.02 (ns)	0.25	$F_{3,8}=2.21$	0.17	0.35

3.3.3 Description de l'ACP au collinéen

ACP et significativité des nouvelles variables

Les trois premiers axes de l'ACP retenus pour les régressions représentent 84,4% de la variance des variables originelles (tableau 6, annexe 6 p.55). Les variables sont toutes, dans la projection 1-2, très contributives à la formation des axes ; si la plupart ne dépassent pas le cercle des contributions, elles en sont très proches. Le premier axe représentant à lui seul près de 55% de cette variance, est caractérisé principalement dans ses valeurs positives par l'indice d'alluvialité, les espèces épigées, le C/N et les sables grossiers. Dans les valeurs négatives de l'axe, ce sont les variables telles que la biomasse totale des vers de terre, les argiles, les limons fins ainsi que les formes du fer qui contribuent à la formation de cette première composante. La deuxième composante traduisant 19,1% de la variance est le reflet des abondances des anéciques dans les valeurs positives ; dans les valeurs négatives, les vers endogés, les teneurs en C_{org} et du N_{tot} des horizons contribuent à la formation de l'axe. Enfin, la troisième composante oppose principalement les vers endogés aux vers anéciques accompagnés dans une moindre mesure du N_{tot} , du C_{org} et des sables grossiers. Globalement, les horizons appartenant à une même unité de végétation ne se regroupent pas (annexe 6 p.55).

Tableau 6: Contributions des variables à la formation des composantes principales à l'étage collinéen. Les valeurs en gras sont les valeurs les plus importantes.

	Abondance épigées %	Abondance endogés %	Abondance anéciques %	Biomasse totale	Indice alluvialité	C_{org}	N_{tot}	C/N	Argiles	Limons fins	Limons grossiers	Sables fins	Sables grossiers	$CaCO_3$ actif	Fe Tamm (Fe_o)	FE Mehra-J (Fe_d)	Fe total (Fe_{tot})
PC1 (54.9%)	0.84	-0.38	-0.39	-0.88	0.81	-0.27	-0.47	0.75	-0.85	-0.85	-0.55	0.55	0.81	-0.98	-0.70	-0.97	-0.97
PC2 (19.1%)	-0.27	-0.61	0.72	-0.11	-0.31	-0.83	-0.72	-0.27	0.19	-0.11	-0.51	0.58	-0.20	-0.10	0.47	0.06	0.03
PC3 (10.4%)	0.05	0.56	-0.53	0.06	0.21	-0.39	-0.44	0.38	-0.09	0.02	0.33	0.41	-0.46	0.02	0.26	0.12	0.18

Le résultat des régressions à partir des trois nouvelles variables explique très bien le WSA (91% de la variance est expliqué) par rapport au MWD (35% de la variance) (tableau 7). La nouvelle variable issue de la première composante et traduisant un gradient textural, associé à une activité importante des vers, contribue le plus à l'explication des mesures des agrégats. Les deux autres nouvelles variables contribuent significativement et de manière relativement similaire au modèle concernant le WSA, mais n'interviennent pas dans l'explication du MWD. Ces dernières variables sont le reflet d'un gradient de matière organique avec les vers endogé (PC2) ou les anéciques (PC3).

Tableau 7: Résultats des régressions linéaires multiples au collinéen des données WSA et MWD (y) sur les nouvelles variables issues de l'ACP comme variables explicatives (respectivement F1, F2, et F3) selon l'équation suivante : $y=b_0+ b_1F1+b_2F2+b_3F3+\epsilon$.

	b_0	b_1	b_2	b_3	R^2	F-statistics	Pr>F	ϵ
y								
WSA	49.77 (<0.001)	-20.46 (<0.001)	-3.24 (0.046)	-7.71 (<0.001)	0.93	$F_{3,14}= 74.12$	<0.001	6.11
MWD	1.90 (<0.001)	0.16 (0.008)	0.08 (ns)	-0.01 (ns)	0.34	$F_{3,14}=3.745$	0.032	0.22

3.4 Échelle du profil de sol

À l'échelle du profil de sol, considérant les stocks d'agrégats dans les 30 premiers centimètres, ceux-ci tendent à être plus faibles dans les sols au subalpin que dans ceux du collinéen ($p<0.1$) (figure 4 et tableau 8). Concernant des unités de végétation, les forêts matures présentent significativement des stocks de macroagrégats plus importants que les forêts post-pionnières et intermédiaires aux étages subalpin et montagnard. À l'étage collinéen, malgré des stocks en moyenne plus faibles dans les forêts post-pionnières, les ANOVAs n'ont pas montré de différences significatives.

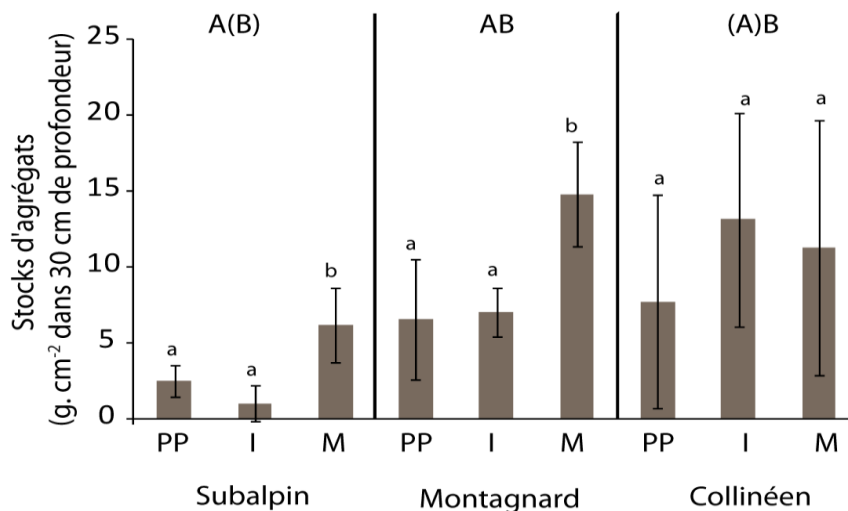
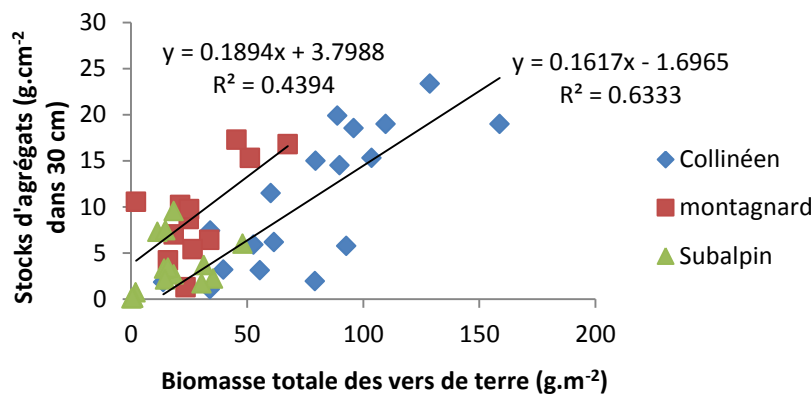
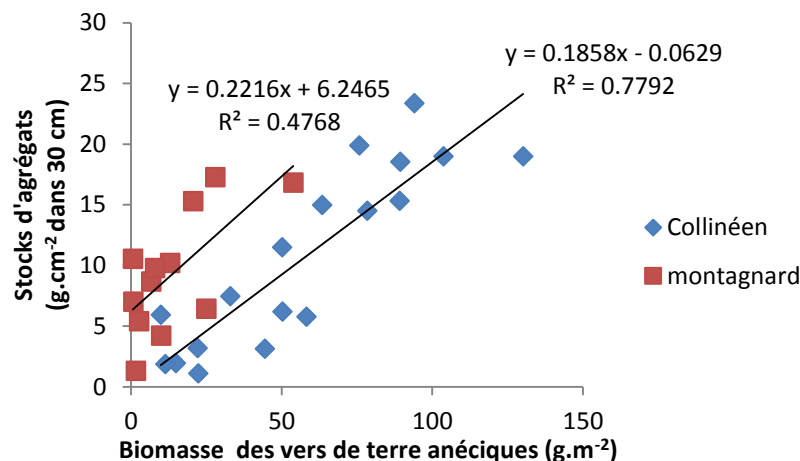


Figure 4: Comparaison des stocks d'agrégats dans les 30 premiers centimètres de sol en fonction de l'étage altitudinal et des unités de végétation.

Tableau 8: Résultats des ANOVAs comparant les effets altitude et unités de végétation sur les stocks de macroagrégats.

	F-value	p-value
Effet altitude	$F_{2,6}=3.98$	0.079
Effet unité de végétation		
Subalpin	$F_{2,12}=12.781$	0.001
Montagnard	$F_{2,9}=7.56$	0.012
Collinéen	$F_{2,15}=0.81$	ns

La mise en relation des stocks d'agrégats avec les biomasses de vers de terre (figures 5 et 6) aboutissent à de fortes corrélations à l'étage montagnard, mais surtout collinéen. En ne considérant que les vers anéciques, ces relations deviennent plus fortes.

**Figure 5 : Régression des stocks d'agrégats sur les biomasses totales des vers de terre, toutes catégories écologiques confondues.****Figure 6 : Régressions des stocks d'agrégats sur les biomasses des vers de terre anéciques aux étages collinéen et montagnard.**

4 Discussion

Dans cette partie A concernant l'analyse des agrégats, deux échelles d'approche ont été considérées. La première, à l'échelle de l'horizon, permet d'aborder les descripteurs physico-chimiques et biologiques (en particulier les vers de terre) favorables à la formation des agrégats d'un horizon organo-minéral A ou Js. Cette approche, où les agrégats sont exprimés en pourcent par rapport à une masse connue de sol, ne considère pas leur représentativité dans le solum. Par conséquent, une deuxième approche, calculant des stocks d'agrégats dans 30 premiers centimètres, complète la première. Ces deux approches seront discutées simultanément, selon les paramètres considérés dans la discussion.

4.1 Forte hétérogénéité

Globalement, les valeurs des pourcentages d'agrégats stables et leur diamètre moyen présentent des valeurs très hétérogènes. Les valeurs de WSA qui s'échelonnent entre 1% et 80% et celles du MWD entre 0,66 et 2,44 mm sont finalement comparables à de nombreuses études, considérant la large gamme de sols étudiés. Par comparaison avec d'autres fluvisols, les plus hautes valeurs observées dans notre étude sont en accord avec celle de Gajic et al. (2010) dans des sols stabilisés. Etant donné que les hétérogénéités pédologiques et biologiques intra-étage sont très fortes et comparables, il n'est pas surprenant de ne pas observer de différences entre les étages. Concernant les unités de végétation, ce ne sont principalement que des tendances qui sont relevées, exception faite de l'étage montagnard. Les paramètres pédologiques tels que la texture étant fortement liés à ce résultat, il est difficile de savoir quelle pourrait être la part relative du stade de végétation sur ces paramètres de structure. En effet, les mesures des agrégats se sont révélées être très bien expliquées par les paramètres pédologiques pour le WSA (entre 74% et 93%), mais moins bien pour le MWD (entre 25% et 44%). Ces valeurs d'explications de variance du MWD par rapport au WSA sont en accord avec l'étude de Barto et al. (2010) qui n'expliquent guère plus que 43% de la variance des données MWD. Ces auteurs intègrent également conjointement les facteurs abiotiques et biotiques dans leurs régressions, ce qui souligne la difficulté de modéliser ce paramètre.

4.2 Influence des paramètres physico-chimiques

Les paramètres biotiques et abiotiques utilisés dans les régressions ont été réduits en trois nouvelles variables qui intègrent relativement bien la variance des descripteurs pédologiques et biologiques (84% de la variance à chaque étage). Cette méthode, qui permet de prendre en compte la complexité d'un horizon pédologique, présente l'avantage de travailler avec des variables indépendantes. Toutes les variables originelles s'expriment fortement le long des composantes significatives dans les régressions peuvent donc être impliquées dans l'agrégation ; ainsi, leur contribution potentielle est discutée.

La texture, toujours fortement exprimée par les sables le long de la première composante, est largement reconnue pour être un facteur premier pour l'établissement de la structure des sols (Barto et al., 2010 ; Bronick et Lal, 2005). Le graphique illustrant le pourcentage de sol agrégé en fonction de la classe texturale rend compte que cette dernière est de première importance dans la formation des

WSA et de leur diamètre. La dominance de sables implique une faible quantité d'agrégats, due à la faible réactivité de surface de ces particules et par conséquent peu de liaisons avec les autres composants du sol. Néanmoins, ces sables peuvent être constitutifs des agrégats. Les particules fines comme les argiles et les limons sont des facteurs indispensables à la structure des sols tant dans la formation via le complexe argilo-humique que pour la stabilité. Cette dernière est assurée via la force des interactions de ces particules avec les autres composants du sol, principalement la matière organique dans les sols tempérés (Six et al., 2002b). Cependant, la présence d'argiles et de limons granulométriques de carbonates de calcium, plus que minéralogiques, n'est pas à exclure dans notre étude, comme démontré par les très fortes corrélations entre particules fines et carbonates actif et/ou totaux (chapitre 3).

Le rôle du calcaire dans l'agrégation intervient via la libération de calcium pouvant créer des ponts entre les particules d'argiles et de matière organique et permettant le maintien d'une structure floculante (Amezketta, 1999). Dans ce cas, il agit principalement à l'échelle du microagrégat. Dans des sols tropicaux, Allison (1968) soulève l'importance des carbonates comme ciment de la structure dans des sols à faibles teneurs en matière organique. Boix-Fayot et al. (2001) soulignent également, à des teneurs de matière organique inférieures à 5%, l'importance des carbonates totaux dans la stabilité des macroagrégats. Finalement, Barto et al. (2010) et Dimoyiannis et al. (1998) trouvent des corrélations plutôt négatives avec les agrégats. Le Bissonnais (1996) et Dimoyiannis et al. (1998) rapportent que l'effet des carbonates de calcium dépendrait de la taille de ces particules et des quantités d'argile. Par conséquent, ils peuvent indirectement refléter un effet texture. Notre étude démontre bien cette idée car les carbonates totaux, fortement corrélés à l'étage montagnard et subalpin avec les sables, seraient négativement corrélés avec le WSA, alors qu'ils le seraient positivement au collinéen. La mesure des teneurs en CaCO_3 actif plutôt que des teneurs totales représentent donc un meilleur indicateur pour l'agrégation dans les sols carbonatés.

Les formes du fer, particulièrement les formes Fe_o et Fe_d positivement corrélés au WSA et MWD, interviennent comme « ponts » dans les agrégats via leurs interactions avec la matière organique, et les argiles (Kogel-Knabber et al., 2008 ; Amezketta, 1999). Cependant, leurs faibles quantités retrouvées dans notre étude ne les rendent pas *a priori* essentiels dans les processus d'agrégation, sans que leur rôle soit toutefois inutile.

Finalement, les teneurs en matières organiques se montrent globalement positivement agir sur la formation d'agrégats. Alors que certains auteurs rapportent des corrélations linéaires entre les teneurs totales de C_{org} et les agrégats (Chenu et al., 2000 ; Haynes, 2000), ces teneurs totales sont aussi parfois rapportées comme n'étant pas de bons indicateurs de l'agrégation (Barto et al., 2010; Carter et al., 1994; Chaudhary et al., 2009; Dimoyiannis et al., 1998). La matière organique qui est qualitativement et quantitativement hautement exprimée dans les ACPs (sur le premier axe aux étages subalpin et montagnard et les deuxièmes et troisièmes axes aux étages collinéen et subalpin), contribue positivement au WSA et MWD. Cependant, les valeurs de C_{org} globalement plus élevées en altitude pour les horizons considérés (tableau 1) n'ont pas pour conséquence d'augmenter ces paramètres. Wagner et al. (2007) rapportent que l'effet d'un amendement de matière organique ne se révèle hautement significatif que lorsque qu'il est associé avec une certaine texture. Dans le même

sens, Deneff et al. (2002) trouvent un effet positif ou négatif de différentes argiles minéralogiques en fonction des quantités de C_{org} .

Au vu de ces études qui expriment qu'une certaine compensation des paramètres pédologiques peut s'établir pour l'agrégation des sols, il nous paraît intéressant d'illustrer les relations par étage entre WSA, argiles et C_{org} . Ces corrélations complémentaires à nos résultats sont illustrées ci-dessous à la figure 7. Un seuil de 10% d'argile est proposé, montrant que le WSA des échantillons au-delà de cette teneur affiche des meilleures corrélations avec les argiles qu'avec le C_{org} . Le WSA des échantillons contenant moins de 10% d'argile semble quant à lui plus fortement corrélé au C_{org} $r=0,77$. Ce résultat se révèle particulièrement important à considérer pour l'étage subalpin, étant donné que la majorité des horizons présentent des teneurs en argiles inférieures à 10%. Ces graphiques (figures 7C et D) indiquent que la relation C_{org} -WSA est plus forte en altitude.

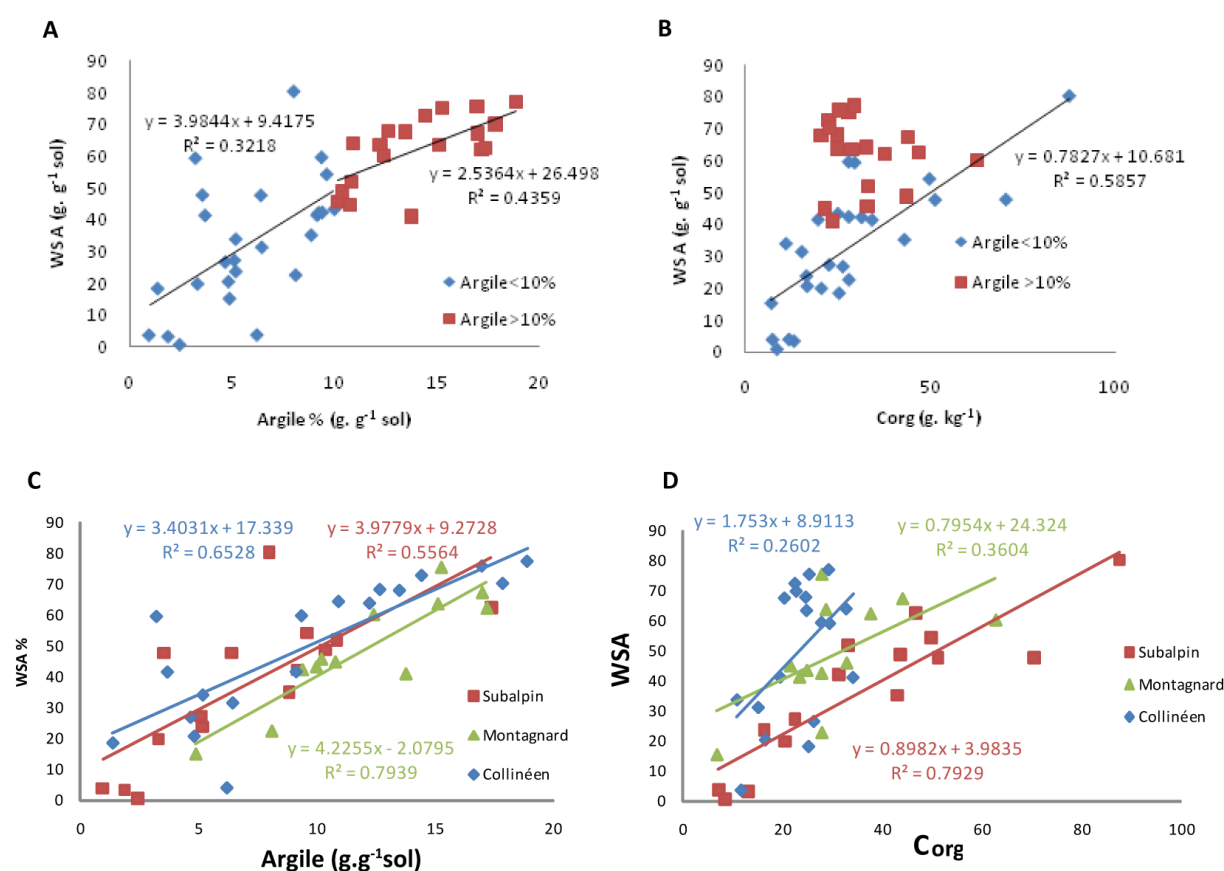


Figure 7: Corrélations entre les teneurs en argiles et en C_{org} avec le WSA. A et B: corrélations en fonction d'un seuil de 10% d'argile. C et D: corrélations WSA avec les teneurs en argile et C_{org} par étage altitudinal.

Une analyse plus fine de la matière organique, via un fractionnement et/ou une caractérisation chimique, serait à envisager pour déterminer la ou les fractions actives (Amezketta, 1999 ; Tisdall et Oades, 1982). En effet, Kay (1998) indique que mettre en relation les teneurs en C_{org} totales et les agrégats se justifie si l'on considère que les proportions des différentes fractions de carbone impliquées dans l'agrégation restent les mêmes dans la gamme des teneurs en C_{org} étudiées. Une telle suggestion ne peut être validée dans notre étude car l'hétérogénéité dans les rapports C/N

traduisent des qualités de matière organique différentes. La proportion de carbone sous forme figurée et libre dans le sol (matières organiques particulaires libres, MOP libres) a été démontrée comme augmentant avec la diminution des proportions d'argiles (Greenland et Ford, 1964 ; Richter et al., 1975 in Kay, 1998). Wagai et al. (2008) rapportent aussi un changement de la contribution des MOP et du carbone d'origine microbienne aux teneurs totales de C_{org} le long d'un gradient d'altitude. La présence d'horizon humifère dans les sols du subalpin et dans le sol S-M-4 de l'étage montagnard, combinée avec l'observation de terrain, confirment que de tels scénarii peuvent exister. Nous supposons donc que la contribution de la matière organique à l'agrégation est plus liée à une activité microbienne importante à l'étage collinéen et dans certains sols à l'étage montagnard, alors que la contribution des MOP à l'étage subalpin dominerait pour agréger les sols. Finalement, la moindre minéralisation de la matière organique à cet étage pourrait, d'une certaine manière, favoriser la formation d'agrégats en impliquant d'autres fractions actives de matière organique.

4.3 Influence des paramètres biologiques

L'agrégation, hautement dépendante du contexte granulométrique et plus généralement des caractéristiques abiotiques du sol, ne pourrait s'établir sans une activité biologique. L'influence des vers de terre dans la formation des macroagrégats est exprimée le long des premières composantes des ACPs où la biomasse totale, principalement attribuable aux vers endogés et anéciques (car opposée au pourcentage des vers épigés), explique positivement le WSA mais aussi le MWD. Leur implication se retrouve également sur les 2^{ème} et 3^{ème} axes des ACPs, significatifs au subalpin et collinéen pour le WSA. Les lombriciens, dans un environnement textural qui leur est favorable, vont donc pouvoir ingérer des sédiments et la matière organique en surface. Le complexe organo-minéral se forme dans leur tube digestif, avant d'être excrété dans le sol et/ou à la surface du sol (Brown et al., 2000). Ces agrégats, sous formes de déjections ou turricules, qui favorisent la formation d'agrégats stables supérieurs à 2 mm et donc le MWD (Loranger et al., 2008) vont ainsi servir de base de structure à l'intérieur de laquelle les propriétés physico-chimiques vont s'exprimer pour permettre sa stabilisation dans le temps (De Gryse et al., 2006). Les racines, colonisant préférentiellement les premiers horizons du sol, ainsi que les microorganismes stimulés par l'activité lombricienne (apport de mucus riche en C et N) pourront aussi intervenir à la fois dans la formation d'agrégats et dans leur stabilisation. Le rôle d'emballage des racines de plantes favorise l'agrégation (Materechera et al., 1992) ; il en est de même pour les hyphes de champignons (Haynes et Fraser, 1998) qui en sus sécrètent des substances favorisant la formation d'agrégats (polysaccharides, glomaline ; Rillig et Mummey, 2006). Enfin, les bactéries sont aussi des agents essentiels pour l'agrégation via la sécrétion de mucigels riches en polysaccharides jouant le rôle de « colle » entre particules (Chenu, 1993 ; Lunsdorf et al., 2000).

Les vers épigés, en général de petite taille et se nourrissant principalement de matière organique, exercent la majeure partie de leur activité en surface et sont donc peu impliqués dans le développement de l'horizon A et/ou J, d'où les relations statistiques négatives entre cette catégorie écologique et les paramètres WSA et MWD.

Afin de pouvoir mettre en relation les espèces et les communautés en lien avec les paramètres liés à la structure, une ACP en considérant les espèces, le WSA, le MWD et l'épaisseur de l'horizon considéré a été réalisée. La figure ci-dessous considérant la première et la 3^{ème} composante se révèle informative. En effet, alors que le WSA et l'épaisseur de l'horizon A sont fortement corrélés le long du premier axe avec les vers des communautés matures, le MWD se révèle à la fois corrélé avec ces communautés mais également avec les espèces pionnières endogées. Ce graphique illustre donc que même si l'horizon n'est pas totalement homogène dans sa structure, c'est-à-dire que le sédiment n'a pas été totalement brassé par l'activité lombricienne, des MWD importants sont retrouvés dès les stades les plus jeunes. Ainsi, ces espèces pionnières construisent des structures de tailles similaires à celles retrouvées dans les horizons entièrement brassés. Ceci met clairement en évidence le rôle primordial des vers de terre dans la formation de macroagrégats dès les stades les plus précoces.

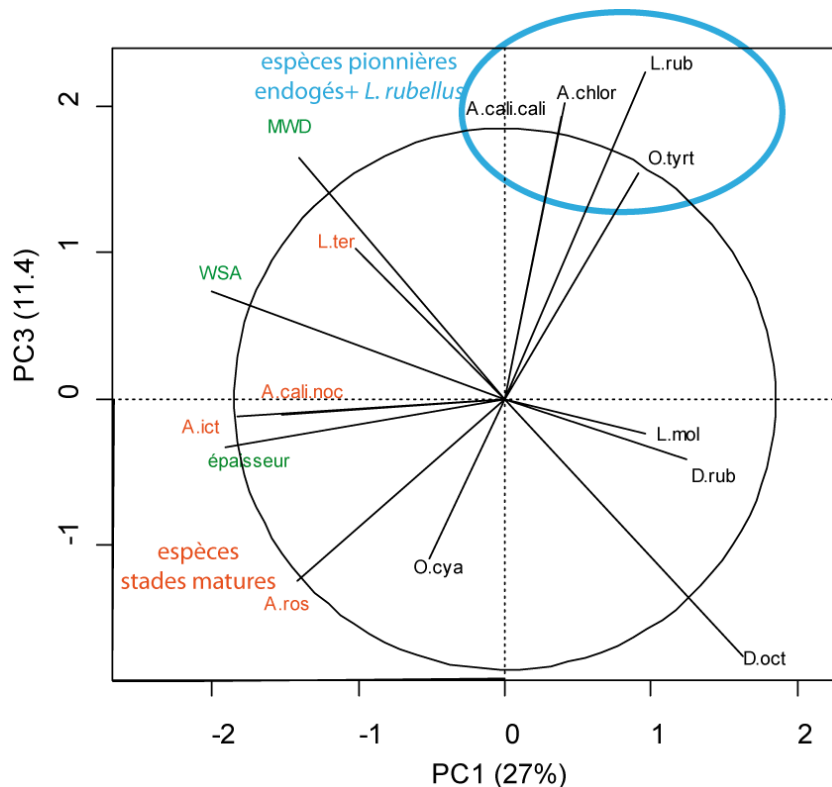


Figure 8 : ACP réalisée avec les espèces et les paramètres structure WSA, MWD et épaisseur de l'horizon. La projection est faite dans l'axe 1-3.

À l'étage subalpin, l'absence d'anécique implique quasiment exclusivement les endogés dans la formation de ces horizons, alors qu'à l'étage collinéen, les anéciques sont nettement dominants (surtout en biomasse) dans les sols les plus évolués. Les sols de l'étage montagnard sont dominés par l'une ou l'autre catégorie en fonction du sol considéré. L'activité des endogés et des anéciques (et/ou endo-anéciques) semble dès lors se compenser dans la formation des agrégats au vue de l'absence de différence entre les étages pour les paramètres mesurés.

C'est principalement en considérant les stocks d'agrégats, et donc le développement de l'horizon A en épaisseur, que l'activité des vers anéciques se démarque de celle des vers endogés (figure 6). Ces horizons plus épais à l'étage collinéen et les stocks d'agrégats tendanciellement plus importants sont le résultat d'une activité intense des vers anéciques. Ce résultat est également mis en évidence dans

les forêts matures de l'étage montagnard, principalement dominées par les anéciques. Ces individus, explorant des profondeurs parfois très importantes, contribuent au développement de l'horizon A dans la dimension verticale du profil de sol. Nous avons en effet observé la présence d'un individu de *L. terrestris* à plus d'1 mètre de profondeur, dans sa galerie remplie de déjections, au milieu de sédiments encore non transformés. Felten et Emmerling (2009) rapportent cependant que des espèces endogées comme *A. cali. caliginosa* (présente au subalpin dans notre étude) peuvent aussi fortement explorer le sol en profondeur et donc contribuer à un important développement de la structure. La présence d'horizons sous-jacents à texture très grossière au subalpin, et une profondeur des sols globalement plus faible, restreint de toute façon le potentiel de telles espèces dans le développement et l'épaississement des horizons organo-minéraux. À l'étage subalpin, les relations entre biomasse de vers et stocks d'agrégats ne sont pas significatives (figure 5). La dynamique alluviale plus forte à cet étage (nappe plus fluctuante, flow pulse) peut induire, en plus d'une saison plus courte, des périodes d'interruption de l'activité de la faune sur la saison. Ceci est particulièrement valable pour les sols les plus soumis à la dynamique alluviale (K-PP, K-I-2, K-M-2.3), où leur potentiel ne peut pleinement s'exprimer dans de telles conditions.

Les vers interviennent donc véritablement en tant qu'ingénieurs et bâtisseurs de l'horizon A. Le rôle des racines et des champignons dans la formation et la stabilisation d'agrégats ne doit pas être négligé dans une telle étude, et s'avérerait même être indispensable dans les sols où l'activité des vers anéciques ou endogés est absente. Dans ces sols, les macroagrégats, certes représentant un faible pourcentage du sol, sont toutefois présents, mais le diamètre moyen se révèle plus faible. L'étude expérimentale réalisée par Monnat (2010) (voir résultats en annexe 8 p.73) apporte des éléments de réponse quant à l'implication des racines ou des champignons saprophytes et/ou mycorhiziens dans les premières étapes de structuration des sols alluviaux. Les sols utilisés pour l'expérience, de texture « sandy-loam », ne présentaient, à l'issue des cinq mois d'expérimentation, aucune augmentation significative du WSA et du MWD. Le rôle de ces acteurs biologiques dans la formation des macro-agrégats en milieu alluvial ne s'avérerait donc pas de première importance en agissant seuls, du moins pas à cette échelle de temps considérée. Cependant, leur rôle dans la stabilisation des macroagrégats créés par les vers reste totalement ouvert à de nouvelles investigations.

Une autre composante intéressante réside également dans le rôle de la pédofaune autre que les vers de terre. Ainsi, les organismes appartenant à la mésofaune contribuent aussi à leur échelle à la formation d'agrégats et à la digestion de la matière organique (Gobat et al., 2010). L'étude de Zigerli (2010) conduite à l'étage subalpin a recensé des densités très importantes de pédofaune épigée et endogée. Cependant, à cet étage, la stabilisation du milieu conduit à une accumulation de matière organique en surface. L'activité de la pédofaune endogée (estimée par le nombre d'individus) s'est révélée se concentrer principalement dans ces horizons holorganiques. Des traces d'activité sont tout de même observées par analyse de lames minces dans les sols les plus évolués qui ont été préalablement structurés par les vers de terre (sol de K-M-1 et 2) (voir annexe 7 p.63). Cette même activité est également visible dans le sol S-M-4 de l'étage montagnard (annexe 7 p.65). Cette activité de la mésofaune s'avérerait donc liée à une porosité inter-agrégats où les animaux reprennent des

agrégats riches en matière organique déjà formés par les vers de terre. Leur contribution à la formation d'agrégats semble par conséquent mineure face à celle créée par les vers. À l'étage collinéen, aucune trace d'activité de la mésofaune n'était visible dans la porosité inter-agrégats des sols fortement brassés par les vers. Les plus faibles teneurs en matière organique dans ces agrégats sont probablement à l'origine de ce résultat. Cependant, l'activité des vers très importante et le brassage incessant des horizons peuvent aussi masquer l'activité annexe de la mésofaune. Leur activité à cet étage a tout de même été recensée, mais de manière très localisée où de la matière organique grossière était présente dans l'horizon, par exemple de la matière organique apportée par la crue, ou du bois en décomposition (voir annexe 7 p.71). Gobat et al. (2010) rapportent que l'activité de la mésofaune est réduite dans les formes d'humus de type mull, ce qui correspond à nos observations. Cependant, les lames minces (20 μm) n'ont pas été réalisées pour tous les sols, il est donc difficile de confirmer ces hypothèses émises à partir de quelques observations seulement. Comme pour les champignons, le rôle de la mésofaune en zone alluviale en termes de décomposition et d'intégration de la matière organique reste ouvert à de futures investigations.

5 Conclusion

La forte hétérogénéité retrouvée dans les valeurs de WSA et MWD reflète principalement l'hétérogénéité des paramètres physico-chimiques, eux-mêmes conditionnant l'activité des vers. L'effet du stade de végétation ou de l'altitude, quand il existe, traduit indirectement la dynamique alluviale. Le facteur climatique engendre néanmoins des ralentissements dans les processus de structuration, mais sans en affecter le potentiel. Une compensation des paramètres influençant la formation de macroagrégats est aussi mise en évidence, mais nécessite de nouvelles investigations pour les quantifier.

Finalement, la tendance observée de stocks d'agrégats plus importants à l'étage collinéen se serait montrée hautement significative si cet étage n'avait subi une crue récente (2007) et des dépôts parfois importants dans les 30 premiers centimètres. L'effet de la dynamique alluviale sur la pédogenèse se dénote alors clairement et démontre que, quel que soit l'étage altitudinal, elle contrôle l'évolution de l'écosystème en l'empêchant de s'exprimer au plus fort de son potentiel en lui rappelant d'une certaine manière les conditions qui lui ont donné naissance. Ceci s'exprime par des processus de rajeunissement et/ou d'érosion et/ou par un blocage dû à la présence d'horizons sous-jacents très grossiers.

PARTIE B : La porosité

1 Introduction

Cette 2^{ème} partie du chapitre 5 concernant la structure, se concentre sur la porosité.

Elle a été étudiée au moyen de l'analyse d'images en deux dimensions sur des échantillons non perturbés. Son efficacité est démontrée par exemple pour comparer l'impact de différents modes de cultures (Hubert et al., 2007 ; Lamandé et al., 2003), ou pour quantifier l'activité de certains organismes en conditions de laboratoire (Shrader, 1993 ; Bastardie et al., 2003). L'analyse d'image en 2D suppose dans son interprétation que le sol, ou du moins la surface analysée, soit un milieu isotrope. La comparaison d'analyse d'images en 2D et 3D de la porosité des vertisols, qui montrent des tendances anisotropes dans certaines de leur propriétés physiques, indique que la 2D reste tout de même une méthode efficace pour évaluer la forme, et la taille des pores (Moreau et al., 1999). Les mesures relatives à la connectivité des pores et au transport de l'eau nécessitent par contre un passage obligé à la 3D (Moreau et al., 1999 ; Pierret et al., 2002 ; Prado et al., 2009).

Nous proposons dans cette partie B d'analyser la porosité dans les 10 premiers centimètres des fluvisols. Les paramètres de formes de pores, de taille ainsi que la macroporosité totale supérieure à 60 μm ont été étudiés.

Les hypothèses avancées sont les suivantes :

- 1) La porosité des 10 premiers centimètres du sol varie qualitativement et quantitativement en fonction des gradients d'altitude et de végétation. Elle présente une forte hétérogénéité en lien avec la grande diversité de dépôts sédimentaires et de sols.
- 2) Les lombriciens, par leur action de bioturbation (réseau de galeries, formation d'agrégats), influencent de manière différentielle la diversité de taille des pores.

2 Matériel et méthodes

2.1 Prélèvement des échantillons

Le prélèvement de sol s'est fait au moyen de boîtes en carton de dimensions de 16*9 cm ou 7*4,5 cm quand la profondeur du sol ou la texture ne permettait pas l'utilisation des grandes boîtes. Les blocs sont prélevés à l'aide d'un couteau à pain bien tranchant pour permettre de «scier» les grosses racines. Les tranches sont orientées dans la plupart des cas verticalement et le prélèvement se réalise à partir de la surface afin d'obtenir toujours les 10-15 premiers centimètres du sol. Une fois prélevé, l'échantillon est enveloppé dans du film plastique, type film alimentaire, puis stocké en chambre froide à 4°C avant d'être expédiés à l'UMR SAS INRA-Rennes pour être induré et découpé.

2.2 Préparation des tranches polies

La fabrication des tranches polies nécessite les étapes suivantes :

- Déshydratation de l'échantillon,
- Imprégnation d'une résine fluorescente,
- Réalisation de la tranche à partir du bloc induré.

Le traitement en routine opéré à l'UMR SAS recommande un échange eau-acétone au lieu d'un séchage des échantillons, en particulier lors d'une présence forte d'argiles qui peut provoquer une déformation de la structure. Dans le cas des sols alluviaux que nous avons échantillonnés, les faibles teneurs en argiles ont permis d'effectuer un simple séchage à l'étuve à 45°C avant imprégnation avec de la résine. La résine utilisée pour l'induration est une résine liquide de polyester insaturé (Crystique SR 17449) à laquelle est ajouté un pigment fluorescent (ciba-Geigy uvitex OB) excitable en éclairage sous lampe UV aboutissant à un meilleur contraste entre les vides et les minéraux (Murphy et al., 1977).

Une fois la résine séchée, deux tranches d'épaisseur de 8 mm sont coupées au centre du bloc à l'aide d'une scie circulaire (figure 1).



Figure 1: Découpe de la tranche polie à partir du bloc induré.

2.3 Analyse des lames

L'analyse de la porosité se déroule en plusieurs étapes, certaines d'entre elles étant du ressort de l'utilisateur, d'autres impliquant un traitement en routine mis en place par l'UMR SAS. Les étapes sont les suivantes :

- Acquisition d'images sous UV (figure 2) et lumière naturelle (LN),
- Seuillage des images en mode binaire : noir ou blanc (figure 3),
- Analyse de la porosité : automatisée par le logiciel Visilog ®

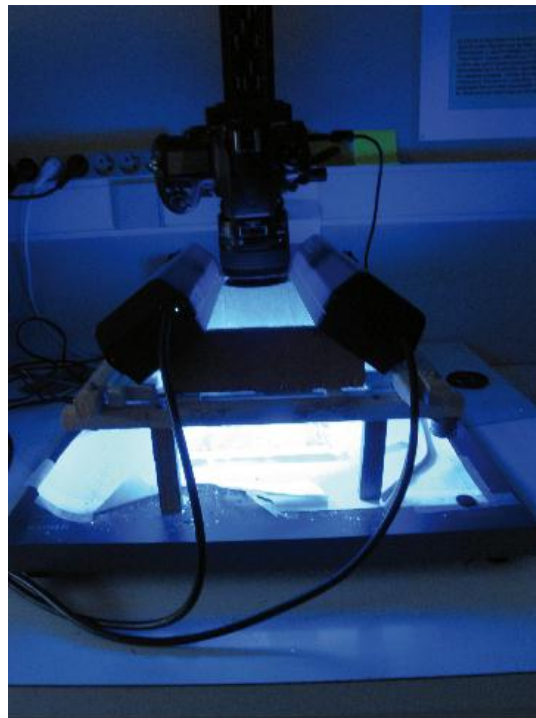


Figure 2: Dispositif d'acquisition image sous lampe UV.

2.3.1 Acquisition d'images

La tranche est placée sur un dispositif permettant un éclairage UV optimal (365 nm) et un éclairage en lumière naturelle. Un appareil photo Nikon D700 est placé à une distance de la tranche telle que la résolution pixel soit de 30 μm pour une dimension de 2000*3008 pixels, correspondant à un champ de 9*6 cm sur la tranche polie.

Deux photos par lames sont acquises, une première en lumière naturelle (LN) et une seconde sous lumière UV. Ces images sont passées en niveau de gris grâce au logiciel Adobe Photoshop. L'objectif par la suite est d'aboutir à une image binaire (suite à un seuillage basé sur l'histogramme des niveaux de gris), avec la porosité en blanc et la matrice du sol en noir.

2.3.2 Segmentation, seuillage et traitement de l'image

En lumière naturelle, le squelette est clair alors que la matrice du sol et la porosité sont foncées. Sous UV, la porosité apparaît en clair due à la fluorescence de la résine, la matrice reste foncée, mais le squelette peut, dans certains cas en fonction de la minéralogie, apparaître aussi clair que la résine. Une première étape consiste donc à soustraire ce squelette afin qu'il ne soit pas considéré comme de la porosité dans la suite de l'analyse, sans en modifier la surface d'analyse. Cette étape est appelée « filtration ». Les images acquises sont traitées grâce au logiciel Visilog® 6.3 et leur analyse nécessite les étapes préalables suivantes :

- Segmentation par seuillage manuel de l'image en LN, ce qui permet l'obtention d'une image binaire.
- Filtration de l'image binaire LN (opérée par le logiciel).
- L'image binaire LN est ajoutée à l'image acquise sous UV. L'image UV filtrée est segmentée par seuillage manuel, ce qui permet l'obtention d'une image binaire (porosité vs matrice sol).
- Filtration de cette nouvelle image (élimination des pores inférieurs à 50 pixels, considérés comme trop faiblement résolus pour pouvoir être analysés (RingroseVoase et Bullock, 1984) (érosion, dilatation géodésique) (partie gérée par le logiciel et mise au point par l'UMR SAS),
- Enfin, la labellisation de cette image binaire permet l'individualisation des pores qui peuvent être ensuite analysés pour leur taille, forme etc. Cette partie, qui est réalisée par le logiciel avec des paramètres mis au point par l'UMR SAS, fait appel à des opérations de morphologie mathématique. La forme des pores selon les indices d'élongation et de régularité conduit à les classer comme suit : pores tubulaires, pores fissuraux et pores d'assemblages (Hallaire et Curmi, 1994).

La dimension finale de l'image analysée correspond à une surface de 7.5*5 cm.

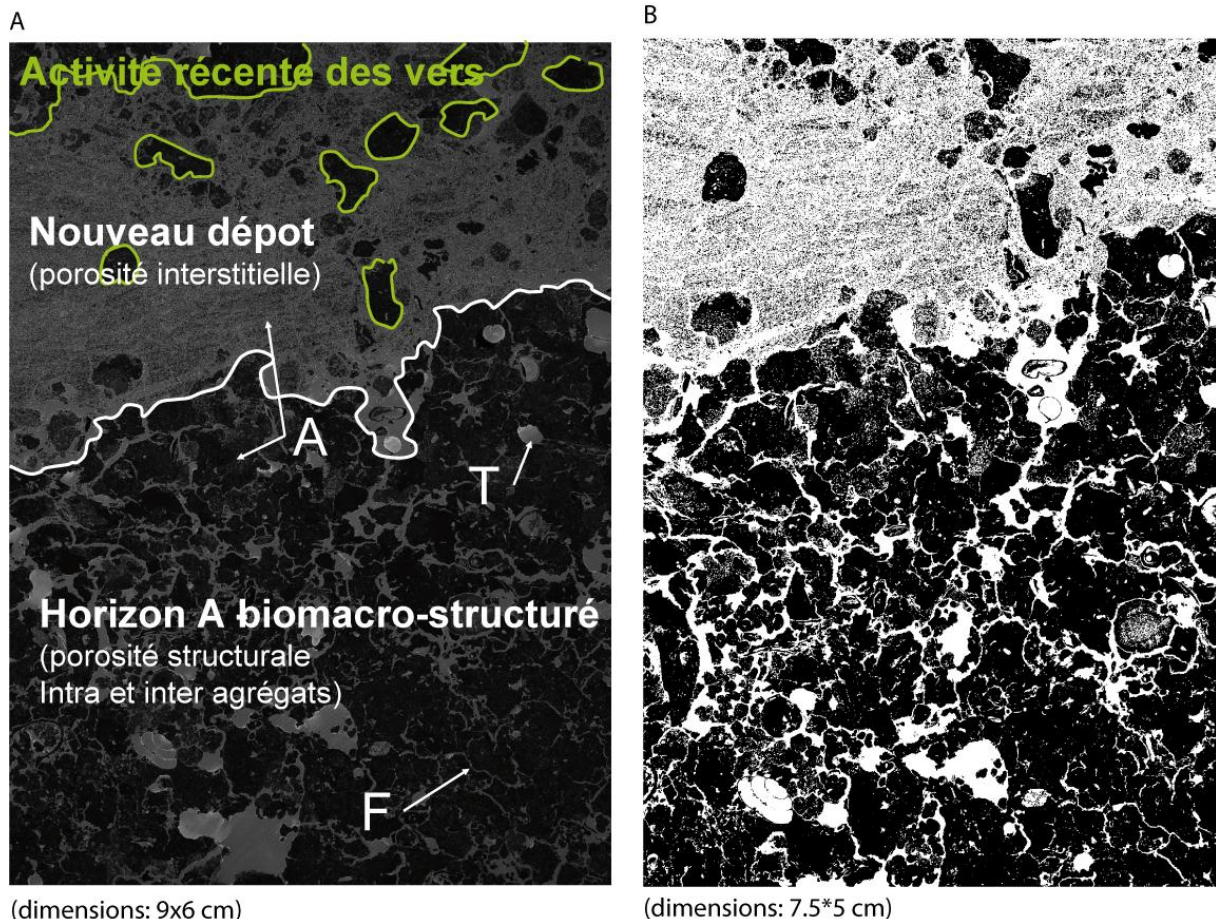


Figure 3 : Exemple de lame (A-M-1.3) présentant plusieurs horizons dont un nouveau dépôt. A : image en niveau de gris acquise sous UV. La porosité apparaît en clair. Légende : A : pores d'assemblages, T : pores tubulaires, F : pores fissuraux ; B : image, suite au seuillage, telle qu'elle sera analysée par le logiciel Visilog ®. En blanc : la porosité, en noir la matrice du sol.

2.4 Les paramètres de porosité obtenus

À la fin de l'analyse par le logiciel, les données suivantes sont obtenues :

- La porosité surfacique totale (pores supérieurs à 60 μ m),
- Porosité surfacique en fonction de la forme des pores (tubulaires, fissures, d'assemblage),
- Spectre de distribution de la taille des pores (figure 4).

Afin de caractériser le spectre de porosité, les courbes sont caractérisées par leur coefficient de dissymétrie (skewness) et leur coefficient d'aplatissement (kurtosis). La richesse porale (nombre de classes de taille de pores différentes) et l'indice de Shannon sont également calculés pour chacune des courbes.

Pour la skewness, un coefficient positif indique une distribution étalée vers la gauche, et donc une queue de distribution étalée vers la droite (exemple à la figure 4); au contraire, un coefficient négatif indique une distribution étalée vers la droite, et donc une queue de distribution étalée vers la gauche. Dans le cas d'une distribution normale (symétrique), l'indice égal 0.

Pour la kurtosis, un coefficient d'aplatissement élevé indique que la distribution est plutôt pointue en sa moyenne.

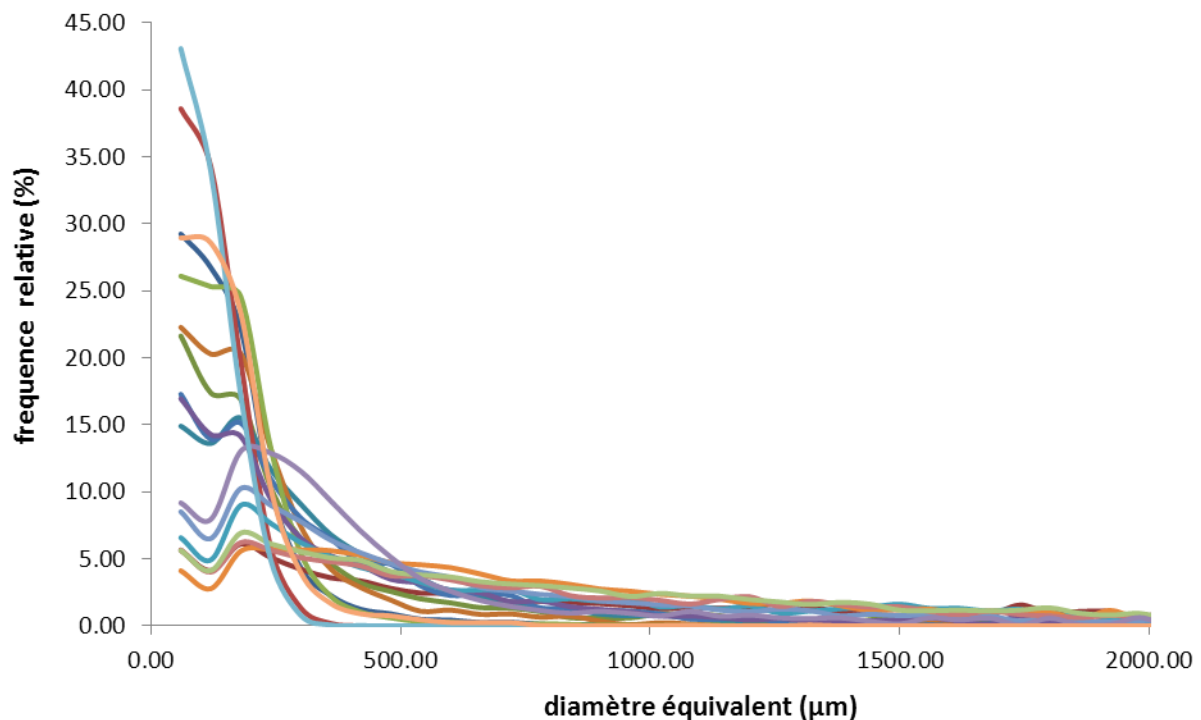


Figure 4: Exemple de spectres de distribution de la taille des pores sur les tranches de sols de l'étage collinéen. D'une manière générale, les courbes sont très asymétriques, présentant une distribution vers la gauche et une queue de distribution à droite. La kurtosis sera donc globalement positive.

Un nombre total de 44 échantillons a été analysé sur les dix premiers centimètres des lames. Le 45^{ème} échantillon ayant été abimé pendant le transport, il a donc été écarté de l'étude. Deux lames ont été utilisées par bloc pour lesquelles les deux faces des lames sont soumises à l'analyse. La moyenne des différents paramètres sur les quatre faces étudiées est ensuite utilisée pour le traitement statistique des données. Etant donné que les 10 premiers centimètres analysés peuvent correspondre à plusieurs horizons, des traitements supplémentaires ont été effectués.

En effet, afin d'établir un lien entre les d'agrégats et la porosité, l'horizon sélectionné pour l'analyse des agrégats (s'il était présent dans la tranche et sur épaisseur suffisante) a été soumis à ces mêmes traitements d'analyse de la porosité. Pour cela, les horizons qui ne nous intéressent pas sur la tranche ont été masqués, ainsi l'analyse ne considère que l'horizon d'intérêt. Le masque seul a aussi été soumis à l'analyse afin de définir la surface qu'il représente. Cette surface est ensuite déduite de la surface totale analysée (masque + horizon d'intérêt). Le nombre total d'échantillons qu'il a été possible d'analyser pour un horizon précis s'élève au final à 37.

3 Traitement des données

Dans un premier temps, le gradient altitudinal et les gradients de végétation ont été testés sur l'ensemble des descripteurs de la porosité. Ensuite, une ACP à chaque étage a été effectuée avec ces mêmes paramètres. Suite à ces ACPs, au vue de la répartition des objets dans les plans et en comparant avec l'observation visuelle des tranches, les échantillons ont été classés en quatre groupes, tous étages confondus. Ces groupes ont ensuite été comparés par des ANOVAs pour les différents paramètres de porosité mesurés.

Finalement, des corrélations entre les données WSA et MWD et les descripteurs de la porosité ont été effectuées sur les 37 échantillons des analyses supplémentaires.

4 Résultats

Les sections 4.1 à 4.3 correspondent aux résultats des analyses effectuées sur les 10 premiers centimètres des tranches. Ceci correspond à 44 échantillons analysés, pour certains, présentant deux horizons sur la tranche.

La section 4.4 présentent les relations entre les mesures d'agrégats et de porosité (37 échantillons analysé pour un horizon).

4.1 La porosité totale et les types de pores

4.1.1 Gradient altitudinal

Les valeurs de porosité surfacique totale (PST) sont hautement hétérogènes. Elles varient de 11,7% à 60,7 % avec une moyenne globale de 33,1%. D'une manière générale, la PST est principalement représentée par de la porosité d'assemblage (figure 5B). La PST des échantillons à l'étage collinéen est plus élevée qu'à l'étage subalpin (figure 5A). Les résultats des ANOVAs révèlent également que les valeurs absolues des porosités fissurales et tubulaires tendent à être plus importantes dans les sols de l'étage montagnard que ceux de l'étage subalpin (résultats non montrés).

Pour ce qui concerne le gradient de végétation, à l'étage subalpin, alors que les porosités totales ne sont pas différentes, les valeurs relatives et absolues des pores tubulaires et fissuraux des sols des forêts post-pionnières se révèlent significativement plus faibles que ceux des forêts matures et intermédiaires. À l'étage montagnard et collinéen, aucune différence significative n'a été relevée pour ces descripteurs.

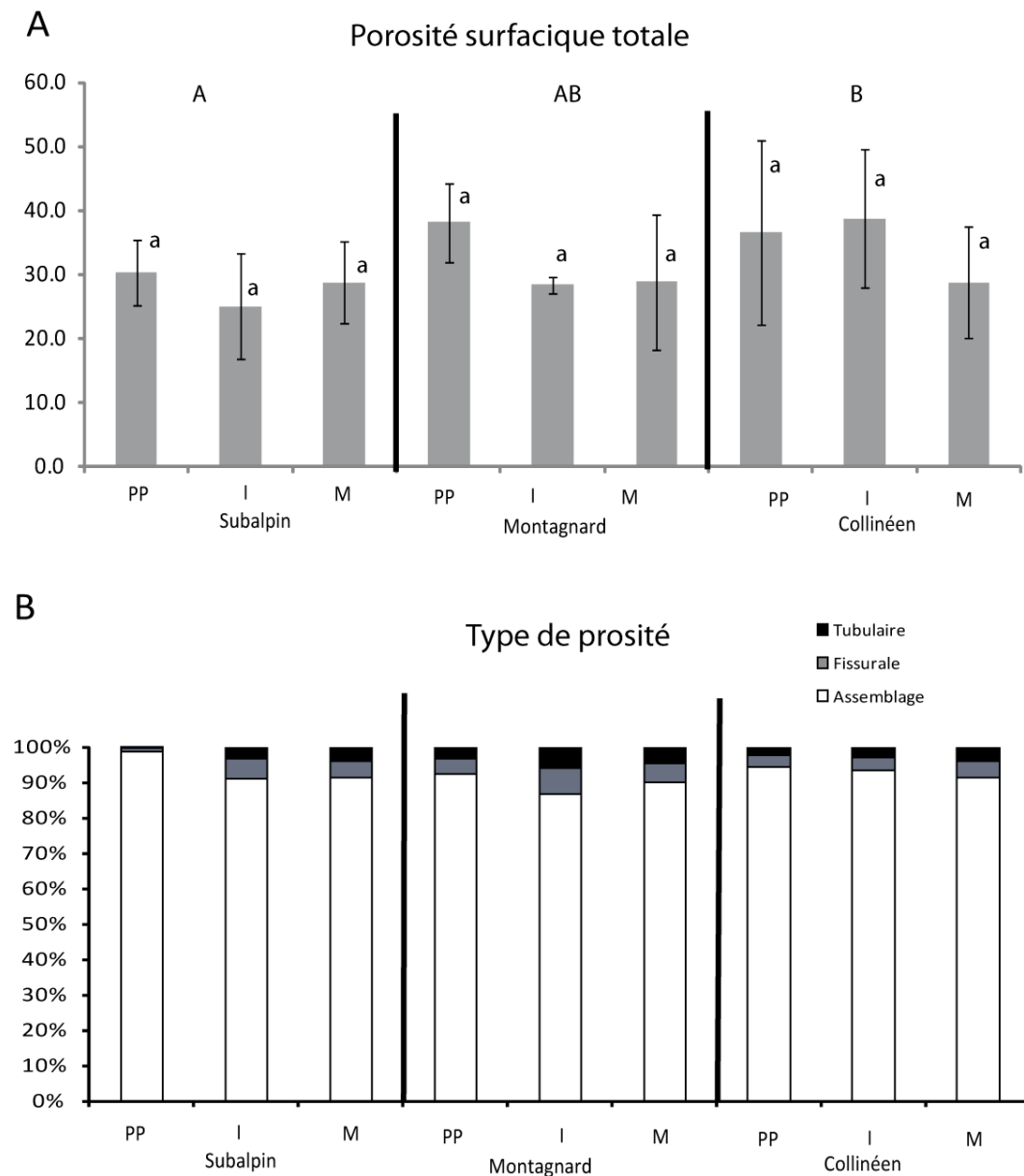


Figure 5: A : Porosités totales surfaciques ; B : Fréquences relatives de la surface des pores selon la typologie. Pour la porosité surfacique totale, les grandes lettres A, AB et B sont les résultats de l'ANOVA hiérarchique comparant les étages altitudinaux, alors que les petites lettres correspondent aux ANOVAs comparant les stades de végétation au sein de chaque étage.

4.1.2 Distribution de la taille des pores

Les résultats des indices caractérisant les spectres de porosité en fonction de la taille des pores sont présentés en figure 6. Ces indices sont très hétérogènes couvrant des extrêmes allant respectivement pour l'indice de Shannon et les coefficients de kurtosis et de skewness de 1,2 à 4,1 ; 2,6 à 8,3 ; et 6,0 à 70,7. La richesse porale s'échelonnant entre 7 et 174 pores de tailles différentes (diamètres équivalents allant de 60 μm à 10'440 μm , avec un pas de 60 μm entre les différentes tailles), présente une valeur moyenne de 67 pores.

Le long du gradient d'altitude, aucune différence statistique de tous ces indices n'a été relevée.

Le long des gradients de végétation, c'est à l'étage subalpin que les plus fortes différences ont été retrouvées, bien que la plupart révèle surtout des tendances. En effet, l'indice de Shannon est supérieur dans les sols des forêts matures par rapport aux sols des forêts intermédiaires. Cette même tendance est aussi observée pour la richesse porale. Les coefficients d'aplatissement et de dissymétrie sont tous deux tendanciellement plus importants dans les sols des forêts post-pionnières que dans ceux des forêts matures. À l'étage montagnard, seule une tendance est détectée concernant l'indice de Shannon qui présente des valeurs plus élevées dans les sols des forêts matures que dans ceux des forêts post-pionnières. À l'étage collinéen, aucune différence n'a été relevée.

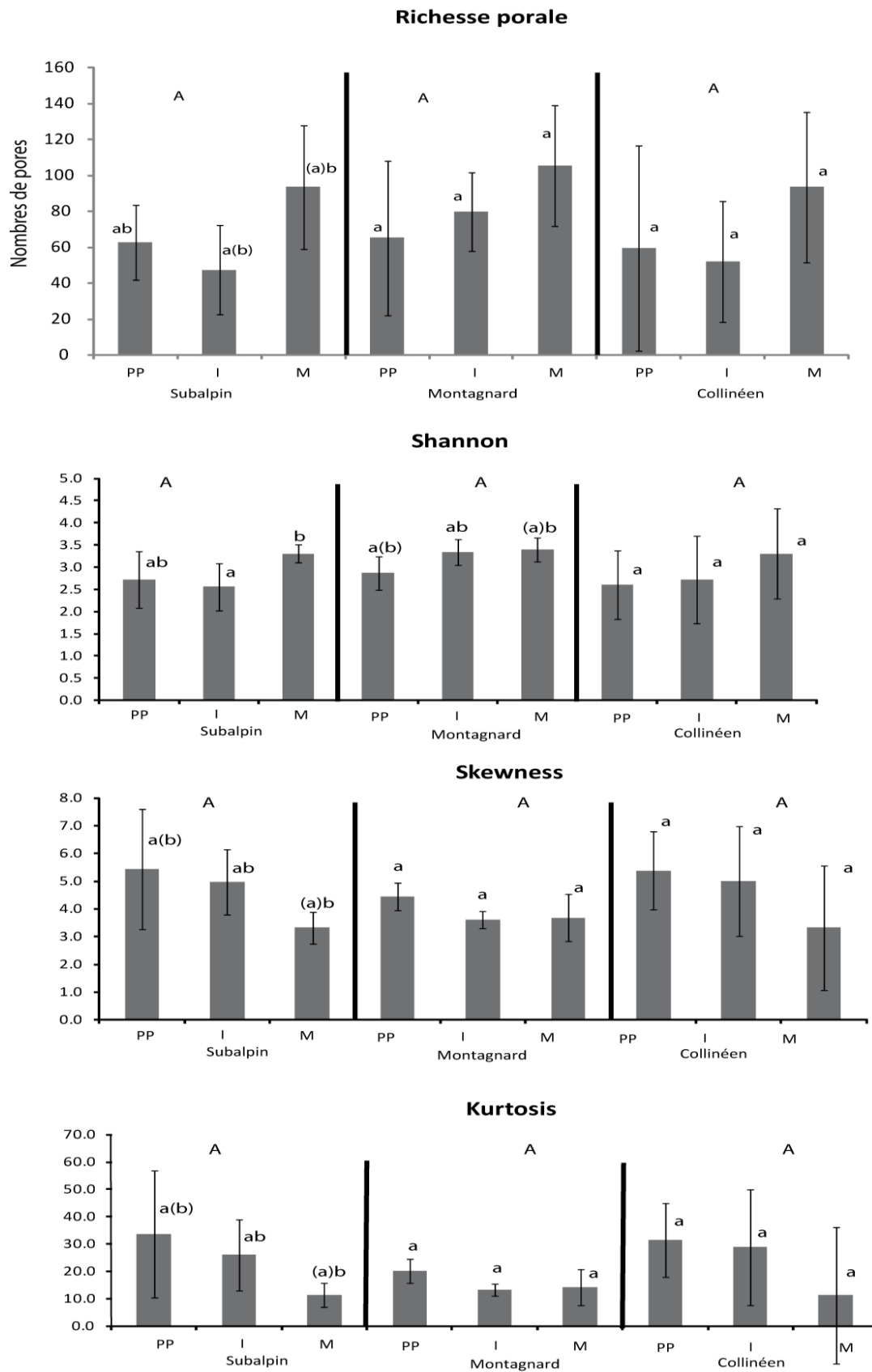


Figure 6: Histogrammes présentant par étage et par stade de végétation les valeurs issues des spectres de porosité. De haut en bas : la richesse porale, l'indice de Shannon, le coefficient de skewness et de kurtosis. Les lettres majuscules représentent les résultats des ANOVAs hiérarchiques comparant les étages altitudinaux. Les lettres minuscules représentent les ANOVAs comparant les stades de végétation au sein de chaque étage.

4.2 Analyses en composantes principales

Pour cette partie, l'annexe 9 (pages 75 à 103) fournit une image d'une tranche de chaque profil de sol après binarisation. Il est conseillé pour illustrer la position des objets dans l'espace des ACP de se munir de ces annexes.

Tableau 1: Corrélations de Pearson entre tous les descripteurs de porosité, tous étages confondus. Les porosités tubulaires, fissurales et d'assemblages (Tubu, Fissu, Assemb) sont exprimées en valeurs absolues et relatives (%). Skew et Kurt : respectivement les coefficients de skewness et de kurtosis, PST : porosité surfacique totale, Rich. porale : richesse porale.

N=44	Skew.	Kurt.	Rich. porale	PST	Tubu. %	Fissu. %	Assemb. %	Tubu.	Fissu.	Assemb.
Shannon	-0.94	-0.93	0.79	-0.39	0.53	0.38	-0.45	0.51	0.26	-0.52
Skewness	1.00	0.99	-0.71	0.34	-0.47	-0.31	0.39	-0.46	-0.19	0.51
Kurtosis		1.00	-0.68	0.31	-0.47	-0.31	0.39	-0.46	-0.19	0.48
Richesse porale			1.00	-0.29	0.40	0.29	-0.34	0.39	0.23	-0.40
PST				1.00	-0.61	-0.64	0.64	-0.36	-0.33	0.90
Tubulaire %					1.00	0.93	-0.98	0.91	0.80	-0.74
Fissurale %						1.00	-0.99	0.81	0.85	-0.74
Assemblage %							1.00	-0.87	-0.84	0.75
Tubulaire								1.00	0.90	-0.53
Fissurale									1.00	-0.44
Assemblage										1.00

Globalement, sur l'ensemble des ACPs, l'indice de Shannon s'oppose très fortement aux coefficients d'aplatissement et de dissymétrie. Le tableau des corrélations entre les différentes variables utilisées témoigne de ce résultat (tableau 1). Mais de manière générale, les variables sont toutes corrélées entre elles dans le sens où le coefficient de corrélation est significatif à une valeur de 0,29 pour un nombre de 44 échantillons ($p < 0,05$).

Il en résulte un fort pourcentage de variance expliquée le long des deux premiers axes des ACPs (entre 69,1% et 89,6 %). Ces deux axes sont donc interprétés et la projection des échantillons est discutée. À ce stade, deux types de porosité ont été définis : une porosité « structurale », correspondant aux pores intra- et inter-agrégats, et une porosité dite « texturale » (Fiès et Bruand, 1998) relative à l'arrangement des particules élémentaires entre elles, typiquement correspondant à une porosité dans des sédiments peu ou pas transformés. Un troisième type de porosité, correspondant à une porosité « texturale complexe », est également proposé.

Les ACPs sont décrites en commençant par l'étage collinéen

4.2.1 Étage collinéen

L'ACP réalisée à cet étage (figure 7) explique par ces deux premiers axes quasiment 90% de la variance des paramètres considérés. L'ensemble des variables contribue de manière très importante à l'espace d'ordination. Cette analyse sépare clairement les échantillons présentant une porosité exclusivement texturale, caractérisée par une PST et des pores d'assemblages élevés ainsi que de forts coefficients de kurtosis et de skewness (en violet sur la figure 7). Les échantillons à porosité dite structurale sont caractérisés par des indices de Shannon élevés, une diversité porale forte et des

valeurs de pores tubulaires et fissuraux plus élevés (en vert sur la figure). Les échantillons qui présentent les deux types de porosité (texturale et structurale), dus à la superposition de plusieurs horizons, se regroupent au centre de la projection (en noir sur la figure).

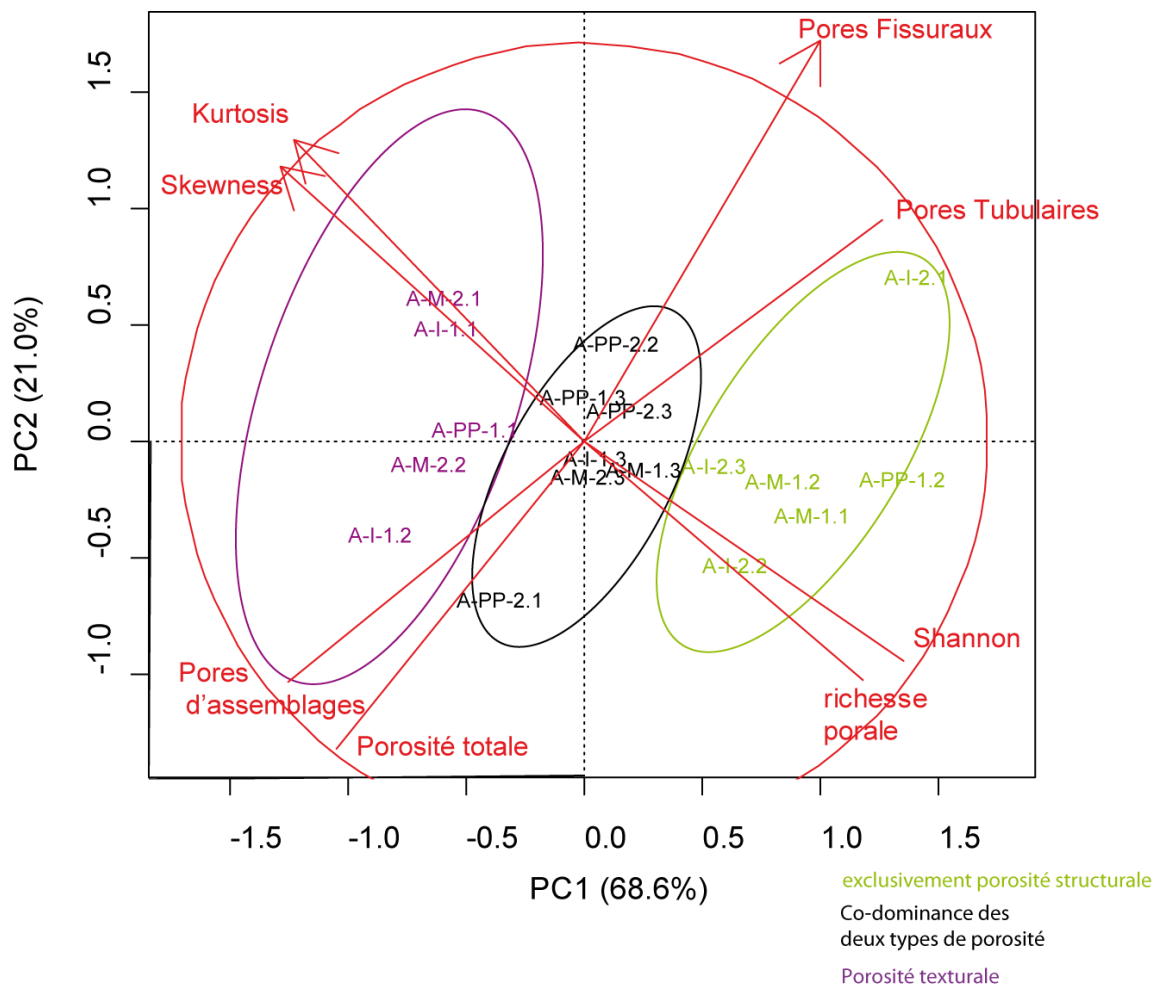


Figure 7: Projection dans le plan 1-2 de l'ACP effectuée avec les échantillons de l'étage collinéen (projection en scaling 1).

4.2.2 Étage montagnard

L'ACP réalisée à cet étage explique 80% de la variance sur les deux premiers axes (figure 8). Mise à part la richesse porale, tous les paramètres contribuent fortement à cette projection. Les variables s'expriment de la même manière qu'à l'étage collinéen et séparent les échantillons définis comme structurés de ceux présentant une double structure. Les échantillons totalement caractérisés par une porosité texturale sont absents, à l'exception d'un seul pour lequel la présence de squelette le conduit potentiellement à se grouper avec le groupe des échantillons présentant les deux types de porosité. C'est ce type de porosité qui est qualifié de « porosité texturale complexe » (en bleu sur la figure 8).

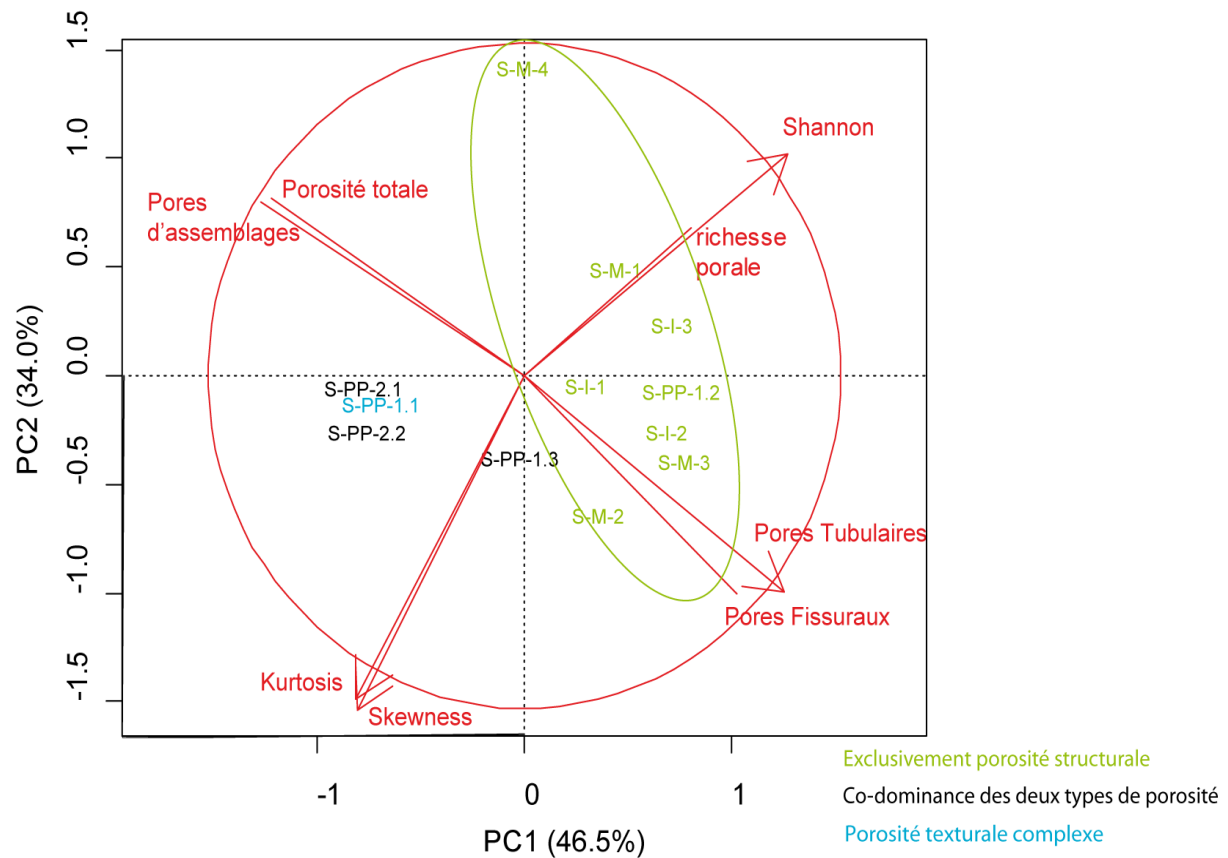


Figure 8: Projection dans le plan 1-2 de l'ACP effectuée avec les échantillons de l'étage montagnard (projection en scaling 1).

4.2.3 Étage subalpin

Enfin, l'ACP réalisée sur 14 échantillons à l'étage subalpin intègre 74% de la variance sur les deux premiers axes (figure 9). Sur cette projection, les descripteurs tels que l'indice de Shannon, les coefficients de kurtosis et de skewness s'expriment fortement et s'opposent tout comme dans les précédentes ACPs. La porosité surfacique totale est ici principalement exprimée le long de la deuxième composante et toujours fortement corrélée à la porosité d'assemblage. Les pores tubulaires et fissuraux contribuent moins à la formation des composantes qu'ils ne contribuent aux deux autres étages. Les échantillons présentant une porosité texturale s'opposent fortement à ceux présentant une porosité structurale le long du premier axe. La position des autres échantillons n'est pas aussi intermédiaire que sur les ACPs effectuées aux deux autres étages.

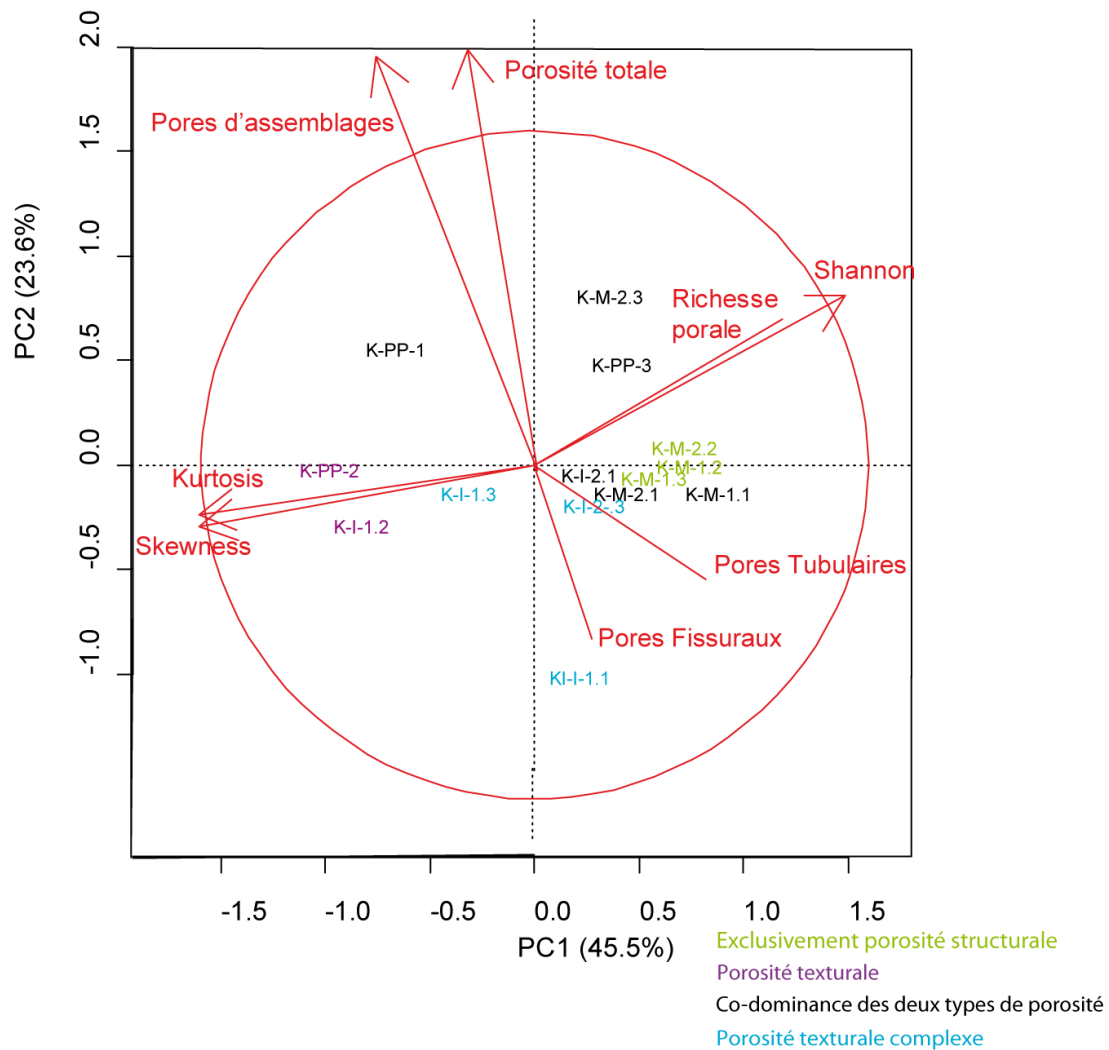


Figure 9: Projection dans le plan 1-2 de l'ACP effectuée avec les échantillons de l'étage subalpin (projection en scaling 1).

4.3 Porosité structurale vs. porosité texturale

Globalement, et ceci est particulièrement bien illustré à l'étage collinéen, les échantillons se séparent principalement le long du premier axe des ACPs. L'observation visuelle de ces lames permet de mettre en évidence que cette répartition est liée à des types de porosité caractéristiques : texturale vs. structurale. Quatre groupes d'échantillons ont été mis en évidence, dès lors, il est intéressant de comparer les différents descripteurs de porosité en fonction de ces groupes, tous étages confondus. De nouveaux graphiques et tests statistiques (ANOVAS) ont été effectués dans ce sens et sont illustrés sur la figure 10.

Les échantillons présentant une porosité structurale sont caractérisés par des valeurs de porosités totales et de pourcentages de pores d'assemblages les plus bas, et par des pourcentages de pores tubulaires et fissuraux plus élevés. Ils présentent également les indices de diversité les plus forts, et les plus faibles coefficients de skewness et kurtosis. Ils s'opposent totalement et significativement pour tous les descripteurs aux échantillons présentant une porosité texturale. Les échantillons à porosité texturale complexe ou ceux présentant les deux types de porosité sont, selon le descripteur

considéré, significativement différents ou non des échantillons à porosité structurale. En effet, les échantillons à porosité structurale ou texturale complexe ne se différencient pas sur les valeurs de porosité totale ou sur les types de pores. Ils se différencient concernant les indices de Shannon, la richesse porale et le coefficient de skewness. Les échantillons présentant les deux types de porosité sont similaires aux échantillons à porosité structurale concernant la richesse porale, mais significativement différents pour tous les autres descripteurs.

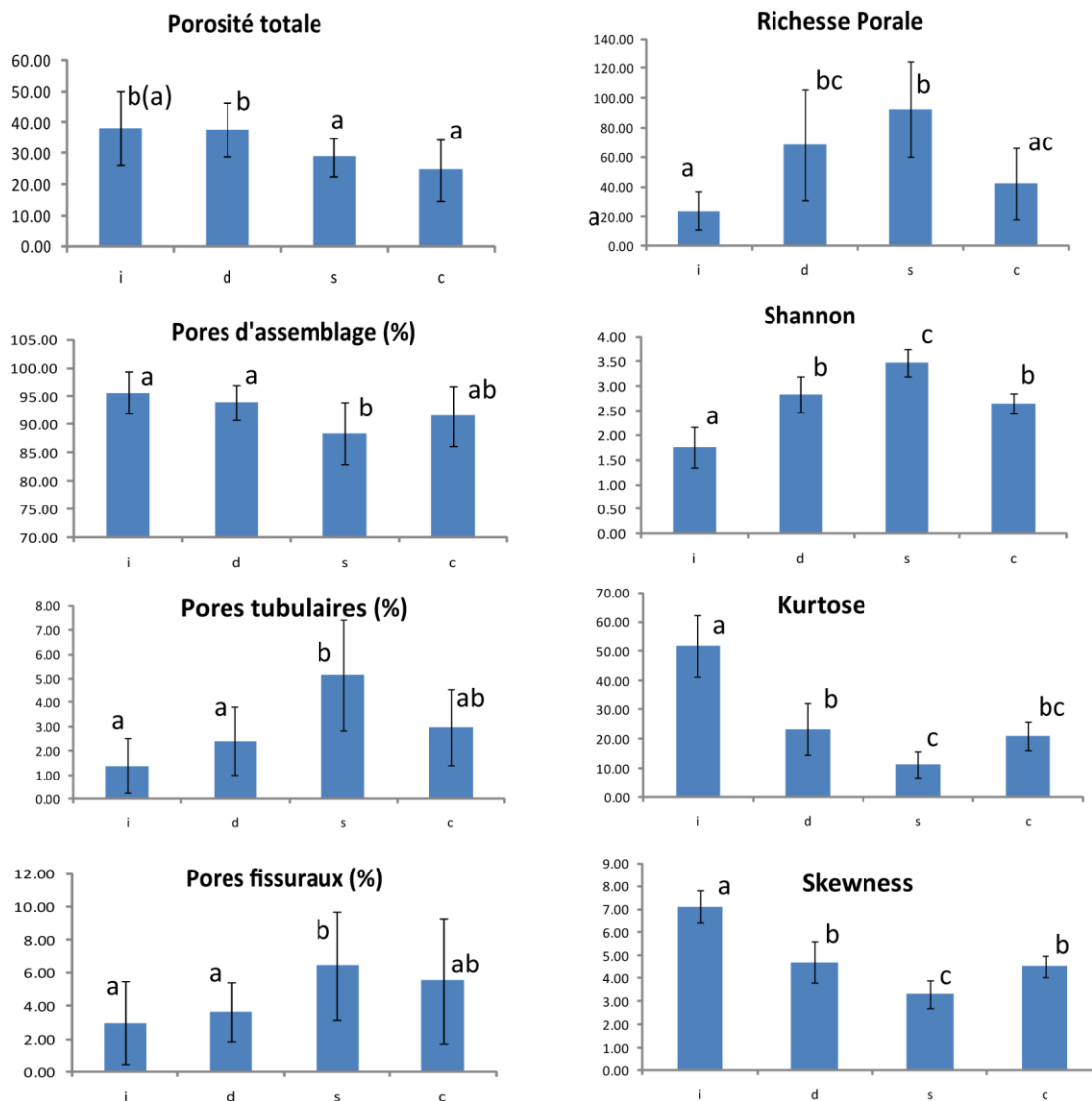


Figure 10: Histogrammes présentant les différents paramètres de porosité comparant les différents types de structures définies. i: porosité texturale, d: juxtaposition des deux porosités, s: porosité structurale, c: porosité texturale complexe. Les lettres minuscules sont les résultats des ANOVAs comparant les différents types de structure.

4.4 Relation entre agrégats et porosité (sur 37 échantillons)

Le tableau 2 et la figure 11 montrent qu'il existe des corrélations fortes entre le WSA et certains paramètres de la porosité. Ceci est moins évident pour le MWD, bien que certaines corrélations soient aussi significatives. En effet, pour le nombre d'échantillons considéré (37), le coefficient r de Pearson est significatif à 0,33 ($p < 0.05$).

La figure 11 illustre que la corrélation entre le WSA et l'indice de Shannon est retrouvée à tous les étages. Les coefficients r de Pearson sont respectivement de 0,89, 0,57 et 0,77 pour l'étage collinéen, montagnard et subalpin. Les coefficients de pentes et les constantes des droites de régressions sont très similaires (respectivement de 29,6 à 32,8 et de 45,9 à 49,5).

Tableau 2: Corrélations de Pearson entre le WSA et le MWD et les paramètres de porosité

N=37	PST	Tubu.	Fissu.	Assemb.	Tubu%	Fissu. %	Assemb. %	Shannon	Skew.	Kurt.
WSA	-0.26	0.23	0.07	-0.47	0.32	0.24	-0.28	0.81	-0.80	-0.77
MWD	-0.23	-0.24	-0.35	-0.32	-0.10	-0.09	0.10	0.52	-0.50	-0.53

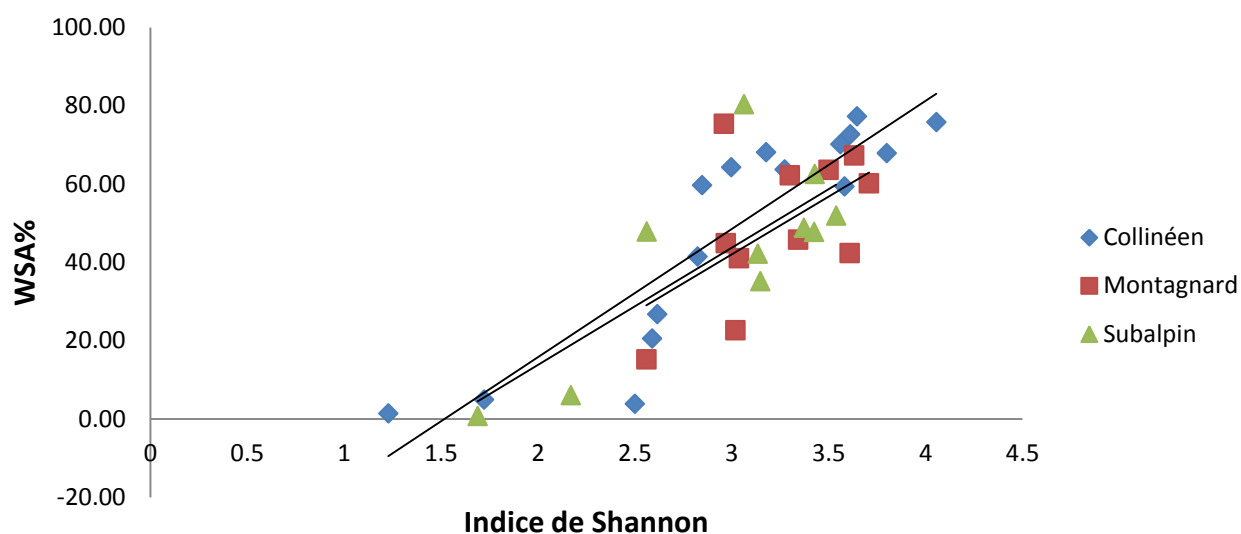


Figure 11: Relation entre l'indice de Shannon et WSA. Les coefficients des droites de régressions sont fournis dans le texte.

5 Discussion

L'analyse des tranches polies a permis l'observation et la quantification de la porosité sur 44 échantillons de sol hétérogènes quant à leur texture mais aussi leur structure. Les différents paramètres mesurés pour cette analyse se révèlent souvent corrélés entre eux et ont pu se réduire en quelques axes dans les ACPs. Globalement, le spectre de la taille des pores est unimodal, avec un pic important à 60 μm . La macroporosité étant seulement considérée dans cette analyse, elle peut expliquer ces courbes. Dans les études considérant également la microporosité, il n'est pas rare d'avoir des courbes bi- ou trimodales. Fiès et Bruand (1998) testant la porosité dans des mélanges à proportions variables d'argiles, limons et sables, rapportent une taille de pores de 10 à 100 μm attribuable à la porosité lacunaire créée par les particules de sables, celle créée par les limons étant inférieure à 10 μm . Cette porosité attribuable aux sables est nettement visible sur la figure 4, avec des courbes présentant une distribution très pointue. Ce pic est d'ailleurs présent dans tous les échantillons, indiquant que, même avec une structure visible, les sols restent marqués par une porosité texturale (Lipiec et al., 2007).

Globalement, les macroporosités totales estimées par cette analyse sont très hétérogènes entre les différents sols. En moyenne, la porosité relevée est de 33%, avec un minimum de 11% et un maximum de 60%. Cette porosité ne concernant que les pores supérieurs à 60 μm , les sols alluviaux se révèlent donc être très poreux. Pour comparaison, Pagliali et Denobili (1993) rapportent une porosité de 19,7 % dans un champ sans labour contre 28 % avec labour (pores supérieurs à 30 μm). À l'extrême, Prado et al. (2009) recensent une porosité de 80% dans des andosols (pores supérieurs à 11 μm).

5.1 Gradient altitudinal et gradient de végétation

Sur l'ensemble des paramètres étudiés, seule la porosité totale discrimine l'étage collinéen, avec une porosité plus élevée, de l'étage subalpin. Un tel résultat nous a paru dans un premier temps difficile à expliquer. Nous avons donc reconsidéré cette donnée en ré-analysant les lames et en déduisant la surface représentée par le squelette sur chaque tranche de l'étage subalpin et montagnard. Ceci nous a permis de rapporter la porosité observée à la surface occupée par la terre fine. Le résultat était net, les différences entre étages n'existaient plus, ce qui soulève, en fonction des objectifs souhaités, l'importance de considérer ou non le squelette dans une telle analyse. L'absence de différence dans les autres paramètres étudiés révèle que, globalement, la porosité des sols ne répond ni à un gradient climatique, ni aux gradients des paramètres physico-chimiques des sols le long de ce gradient altitudinal.

Les paramètres extraits des courbes de distribution de la taille des pores semblent par contre différencier les stades de végétation. La richesse porale augmente, mais le résultat n'est pas significatif à tous les étages. Cette constatation est également valable pour les indices de Shannon. À l'inverse, les coefficients de kurtosis et de skewness tendent à diminuer le long des gradients de

végétation. Concernant la forme des pores, il n'y a qu'au subalpin que les sols des forêts matures présentent des pores tubulaires et fissuraux plus importants en taille que les forêts post-pionnières. Toutes ces variables, qui se sont révélées être ensuite très caractéristiques d'un type de porosité (texturale ou structurale), reflètent finalement un état évolutif dans les 10 premiers centimètres des sols qui est très hétérogène au sein d'un même stade de végétation. De plus, la présence de dépôts récents en surface des sols des étages montagnard et collinéen conduit à masquer l'état évolutif des sols s'exprimant sur une épaisseur et/ou une profondeur plus importante. Une analyse de toute la surface des tranches (17 cm x 9cm) serait à envisager bien qu'elle impliquerait une diminution de la résolution.

5.2 Porosité texturale vs. porosité structurale

Les analyses en composantes principales, combinées à l'observation des lames, ont permis de mettre en évidence différents types de porosité : porosité structurale, porosité texturale (simple ou complexe) et superposition des deux types de porosité (double porosité). L'indice de Shannon, qui est une variable contribuant fortement à la séparation de ces groupes dans les ACPs, est aussi fortement corrélé avec le WSA (analyse des 37 échantillons supplémentaires). Ceci confirme que l'observation visuelle de ces lames et leur séparation en plusieurs groupes a aussi un sens du point de vue de l'agrégation. À ce stade, il est donc possible d'affirmer que l'agrégation des sols conduise à une diversification de la taille des pores.

Les échantillons présentant une porosité structurale ou une porosité texturale complexe présentent une PST plus faible que les échantillons à double porosité ou à porosité texturale simple. Pour rappel, l'analyse considère les macropores d'une taille supérieure à 60 μm . Pour ce qui est des échantillons à porosité complexe, ce résultat peut s'expliquer par l'importante surface occupée par le squelette et par conséquent, une surface moindre de porosité comme expliqué au paragraphe 4.1. Pour ce qui est des échantillons à porosité structurale, l'explication n'est pas évidente, mais s'attribue probablement à un effet texture. D'une manière générale, les tranches à porosité texturale sont caractérisées par des dépôts de sables. La porosité élevée de ces horizons reflète donc l'agencement des grains minéraux de sable. Des échantillons supplémentaires de sédiments à texture plus fines et sans structure pédologique ont été analysés et montrent des PST très faibles (10%). Retrouver de tels horizons est rare dans notre étude et est attribué au fait que, très rapidement, les textures fines sont colonisées par la faune et donc subissent une transformation biologique. Cependant, seules des expérimentations en laboratoire, testant des échantillons de même granulométrie et à des stades de structuration différents, permettraient de réellement tester l'effet de la structuration (biologique) sur ce paramètre de macroporosité totale. On peut supposer, pour les textures sableuses, que la PST diminue avec la structuration, étant donné que la formation d'agrégats implique aussi la création de pores plus fins (Horn et Smucker, 2005). Cependant, la porosité inter-agrégats pourrait aussi compenser la diminution de macroporosité texturale perdue par la structuration. À l'inverse, on peut supposer pour les textures plus fines, principalement dominées initialement par des micropores, une augmentation de la PST avec la structuration grâce à la création d'une macroporosité inter- et intra-agrégats.

L'analyse de la forme des pores conduit également à différencier les sols à porosité structurale des sols à porosité texturale simple ou présentant une double porosité. L'activité biologique à l'origine des pores tubulaires (vers de terre, racines de plantes) et les pores fissuraux, également appelés « cracks » ou encore « elongated », réfèrent à une porosité inter-agrégats (Li et al., 2004 ; Hallaire et al., 1994). Il est donc tout à fait cohérent de les retrouver en plus grand nombre dans les sols à structuration biologique. Les valeurs absolues de ces pores sont étonnamment faibles si l'on réfère à l'observation visuelle des images (voir annexe 9). La très forte connectivité des pores a pu conduire le logiciel d'analyse à classer certains d'entre eux dans une porosité d'assemblage, compte tenu de l'impossibilité de les individualiser. Bien que ces valeurs discriminent les échantillons à structure biologique de ceux à structure sédimentaire, une quantification manuelle de ces pores (par utilisation d'une grille et d'un comptage d'occurrence de ces différentes formes de pores) pourrait s'avérer pertinente.

Enfin, ce sont tous les paramètres obtenus à partir des courbes de la distribution de la taille des pores qui permettent non seulement de discriminer les porosités texturales des porosités structurales, mais également la porosité texturale complexe. L'indice de Shannon, les coefficients de skewness et de kurtosis, s'avèrent être de bons indices pour caractériser les spectres de porosité. Ces indices sont, pour tous les étages, les paramètres les plus contributifs à la séparation des différents types de porosité proposés. L'indice de Shannon, en tant que mesure d'entropie d'un système (Frontier et al., 2008), a tout son sens dans cette étude de structuration biologique des sols dans la mesure il témoigne d'une complexification. Finalement, la richesse porale, en ne discriminant pas les échantillons à double porosité, conserve l'information d'une structure enfouie. L'indice de Shannon par conséquent s'abaisse, dû à la dominance de quelques classes de pores caractérisant le nouveau dépôt.

6 Synthèse des parties A et B

L'analyse des agrégats a permis de mettre en évidence l'importance des vers de terre dans la structuration des sols. Cette activité lombricienne ne peut toutefois se mettre en place dans des environnements « hostiles » que sont des sols très sableux pour lesquels leur structuration est donc fortement ralentie.

Le rôle des vers de terre est particulièrement important en milieu alluvial car ce sont eux qui vont assurer l'intégration de la matière organique dans les sédiments et faire naître un sol fertile, nécessaire pour l'établissement des successions végétales et la maturation de l'écosystème (Frontier et al., 2008 ; Pautou, 1984). Leur activité de bioturbation, par la création de galeries et de leurs déjections enrichies en matière organique et nutriments essentiels à la croissance des plantes (par rapport au sédiment environnant) deviennent des sites préférentiels à la colonisation racinaire et à une activité microbienne importante (Tiunov et Scheu, 2000 ; Le Bayon et Binet, 2006 ; Logsdon et Linden, 1992). Ces organismes contribuent en retour à la stabilité des agrégats à différentes échelles temporelles et spatiales selon les modèles hiérarchiques de l'agrégation (Tisdall et Oades, 1982).

La mise en lien de l'étude des agrégats avec la porosité des sols permet d'affirmer et de quantifier que la structure mise en place par les vers de terre conduit à une diversification et à une complexification du système poral, en taille et en forme. Leur rôle en tant qu'ingénieurs des écosystèmes est donc clairement démontré. Les différentes photos de lames minces en annexe 9 illustrent la structure qui leur est fortement attribuable. Les conséquences fonctionnelles de la structuration des sols dans de tels environnements sont évidentes. Les flux d'eau sont modifiés, ils deviennent multidimensionnels (Horn, 1994 ; Slawiński et al., 2011) et le sol acquiert par conséquent ses propres réserves en eau. La porosité en se complexifiant conduit à l'apparition de nouveaux habitats où une diversité plus importante d'organismes, de fonctions et d'interactions complexes prennent place (Brown et al., 2000). Le fonctionnement du sol acquiert finalement une nouvelle dimension, où les régulations internes peuvent supplanter progressivement celles de la dynamique alluviale.

Enfin, le carbone organique, en contribuant à la structuration des sols, se retrouve piégé en différents endroits de cette structure (Lutzow et al., 2006). La relation des stocks de macroagrégats avec les stocks de C_{org} illustrée en figure 12 met clairement en évidence le rôle des macroagrégats dans la séquestration du carbone. Les corrélations, hautement significatives à tous les étages altitudinaux, généralisent cette affirmation. Cependant, le potentiel de stockage des sols alluviaux à l'étage subalpin se révèle bien supérieur par rapport aux étages montagnard et collinéen qui montrent des potentiels de stockage assez similaires. Une même quantité de carbone est ainsi stockée dans une moindre quantité d'agrégats à l'étage subalpin. Le facteur climatique qui induit une minéralisation moindre est responsable de ce résultat. Dans des problématiques de changements globaux, ce résultat démontre que les sols de l'étage subalpin, plus que ceux de l'étage montagnard, seraient fortement touchés par une augmentation des températures. De plus, étant donné que les agrégats à cet étage se montrent fortement liés à ces teneurs en carbone total, une conséquence négative sur leur stabilité peut également être supposée en cas d'augmentation des températures. Dans un tel cas de minéralisation plus importante de la matière organique, la dynamique alluviale pourrait être plus destructrice sur ces sols, potentiellement moins résistants à l'érosion.

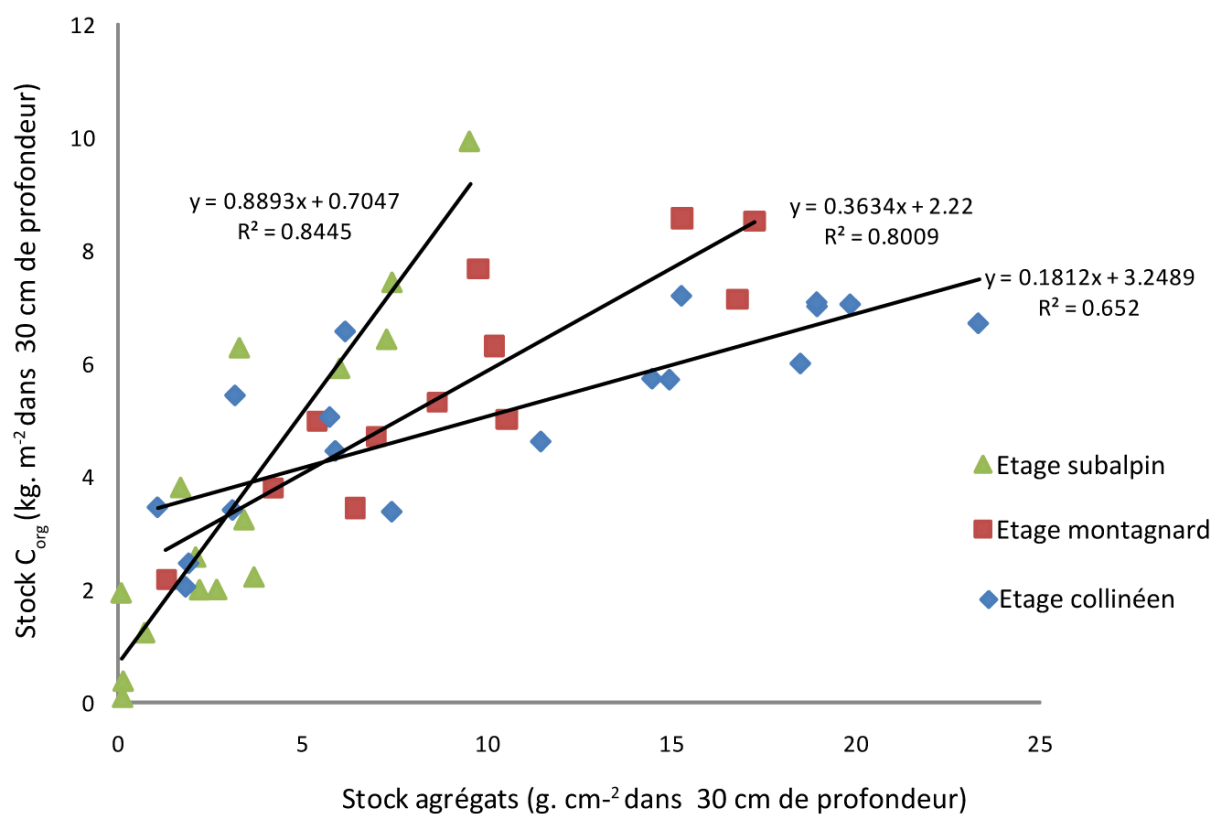


Figure 12 : Corrélation entre les stocks de carbone organique (C_{org}) et les stocks d'agrégats dans les 30 premiers centimètres du sol. Les 3 étages altitudinaux sont représentés.

Chapitre 6: Synthèse générale

L'objectif de cette étude était de comprendre quels sont les facteurs majeurs intervenant dans les premières étapes de formation des sols et de leur structuration en se focalisant sur la formation de l'horizon organo-minéral. Pour atteindre cet objectif, les sols alluviaux ont été choisis pour diverses raisons, notamment celle qu'ils représentent des modèles idéaux pour étudier les premières étapes de pédogenèse.

En consultant la littérature, force est de constater que les études sur sols jeunes en milieux naturels sont extrêmement rares. Ce sont des sols qui sont certes peu différenciés d'un point de vue évolutif (Bureau et al., 1994; Gallandat et al., 1993), mais la mise en place de l'horizon organo-minéral se montre extrêmement rapide. En outre, la possibilité de retrouver des cours d'eau à toutes les altitudes permet, dans des écosystèmes comparables, d'étudier l'impact du climat sur les processus de pédogenèse (ici principalement la température). La mosaïque de végétation à des stades évolutifs différents permet également de travailler à des échelles qui reflètent une production croissante de matière organique, autre composante de l'équation de la pédogénèse, ceci étant inclus dans une dimension temporelle. Finalement, et non le moindre, la nature même du matériel minéral parental : alors que l'altération physique des roches est progressive et nécessite un facteur temps considérable, les sédiments transportés et déposés par les rivières correspondent à la roche altérée prête à accueillir la vie. Le milieu est ainsi potentiellement rapidement colonisable et transformable par la végétation et la pédofaune.

Ces conditions particulières reflétant les écosystèmes alluviaux sont autant d'atouts permettant d'étudier et de mieux comprendre *in fine* les premières étapes de pédogenèse. La dynamique fluviale représente également une composante essentielle du système et régule le fonctionnement au travers d'épisodes de crues, d'érosions et de dépôts de sédiments et d'apports de matière organique exogène ou endogène.

1 L'approche par niveau d'intégration, application au sol

Sur les 45 situations étudiées, il serait tout à fait pertinent de parler d'hétérogénéité. Cette hétérogénéité est recensée d'un point de vue de la mise en place des sols, de leur degré d'évolution, de leur structure ainsi qu'au niveau des communautés lombriciennes. Cette hétérogénéité, qui fait la richesse et la typicité de ces milieux alluviaux, est donc caractéristique de systèmes encore naturels. Selon l'échelle d'appréhension du système, les résultats que nous avons obtenus révèlent des subtilités différentes. Ainsi, à l'échelle du bassin versant, nous avons démontré que les trois étages altitudinaux, assimilés à trois secteurs fonctionnels, montrent des différences de fonctionnement et de mise en place des sols, attribuables à la dynamique fluviale et au climat (granulométrie globale, profondeur des sols, évolution pédologique, certaines espèces de vers de terre). Les étages collinéen et subalpin présentent des différences fortes et l'étage montagnard montre des caractéristiques intermédiaires. Au contraire, pour d'autres variables mesurées, ces secteurs ne se différencient globalement pas (stocks de carbone organique, WSA et porosité). À l'échelle des unités

fonctionnelles, des gradients d'évolution pédologique et de structure ont pu être grossièrement corrélés avec les gradients de végétation, principalement aux étages montagnard et subalpin. La révélation de ces gradients pédologiques repose toutefois sur des descripteurs propres à chaque secteur fonctionnel, démontrant une fois de plus la pertinence de ce niveau hiérarchique. Finalement, c'est à l'échelle du méso-habitat que les données relatives à la structure s'expliquent le mieux. C'est d'ailleurs en considérant cette échelle que s'explique le manque de validation des gradients attendus à l'étage collinéen. Plus les niveaux d'intégration sont petits, et plus les différences à des échelles plus fines du sol s'expliquent, démontrant ainsi la pertinence de l'approche de l'hydrosystème fluvial selon Petts et Amoros (1996), pour laquelle une mosaïque d'habitats est retrouvée au sein de chaque niveau d'intégration. Cette approche est fidèle au concept des « niveaux d'intégration cruciaux » selon Frontier et al. (2008), déterminant les échelles d'observations utiles pour l'étude de systèmes complexes.

Au travers des deux gradients que nous avons choisis (altitude, évolution de la végétation), notre travail s'est aussi révélé pertinent s'agissant de l'étude de la colonisation et de l'établissement des communautés lombriciennes. Le graphique ci-dessous, issu d'une classification ascendante hiérarchique, démontre que les sols caractérisés par leur communauté lombricienne ne se regroupent pas fondamentalement en fonction de l'altitude.

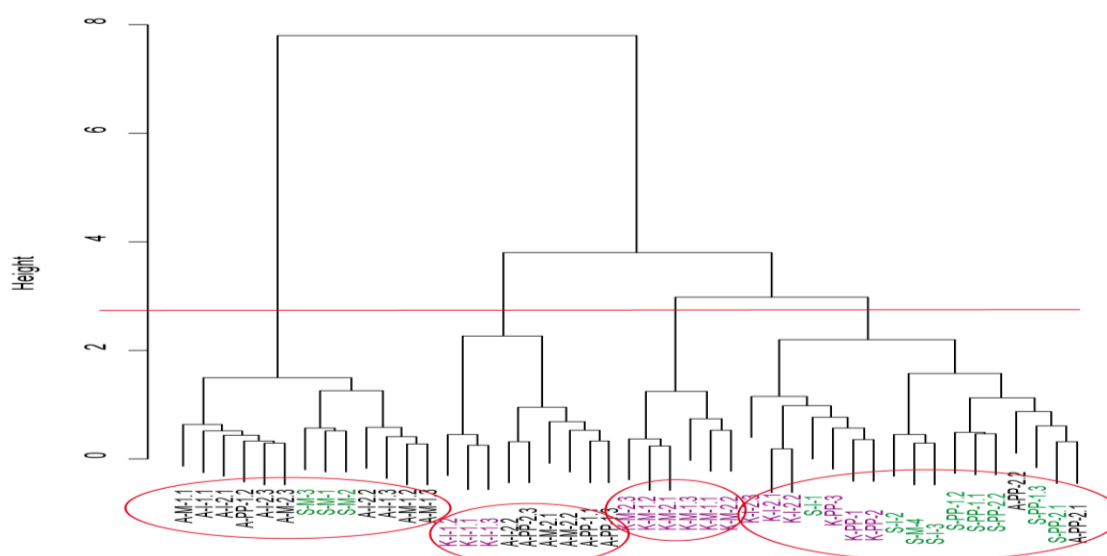


Figure 1 : Classification ascendante hiérarchique réalisée à partir de la matrice espèce en considérant chaque point d'échantillonnage (profil de sol) comme indépendant. En noir : profils de sol de l'étage collinéen, en vert : étage montagnard, en violet : étage subalpin

En effet, des changements dans la composition des communautés ont pu être mis en évidence de manière similaire aux trois altitudes avec toutefois des espèces caractéristiques, voire indicatrices, de certains étages altitudinaux (exemple de *L. moliboëus*). C'est toutefois principalement le long de gradients pédologiques et de dynamique alluviale que ces changements ont été observés alors que les facteurs « végétation » et « altitude » sont intervenus dans une moindre mesure, ou alors étaient corrélés aux paramètres pédologiques (exemple de vers de terre anéciques tels que *A. cali. nocturna* fortement corrélés à la profondeur du sol). Ces changements se traduisent principalement par une

modification des proportions relatives des espèces plus que par l'apparition ou la disparition totale d'espèces caractéristiques. L'étude de David Zigerli (2010) menée sur les populations de collemboles va également dans ce sens en ne considérant que le rang systématique du genre. Dès lors, malgré la jeunesse de ces sols et leur faible degré d'évolution pédologique, des gradients se révèlent suffisamment forts pour engendrer des changements dans les communautés pédofaunistiques. Ces communautés se révèlent donc être de très bons indicateurs du degré d'évolution des sols alluviaux ; ainsi, un modèle généralisable à l'ensemble des zones alluviales, à l'exception des marges pro glaciaires, peut être proposé (voir schéma synthèse p.133).

2 La structuration de l'horizon organo-minéral

Les sols que nous avons étudiés, issus de sédiments à fortes teneurs en calcaire, offrent un environnement propice pour l'établissement de la structure, les carbonates empêchant entre autres le processus de dispersion des argiles. Dans ce cadre favorable, les données relatives à la structure, à l'échelle de l'horizon, ont tout de même montré une hétérogénéité très forte. Cette hétérogénéité retrouvée à tous les étages altitudinaux démontre qu'un dénominateur commun aux secteurs fonctionnels agit sur la mise en place de la structure: la texture.

2.1 Le déterminisme de l'héritage textural sur le potentiel d'agrégation

Suite aux études de Guenat et al. (1999) et Bullinger-Weber et al. (2007) ainsi qu'à nos observations de terrain, la texture était en effet fortement suspectée d'influencer le développement et la structuration des horizons organo-minéraux. L'analyse des agrégats à l'échelle de l'horizon a donc réellement confirmé l'importance de ce facteur.

Ce facteur agit à deux niveaux, indirect et direct:

- Les sédiments de texture sableuse (principalement la classe « Sand ») ou plus grossière (squelette) empêchent la colonisation des vers structurants et intégrateurs de la matière organique au sol (vers de terre endogés et/ou anéciques). L'absence d'une telle activité biologique rend difficile la mise en place d'une structure selon les modèles de l'agrégation en milieu tempéré. Dans de tels types de sols, la structuration devient alors dépendante d'une activité biologique impliquant d'autres organismes comme les vers épigés, la mésofaune, les racines des plantes, l'activité bactérienne ou fongique. Concernant la mésofaune, cette dernière est fortement suspectée de ne pas réellement explorer et incorporer de la matière organique à la phase minérale du sol sans qu'elle soit préalablement enrichie en matière organique. L'étude de Gaëlle Monnat (2010) a mis en évidence que les racines (dans ce cas celles des aulnes blancs) et les hyphes de champignons n'ont pas agi sur la structure au bout de 5 mois d'expérimentation sur un sol à texture déjà plus favorable. Toutefois, il serait intéressant de tester ces activités sur du plus long terme, ce qui permettrait un apport progressif de matière organique au sol via la biomasse racinaire et/ou par les exsudats. Les vers épigés quant à eux

peuvent intervenir dans les premiers millimètres voire centimètres du sol, mais là aussi la formation d'agrégats organo-minéraux est limitée. Au vu de ces résultats, la mise en place d'un horizon organo-minéral et donc la structuration des sols exprimant ces textures est clairement ralentie (sols de K-I-1, K-I-2.3, A-M-2.1, A-PP-2.1 et 3, A-PP-2.1, S-PP-1.1 et 3 et sols de S-PP-2). Globalement, cette faible structuration n'entraîne pas de changement dans l'organisation de l'espace poral, qui exprime un caractère encore très sédimentaire, où seule la taille des particules minérales et leur arrangement conditionne le type de porosité qui est texturale.

- Le pourcentage de macroagrégats stables dans les autres classes texturales, où la colonisation par les vers structurants est possible, reste hautement dépendant de la texture. La figure 3 du chapitre 5A montre clairement un effet textural de première importance, où le potentiel d'agrégation ne semble pas similaire entre ces différentes classes. Des seuils de pourcentage de sol agrégé pourraient ainsi être proposés en fonction des classes granulométriques. L'agrégation entraîne par conséquent une modification de l'espace poral conduisant à l'apparition de tailles et de formes variées de pores, complexifiant et diversifiant les habitats pour des organismes plus petits.

2.2 Une compensation de la texture par la matière organique

À l'échelle de l'horizon, le carbone organique s'est aussi révélé être un bon indicateur du pourcentage d'agrégat, particulièrement à l'étage subalpin où les teneurs en argile sont plus faibles. Dans cette idée, et peut-être plus généralisable, nous proposons au regard de nos résultats, un seuil d'argile à 10% pour lequel le C_{org} contribuerait plus à l'agrégation que la texture. À ces textures est souvent associé un rapport C/N plus élevé traduisant une humification moins aboutie de la matière organique. Dès lors, une certaine compensation d'un moindre potentiel de structuration dû à la texture pourrait s'établir par des formes de matières organiques différentes.

Les valeurs de C_{org} dans notre étude reflètent donc de nombreuses formes possibles de matière organique : racines, matière organique particulaire et/ou humifiée, polysaccharides, microorganismes, etc. Une détermination qualitative de cette matière organique serait donc la prochaine étape de compréhension de son rôle, afin de déterminer les agents de stabilisation de la structure. De même, l'étude des facteurs contrôlant l'humification et la minéralisation de la matière organique en fonction de la texture des sols serait très pertinente afin de comprendre les différences des rapports C/N retrouvées au sein d'un même étage, ou encore d'une même unité de végétation.

2.3 Les vers en tant que bâtisseurs de la structure

Les structures organo-minérales acquises dans ces sols sont clairement d'origine biogène, issues principalement de l'activité lombricienne. Les horizons structurés pourraient ainsi être qualifiés de « drilosphériques ». Ceci démontre le rôle indispensable des lombriciens dans l'acquisition rapide d'une structure et donc dans la maturation du sol dans de tels écosystèmes. Ce résultat également obtenu dans l'étude de Strehler (2005) en sols artificiels généralise, à ces conditions de sols

particuliers où la roche est déjà fragmentée, le rôle majeur des communautés lombriciennes sur l'évolution des sols. L'activité de la mésofaune dans la formation et/ou l'évolution des horizons organo-minéraux est, quant à elle, supposée intervenir dans un deuxième temps suite à l'activité des vers, comme le suggère l'observation des lames minces. Une activité très localisée de cette faune peut aussi s'observer lors d'une présence de matière organique apportée avec les sédiments. L'activité de la mésofaune épigée ainsi que l'activité microbienne dans les sols seraient cependant à considérer, notamment s'agissant de leur rôle dans les processus de fragmentation et de digestion de la matière organique ainsi qu'au travers des activités de minéralisation.

L'effet dominant des vers de terre à la base du modèle hiérarchique des agrégats se formant dans ces sols jeunes (3^{ème} modèle selon Six et al., 2002) est donc clairement démontré.

L'absence de différence dans les données structure des horizons entre les étages subalpin et collinéen, caractérisés par des vers appartenant à différentes catégories écologiques (respectivement endogés et anéciques), démontre que ces deux catégories écologiques semblent se compenser d'un point de vue fonctionnel et que leur distinction n'est que de seconde importance dans la mise en place de la structure. Le rôle majeur de ces vers terre réside finalement dans le fait d'intégrer la matière organique au sédiment et de créer une structure à partir de laquelle les autres agents agrégeant (la texture, la matière organique, les formes du fer etc...) s'expriment dans le temps et dans l'espace à l'échelle de l'agrégat. Toutefois, il est important de noter que les biostructures observées sur le terrain étaient tout de même de taille plus importante (échelle du centimètre) dans les sols dominés par les anéciques. Le tamisage à 5 mm a malheureusement gommé ces différences.

3 Structure à l'échelle du profil de sol et pédogénèse

À l'échelle du profil de sol des étages montagnard et collinéen, l'activité des vers de terre, particulièrement celle des anéciques, s'est montrée très fortement corrélée avec les stocks de macroagrégats. Ceci confirme le rôle prépondérant de ces lombriciens dans le développement de l'épaisseur des horizons organo-minéraux et donc dans la pédogénèse. L'héritage textural des horizons sous-jacents apparaît aussi déterminant sur la possibilité de ces organismes à explorer le sol verticalement et ainsi modifier la structure par la formation de galeries et de déjections. L'effet texture réapparaît donc à une autre échelle, celle du profil de sol.

À l'étage subalpin, cette relation entre macroagrégat et biomasse des vers n'est pas évidente et démontre probablement l'effet des contraintes abiotiques sur l'expression du potentiel de l'activité des vers, ces contraintes abiotiques étant à cet étage à la fois liées au climat et à la dynamique alluviale.

Notre étude montre également que la formation de macroagrégats conduit à une séquestration du carbone. Cette relation linéaire trouvée à tous les étages démontre, même dans les sols les plus jeunes, le rôle de l'agrégation dans la protection de la matière organique. Le rôle que jouent les zones alluviales sur un stockage rapide de matière organique pourrait être un argument supplémentaire

quant à la nécessité de préserver ces écosystèmes, bien que des bilans de masse plus complets nécessiteraient d'être réalisés en prenant en compte la totalité de l'épaisseur du profil de sol et les pertes par érosion.

3.1 Évolution des sols : un réel effet climatique ou un gradient amont-aval très marqué ?

Les paramètres de structure à l'échelle de l'horizon ne se sont pas révélés différents entre les étages, laissant penser que le potentiel d'agrégation et leur stabilité ne sont pas affectés directement par un facteur climatique. Les processus d'agrégation sont assurés, et sont à tous les étages fortement affectés par la texture puis par le C_{org} .

Notre étude a aussi mis en évidence des différences nettes entre les étages, principalement à l'échelle du profil de sol et dans la qualité de la matière organique (rapport C/N). Ces différences sont attribuables à la dynamique alluviale et au facteur climatique mais à ce niveau de l'étude se pose la question d'attribuer la part relative de l'un ou l'autre facteur dans ces différences observées. L'absence de réplicats de zones alluviales aux mêmes altitudes que celles étudiées ne permet pas de trancher véritablement, mais cependant quelques pistes de réflexion peuvent être amenées.

Ainsi, alors que les paramètres relatifs à l'héritage textural et la profondeur de sol sont totalement attribuables au gradient amont-aval (érosion *versus* sédimentation) et à la géomorphologie fluviale (tresse *versus* méandres), l'évolution pédologique moins importante au subalpin mérite d'être questionnée.

Le sol K-M-1.3, le plus évolué, avec à la fois un pourcentage de macroagrégats stables des plus importants (80%) et une épaisseur de son horizon organo-minéral la plus importante également à cet étage, est aussi celui présentant l'accumulation de matière organique la plus épaisse et une forme d'humus la plus orientée vers un statut de mor. Ceci suggère que, même avec des conditions favorables à la structuration (texture fine, activité biologique et influence de la dynamique alluviale quasi nulle), le devenir de ces sols s'oriente dans ce type de direction. Aux étages montagnard et collinéen, même sur des sols présentant des textures sableuses et donc au sein desquels les vers anéciques et endogés sont quasiment absents, l'accumulation de la matière organique pouvant mener à des formes d'humus de type mor n'a pas lieu. Toute la matière organique arrivant à la surface est donc minéralisée (*sensu lato*). Ces résultats démontrent que le climat plus rude au subalpin ralentit les processus de minéralisation, ceci étant fortement attesté par les rapports C/N croissant avec l'altitude. Les températures, agissant sur la vitesse de décomposition, ainsi qu'une période d'activité biologique moins longue ne permettent pas une intégration ou une minéralisation totale de la litière, conduisant ainsi à une accumulation progressive dans le temps. L'accumulation de matière organique sur le sol, accompagnée de l'arrivée des épicéas dans les stades de succession les plus matures, engendre également une qualité de matière organique moins favorable à l'activité de la pédofaune, enclenchant une boucle de rétraction positive d'accumulation de matière organique et conduisant ces sols à exhiber ces formes d'humus particulières à double fonctionnement biologique. L'effet climatique est

donc ici mis en évidence, néanmoins, il est toujours possible de se questionner sur le devenir de ces formes d'humus si les vers anéciques, présents à cet étage mais hors de la zone alluviale, colonisent ces sols.

Toujours à l'étage subalpin, la stratification des dépôts est, à l'exception du profil K-M-1.3, toujours visible dans les trente premiers centimètres. L'absence d'anécique est une fois de plus soulevée à cet étage empêchant une homogénéisation verticale de la structure du sol comme retrouvée aux étages montagnard et collinéen. Cependant, la dynamique alluviale est ici impliquée dans le sens où la présence de dépôts à texture très grossière (type graviers, cailloux) dans les sols conduit à bloquer ce brassage vertical des horizons constitutifs du solum. Il en résulte une formation de l'horizon organo-minéral dépendante de l'épaisseur du dépôt colonisable par les vers, ainsi que des dépôts sous-jacents. La formation des horizons A se réalise par conséquent principalement dans une direction horizontale dans de telles situations. La conséquence de ces faibles épaisseurs de l'horizon organo-minéral peut aussi expliquer les concentrations plus importantes de C_{org} dans une épaisseur moindre (horizon Ah) (en plus de l'effet climat). Cette situation est en effet retrouvée à l'étage montagnard dans le profil S-M-4. Elle n'est par contre jamais retrouvée à l'étage collinéen, où les processus de minéralisation plus rapide permis par des températures plus élevées, empêchent une telle concentration du C_{org} dans les horizons.

3.2 Quel poids accorder au facteur temps dans la pédogenèse en milieu alluvial ?

En aucun cas, nous ne pouvons affirmer que ce facteur apparaît à l'échelle de la formation des agrégats, étant donné la très forte dépendance de ce paramètre aux caractéristiques texturales initiales. De plus, une moindre stabilité des agrégats dans les stades les plus jeunes aurait conduit à obtenir des diamètres d'agrégats plus petits ; or, le résultat du test de stabilité des agrégats du sol K-PP-3 démontre une taille de ces agrégats, pourtant nouvellement formés, similaire à ceux retrouvés dans les stades matures.

Les différences relevées entre les étages subalpin et collinéen concernant le degré d'évolution des sols démontrent que, via une activité biologique possible sur une période plus longue, les sols évoluent plus rapidement. Cependant, comme discuté plus haut, le gradient altitudinal reflétant également un gradient de température et de dynamique alluviale, il est difficile d'affirmer que le temps s'exprime ici comme un facteur clé dans la genèse de ces sols.

Des différences dans le degré d'évolution des sols en fonction du gradient de végétation choisi ont tout de même été recensées aux étages subalpin et montagnard, montrant que ce facteur « temps » intervenait, mais principalement en ce qui concerne les stocks et le développement de la structure du sol dans la dimension verticale de ce dernier. Le facteur temps reflète ici une perte du caractère alluvial des sols, lorsque les conditions biologiques et texturales le permettent. En effet, le sol d'A-M-2.1, présent dans une forêt mature et peu évolué, démontre bien que le facteur temps semble

secondaire. Cependant, le facteur temps de stabilisation testé est en réalité fondé sur la mise en place de la végétation. Or, dans les systèmes soumis à une dynamique naturelle, les phénomènes fréquents de rajeunissement, par érosion et/ou par sédimentation, ne permettent pas de définir un âge similaire entre la végétation et le sol, ce dernier se mettant en place progressivement par dépôts successifs. Chaque horizon sédimentaire dans le solum reflète donc un âge différent, les horizons en surface étant les plus récents. L'exemple des sols S-M-3 et S-M-2 (forêts matures) ayant été réalluvionnés illustre bien ces propos où, finalement, l'âge de cette couche sédimentaire est similaire à celle retrouvée dans les forêts plus jeunes ayant subies également ce rajeunissement. Cependant, l'intégration de ces sédiments et leur évolution au sein du profil de sol semble bien plus rapide dans les forêts matures, démontrant la résistance du fonctionnement de ces sols plus évolués face à une perturbation. Ces solums sont caractérisés dans leur fonctionnement par des régulations internes grâce auxquelles l'intégration de cette couche sédimentaire est facilitée et donc plus rapide, en comparaison avec les stades les plus « jeunes » où les régulations exogènes sont encore importantes. Ceci est attesté par les observations de terrain au site collinéen, où les dépôts dans les sols de la forêt A-M-1 visibles au moment du prélèvement ne l'étaient plus cinq mois plus tard.

Finalement, les différences dans le degré d'évolution des sols au sein d'une même unité de végétation sont fortement relevées à l'étage collinéen. Ceci démontre une fois de plus la rapidité à laquelle les processus pédologiques se déroulent lorsque les conditions à la fois texturales et biologiques sont favorables. En comparaison avec l'étage subalpin, la part biotique prend à l'étage collinéen toute son importance dans l'équation de la pédogenèse.

4 D'une phase biogéomorphique à la phase biologique : application au sol et aux communautés lombriciennes. Conséquences fonctionnelles sur l'écosystème

« *Un écosystème est, à l'instar de tout être vivant, une structure qui naît, évolue, mûrit, [...] en acquérant une complexité et des propriétés globales* » (Frontier et al., 2008). Même si les sols ne peuvent être considérés comme des écosystèmes, mais plutôt comme des systèmes écologiques (Gobat et al., 2010), ce concept lui est tout à fait adapté, et s'applique relativement bien dans le contexte alluvial.

Les unités fonctionnelles échantillonnées correspondraient aux deux dernières phases d'établissement de la végétation proposées par Corenblit et al. (2007) : la phase biogéomorphique et écologique.

Le schéma de synthèse (p.133) illustre en partie ce qui suit. Dès que la colonisation des sédiments par la végétation prend place, le système rentre dans une phase biogéomorphique, guidée à la fois par des processus autogènes et par la dynamique alluviale (dépôt, érosion, influence de la nappe).

Déterminées à la base par la texture des sédiments et sous contrôle de la dynamique alluviale, les communautés lombriciennes, pionnières et tolérantes de ces conditions instables, s'établissent sur des sédiments encore très pauvres en matière organique. À ce stade, deux grandes séries évolutives se mettent en place, dépendantes de la qualité initiale des sédiments :

- À partir d'une texture défavorable, les espèces épigées dominent et vont très peu transformer le substrat qu'elles colonisent. Leur activité se limitera en surface, à la fragmentation et à la digestion de la matière organique sans l'intégrer ou peu à la matière minérale. Si le sol se stabilise ainsi, les espèces épigées pionnières (*L. rubellus*) vont éventuellement être remplacées par d'autres espèces épigées (*D. octaedra*) qui ne modifieront pas plus le milieu. La pédogénèse se limite à une évolution telle que celle retrouvée dans le profil A-M-2.1 ou en altitude dans les sols de K-I-1. Le sol n'acquiert pas de nouvelles propriétés dans le temps qui lui est imparti dans ces milieux, l'eau n'est pas ou peu retenue, les processus de recyclage de matière organique et d'enrichissement du milieu sont faibles. Le milieu risque de s'assécher avec la perte de l'influence de la dynamique alluviale. De telles situations restent cependant fortement dépendantes de l'impact anthropique dans ces milieux, où des aménagements du cours d'eau peuvent provoquer une brutale stabilisation de ces sols conduisant d'ailleurs à une végétation comme celle retrouvée dans les unités 12 cartographiées (Gallandat et al., 1993). Le profil A-M-2.1 en est peut-être un exemple.

- À partir d'une texture favorable, les communautés de vers vont transformer ces sédiments en sol, et ainsi modifier le milieu. Les espèces endogées et épigées, accompagnées d'autres acteurs de la pédofaune, fragmentent et intègrent la matière organique dans les premiers centimètres puis progressivement en profondeur. Cette activité biologique est donc très dépendante de la dynamique fluviale, où finalement l'énergie exogène régule en grande partie ces communautés pionnières. Avec la stabilisation du système (aggradation, avulsion...), la phase biogéomorphique passe progressivement vers une phase écologique. De nouvelles espèces de vers de terre colonisent puis s'établissent dans un environnement déjà pré-transformé par les espèces pionnières. Ces espèces (*A. rosea*, *A. handlirshi*, *O. cyaneum*, *O. icterica*, *A. cali. noct.*) vont peu à peu rentrer en compétition, puis s'établir si le système se stabilise. Les agrégats et les stocks de matière organique plus importants et plus en profondeur, sont permis à la fois par les nouvelles communautés et les anciennes. Parallèlement, un système poral se met en place où connectivité et complexité sont de mise. L'établissement de toute une chaîne de réseaux trophiques complexes peut se mettre en place par la création d'habitats pour des espèces diverses en taille et dans leurs fonctions. Le système devient plus stable et les ressources en eau et en nutriments ne sont plus sous la dépendance de la dynamique alluviale, mais de la réserve du sol. Le « système sol » s'homogénéise dans son ensemble, le caractère alluvial s'efface, mais se complexifie dans son fonctionnement. Les processus sont plus lents, le recyclage de la matière organique plus important, le système s'autorégule. Le sol mûrit. Finalement, le système s'engage dans sa propre dynamique, mais son devenir reste néanmoins dépendant de l'hydrosystème qui garde le contrôle à de plus larges échelles spatiales et temporelles. En cas de crue de faible intensité (dépôts fins), on assiste à un faible rajeunissement, le système sol résiste. Eventuellement, les espèces pionnières reviennent mais seront rapidement remplacées par les espèces plus compétitives restées sur place. Si le rajeunissement est important (dépôt épais),

alors le système s'enfouit s'il n'y a plus de connectivité avec la surface. Des ressources en profondeur sont toujours présentes qui peuvent d'ailleurs expliquer certains décalages floristiques ou des décalages sol-végétation, si des végétaux restés en place, et exigeants quant à leur besoin nutritionnels, ont leurs racines dans ces horizons. Enfin, si le système est détruit par une forte crue (érosion), alors il y a exportation du sol. En fonction de la résistance de la structure (agrégats) durant le transport, de la distance parcourue et du degré de connectivité entre les différentes sous-unités de l'hydrosystème fluvial, cette structure pourra être redéposée plus en aval. L'héritage pédologique est dans ce cas envisagé, et pourra éventuellement accélérer la pédogenèse d'un sol situé plus en aval.

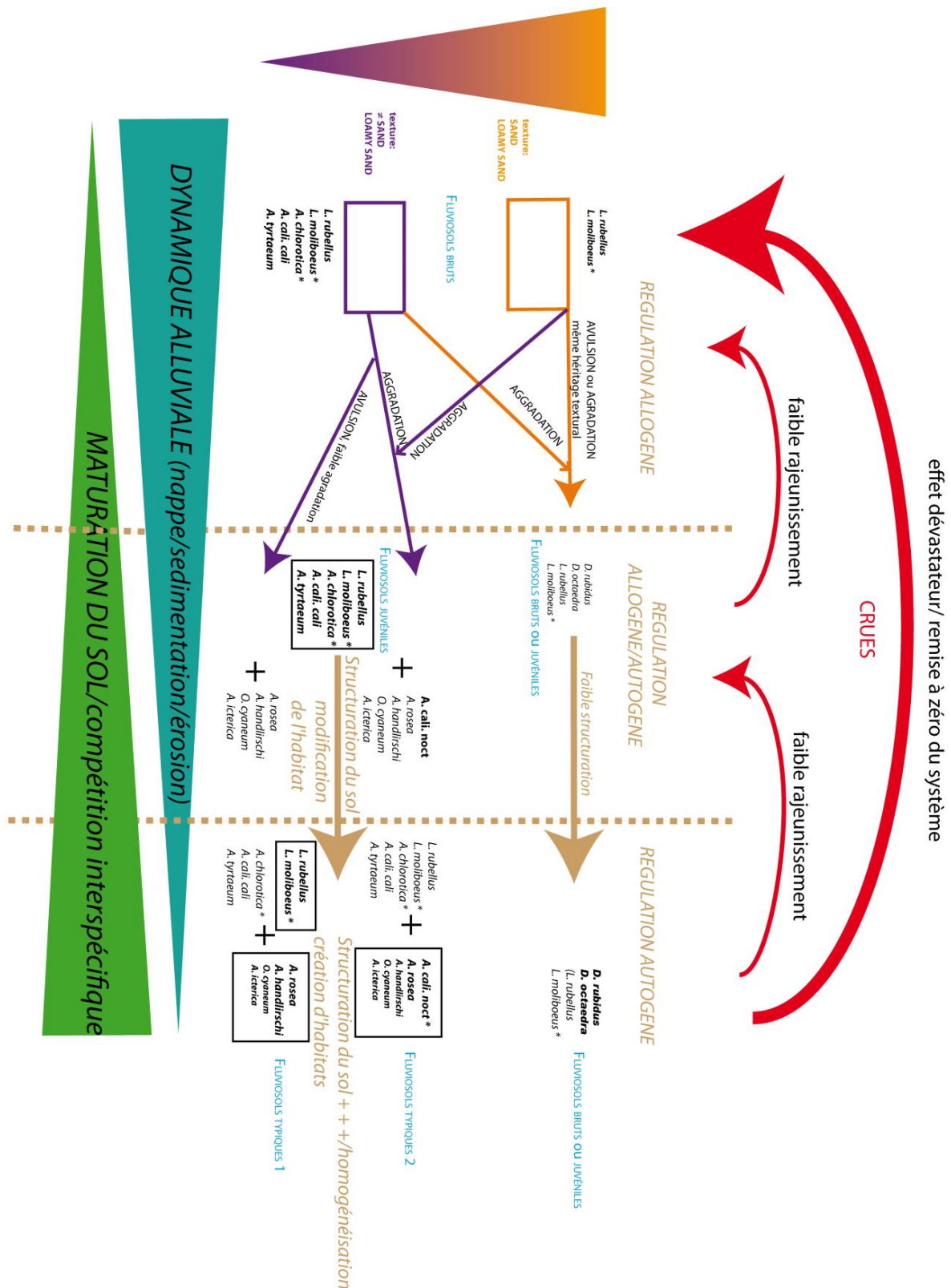


Schéma de synthèse : Modèle théorique de la pédogénèse et des communautés lombriciennes associées. * Espèces retrouvées à certaines altitudes. Les communautés caractéristiques sont encadrées et les espèces dominantes sont en gras.

Le facteur climatique ne figure pas sur ce schéma, mais se traduit par une accélération ou un ralentissement dans l'évolution des sols. Il est donc possible de retrouver dans la phase de régulation autogène/allogène des FLUVIOSOLS TYPIQUES aux étages collinéens et montagnards

5 Conclusion-Perspectives

Les 45 situations étudiées révèlent une très forte hétérogénéité de sols et de leur degré de structuration, pour laquelle l'approche par niveaux d'intégration se montre riche d'explications. L'état évolutif des sols s'est montré dépendant d'un contexte climatique mais surtout de la dynamique alluviale agissant depuis l'échelle du secteur fonctionnel jusqu'à celle du méso-habitat. La texture des sédiments s'est montrée de première importance dans la mise en place de la structure à l'échelle de l'horizon et du profil de sol. Cette structure se met en place très rapidement si la texture est favorable à la colonisation par les vers de terre. Des sols à des stades évolutifs différents au sein d'une même unité fonctionnelle témoignent de cet effet textural de première importance. Cependant, cette structure reste aussi hautement dépendante d'un grand nombre de facteurs non considérés dans cette étude qui mériteraient de nouvelles investigations. De nombreuses perspectives sont donc proposées dans ce cadre :

- Un fractionnement de la matière organique, et son analyse qualitative apporterait beaucoup d'informations quant à l'implication de différents types de matière organique dans l'agrégation. Le gradient amont-aval, et la compensation supposée entre le C_{org} et les argiles seraient particulièrement intéressants à élucider.
- L'étude en microcosme de Gaëlle Monnat (2010) pourrait être reconduite, sur une durée plus longue, et en y ajoutant une composante vers de terre. Ainsi, des vitesses de formation d'agrégats pourraient être estimées individuellement pour chacun des acteurs, et par leur interaction. Cette même expérimentation pourrait aussi être testée sur des sédiments de différentes textures, où les acteurs pourraient contribuer différemment en fonction de ce paramètre. Le potentiel d'agrégation par classe texturale pourrait être aussi appréhendé par une telle expérience.
- À l'échelle du profil de sol, le brassage du sol (bioturbation) conduisant à l'homogénéisation de dépôts de différentes textures au sein d'un même microcosme serait intéressant d'être testé avec différentes espèces de vers de terre, individuellement et/ou en combinaison.
- L'héritage pédologique, difficilement détectable par cette approche, mériterait d'être approfondi et quantifié. Les processus biologiques prenant place très rapidement, un échantillonnage immédiatement après des crues serait à envisager afin de l'estimer.
- Quel est l'impact de la structuration et donc de la complexification du système sol sur les communautés microbiennes et le reste de la pédofaune? Cette question mérite également toute son attention. Les sols que nous avons décrits présentent des gradients de structuration très forts, qui pourraient permettre d'entreprendre une telle recherche. Ceci a été en partie testé pour la pédofaune avec le travail de David Zigerli (2010) pour l'étage subalpin, mais mériterait d'être élargi à d'autres organismes, à des stades également plus matures à cet étage, et enfin aux autres altitudes.
- Finalement, les décalages sol-végétation qui ont été mis en évidence, peuvent aussi être le reflet d'un échantillonnage basé sur des cartes réalisées à grande échelle (1/10'000^{ème}). Des

relevés exhaustifs de la végétation en chaque point d'échantillonnage pourraient confirmer ou non ces décalages. En considérant en plus les différentes strates de végétation (herbacée, arbustive et arborescente) qui ne réagissent pas à la même vitesse face aux modifications de l'environnement et conduisant fréquemment dans ces milieux à des décalages floristiques, l'état évolutif du sol pourrait être finalement corrélé à l'une de ces strates. Le travail de thèse de René Amstutz (en cours), qui focalise sur les relations fines entre le sol et la végétation, devrait permettre de répondre en partie à ces questions de décalage entre les différents compartiments de l'écosystème.

BIBLIOGRAPHIE

- Alexander, E.B. et Burt, R., 1996. Soil development on moraines of Mendenhall Glacier, southeast Alaska .1. The moraines and soil morphology. *Geoderma* 72(1-2), 1-17.
- Allison, F.E., 1968 Soil aggregation—Some facts and fallacies as seen by a microbiologist. *Soil Science* 106, 136-143.
- Amezketta, E., 1999. Soil aggregate stability: A review. *Journal of Sustainable Agriculture* 14(2-3), 83-151.
- Ammer, S., Weber, K., Abs, C., Ammer, C. et Prietzel, J., 2006. Factors influencing the distribution and abundance of earthworm communities in pure and converted Scots pine stands. *Applied Soil Ecology* 33(1), 10-21.
- Amoros, C. et Wade, P.M., 1996. Ecological successions. In: G. Petts, C. Amoros (Eds.), *Fluvial Hydrosystems*. Chapman & Hall, London, pp. 211-241.
- Arduino, E., Barberis, E., Marsan, F.A., Zanini, E. et Franchini, M., 1986. IRON-OXIDES AND CLAY-MINERALS WITHIN PROFILES AS INDICATORS OF SOIL AGE IN NORTHERN ITALY. *Geoderma* 37(1), 45-55.
- Arnold, C. et Gobat, J.-M., 1998. Modifications texturales des sols alluviaux de la Sarine (Suisse) par les bryophytes. *Ecologie* 29, 483-492.
- Atlavinyte, O. et Payarskaite, A., 1962. The effect of erosion on earthworms (Lumbricidae) during the growing season. *Zool Zh* 41, 1631–1636.
- Ausden, M., Sutherland, W.J. et James, R., 2001. The effects of flooding lowland wet grassland on soil macroinvertebrate prey of breeding wading birds. *Journal of Applied Ecology* 38(2), 320-338.
- Baize, D. et Girard, M.-C., 2009. Référentiel pédologique 2008. Quae, Versailles.
- Barois, I., Villemin, G., Lavelle, P. et Toutain, F., 1993. Transformation of the soil structure through *Pontoscolex-Corethrurus* (oligochaeta) intestinal-tract. *Geoderma* 56(1-4), 57-66.
- Barto, E.K., Alt, F., Oelmann, Y., Wilcke, W. et Rillig, M.C., 2010. Contributions of biotic and abiotic factors to soil aggregation across a land use gradient. *Soil Biology & Biochemistry* 42(12), 2316-2324.
- Bastardie, F., Capowiez, 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(1), 3-16.

- Bechtold, J.S. et Naiman, R.J., 2009. A Quantitative Model of Soil Organic Matter Accumulation During Floodplain Primary Succession. *Ecosystems* 12(8), 1352-1368.
- Beylich, A. et Graefe, U., 2002. Annelid coenoses of wetlands representing different decomposer communities, Wetlands in Central Europe Soil organisms, soil ecological processes and trace gas emissions.
- Blanchart, E., Lavelle, P., Braudeau, E., LeBissonnais, Y. et Valentin, C., 1997. Regulation of soil structure by geophagous earthworm activities in humid savannas of Cote d'Ivoire. *Soil Biology & Biochemistry* 29(3-4), 431-439.
- Blanco-Canqui, H. et Lal, R., 2004. Mechanisms of Carbon Sequestration in Soil Aggregates. *Critical Reviews in Plant Sciences* 23(6), 481 - 504.
- Bohlen, P.J., 2002. Earthworms. In: R. Lal, M. Dekker (Eds.), *Encyclopedia of soil science*, pp. 370-373.
- Boix-Fayos, C., Calvo-Cases, A., Imeson, A.C. et Soriano-Soto, M.D., 2001. Influence of soil properties on the aggregation of some Mediterranean soils and the use of aggregate size and stability as land degradation indicators. *Catena* 44(1), 47-67.
- Bossuyt, H., Six, J. et Hendrix, P.F., 2006. Interactive effects of functionally different earthworm species on aggregation and incorporation and decomposition of newly added residue carbon. *Geoderma* 130(1-2), 14-25.
- Bouché, M.B., 1972. *Lombriciens de France, Ecologie et Systématique*. INRA Publ., Paris.
- Bouché, M.B., 1977. Stratégies lombriciennes. *Ecological Bulletins* (25), 122-132.
- Brady, N.C. et Weil, R.R., 2008. *The nature and Properties of Soils*. 14th ed. Person Education.
- Bronick, C.J. et Lal, R., 2005. Soil structure and management: a review. *Geoderma* 124(1-2), 3-22.
- 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(3-4), 177-198.
- Bullinger-Weber, G. et Gobat, J.M., 2006. Identification of facies models in alluvial soil formation: The case of a Swiss alpine floodplain. *Geomorphology* 74(1-4), 181-195.
- Bullinger-Weber, G., Le Bayon, R.C., Guenat, C. et Gobat, J.M., 2007. Influence of some physicochemical and biological parameters on soil structure formation in alluvial soils. *European Journal of Soil Biology* 43(1), 57-70.

- Bullinger-Weber, G., Guenat, C., Salomé, C., Gobat, J.-M. et Le Bayon, R.-C., 2012. Impact of flood deposits on earthworm communities in alder forests from a subalpine floodplain (Kandersteg, Switzerland). *European Journal of Soil Biology* 49(0), 5-11.
- Bureau, F., Guenat, C., Huner, K. et Vedy, J.C., 1994. Dynamique des sols et de la végétation en milieu alluvial carbonaté. *Ecologie* 25(4), 217-230.
- Burt, R. et Alexander, E.B., 1996. Soil development on moraines of Mendenhall Glacier, southeast Alaska .2. Chemical transformations and soil micromorphology. *Geoderma* 72(1-2), 19-36.
- Cabezas, A., Angulo-Martinez, M., Gonzalez-Sanchis, M., Jimenez, J.J. et Comin, F.A., 2010. Spatial variability in floodplain sedimentation: the use of generalized linear mixed-effects models. *Hydrol Earth Syst Sc* 14(8), 1655-1668.
- Campy, M. et Macaire, J.-J., 2003. *Géologie de la surface - Erosion, transfert et stockage dans les environnements continentaux*. Dunod, Paris.
- Cannavacciuolo, M., Bellido, A., Cluzeau, D., Gascuel, C. et Trehen, P., 1998. A geostatistical approach to the study of earthworm distribution in grassland. *Applied Soil Ecology* 9(1-3), 345-349.
- Carreiro, M.M. et Koske, R.E., 1992. EFFECT OF TEMPERATURE ON DECOMPOSITION AND DEVELOPMENT OF MICROFUNGAL COMMUNITIES IN LEAF LITTER MICROCOSMS. *Canadian Journal of Botany-Revue Canadienne De Botanique* 70(11), 2177-2183.
- Carter, M.R., Angers, D.A. et Kunelius, H.T., 1994. SOIL STRUCTURAL FORM AND STABILITY, AND ORGANIC-MATTER UNDER COOL-SEASON PERENNIAL GRASSES. *Soil Science Society of America Journal* 58(4), 1194-1199.
- Chaudhary, V.B., Bowker, M.A., O'Dell, T.E., Grace, J.B., Redman, A.E., Rillig, M.C. et Johnson, N.C., 2009. Untangling the biological contributions to soil stability in semiarid shrublands. *Ecological Applications* 19(1), 110-122.
- Chauvel, A., Grimaldi, M., Barros, E., Blanchart, E., Desjardins, T., Sarrazin, M. et Lavelle, P., 1999. Pasture damage by an Amazonian earthworm. *Nature* 398(6722), 32-33.
- Chenu, C., 1989. INFLUENCE OF A FUNGAL POLYSACCHARIDE, SCLEROGLUCAN, ON CLAY MICROSTRUCTURES. *Soil Biology & Biochemistry* 21(2), 299-305.
- Chenu, C., 1993. Clay- or sand-polysaccharide associations as models for the interface between micro-organisms and soil: water related properties and microstructure. *Geoderma* 56(1-4), 143-156.

- Chenu, C., Le Bissonnais, Y. et Arrouays, D., 2000. Organic matter influence on clay wettability and soil aggregate stability. *Soil Science Society of America Journal* 64(4), 1479-1486.
- Cierjacks, A., Kleinschmit, B., Babinsky, M., Kleinschroth, F., Markert, A., Menzel, M., Ziechmann, U., Schiller, T., Graf, M. et Lang, F., 2010. Carbon stocks of soil and vegetation on Danubian floodplains. *Journal of Plant Nutrition and Soil Science* 173(5), 644-653.
- Coleman, D.C., Crossley, J.D.A. et Hendrix, P.F., 2004. *Fundamentals of Soil Ecology* (Second Edition). Academic Press, Burlington.
- Corenblit, D., Tabacchi, E., Steiger, J. et Gurnell, A.M., 2007. Reciprocal interactions and adjustments between fluvial landforms and vegetation dynamics in river corridors: A review of complementary approaches. *Earth-Sci Rev* 84(1-2), 56-86.
- Cuendet, G., 1986. Le peuplement lombricien d'une pelouse alpine à Bossetan (frontière franco - suisse, Valais) et répartition des lombriciens en altitude. *Bulletin de la Société vaudoise des Sciences naturelles* 78, 133-144.
- Cuendet, G., 1997. *Peuplements lombriciens des prairies permanentes du plateau Suisse*. 291, Office fédéral de l'environnement, des forêts et du paysage, Berne.
- Curry, J.P., 2004. Factors affecting the abundance of earthworms in soils. In: C.A. Edwards (Ed.), *Earthworm ecology*. CRC Press LLC.
- Darwin, C., 1881 *The formation of vegetable mould through the action of worms with some observations on their habits*. Murray Eds, London.
- De Gryze, S., Jassogne, L., Bossuyt, H., Six, J. et Merckx, R., 2006. Water repellence and soil aggregate dynamics in a loamy grassland soil as affected by texture. *European Journal of Soil Science* 57(2), 235-246.
- Decaens, T., 2010. Macroecological patterns in soil communities. *Global Ecology and Biogeography* 19(3), 287-302.
- Decaens, T., Bureau, F. et Margerie, P., 2003. Earthworm communities in a wet agricultural landscape of the Seine Valley (Upper Normandy, France). *Pedobiologia* 47(5-6), 479-489.
- Denef, K., Six, J., Merckx, R. et Paustian, K., 2002. Short-term effects of biological and physical forces on aggregate formation in soils with different clay mineralogy. *Plant and Soil* 246(2), 185-200.
- Didden, W.A.M., 2003. Oligochaeta. In: B.A. Markert, A.M. Breure, H.G. Zechmeister (Eds.), *Bioindicators and Biomonitors : Principles, concepts and applications*. Elsevier, pp. 555-576.

- Dimoyiannis, D.G., Tsadilas, C.D. et Valmis, S., 1998. Factors affecting aggregate instability of Greek agricultural soils. *Communications in Soil Science and Plant Analysis* 29(9), 1239 - 1251.
- Duchaufour, P., 1983. *Pédologie. 1-Pédogenèse et classification*. Masson ed., Paris.
- Edelman, C.H. et Van Der Voorde, P.K.J., 1987. Important Characteristics of Alluvial Soils in the Tropics. In: J. Gerrard (Ed.), *Alluvial Soils*. Hutchinson Ross, New York, pp. 27-32.
- Edwards, A.P. et Bremner, J.M., 1967. MICROAGGREGATES IN SOILS. *Journal of Soil Science* 18(1), 64-&.
- Edwards, C.A., 2004. *Earthworm ecology*. CRC Press LLC.
- Edwards, C.A. et Bohlen, P.J., 1996. *The biology and ecology of earthworms* 3rd ed. Chapman and Hall London.
- Egli, M., Wernli, M., Kneisel, C. et Haeberli, W., 2006. Melting glaciers and soil development in the proglacial area Morteratsch (Swiss Alps): I. Soil type chronosequence. *Arctic Antarctic and Alpine Research* 38(4), 499-509.
- Eijsackers, H., 2010. Earthworms as colonisers: Primary colonisation of contaminated land, and sediment and soil waste deposits. *Science of the Total Environment* 408(8), 1759-1769.
- Eijsackers, H., Bruggeman, J., Harmsen, J., de Kort, T. et Schakel, A., 2009. Colonization of PAH-contaminated dredged sediment by earthworms. *Applied Soil Ecology* 43(2-3), 216-225.
- El-Duweini, A.K. et Ghabbour, S.I., 1965. Population Density and Biomass of Earthworms in Different Types of Egyptian Soils. *Journal of Applied Ecology* 2(2), 271-287.
- Felten, D. et Emmerling, C., 2009. Earthworm burrowing behaviour in 2D terraria with single- and multi-species assemblages. *Biology and Fertility of Soils* 45(8), 789-797.
- Fierz, M., Gobat, J.M. et Guenat, C., 1995. Organic-Matter Quantification and Characterization of Alluvial Soils During Vegetation Evolution. *Annales Des Sciences Forestieres* 52(6), 547-559.
- Fies, J.C., 1992. ANALYSIS OF SOIL TEXTURAL POROSITY RELATIVE TO SKELETON PARTICLE-SIZE, USING MERCURY POROSIMETRY. *Soil Science Society of America Journal* 56(4), 1062-1067.
- Fies, J.C. et Bruand, A., 1990. TEXTURAL POROSITY ANALYSIS OF A SILTY CLAY SOIL USING PORE VOLUME BALANCE ESTIMATION, MERCURY POROSIMETRY AND QUANTIFIED BACKSCATTERED ELECTRON SCANNING IMAGE (BESI). *Geoderma* 47(3-4), 209-219.
- Fies, J.C. et Bruand, A., 1998. Particle packing and organization of the textural porosity in clay-silt-sand mixtures. *European Journal of Soil Science* 49(4), 557-567.

- Franzluebbers, A.J., Haney, R.L., Honeycutt, C.W., Arshad, M.A., Schomberg, H.H. et Hons, F.M., 2001. Climatic influences on active fractions of soil organic matter. *Soil Biology & Biochemistry* 33(7-8), 1103-1111.
- Frontier, S., Pichot-Viale, D., Leprêtre, A. et Davoult, D., 2008. *Ecosystèmes-Structure, fonctionnement, évolution*. Sciences Sup. 4e ed. Dunod.
- Gajić, B., Đurović, N. et Dugalić, G., Composition and stability of soil aggregates in Fluvisols under forest, meadows, and 100 years of conventional tillage. *Journal of Plant Nutrition and Soil Science* 173(4), 502-509.
- Gallandat, J.-D., Gobat, J.-M. et Roulier, C., 1993. Cartographie des zones alluviales d'importance nationale. Office fédéral de l'environnement (Ed.), Berne, pp. 112.
- Gerber, B., Gsteiger, P., Leibundgut, M. et Righetti, A., 2005. Zones alluviales alpines - Dossier zones alluviales - Fiche n° 8 zones alluviales. In: d.f.e.d.p.O. Office fédéral de l'environnement (Ed.).
- Gerrard, J. (Ed.), 1987. *Alluvial Soils*. Hutchinson Ross New York.
- Giese, L.A.B., Aust, W.M., Kolka, R.K. et Trettin, C.C., 2003. Biomass and carbon pools of disturbed riparian forests. *Forest Ecology and Management* 180(1-3), 493-508.
- Gillet, F. et Gallandat, J.-D., 1996. Integrated Synusial Phytosociology: Some Notes on a New, Multiscalar Approach to Vegetation Analysis. *Journal of Vegetation Science* 7(1), 13-18.
- Gobat, J.-M., Aragno, M. et Matthey, W., 2010. *Le Sol vivant. Bases de pédologie - Biologie des sols*. Presses polytechniques et universitaires romandes, Lausanne.
- Graham, R.C., Ervin, J.O. et Wood, H.B., 1995. Aggregate Stability under Oak and Pine after 4 Decades of Soil Development. *Soil Science Society of America Journal* 59(6), 1740-1744.
- Guenat, C., Bureau, F. et Charnet, F., 2003. Genèse, diversité et fonctionnement des sols sous la dépendance d'un cours d'eau. In: H. Piégay, G. Pautou, C. Ruffinoni (Eds.), *Les forêts riveraines des cours d'eau. Ecologie, fonctions et gestion*. Institut pour le développement forestier, Paris, pp. 46-71.
- Guenat, C., Bureau, F., Weber, G. et Toutain, F., 1999. Initial stages of soil formation in a riparian zone: Importance of biological agents and lithogenic inheritance in the development of the soil structure. *European Journal of Soil Biology* 35(4), 153-161.
- Gurnell, A. et Petts, G., 2006. Trees as riparian engineers: The Tagliamento River, Italy. *Earth Surf Proc Land* 31(12), 1558-1574.

- Hallaire, V. et Curmi, P., 1994. IMAGE ANALYSIS OF PORE SPACE MORPHOLOGY IN SOIL SECTIONS, IN RELATION TO WATER MOVEMENT. In: A.J. Ringrose-Voase, G.S. Humphreys (Eds.), Soil Micromorphology: Studies in Management and Genesis. Developments in Soil Science, pp. 559-567.
- Hausammann, A., Gseiger, P., Roulier, C., Righetti, A. et Thielen, R., 2005. Inventaire des zones alluviales Dossier zones alluviales - Fiche n° 11 zones alluviales. In: d.f.e.d.p.O. Office fédéral de l'environnement (Ed.).
- Haynes, R.J., 2000. Interactions between soil organic matter status, cropping history, method of quantification and sample pretreatment and their effects on measured aggregate stability. *Biology and Fertility of Soils* 30(4), 270-275.
- Haynes, R.J. et Fraser, P.M., 1998. A comparison of aggregate stability and biological activity in earthworm casts and uningested soil as affected by amendment with wheat or lucerne straw. *European Journal of Soil Science* 49(4), 629-636.
- Haynes, R.J., Swift, R.S. et Stephen, R.C., 1991. INFLUENCE OF MIXED CROPPING ROTATIONS (PASTURE ARABLE) ON ORGANIC-MATTER CONTENT, WATER STABLE AGGREGATION AND CLOD POROSITY IN A GROUP OF SOILS. *Soil Tillage Res.* 19(1), 77-87.
- He, Q. et Walling, D.E., 1998. An investigation of the spatial variability of the grain size composition of floodplain sediments. *Hydrol Process* 12(7), 1079-1094.
- Horn, R. et Smucker, A., 2005. Structure formation and its consequences for gas and water transport in unsaturated arable and forest soils. *Soil Tillage Res.* 82(1), 5-14.
- Hubert, F., Hallaire, V., Sardini, P., Caner, L. et Heddadj, D., 2007. Pore morphology changes under tillage and no-tillage practices. *Geoderma* 142(1-2), 226-236.
- IUSS Working Group WRB, 2006. World Reference Base for Soil Resources. In: I.W.G. WRB (Ed.). FAO, Rome
- Ivask, M., Truu, J., Kuu, A., Truu, M. et Leito, A., 2007. Earthworm communities of flooded grasslands in Matsalu, Estonia. *European Journal of Soil Biology* 43(2), 71-76.
- Jastrow, J.D. et Miller, R.M., 1991. METHODS FOR ASSESSING THE EFFECTS OF BIOTA ON SOIL STRUCTURE. *Agriculture Ecosystems & Environment* 34(1-4), 279-303.
- Jastrow, J.D., Miller, R.M. et Lussenhop, J., 1998. Contributions of interacting biological mechanisms to soil aggregate stabilization in restored prairie. *Soil Biology & Biochemistry* 30(7), 905-916.

- Jenny, H., 1941. Factors of Soil Formation. A System of Quantitative Pedology. . McGraw Hill Book Company, New York, NY, USA.
- Jones, C.G., Lawton, J.H. et Shachak, M., 1997. Ecosystem engineering by organisms: Why semantics matters. *Trends in Ecology & Evolution* 12(7), 275-275.
- Kampichler, C. et Hauser, M., 1993. ROUGHNESS OF SOIL PORE SURFACE AND ITS EFFECT ON AVAILABLE HABITAT SPACE OF MICROARTHROPODS. *Geoderma* 56(1-4), 223-232.
- Kay, B.D., 1998. Soil structure and organic carbon: a review. In: R. Lal, J.M. Kimble, R.F. Follett, B.A. Stewart (Eds.), *Soil processes and the carbon cycle*. CRC Press LLC, pp. 169-297.
- Kemper, W.D. et Rosenau, R.C., 1986. Aggregate stability and size distribution. In: A. Klute (Ed.), *Methods of Soil Analysis (Part I)*. American Society of Agronomy, Madison, WI pp. 425–442.
- Keplin, B. et Broll, G., 2002. Earthworm coenoses in wet grassland of Northwest-Germany. Effects of restoration management on a Histosol and a Gleysol. *Wetlands in Central Europe - Soil Organisms, Soil Ecological Processes and Trace Gas Emissions*. Springer-Verlag Berlin, Berlin.
- Kogel-Knabner, I., Guggenberger, G., Kleber, M., Kandeler, E., Kalbitz, K., Scheu, S., Eusterhues, K. et Leinweber, P., 2008. Organo-mineral associations in temperate soils: Integrating biology, mineralogy, and organic matter chemistry. *Journal of Plant Nutrition and Soil Science-Zeitschrift Fur Pflanzenernahrung Und Bodenkunde* 171(1), 61-82.
- Kribaa, M., Hallaire, V., Curmi, P. et Lahmar, R., 2001. Effect of various cultivation methods on the structure and hydraulic properties of a soil in a semi-arid climate. *Soil Tillage Res.* 60(1-2), 43-53.
- Kristiansen, S.M., Schjonning, P., Thomsen, I.K., Olesen, J.E., Kristensen, K. et Christensen, B.T., 2006. Similarity of differently sized macro-aggregates in arable soils of different texture. *Geoderma* 137(1-2), 147-154.
- Kuhn, N. et Amiet, R., 1988. Inventaire des zones alluviales d'importance nationale. Office fédéral des forêts et de la protection du paysage, Bern.
- Lamande, M., Hallaire, V., Curmi, P., Peres, G. et Cluzeau, D., 2003. Changes of pore morphology, infiltration and earthworm community in a loamy soil under different agricultural managements. *Catena* 54(3), 637-649.
- Lambeets, K., Vandegehuchte, M.L., Maelfait, J.P. et Bonte, D., 2008. Understanding the impact of flooding on trait-displacements and shifts in assemblage structure of predatory arthropods on river banks. *Journal of Animal Ecology* 77(6), 1162-1174.

- Langhans, S.D., 2006. Riverine floodplain heterogeneity as a controller of organic matter dynamics and terrestrial invertebrate distribution. Doctorat Thesis, ETH Zurich.
- Lapied, E., Nahmani, J. et Rousseau, G.X., 2009. Influence of texture and amendments on soil properties and earthworm communities. *Applied Soil Ecology* 43(2-3), 241-249.
- Lavelle, P., 1983. The establishment of earthworm communities. In: J.E. Satchell (Ed.), *Earthworm ecology - From Darwin to vermiculture*. Chapman & Hall, London.
- Lavelle, P., Bignell, D., Lepage, M., Wolters, V., Roger, P., Ineson, P., Heal, O.W. et Dhillon, S., 1997. Soil function in a changing world: the role of invertebrate ecosystem engineers. *European Journal of Soil Biology* 33(4), 159-193.
- Lavelle, P., Brussaard, L. et P., H., 1999. *Earthworm management in tropical agroecosystems*. CABI Publishing Wallingford (UK).
- Lawrence, A.P. et Bowers, M.A., 2002. A test of the 'hot' mustard extraction method of sampling earthworms. *Soil Biology & Biochemistry* 34(4), 549-552.
- Le Bissonnais, Y., 1996a. Aggregate stability and assessment of soil crustability and erodibility: I. Theory and methodology
Stabilité structurale et évaluation de la sensibilité des sols à la battance et à l'érosion: I: Théorie et méthodologie. *European Journal of Soil Science* 47(4), 425-437.
- Le Bissonnais, Y., 1996b. Soil characteristics and aggregate stability. In: M. Agassi (Ed.), *Soil erosion, conservation and rehabilitation*. Marcel Dekker, Inc, New York, pp. 41-60.
- Lee, K.E., 1985. *Earthworms: Their Ecology and Relationships with Soil and Land Use*. Academic Press, Australia.
- Legendre, L. et Legendre, P., 1998. *Numerical Ecology*. 2nd ed. Elsevier, Amsterdam.
- Legendre, P. et Gallagher, E.D., 2001. Ecologically meaningful transformations for ordination of species data. *Oecologia* 129(2), 271-280.
- Li, D.C., Velde, B. et Zhang, T.L., 2004. Observations of pores and aggregates during aggregation in some clay-rich agricultural soils as seen in 2D image analysis. *Geoderma* 118(3-4), 191-207.
- Lipiec, J., Walczak, R., Witkowska-Walczak, B., Nosalewicz, A., Slowinska-Jurkiewicz, A. et Slawinski, C., 2007. The effect of aggregate size on water retention and pore structure of two silt loam soils of different genesis. *Soil Tillage Res.* 97(2), 239-246.

- Loranger-Merciris, G., Laossi, K.R. et Bernhard-Reversat, F., 2008. Soil aggregation in a laboratory experiment: Interactions between earthworms, woodlice and litter palatability. *Pedobiologia* 51(5-6), 439-443.
- Lunsdorf, H., Erb, R.W., Abraham, W.R. et Timmis, K.N., 2000. 'Clay hutchies': a novel interaction between bacteria and clay minerals. *Environ. Microbiol.* 2(2), 161-168.
- Marcelino, V., Cnudde, V., Vansteelandt, S. et Caro, F., 2007. An evaluation of 2D-image analysis techniques for measuring soil microporosity. *European Journal of Soil Science* 58(1), 133-140.
- Martin, A., 1991. SHORT-TERM AND LONG-TERM EFFECTS OF THE ENDOGEIC EARTHWORM *MILLSONIA-ANIMALA* (OMODEO) (MEGASCOLECIDAE, OLIGOCHAETA) OF TROPICAL SAVANNAS, ON SOIL ORGANIC-MATTER. *Biology and Fertility of Soils* 11(3), 234-238.
- Materechera, S.A., Dexter, A.R. et Alston, A.M., 1992. FORMATION OF AGGREGATES BY PLANT-ROOTS IN HOMOGENIZED SOILS. *Plant and Soil* 142(1), 69-79.
- Mather, J.G. et Christensen, O., 1988. Surface movements of earthworms in agricultural land. *Pedobiologia* 32(5-6), 399-405.
- Mendonça, M., 1995. GIS and spatio-temporal modelling for the study of alluvial soil and vegetation evolution. Doctorat Thesis, Ecole polytechnique fédérale, Lausanne.
- Milleret, R., Le Bayon, R.-C. et Gobat, J.-M., 2009a. Root, mycorrhiza and earthworm interactions: their effects on soil structuring processes, plant and soil nutrient concentration and plant biomass. *Plant and Soil* 316(1), 1-12.
- Milleret, R., Le Bayon, R.C., Lamy, F., Gobat, J.M. et Boivin, P., 2009b. Impact of roots, mycorrhizas and earthworms on soil physical properties as assessed by shrinkage analysis. *J. Hydrol.* 373(3-4), 499-507.
- Monnat, G., 2010. Etude des champignons dans les sols d'une aulnaie blanche et leurs rôles dans la structuration des sols : approche de terrain et expérimentale. Master Thesis, Neuchâtel.
- Monnier, G., 1965. Action des matières organiques sur la stabilité structurale de sols. Doctorat Thesis, Paris, 140 pp.
- Moreau, E., Velde, B. et Terribile, F., 1999. Comparison of 2D and 3D images of fractures in a Vertisol. *Geoderma* 92(1-2), 55-72.
- Mummey, D.L. et Stahl, P.D., 2004. Analysis of soil whole- and inner-microaggregate bacterial communities. *Microbial Ecology* 48(1), 41-50.

- Murphy, C.P., Bullock, P. et Turner, R.H., 1977. THE MEASUREMENT AND CHARACTERISATION OF VOIDS IN SOIL THIN SECTIONS BY IMAGE ANALYSIS. PART I. PRINCIPLES AND TECHNIQUES. *Journal of Soil Science* 28(3), 498-508.
- Nordström, S. et Rundgren, S., 1974. Environmental factors and lumbricid associations in southern Sweden. *Pedobiologia* 14, 1-27.
- OZA, Ordonnance sur la protection des zones alluviales d'importance nationale du 28 octobre 1992.
- Pagliai, M. et Denobili, M., 1993. RELATIONSHIPS BETWEEN SOIL POROSITY, ROOT DEVELOPMENT AND SOIL ENZYME-ACTIVITY IN CULTIVATED SOILS. *Geoderma* 56(1-4), 243-256.
- Pautou, G., 1984. L'organisation des forêts alluviales dans l'axe rhodanien entre Genève et Lyon; comparaison avec d'autres systèmes fluviaux. *Doc. cartogr. écol.* 27, 43-64.
- Pey B., 2011. Diversité et rôle fonctionnel de la faune du sol dans un sol construit en milieu industriel : contribution à la modélisation de l'évolution d'un Technosol. Doctorat Thesis. INPL Nancy.
- Petts, G.E. et Amoros, C. (Eds.), 1996. *Fluvial Hydrosystems*. Chapman & Hall, London, 322 pp.
- Phillipson, J., Abel, R., Steel, J. et Woodell, S.R.J., 1976. Earthworms and factors governing their distribution in an english beechwood. *Pedobiologia* 16(4), 258-285.
- 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(3-4), 247-271.
- Pizl, V., 1999. Earthworm communities in hardwood floodplain forests of the Morava and Dyje rivers as influenced by different inundation regimes. *Ekologia-Bratislava* 18, 197-204.
- Plum, N., 2005. Terrestrial invertebrates in flooded grassland: A literature review. *Wetlands* 25(3), 721-737.
- Pospiech, N. et Skalski, T., 2006. Factors influencing earthworm communities in post-industrial areas of Krakow Soda Works. *European Journal of Soil Biology* 42(Supplement 1), S278-S283.
- Prado, B., Duwig, C., Marquez, J., Delmas, P., Morales, P., James, J. et Etchevers, J., 2009. Image processing-based study of soil porosity and its effect on water movement through Andosol intact columns. *Agricultural Water Management* 96(10), 1377-1386.
- Puget, P., Chenu, C. et Balesdent, J., 2000. Dynamics of soil organic matter associated with particle-size fractions of water-stable aggregates. *European Journal of Soil Science* 51(4), 595-605.

- Pulleman, M.M. et Marinissen, J.C.Y., 2004. Physical protection of mineralizable C in aggregates from long-term pasture and arable soil. *Geoderma* 120(3-4), 273-282.
- Pulleman, M.M., Six, J., Uyl, A., Marinissen, J.C.Y. et Jongmans, A.G., 2005. Earthworms and management affect organic matter incorporation and microaggregate formation in agricultural soils. *Applied Soil Ecology* 29(1), 1-15.
- R Development CoreTeam, 2008. R: A Language and Environment for Statistical Computing. R Foundation for Statistical Computing.
- Ranjard, L., Poly, F., Combrisson, J., Richaume, A., Gourbiere, F., Thioulouse, J. et Nazaret, S., 2000. Heterogeneous cell density and genetic structure of bacterial pools associated with various soil microenvironments as determined by enumeration and DNA fingerprinting approach (RISA). *Microbial Ecology* 39(4), 263-272.
- Reese, E.G. et Batzer, D.P., 2007. Do invertebrate communities in floodplains change predictably along a river's length? *Freshwater Biology* 52(2), 226-239.
- Rillig, M.C. et Mummey, D.L., 2006. Mycorrhizas and soil structure. *New Phytologist* 171(1), 41-53.
- Roulier, C., 1998. Typologie et dynamique de la végétation des zones alluviales de Suisse. Doctorat Thesis, Université de Neuchâtel.
- Ruamps, L.S., Nunan, N. et Chenu, C., 2011. Microbial biogeography at the soil pore scale. *Soil Biology & Biochemistry* 43(2), 280-286.
- Santos, M.L.M., Guenat, C., Bouzelboudjen, M. et Golay, F., 2000. Three-dimensional GIS cartography applied to the study of the spatial variation of soil horizons in a Swiss floodplain. *Geoderma* 97(3-4), 351-366.
- Schrader, S., 1993. SEMIAUTOMATIC IMAGE-ANALYSIS OF EARTHWORM ACTIVITY IN 2D SOIL SECTIONS. *Geoderma* 56(1-4), 257-264.
- Schumm, S.A., 1977. The fluvial system. John Wiley & Sons, New York.
- Schutz, K., Nagel, P., Dill, A. et Scheu, S., 2008. Structure and functioning of earthworm communities in woodland flooding systems used for drinking water production. *Applied Soil Ecology* 39(3), 342-351.
- Schwert, D., 1980. Active and passive dispersal of lumbricid earthworms. In: D. DE (Ed.), *Soil Biology as Related to Land Use Practices Proc. VIIth Soil. Zool. Coll.*, Washington D.C: EPA, pp. 182–189.

- Shinjo, H., Fujita, H., Gintzburger, G. et Kosaki, T., 2000. Soil aggregate stability under different landscapes and vegetation types in a semiarid area in northeastern Syria. *Soil Sci Plant Nutr* 46(1), 229-240.
- Shipitalo, M.J. et Butt, K.R., 1999. Occupancy and geometrical properties of *Lumbricus terrestris* L-burrows affecting infiltration. *Pedobiologia* 43(6), 782-794.
- Shipitalo, M.J. et Le Bayon, R.C., 2004 Quantifying the effects of earthworms on soil aggregation and porosity. In: E. CA (Ed.), *Earthworm Ecology*. CRC Press, Boca Raton, pp. 183-200.
- Sims, G.K. et Gerard, B.M., 1999. *Earthworms*. Linnean Society of London, London.
- Six, J., Bossuyt, H., Degryze, S. et Denef, K., 2004. A history of research on the link between (micro)aggregates, soil biota, and soil organic matter dynamics. *Soil Tillage Res.* 79(1), 7-31.
- Six, J., Conant, R.T., Paul, E.A. et Paustian, K., 2002a. Stabilization mechanisms of soil organic matter: Implications for C-saturation of soils. *Plant and Soil* 241(2), 155-176.
- Six, J., Feller, C., Denef, K., M. Ogle, S., de Moraes Sa, J.C. et Albrecht, A., 2002b. Soil organic matter, biota and aggregation in temperate and tropical soils - Effects of no-tillage. *Agronomie* 22(7-8), 755-775.
- Slawinski, C., Witkowska-Walczak, B., Lipiec, J. et Nosalewicz, A., 2011. Effect of aggregate size on water movement in soils. *International Agrophysics* 25(1), 53-58.
- Staehli, A., 2010. Description et reconstitution de l'évolution paysagère récente d'une zone alluviale subalpine (Gasterntal, BE, Suisse). Master Thesis.
- Strehler C., 1997. Création et évolution de sols artificiels à base de calcaires et de composts de déchets urbains. Doctorat Thesis, Université de Neuchâtel.
- Strong, D.T., De Wever, H., Merckx, R. et Recous, S., 2004. Spatial location of carbon decomposition in the soil pore system. *European Journal of Soil Science* 55(4), 739-750.
- Tabacchi, E., Lambs, L., Guilloy, H., Planty-Tabacchi, A.M., Muller, E. et Decamps, H., 2000. Impacts of riparian vegetation on hydrological processes. *Hydrol Process* 14(16-17), 2959-2976.
- Tamis, W.L.M. et Dehaes, H.A.U., 1995. RECOVERY OF EARTHWORM COMMUNITIES (LUMBRICIDAE) IN SOME THERMALLY AND BIOLOGICALLY CLEANED SOILS. *Pedobiologia* 39(4), 351-369.
- Tisdall, J.M. et Oades, J.M., 1982. Organic matter and water-stable aggregates in soils. *Journal of Soil Science* 33(2), 141-163.

- Tockner, K., Klaus, I., Baumgartner, C. et Ward, J.V., 2006. Amphibian diversity and nestedness in a dynamic floodplain river (Tagliamento, NE-Italy). *Hydrobiologia* 565, 121-133.
- Tockner, K. et Stanford, J.A., 2002. Riverine flood plains: present state and future trends. *Environmental Conservation* 29(3), 308-330.
- von Lutzow, M., Kogel-Knabner, I., Ekschmitt, K., Matzner, E., Guggenberger, G., Marschner, B. et Flessa, H., 2006. Stabilization of organic matter in temperate soils: mechanisms and their relevance under different soil conditions - a review. *European Journal of Soil Science* 57(4), 426-445.
- Wagai, R., Mayer, L.M., Kitayama, K. et Knicker, H., 2008. Climate and parent material controls on organic matter storage in surface soils: A three-pool, density-separation approach. *Geoderma* 147(1-2), 23-33.
- Wagner, S., Cattle, S.R. et Scholten, T., 2007. Soil-aggregate formation as influenced by clay content and organic-matter amendment. *Journal of Plant Nutrition and Soil Science-Zeitschrift Fur Pflanzenernahrung Und Bodenkunde* 170(1), 173-180.
- Walling, D.E. et He, Q., 1998. The spatial variability of overbank sedimentation on river floodplains. *Geomorphology* 24(2-3), 209-223.
- Walling, D.E. et Moorehead, P.W., 1989. THE PARTICLE-SIZE CHARACTERISTICS OF FLUVIAL SUSPENDED SEDIMENT - AN OVERVIEW. *Hydrobiologia* 176, 125-149.
- Ward, J.V., Tockner, K. et Schiemer, F., 1999. Biodiversity of floodplain river ecosystems: Ecotones and connectivity. *Regul. Rivers-Res. Manage.* 15(1-3), 125-139.
- Wigginton, J.D., Lockaby, B.G. et Trettin, C.C., 2000. Soil organic matter formation and sequestration across a forested floodplain chronosequence. *Ecological Engineering* 15, S141-S155.
- Young, I.M. et Ritz, K., 2000. Tillage, habitat space and function of soil microbes. *Soil Tillage Res.* 53(3-4), 201-213.
- Zehetner, F. et Miller, W.P., 2006. Soil variations along a climatic gradient in an Andean agro-ecosystem. *Geoderma* 137(1-2), 126-134.
- 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(3-4), 138-145.
- Zigerli, D., 2011. Relations entre le degré d'évolution de l'épisolum humifère et la pédofaune dans une zone alluviale subalpine (Gasterntal, BE, Suisse) - Focus sur les Collembolés -. Master Thesis, Neuchâtel.

- Zorn, M.I., Van Gestel, C.A.M. et Eijsackers, H., 2005. Species-specific earthworm population responses in relation to flooding dynamics in a Dutch floodplain soil. *Pedobiologia* 49(3), 189-198.
- Zorn, M.I., Van Gestel, C.A.M., Morrien, E., Wagenaar, M. et Eijsackers, H., 2008. Flooding responses of three earthworm species, *Allolobophora chlorotica*, *Aporrectodea caliginosa* and *Lumbricus rubellus*, in a laboratory-controlled environment. *Soil Biology & Biochemistry* 40(3), 587-593.

REMERCIEMENTS

Au terme de ces 3 années et 9 mois de recherche...Je tiens tout d'abord à adresser mes sincères remerciements à Claire Le Bayon de m'avoir confiée ce sujet et de m'avoir fait confiance sur de nombreux points. J'ai été ta première « thésarde » et j'espère ne pas trop t'avoir déçue. De mon côté, ça a été (presque) tout le temps que du plaisir de partager ces moments avec toi. Merci aussi de ta compréhension dans les passes difficiles, de ton investissement permanent, de ta générosité et de ta sincérité.

Ensuite, je tiens à remercier Jean-Michel Gobat de m'avoir accueillie dans le laboratoire sol et végétation. Ce laboratoire est unique, tant par son humanité que par les sujets de recherches passionnants qui y sont traités.

Je remercie l'équipe des co-requérants du projet, à savoir Claire Guenat, Eric Verrecchia et Jean-Michel Gobat (2 fois !), ainsi que Géraldine Bullinger pour leurs éclairages tant au niveau du fonctionnement des zones alluviales, que pour les conseils statistiques, mais de manière générale pour toutes les remarques pertinentes qui ont pu faire avancer ce travail.

Un grand merci également à Yannick Besnard et à Vincent Hallaire pour la réalisation des lames et l'initiation à l'analyse d'image et Annik Schnitzler et Eric Blanchart pour avoir accepté d'être les rapporteurs de ce travail.

Je remercie également tous les membres du laboratoire sol et végétation, du laboratoire de microbiologie et celui de biologie du sol, particulièrement les Gastérologues à savoir Julie, Gaëlle, David, René et Alessandro. Cette équipe avec qui les moments de partage sur le terrain étaient fabuleux et l'échange de nos points de vue très constructif. René, je regretterai toujours que nos thèses n'aient pas démarré en même temps et qu'un projet réellement commun ait pu émerger. Je remercie également d'autres étudiants de la volée BGS 2007-2008 : Brice, Chico, Steph et Gladys. C'est aussi les collaborateurs scientifiques du bureau dont je tairai le nom que je remercie énormément, particulièrement ces derniers mois. Pour ne pas les nommer Luigi, Indio et Doc. Merci pour votre humour, les échanges de mails et les parties de foot comme défouloir, les nombreux repas partagés le soir à l'UNI ou ailleurs, merci à vous trois, vous êtes fantastiques !

Merci à Florian Kohler mais aussi Roxane Kohler-Milleret pour les éclairages statistiques et la découverte des traditions et produits du terroir Suisse....

Merci aux amis, externes à l'UNI : Amina, Joachim, Sandra, les Angevins...et pour les internes, avec qui partager les moments de joie de la thèse est toujours un véritable plaisir : Saskia, Alex, Méryll, Ben et Nico.

Enfin, un dernier remerciement va à ma famille qui m'a été d'un soutien considérable ces derniers mois.

UNIVERSITÉ DE NEUCHÂTEL
INSTITUT DE BIOLOGIE
LABORATOIRE SOL & VÉGÉTATION

Distribution des communautés lombriciennes et pédogenèse en forêts alluviales. Etude le long de deux gradients écologiques

THESE

Présentée pour l'obtention du grade de Docteur ès Sciences

Par

Clémence Salomé

Jury :

Prof. Jean-Michel Gobat, directeur de thèse (UniNE, Neuchâtel)

Dr. Claire Le Bayon, co-directrice de thèse (UniNE, Neuchâtel)

Prof. Eric Verrecchia, Rapporteur, (Université de Lausanne)

Dr. Claire Guenat, Rapporteur, (EPF-Lausanne)

Dr. Eric Blanchart, Rapporteur (IRD, Montpellier)

Prof. Annick Schnitzler, Rapporteur (Université de Metz)

VOLUME II - ANNEXES

Neuchâtel, le 23 mai 2011

IMPRIMATUR POUR LA THESE

Distribution des communautés lombriciennes et pédogenèse en forêts alluviales

Clémence Salomé

UNIVERSITE DE NEUCHATEL

FACULTE DES SCIENCES

La Faculté des sciences de l'Université de Neuchâtel,
sur le rapport des membres du jury

Mmes Claire Le Bayon (co-directrice de thèse), Claire Guenat (EPF Lausanne),
Annik Schnitzler (Uni. Paul Verlaine, Metz F),
MM. Jean-Michel Gobat (directeur de thèse), Eric Verrecchia (Uni. Lausanne)
et Eric Blanchart (IRD, Montpellier, F)

autorise l'impression de la présente thèse.

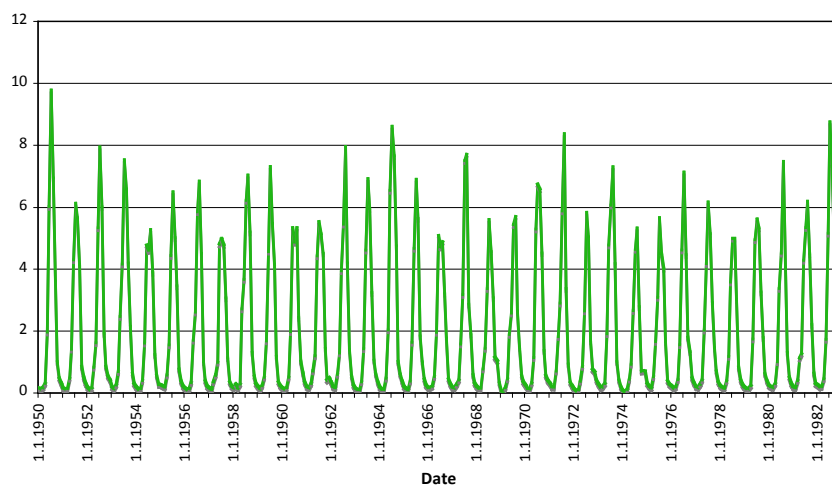
Neuchâtel, le 27 octobre 2011


Le doyen :
P. Kropf

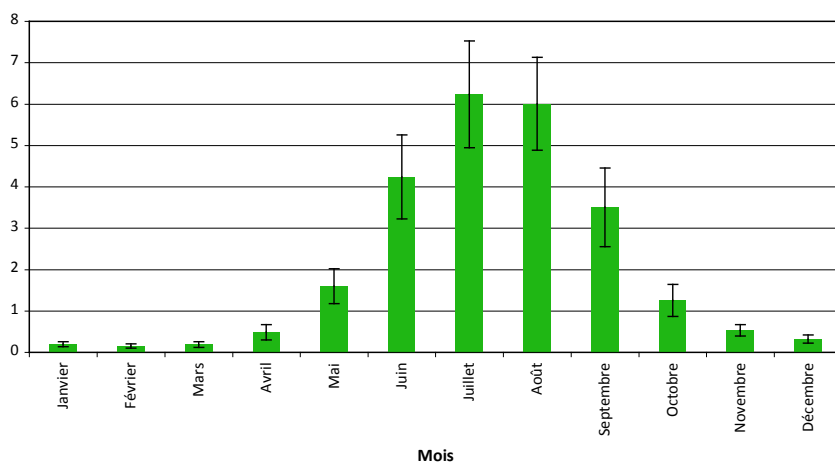
SOMMAIRE ANNEXES

Annexe 1 : Données hydrologiques	1
Etage subalpin	1
Etage montagnard	3
Etage collinéen	5
Annexe 2 : Cartes de végétation et points d'échantillonnage	7
Légende des cartes	7
Carte de l'étage subalpin	9
Carte de l'étage montagnard	11
Carte de l'étage collinéen	13
Annexe 3 : Description des sols	15
Légende des schémas	15
Sols de l'étage subalpin	16
Sols de l'étage montagnard	26
Sols de l'étage collinéen	34
Annexe 4 : Tableaux de corrélation des paramètres pédologiques	47
Annexe 5 : Résultats bruts de la RDA sur les communautés de vers	49
Annexe 6 : Projection des ACPs du chapitre 5A	51
Etage subalpin	51
Etage montagnard	53
Etage collinéen	55
Annexe 7 : Photos de quelques lames minces	57
Annexe 8 : Résultats de l'expérimentation de Gaëlle Monnat	73
Annexe 9 : Photos des tranches polies	75
Etage subalpin	75
Etage montagnard	85
Etage collinéen	93
Annexe 10 : Articles	105

Données hydrologiques de la Kander (étage subalpin)



(a)



(b)

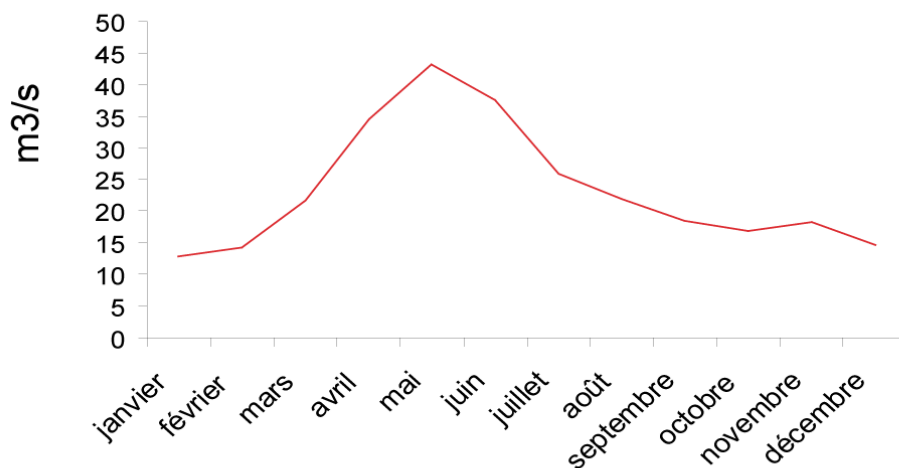
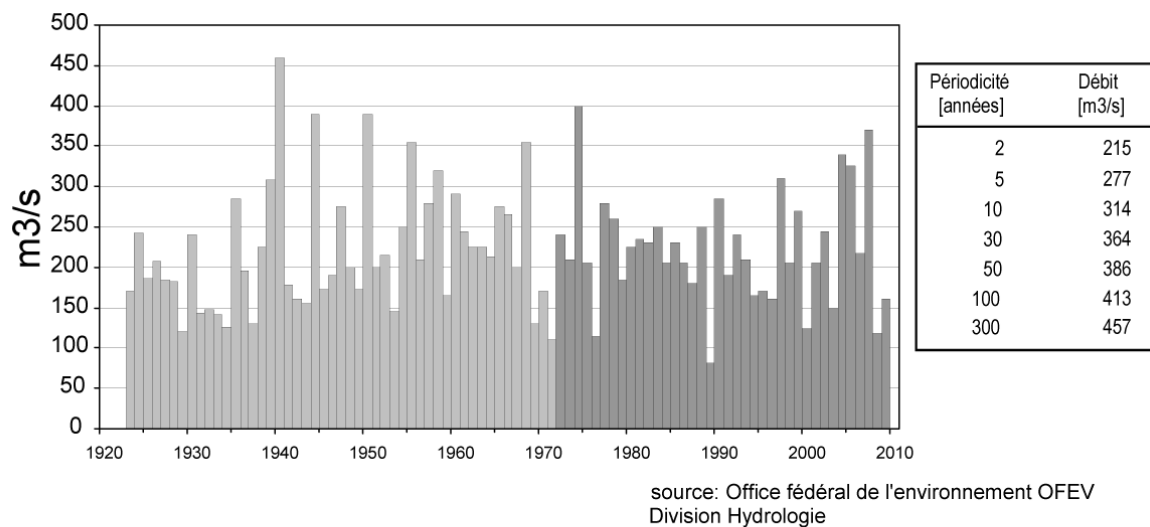
(a) Evolution des débits mensuels moyens de la Kander, au cours de la période 1950-1982 (station de mesure de Staldi, Gasterntal); **(b)** Débits moyens mensuels de la Kander dans le Gasterntal (calculés sur la période 1950-1982, station de mesure de Staldi). (Source: OFEV, 2009).

Données hydrologiques de la Sarine à la station de mesure de Broc (étage montagnard)

Pointes annuelles de toute la période d'observation 1923- 2009:

No 651 Sarine - Broc, Château d'en bas

Coordonnées: 573520 / 161345 Altitude de la station: 682 m s.m.



Débits moyens mensuels mesurés à la station de mesure de Broc
(données obtenues auprès du Service conseil Zones alluviales SCZA)

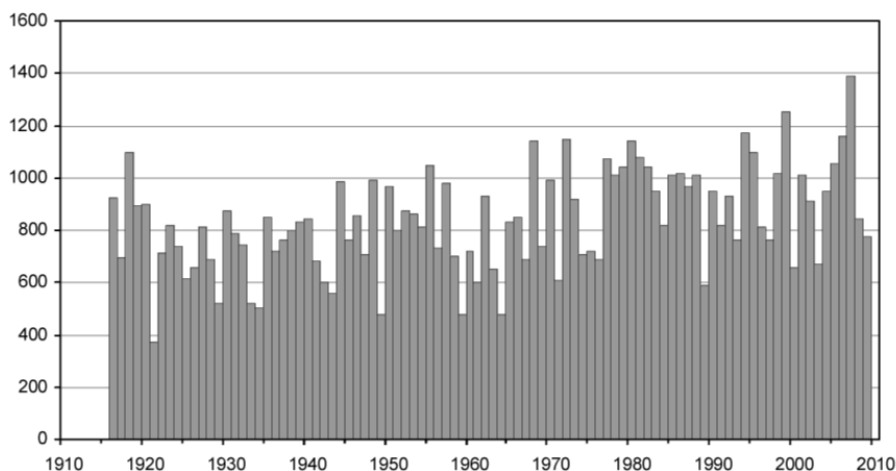
Données hydrologiques de l'Aar à la station de mesure de Brugg (étage collinéen)

Probabilité des crues (pointes annuelles)

DB-Nr. 47 Aare - Brugg

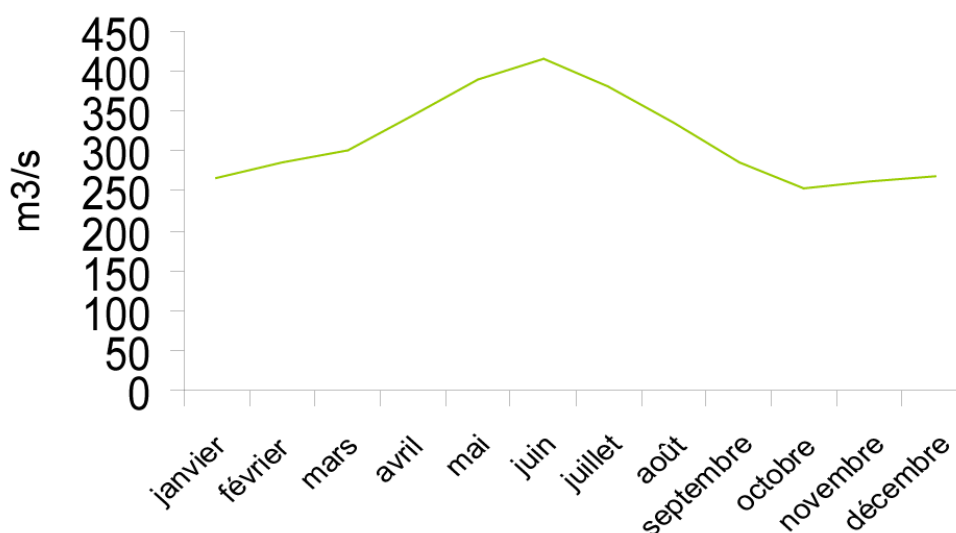
Coordonnées: 657000/259360 Altitude de la station: 332

Pointes annuelles de toute la période d'observation 1916- 2009:



Périodicité [années]	Débit [m³/s]
2	823
5	994
10	1093
30	1224
50	1280
100	1351
300	1468

source: Office fédéral de l'environnement OFEV
Division Hydrologie



Débits moyens mensuels mesurés à la station de mesure de Brugg
(données obtenues auprès du Service conseil Zones alluviales SCZA)

Légende des cartes de la végétation

CARTOGRAPHIE DES ZONES ALLUVIALES D'IMPORTANCE NATIONALE

Légende de la carte de la végétation

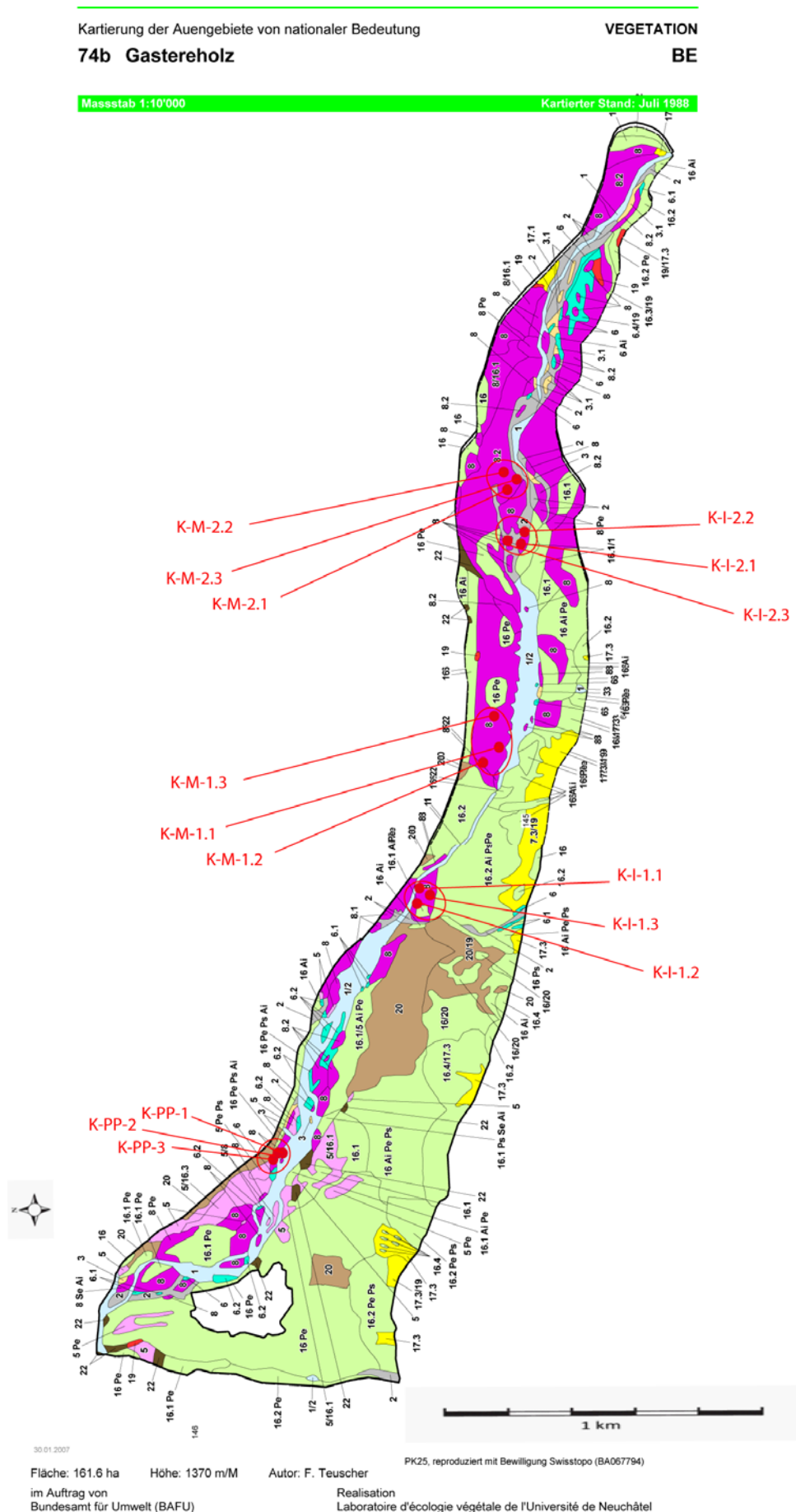
Unités et sous-unités de végétation

	1. Eau		11.2 Variante appauvrie
	2. Sédiments nus		11.3 Variante sèche
	3. Végétation herbacée pionnière d'altitude		12. Ripisylves de transition de rivière
	3.1 Végétation pionnière des alluvions graveleuses grossières (<i>Epilobion fleischeri</i>)		12.1 Ripisylve de transition de la forêt de frêne et d'orme
	3.2 Végétation pionnière des alluvions graveleuses fines (<i>Caricion atrofusco-saxatilis</i>)		12.3 Ripisylve de transition de la forêt d'aulne blanc
	4. Végétation herbacée pionnière de plaine		12.4 Ripisylve de transition à saule drapé
	4.1 Végétation de hautes herbes nitratophiles (<i>Artemisietea vulgaris</i>)		13. Ripisylves de transition de lac et de cours d'eau lents
	4.2 Végétation piétinée (<i>Polygono-Poetea annuae</i>)		13.1 Forêt de frêne
	4.3 Végétation d'annuelles nitratophiles (<i>Bidentetia tripartita</i>)		13.2 Ripisylve de transition de la forêt d'aulne blanc
	5. Bas-Marais		14. Forêts de chêne
	6. Fourrés et manteaux de saules d'altitude		15. Forêts de pin sylvestre et manteaux
	6.1 Fourrés de saule drapé (<i>Salicetum elaeagno-daphnoidis</i>)		15.1 Forêt de pin sylvestre
	6.3 Variante eutrophe		15.2 Manteau à épine-vinette (<i>Hippophae-Berberidetum</i>)
	6.2 Manteau à myricaire (<i>Salici-Myricaritetum</i>)		15.3 Forêt de pin sylvestre à pyrole (<i>Pyrolo-Pinetum</i>)
	6.4 Fourrés ouverts de saule drapé à espèces thermophiles (steppe)		16. Autres forêts, manteaux et groupements arbustifs
	6.5 Fourrés de saules des altitudes supérieures		16.1 Forêts et manteaux de la zone alluviale à statut indéterminé
	7. Fourrés, manteaux et forêts de saules de plaine		16.2 Forêts et manteaux non alluviaux
	7.1 Forêt de saule blanc (<i>Salicetum albo-fragilis</i>)		16.3 Groupements arbustifs et manteaux alluviaux
	7.3 Variante appauvrie		16.4 Groupements arbustifs et manteaux non alluviaux
	7.2 Manteau à osier blanc (<i>Salicetum triandro-viminalis</i>)		17. Autres Groupements
	7.4 Groupement arbustif à saule cendré		17.1 Autres groupements herbacés
	8. Forêts d'aulne blanc et manteaux		17.2 Végétation herbacée alpine
	8.1 Forêt d'aulne blanc de plaine (<i>Equiseto-Alnetum incanae</i>)		17.3 Rochers et éboulis
	8.3 Variante appauvrie		18. Sylviculture intensive
	8.6 Manteau à viorne obier (<i>Salici-Viburnetum</i>)		18.1 Plantation en zone alluviale
	8.2 Forêt d'aulne blanc d'altitude (<i>Calamagrostio-Alnetum incanae</i>)		18.2 Plantation en zone non alluviale
	8.4 Variante eutrophe		18.3 Coupe forestière en zone alluviale
	8.7 Manteau à saule noircissant (<i>Salicetum alpicolae</i>)		18.4 Coupe forestière en zone non alluviale
	8.5 Forêt d'aulne blanc à saule drapé		19. Prairies maigres
	9. Forêts d'aulne noir		20. Prairies grasses
	10. Forêts de frêne et manteaux des substrats grossiers		21. Cultures
	10.1 Forêt de frêne et d'orme (<i>Ulmox-Fraxinetum</i>)		22. Sites construits, végétation artificielle
	10.2 Variante sèche		
	10.3 Manteau à noisetier (<i>Pado-Coryletum</i>)		
	11. Forêts de frêne des substrats fins		
	11.1 Forêts de frêne et d'aulne noir (<i>Carici remotae-Fraxinetum</i> et <i>Pruno-Fraxinetum</i>)		

Convention (illustrée par un exemple)

8/18	Transition ou mosaïque de l'unité principale (forêt d'aulne blanc) et de l'unité secondaire (sylviculture)
8 Se	Forêt d'aulne blanc; strate arborescente dominée (> 50%) par <i>Salix elaeagnos</i>
5 Pco	Bas-marais; strate herbacée dominée (> 50%) par <i>Phragmites communis</i>

Carte et points d'échantillonnage de la végétation de la zone alluviale de l'étage subalpin



Carte de la végétation et points d'échantillonnage de la zone alluviale de l'étage montagnard

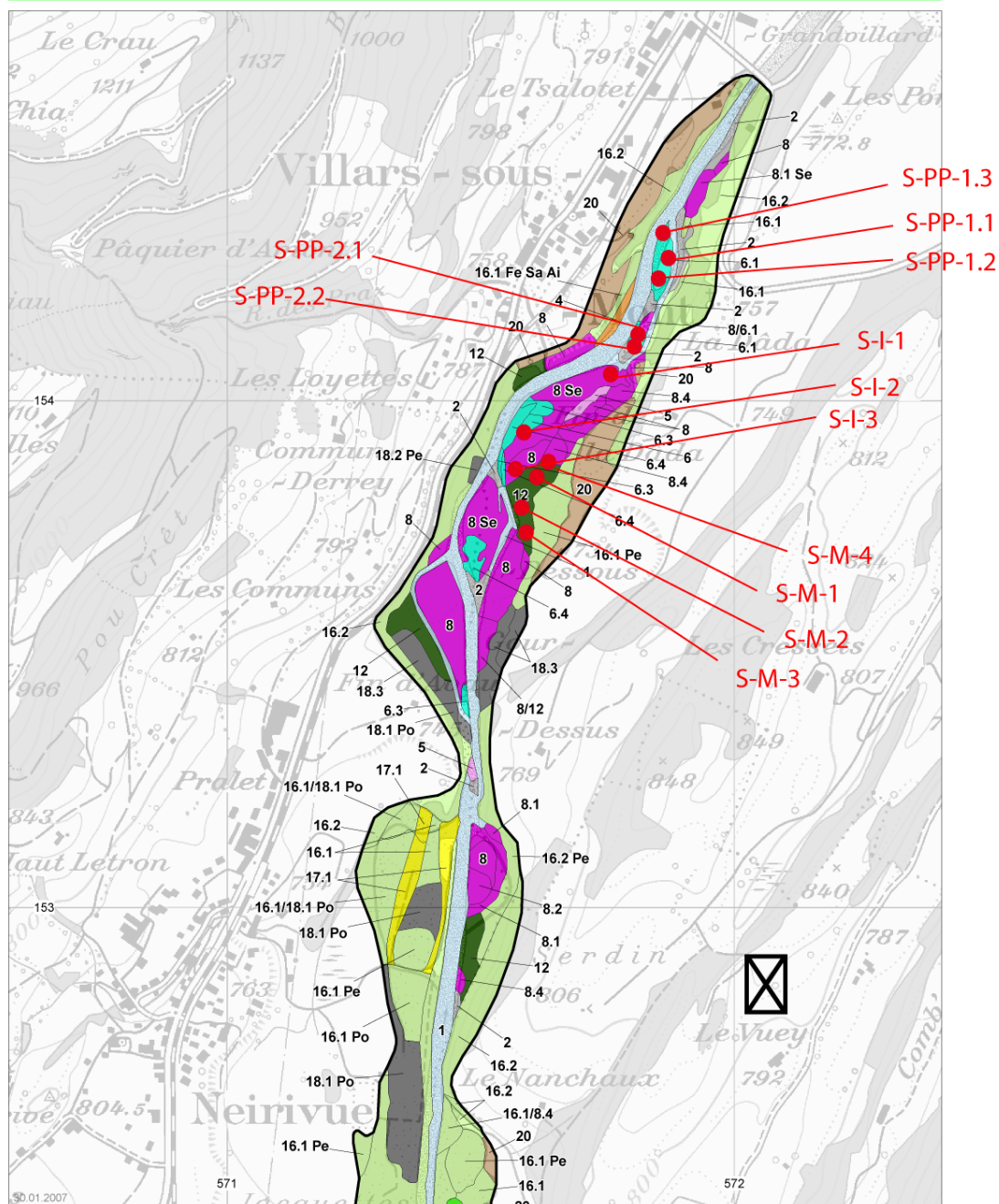
Cartographie des zones alluviales d'importance nationale

VEGETATION

66a Les Auges de Neirivue**FR**

Echelle 1:10'000

Etat cartographié: Août 1988



Surface: 83.5 ha

Altitude: 750 m/M

Auteur: P. Grosvernier, A. Perrenoud

sur mandat de

Office fédéral de l'environnement (OFEV)

Réalisation

Laboratoire d'écologie végétale de l'Université de Neuchâtel

VEGETATION

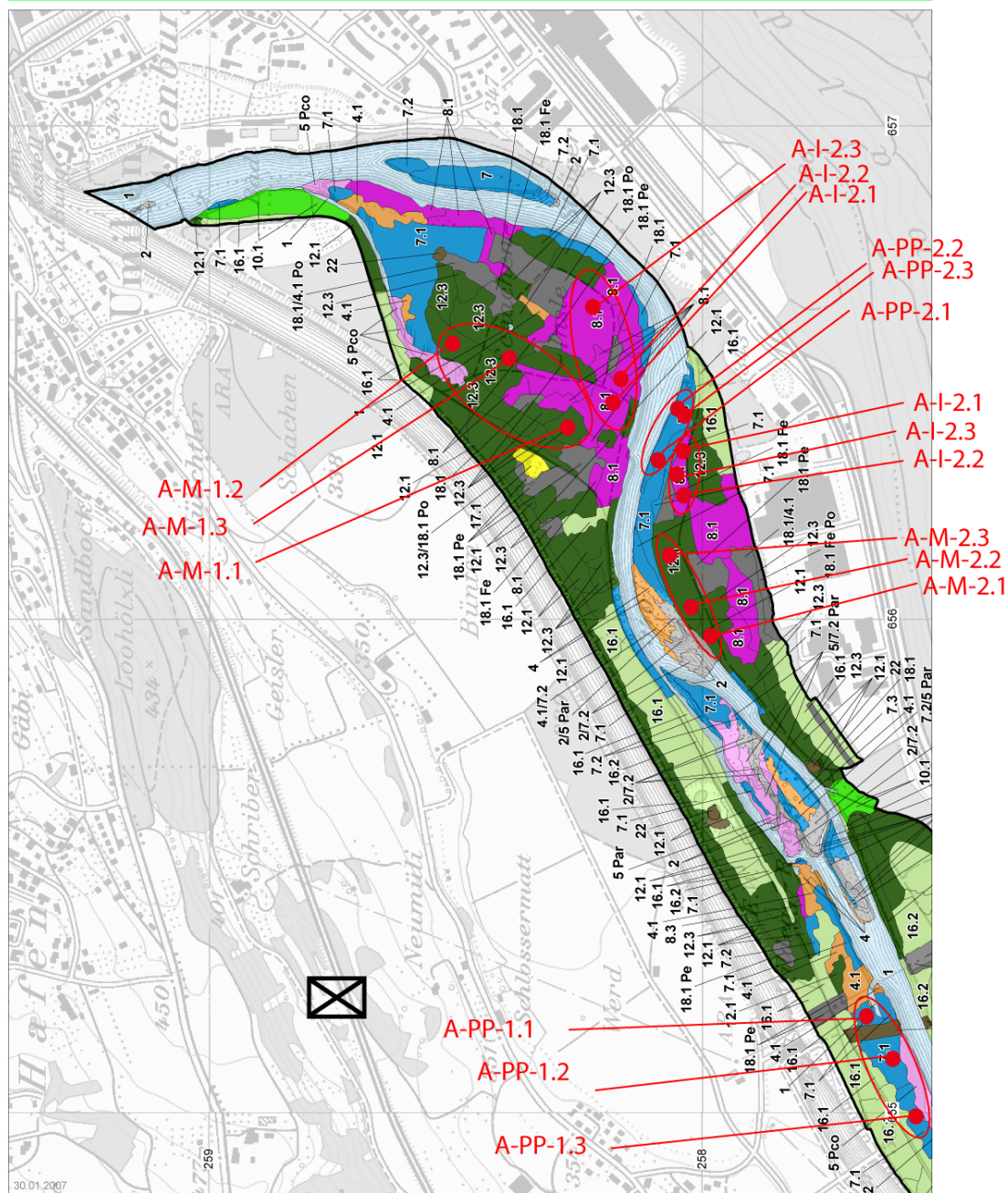
40a Umiker Schachen–Stierenhölzli

AG

Massstab 1:10'000

Kartierter Stand: September 1996 (Feldbesuch)

Luftbild: August 1994



Fläche: 124.3 ha

Höhe: 340 m/M

Autor: A. Perrenoud

PK25, reproduziert mit Bewilligung Swisstopo (BA067794)

im Auftrag von
Bundesamt für Umwelt (BAFU)

Realisation
Auenberatungsstelle

Dans cette annexe 3, les sols étudiés sont décrits et schématisés. Les pages 16 à 25 décrivent les sols de l'étage subalpin, les pages 26 à 33 ceux de l'étage montagnard et les pages 34 à 45 ceux de l'étage collinéen.

La figure ci-dessous présente les symboles utilisés dans les schémas des profils de sol.

Horizons à structure pédologique



horizon A

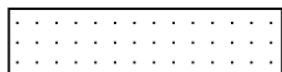


horizon Js ou Jp

Horizons de dépôts



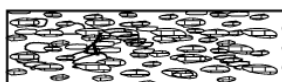
Limons dominants



Sables fins dominants



Sables grossiers dominants



Squelette (taille variable)



Taches d'oxydation



Matière organique figurée et grossière présente dans les dépôts

Figure 1: codification et légende utilisées pour schématiser les profils de sols.

Forêt post-pionnière K-PP-

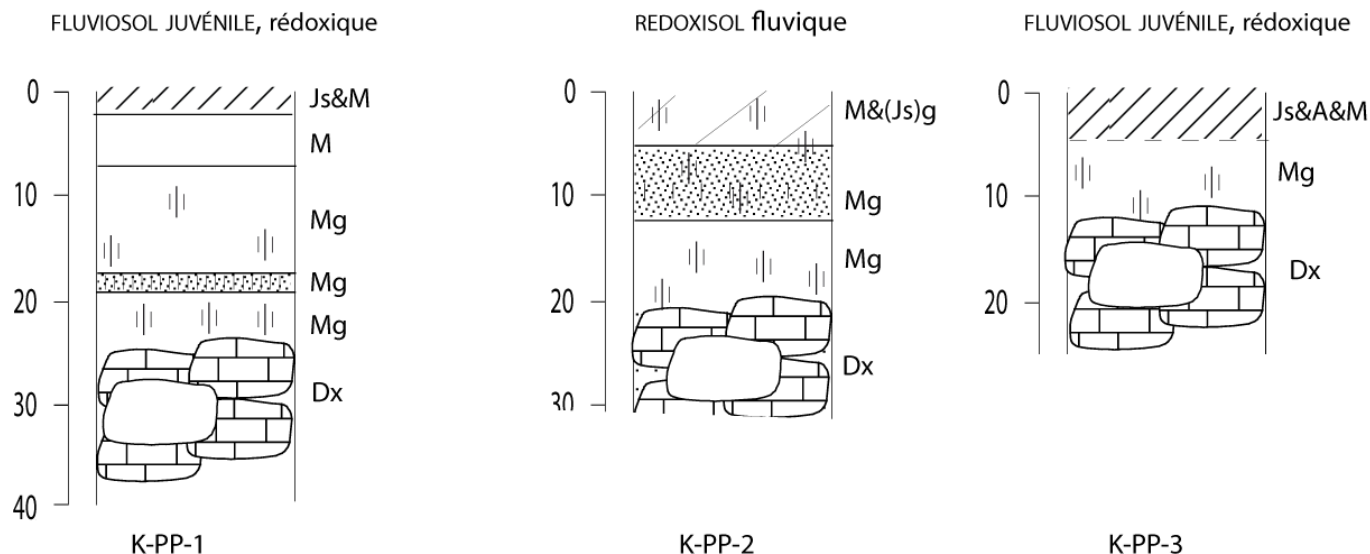


Figure 2 : Profils de sol de la forêt post-pionnière K-PP.

Dans cette zone d'étude, les profils de sols étaient tout juste éloignés d'une vingtaine de mètres entre eux. Ils se situent à proximité immédiate de la Kander, et en sont très peu exhaussés (quelques dizaines de centimètres). Ces sols sont peu profonds, reposant sur la grève alluviale qui est supposée au même niveau topographique que celle du lit principal. Ils présentent, malgré une certaine hétérogénéité, la caractéristique commune d'être soumis au battement de la nappe induisant des périodes d'hydromorphie plus ou moins importantes et intervenant à des profondeurs variables. Les textures recensées dans les horizons sont dominées par les sables pour le K-PP-1 et 2, alors que le K-PP-3 présente une texture plus fine et homogène sur toute l'épaisseur du solum. Malgré leur proximité, ces profils présentent des évolutions pédologiques inégales. Le sol K-PP-1 exhibe un début d'intégration de la matière organique, avec la présence d'un horizon Js localisé dans ses 2 premiers centimètres. La forme d'humus qui le caractérise est composée de quelques méso-agrégats principalement instables, d'une fragmentation importante de la litière qui s'intègre peu à peu au sédiment de manière encore très juxtaposée. Ce sol est classé en tant que FLUVIOSOL JUVÉNILE rédoxique avec une forme d'humus de type oligo (mull). Le sol KPP.2 a été rattaché à un RÉDOXISOL fluvisol du fait d'une hydromorphie très marquée sur l'ensemble du profil de sol, supposée fortement bloquer la pédogenèse. Par ce fonctionnement, il exhibe encore un caractère relativement brut, avec un horizon Js s'exprimant de manière sporadique dans les premiers mm du sol, ne permettant pas de l'échantillonner en quantité suffisante. La forme d'humus définie sur le terrain est un oligo (mull). Le sol KPP.3 est le plus évolué. Il présente une forte activité biologique avec la présence de micro-méso voire macroagégats organo-minéraux, restant assez fragiles et issus d'une activité de vers de terre, de mésofaune et de racines sur environ quatre centimètres ; la matière organique étant encore souvent visible sous une forme très figurée. Il n'en est pour autant pas homogène sur cette épaisseur car du sédiment encore non transformé est toujours présent dans l'horizon. Il a été rattaché à un FLUVIOSOL JUVÉNILE rédoxique avec une forme d'humus de type dysmull.

Tableau 1 : Caractéristiques physico-chimiques des horizons des sols de K-PP-. La texture est représentée (SG : sables grossiers ; SF : sables fins ; LG : limons grossiers ; LF : limons fins ; Ar : argiles) ; C_{org} : carbone organique ; N_{tot} : azote total ; CaCO_{3 tot} : carbonates totaux ; Fe_o , Fe_d, Fe_t ainsi que les deux ratios proposés par Arduino et al. (1986, 1984)

		Epaisseur (cm)	Texture	Ar	LF	LG	SF	SG	Squelette %	C _{org} g.kg ⁻¹	N _{tot} g.kg ⁻¹	C/N	CaCO ₃ g.kg ⁻¹
K-PP-1	Js& M	2.0	Sandyloam	4	13	23	55	6	-	70.4	4.7	15.0	281.7
	M	4.0	Sandyloam	1	9	21	61	7	-	12.9	0.8	16.1	348.3
	Mg	10.0	Sandyloam	2	19	19	41	18	-	14.6	0.8	18.3	474.0
	Mg	1.0	Sand	0	0	0	0	100	-	nd	nd	nd	nd
	g	4.0	Sandyloam	2	21	25	45	6	-	15.8	1.0	15.8	464.3
K-PP-2	M&(Js)g	5	Sandyloam	0	10	29	60	1	-	12.5	0.6	20.8	250.1
	Mg	7.5	Sand	0	4	4	44	48	-	6.8	0.3	22.7	467.0
	g	7.0	Silt	5	49	32	14	1	-	16.4	0.9	18.2	538.0
K-PP-3	Js& M&A	4.0	Siltloam	6	31	28	33	1	-	51.2	3.4	15.1	416.1
	JpG	4.0	Siltloam	2	33	33	31	1	-	17.9	1.2	14.9	532.9

		Fe _o g.100 g ⁻¹	Fe _d g.100 g ⁻¹	Fe _{tot} g.100 g ⁻¹	Fe _d - Fe _o /Fe _t	Fe _o /Fe _d
K-PP-1	Js& M	0.37	0.57	1.98	0.10	0.65
	M	0.36	0.55	1.96	0.10	0.66
	Mg	0.43	0.67	1.66	0.14	0.65
	Mg	nd	nd	nd	nd	nd
	g	0.52	0.75	1.83	0.13	0.69
K-PP-2	M&(Js)g	0.40	0.53	2.33	0.06	0.75
	Mg	0.30	0.52	1.51	0.14	0.59
	g	0.59	0.83	1.86	0.13	0.72
K-PP-3	Js& M&A	0.50	0.78	1.89	0.15	0.64
	JpG	0.51	0.76	1.73	0.15	0.66

Forêt intermédiaire : K-I-1

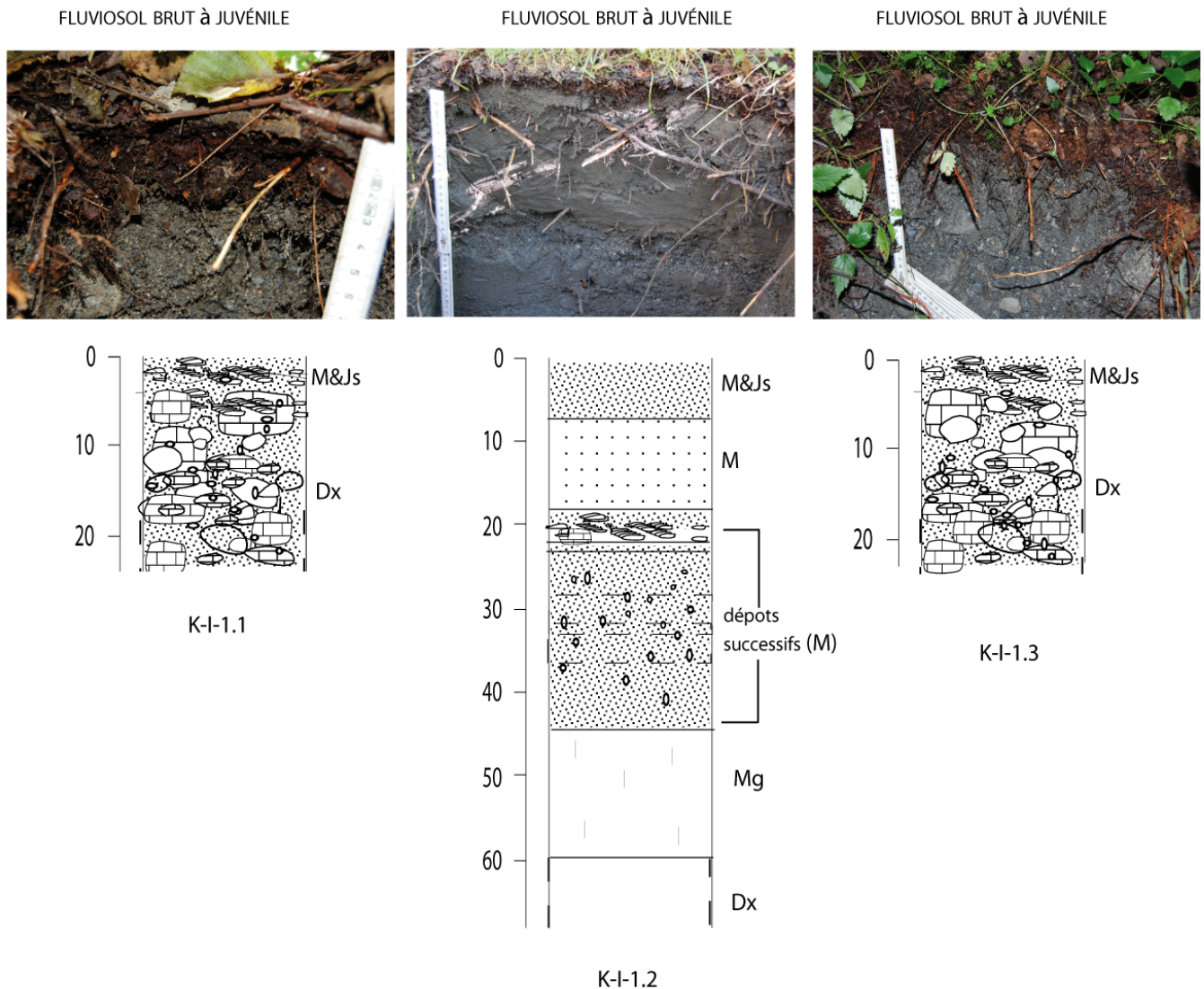


Figure 3 : Profils de sol de la forêt intermédiaire K-I-1.

Cette zone se situe à une dizaine de mètres de la Kander sur une terrasse. La mise en place des sols fait suite à un (des) évènement(s) de forte intensité compte tenu qu'ils sont tous caractérisés par une texture grossière composées de sables, de graviers ou de cailloux. Deux d'entre eux reposent directement sur la grève. Ces types de sol, souvent retrouvés dans les milieux pionniers et au début de la chronoséquence théorique (Baize et Girard 2009), sont possiblement le résultat d'un changement de trajectoire de la Kander (avulsion). L'intégration de la matière organique au minéral par l'action de la pédofaune est quasi inexistante, mais le sol rhizosphérique présente quelques agrégats organo-minéraux de taille millimétriques et localisés dans les premiers millimètres du sol laissant présager un début de formation d'horizon Js. Le caractère encore très brut de ces sols a conduit à les classer dans des FLUVIOSOLS BRUTS à JUVÉNILES, le presque double rattachement pour noter le très faible développement d'un horizon Js les distinguant des FLUVIOSOLS BRUTS, caractérisant les barres sédimentaires à peine végétalisées. Les formes d'humus sont assez complexes et irrégulières, la présence d'horizon OH pourtant discontinu et de faible épaisseur (quelques millimètres) conduit à les classer dans les humior.

Tableau 2 : Caractéristiques physico-chimiques des horizons des sols de K-I-1. Les légendes sont similaires au tableau 1.

		Epaisseur (cm)	Texture	Ar	LF	LG	SF	SG	Squelette %	C_{org} g.kg⁻¹	N_{tot} g.kg⁻¹	C/N	CaCO₃ g.kg⁻¹
K-I-1.1	M&Js	2	sand	1	3	2	12	82	50	7.2	0.5	14.4	523.2
K-I-1.2	M&Js	7	loamy sand	2	7	12	68	11	-	8.4	0.3	28	405.8
	M	11	sand	2	4	3	57	35	-	8.6	0.3	28.7	429.0
	M		sand	1	1	1	14	82	10	3.4	0.2	17	550.7
K-I-1.3	M&Js	2	sand	2	6	4	22	66	50	13.0	0.6	21.7	495.5

		Fe_o g.100 g⁻¹	Fe_d g.100 g⁻¹	Fe_{tot} g.100 g⁻¹	Fe_d - Fe_o / Fe_t	Fe_o / Fe_d
K-I-1.1	M&Js	0.22	0.41	1.28	0.15	0.54
K-I-1.2	M&Js	0.41	0.71	1.77	0.17	0.57
	M	0.38	0.61	1.65	0.13	0.63
	M	0.25	0.43	1.32	0.13	0.59
K-I-1.3	M&Js	0.30	0.45	1.30	0.12	0.66

Forêt intermédiaire K-I-2

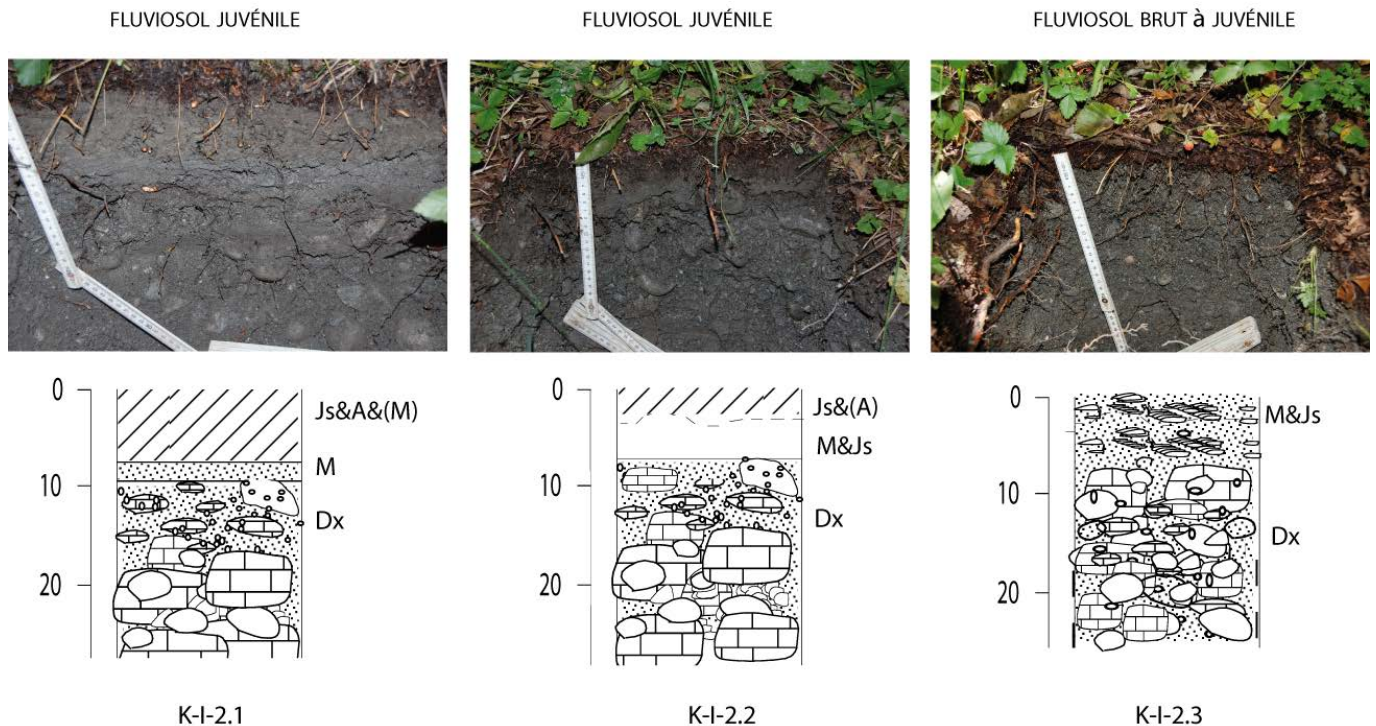


Figure 4: Profils de sol de la forêt intermédiaire K-I-2.

Cette zone se situe au bord de la Kander, mais est légèrement plus exhausée que la zone K-PP. Deux petits chenaux sont régulièrement réalimentés dans la zone, attribuables au « flow pulse », mais n'atteignent pas les profils concernés. L'hydromorphie n'a pas été détectée. Le sol K-I-2.3 est très proche d'un point de vue fonctionnel des sols de K-I-1. Il est défini en tant que FLUVIOSOL BRUT à JUVÉNILÉ avec une forme d'humus de type hémimor. Concernant les sols de K-I-2.1 et 2, la présence d'un horizon Js ou Js&A est attribuable à la présence d'un horizon à texture plus fine dans les premiers centimètres et à une activité biologique plus importante. Les horizons Js/A sont très hétérogènes et l'activité des différents acteurs biologique est visible : boulettes fécales et déjections de vers. Les agrégats en place sont légèrement humifères, au sein desquels de nombreux fragments de matière organique sont encore visibles. La décomposition n'y est donc que partiellement achevée. Ils sont définis comme des FLUVIOSOLS JUVÉNILÉS avec un forme d'humus de type dysmull.

Tableau 3 : Caractéristiques physico-chimiques des horizons des sols de K-I-2. Les légendes sont similaires au tableau 1.

		Epaisseur (cm)	Texture	Ar	LF	LG	SF	SG	Squelette %	C _{org} g.kg ⁻¹	N _{tot} g.kg ⁻¹	C/N	CaCO ₃ g.kg ⁻¹
K-I-2.1	Js&A&(M)	7	siltloam	9	31	29	28	3	-	31.4	2.2	14.3	435.9
	M	11	loamysand	4	10	8	26	50	70	9.7	0.4	24.3	481.7
K-I-2.2	Js&(A)h	3	loam	10	23	26	29	13	-	49.7	3.6	13.8	426.7
	M	4	sandy-loam	7	22	16	33	23	-	17.4	1.1	15.8	476.1
K-I-2.3	M&Js	3	loamy-sand	3	8	5	17	66	70	20.5	1.5	13.7	522.0

		Fe _o g.100 g ⁻¹	Fe _d g.100 g ⁻¹	Fe _{tot} g.100 g ⁻¹	Fe _d - Fe _o / Fe _t	Fe _o / Fe _d
K-I-2.1	Js&A&(M)	0.59	0.91	2.05	0.16	0.65
	M	0.35	0.55	1.51	0.13	0.64
K-I-2.2	Js&(A)h	0.49	0.83	1.90	0.18	0.59
	M	0.50	0.76	1.76	0.15	0.66
K-I-2.3	M&Js	0.29	0.51	1.42	0.15	0.58

Forêt mature K-M-1

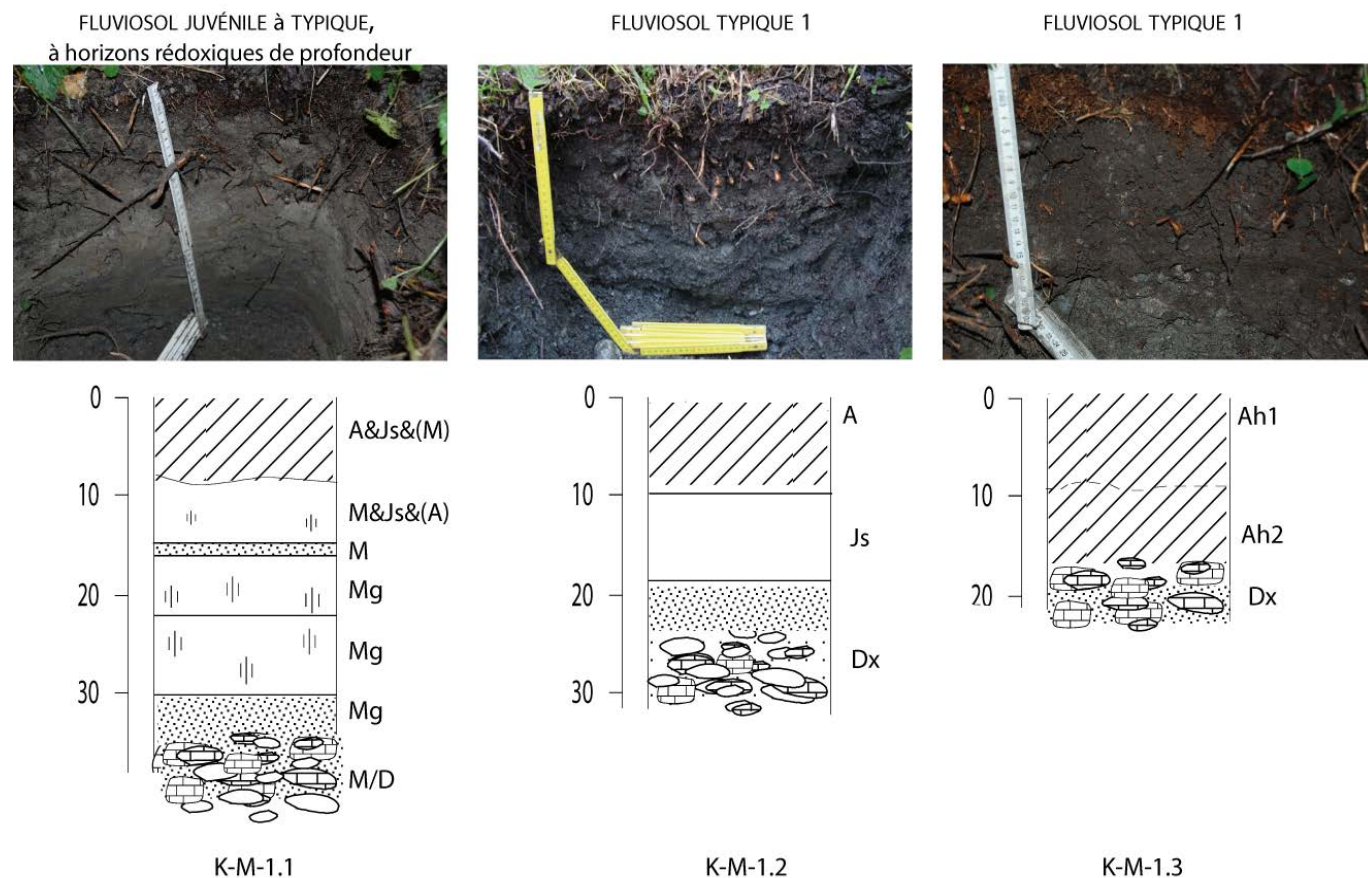


Figure 5: Profils de sols de la forêt mature K-M-1.

Cette zone, distante de quelques mètres de la Kander, est stabilisée, un chemin pédestre sépare d'ailleurs cette forêt de la Kander. Les sols sont de profondeur variable et la stratification des dépôts est, à l'exception du sol K-M-1.3, encore bien visible sur les profils. Ils présentent les caractéristiques de sols plus évolués avec la présence d'horizons A ou Js&A humifères sur une épaisseur plus importante que les précédents. Les teneurs en C_{org} dans les horizons organo-minéraux sont plus importantes que dans les stades intermédiaires, mais c'est surtout l'épaisseur et l'homogénéisation de cet horizon qui les distinguent de ces derniers. Le sol K-M-1.1 est toutefois caractérisé par un horizon organo-minéral de surface présentant encore des traces de sédiments non transformés. La structure, composée d'agrégats biologiques attribuables à la mésofaune et aux vers de terre, est relativement stable. Les horizons A de K-M-1.3, humifères voire hémiorganiques, présentent une structure grumeleuse à subangulaire, ce dernier caractère s'intensifiant en profondeur, laissant présager des processus physico-chimiques dominant sur l'activité biologique quant à la réorganisation des agrégats dans l'horizon. C'est le sol le plus évolué à cet étage. La sédimentation n'est plus visible et son caractère de fluviosol serait finalement attribuable à la présence de la grève mais surtout à sa localisation dans la zone alluviale. Il est donc classé comme un FLUVIOSOL TYPIQUE 1. Sa forme d'humus est un amphimus (OH continu et riche en mycélium). Le sol K-M-1.1 a été classé en FLUVIOSOL JUVÉNILÉ à TYPIQUE 1 dû à la présence de poches de sédiments dans l'horizon organo-minéral. Sa forme d'humus est de type dysmull. Le sol K-M-1.2 est un FLUVIOSOL TYPIQUE 1 avec une forme d'humus de type dysmull.

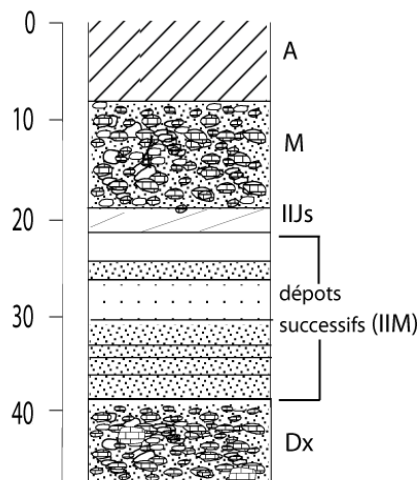
Tableau 4 : Caractéristiques physico-chimiques des horizons des sols de K-M-1. Les légendes sont similaires au tableau 1.

		Epaisseur (cm)	Texture	Ar	LF	LG	SF	SG	Squelette %	C _{org} g.kg ⁻¹	N _{tot} g.kg ⁻¹	C/N	CaCO ₃ g.kg ⁻¹
K-M-1.1	A&Js&(M)	9	loam	9	19	30	33	9	-	42.9	3.2	13.4	325.6
	M&Js& (A)	5	sandy loam	6	20	23	40	11	-	14.3	0.9	15.9	309.2
	M	1	sand					100	-	nd	nd		nd
	Mg	6	silt loam	7	33	30	26	4	-	11.5	0.7	16.4	414.5
	Mg	6	loam	8	29	19	36	8	-	12.8	0.8	16	469.2
K-M-1.2	A	10	silt loam	17	49	18	6	10	-	46.8	3.6	13	469.6
	Js	10	loam	14	42	7	9	29	10	20.6	1.6	12.9	551.9
	M	10	sand	4	5	0	4	87	60	4.3	0.2	21.5	565.8
K-M-1.3	A1	10	silt loam	8	21	43	11	17	5	87.6	6.4	13.7	284.6
	A2	7	silt loam	12	39	15	13	21	10	66.2	4.7	14.1	297.2

		Fe _o g.100 g ⁻¹	Fe _d g.100 g ⁻¹	Fe _{tot} g.100 g ⁻¹	Fe _d - Fe _o /Fe _t	Fe _o /Fe _d
K-M-1.1	A&Js&(M)	0.46	0.72	2.02	0.13	0.63
	M&Js& (A)	0.50	0.69	2.06	0.10	0.72
	M	nd	nd	nd	nd	nd
	Mg	0.66	0.94	2.20	0.12	0.71
	Mg	0.60	0.86	1.95	0.14	0.69
K-M-1.2	A	0.55	1.12	2.23	0.25	0.49
	Js	0.45	0.91	1.77	0.26	0.49
	M	0.26	0.43	1.19	0.14	0.49
K-M-1.3	A1	0.57	0.93	2.25	0.16	0.62
	A2	0.53	0.88	2.20	0.16	0.61

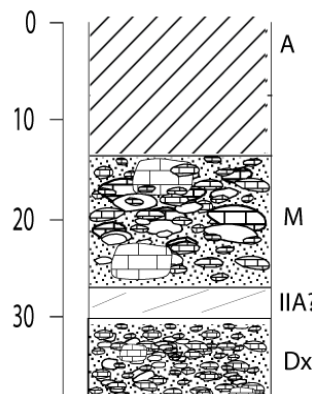
Forêt mature K-M-2

FLUVIOSOL TYPIQUE polyphasé



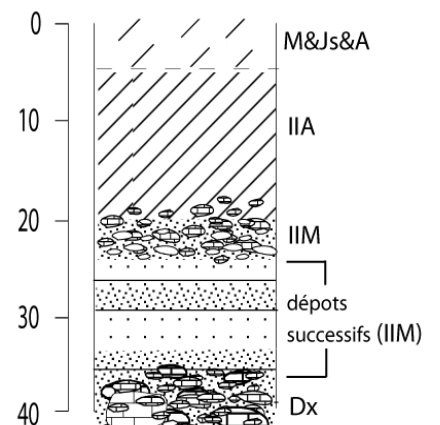
K-M-2.1

FLUVIOSOL TYPIQUE polyphasé



K-M-2.2

FLUVIOSOL TYPIQUE réalluvionné



K-M-2.3

Figure 6 : Profils de sol de la forêt mature K-M-2.

Ces sols se rattachent tous à la référence des FLUVIOSOL TYPIQUES 1 et sont tous caractérisés par une alternance de dépôts témoignant d'une mise en place par aggradation. Des horizons organo-minéraux en profondeur révèlent une stabilisation passée. La présence d'alluvions avec une quantité importante de squelette, retrouvées au-dessus de ces horizons A ou Js enfouis, traduisent un évènement de forte intensité ayant touché l'ensemble de la zone. Des évènements de plus faible intensité ou une décrue sur une période relativement longue, déposant des sédiments à texture plus fine, ont suivi et ont conduit à leur stabilisation puis au développement d'un horizon A humifère bien homogène. Le profil K-M-2.3 présente la particularité d'avoir été récemment réalluvionné. Cependant, ce réalluvionnement n'est peut-être pas le résultat d'un évènement particulier, mais plutôt d'apports réguliers permis par le « flow pulse ». Ce profil de sol se situe en effet à proximité d'un chenal réactivé lors des montées fréquentes de la Kander pendant la saison estivale. Les profils K-M-2.1 et 2 présentent une forme d'humus de type dysmull, alors qu'un eu(mull) caractérise le profil K-M-2.3.

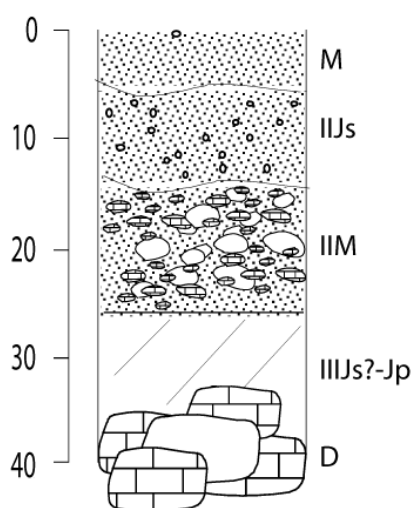
Tableau 5 : Caractéristiques physico-chimiques des horizons des sols de K-M-2. Les légendes sont similaires au tableau 1.

		Epaisseur (cm)	Texture	Ar	LF	LG	SF	SG	Squelette %	C _{org} g.kg ⁻¹	N _{tot} g.kg ⁻¹	C/N	CaCO ₃ g.kg ⁻¹
K-M-2.1	A	8	loam	10	27	11	23	28	-	43.6	2.9	15.0	405.9
	M	8	sand	3	6	2	7	83	60	6.0	0.3	20	472.1
	IIJs	2	sandy loam	6	27	21	33	12	10	11.9	0.8	14.9	397.1
K-M-2.2	A	13	silt loam	11	33	19	28	10	-	33.1	2.4	13.8	420.3
	M	13	loamy sand	5	17	3	5	70	60	11.0	0.5	22	493.4
	IIA	4	loam	11	26	15	31	17	-	17.4	1.3	13.4	421.2
K-M-2.3	M&Js&A	6	silt loam	5	33	32	29	1	-	22.5	1.1	20.5	424.7
	A	14	silt loam	10	24	26	25	14	-	29.7	1.7	17.5	425.2
	IIM	3	sandy loam	6	14	11	36	33	20	5.4	0.4	13.5	468.7

		Fe _o g.100 g ⁻¹	Fe _d g.100 g ⁻¹	Fe _{tot} g.100 g ⁻¹	Fe _d - Fe _o /Fe _t	Fe _o /Fe _d
K-M-2.1	A	0.50	0.79	1.89	0.15	0.64
	M	0.31	0.41	1.36	0.07	0.76
	IIJs	0.50	0.67	1.87	0.09	0.75
K-M-2.2	A	0.56	0.84	2.06	0.14	0.67
	M	0.46	0.53	1.50	0.05	0.86
	IIA	0.44	0.77	2.07	0.16	0.57
K-M-2.3	M&Js&A	0.51	0.69	1.95	0.09	0.74
	A	0.48	0.85	1.96	0.19	0.56
	IIM	0.40	0.64	1.71	0.14	0.62

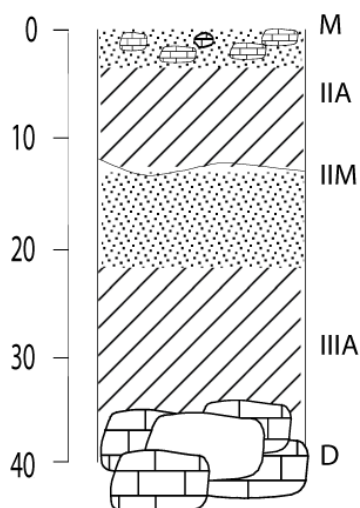
Forêt post-pionnière S-PP-1

FLUVIOSOL JUVÉNILÉ, réalluvionné



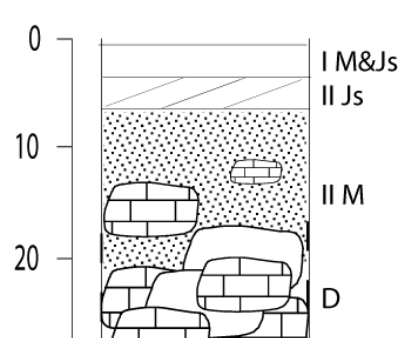
S-PP-1.1

FLUVIOSOL TYPIQUE, réalluvionné



S-PP-1.2

FLUVIOSOL JUVÉNILÉ réalluvionné



S-PP-1.3

Figure 7 : Profils de sol de la forêt post-pionnière S-PP-1.

Ces sols, se situant sur une île, sont relativement peu profonds. Ils présentent une forte hétérogénéité entre eux d'un point de vue textural et évolutif. Ils présentent tous une couche M à leur surface pouvant être le résultat de la crue enregistrée en 2007. Cette crue n'aurait d'ailleurs pas eu les mêmes conséquences en termes d'apport sur ces sols, bien que proche géographiquement. La topographie, l'orientation de la zone face au courant de la crue et la végétation sont des paramètres ayant joué dans la distribution et l'hétérogénéité des dépôts et des sols à cette échelle.

Le sol S-PP-1.1 est caractérisé par une texture grossière sur toute sa profondeur (sables et graviers). Il présente des horizons J en surface et en profondeur qui sont le lieu d'enracinement préférentiel des racines. Des agrégats organo-minéraux de taille millimétrique, principalement dus à l'activité des racines, sont retrouvés de manière assez homogène dans l'horizon. Il est classé en FLUVIOSOL JUVÉNILÉ, réalluvionné, avec une forme d'humus de type méso(mull).

Le sol S-PP-1.2 est le plus évolué, il présente un horizon A méso- à macrostructuré, enfoui, directement sous des dépôts grossiers récents ainsi qu'un horizon A enfoui à plus de 20 cm traduisant une stabilisation passée. Il est classé en FLUVIOSOL TYPIQUE 1, réalluvionné, avec une forme d'humus de type eumull.

Le sol S-PP-1.3 est le moins profond. Il présente des horizons Js, peu épais mais attribuables à une activité de la faune, notamment de vers de terre. L'horizon IIJs semble avoir été tassé, la structure est peu nette et les agrégats sont peu stables. Il est classé en FLUVIOSOL JUVÉNILE, réalluvionné, avec une forme d'humus de type méso(mull).

Tableau 6 : Caractéristiques physico-chimiques des horizons des sols de S-PP-1. Les légendes sont similaires au tableau 1.

		Epaisseur (cm)	Texture	Ar	LF	LG	SF	SG	Squelette	Corg g.kg ⁻¹	Ntot g.kg ⁻¹	C/N	CaCO ₃ g.kg ⁻¹
S-PP-1.1	M	5	loamy sand	5	8	3	9	76	20	6.9	0.5	13.8	703.7
	IIJs	9	loamy sand	5	7	3	5	79	40	11.7	1.0	11.7	676.1
	IIM	12	sand	3	3	1	3	89	40	4.4	0.2	22	720.9
	IIIJs ?	10	sandy loam	10	14	6	12	59	10	16.1	1.0	16.1	606.7
S-PP-1.2	M	5	loamy sand	6	7	4	13	71	30	14.8	1.0	14.8	675.5
	IIA	9	sandy loam	9	15	9	22	44	-	27.9	1.8	15.5	587.7
	IIM	8	sand	2	3	1	3	90	20	6.3	0.3	21	715.4
	IIIA	16	loam	17	29	18	19	17	-	28.6	2.1	13.6	478.7
S-PP-1.3	M&Js	4	sandy loam	7	11	12	31	38	-	15.3	1.1	13.9	602.1
	IIJs	3	sandy loam	8	13	14	31	34	-	27.9	1.7	16.4	563.2
	IIM	11	sand	2	2	1	2	93	50	4.8	0.2	24	712.0

		Fe _o g.100 g ⁻¹	Fe _d g.100 g ⁻¹	Fe _{tot} g.100 g ⁻¹	Fe _d - Fe _o /Fe _t	Fe _o /Fe _d
S-PP-1.1	M	0.19	0.41	0.89	0.25	0.46
	IIJs	0.21	0.46	1.06	0.24	0.46
	IIM	0.16	0.31	0.74	0.21	0.51
	IIIJs ?	0.26	0.57	1.21	0.26	0.45
S-PP-1.2	M	0.19	0.48	1.01	0.29	0.40
	IIA	0.27	0.57	1.25	0.25	0.47
	IIM	0.16	0.34	0.73	0.24	0.48
	IIIA	0.44	0.73	1.71	0.17	0.60
S-PP-1.3	M&Js	0.28	0.58	1.27	0.24	0.48
	IIJs	0.27	0.55	1.24	0.22	0.49
	IIM	0.16	0.34	0.79	0.23	0.47

Forêt post-pionnière S-PP-2

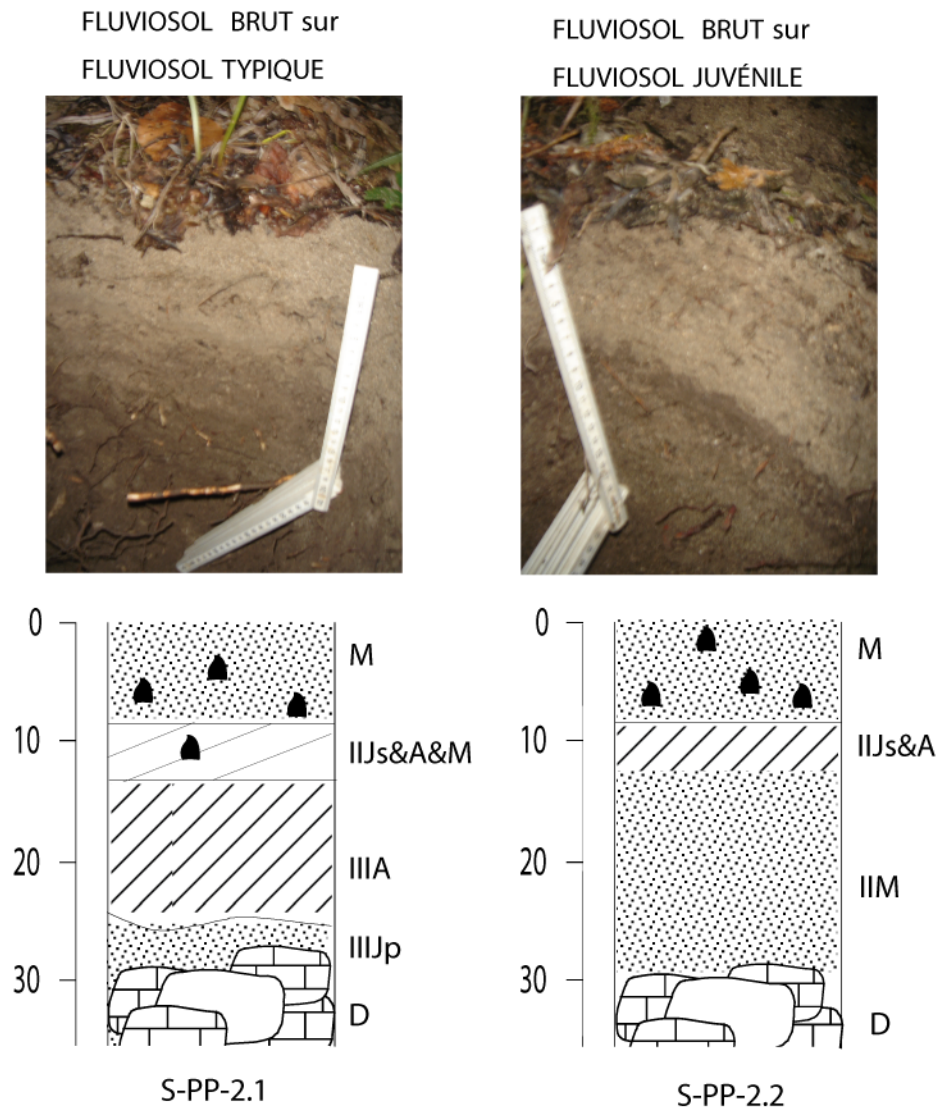


Figure 8 : Profils de sol de la forêt post-pionnière S-PP-2.

Cette zone, située entre le chenal principal et un bras quotidiennement alimenté, présente des sols qui se développent dans des sédiments relativement grossiers (principalement des sables) mis en place par phases successives. Ils présentent des horizons A ou Js enfouis traduisant des périodes de stabilité passées. Ils sont caractérisés par une forme d'humus de type méso (mull)

Tableau 7 : Caractéristiques physico-chimiques des horizons des sols de S-PP-2. Les légendes sont similaires au tableau 1.

		Epaisseur (cm)	Texture	Ar	LF	LG	SF	SG	Squelette	C _{org} g.kg ⁻¹	N _{tot} g.kg ⁻¹	C/N	CaCO ₃ g.kg ⁻¹
S-PP-2.1	M	8	loamy sand	0	3	3	15	79	-	5.4	0.3	18.1	707.0
	IIJs&A	5	sandy loam	6	14	18	33	29	-	22.8	1.2	18.6	564.9
	IIIA	11	sandy loam	11	16	11	13	49	-	21.6	1.7	12.7	589.1
	IIJp	6	sandy loam	8	14	8	15	55	-	10.7	0.8	13.2	651.7
S-PP-2.2	M	8	loamy sand	3	10	6	11	71	-	8.8	0.5	18	654.0
	IIJs&A	5	sandy loam	10	18	12	13	47	-	24.9	1.8	13.5	568.4
	IIM	16	sand	1	7	2	4	85	-	5.5	0.3	18.5	721.9

		Fe _o g.100 g ⁻¹	Fe _d g.100 g ⁻¹	Fe _{tot} g.100 g ⁻¹	Fe _d - Fe _o /Fe _t	Fe _o /Fe _d
S-PP-2.1	M	0.15	0.39	0.86	0.28	0.39
	IIJs&A	0.24	0.61	1.28	0.28	0.40
	IIIA	0.22	0.56	1.26	0.27	0.39
	IIJp	0.19	0.48	1.04	0.28	0.39
S-PP-2.2	M	0.18	0.43	0.98	0.25	0.43
	IIJs&A	0.22	0.54	1.26	0.25	0.41
	IIM	0.15	0.37	0.79	0.28	0.40

Forêt intermédiaire S-I-

FLUVIOSOLS TYPIQUES réalluvionnés

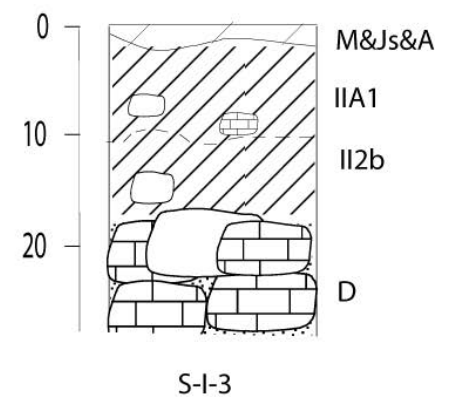
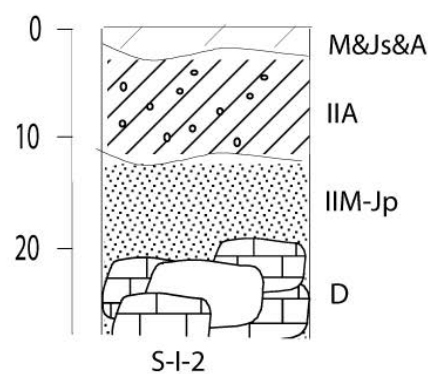
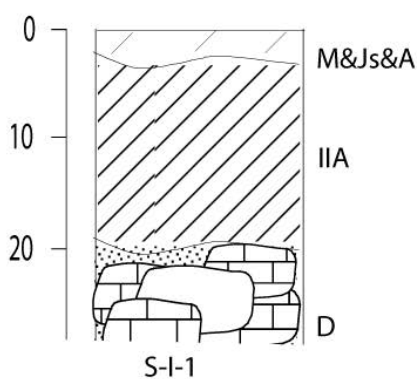


Figure 9 : Profils de sol de la forêt intermédiaire S-I-1.

1.1.1 Sols des forêts intermédiaires

Les profils dans cette zone se trouvent à des distances bien plus importantes que les distances séparant les profils des stades post-pionniers. Ils présentent une certaine homogénéité quant à leur profondeur qui est d'environ 20 cm. Ils ont tous été réalluvionnés par des dépôts fins de quelques centimètres qui sont déjà en cours de transformation par la faune y intégrant une matière organique sous forme encore très figurée. Ils sont assez similaires d'un point de vue évolutif, tous présentant un horizon A biomacrostructuré avec des agrégats plus ou moins stables dépendant de la granulométrie. Ils sont tous rattachés à des FLUVIOSOLS TYPIQUES, réalluvionnés. Leur forme d'humus est de type eumull.

Tableau 7 : Caractéristiques physico-chimiques des horizons des sols de S-I-1. Les légendes sont similaires au tableau 1.

		Epaisseur (cm)	Texture	Ar	LF	LG	SF	SG	Squelette	C _{org} g.kg ⁻¹	N _{tot} g.kg ⁻¹	C/N	CaCO ₃ g.kg ⁻¹
S-I-1	M&Js&A	4	loam	9	21	26	33	11	-	21.2	1.4	15.1	447.4
	A	16	loam	14	20	18	21	27	-	23.4	1.9	12.3	482.0
S-I-2	M&Js&A	4	silt loam	14	25	24	25	13	-	44.0	3.1	14.2	403.5
	IIA	7	sandy loam	10	13	8	15	54	5	32.9	2.5	13.2	492.8
	IIM-Jp	9	loamy sand	4	7	5	20	65	10	7.9	0.6	13.2	532.7
S-I-3	M&Js&A	3	silt loam	14	25	27	29	5	-	44.3	3.0	14.8	392.5
	IIA1	8	loam	17	27	14	25	16	5	44.1	3.4	13.0	381.5
	IIA2	5	sandy loam	13	19	11	27	29	5	23.9	2.0	12.0	419.2

		Fe _o g.100 g ⁻¹	Fe _d g.100 g ⁻¹	Fe _{tot} g.100 g ⁻¹	Fe _d - Fe _o / Fe _t	Fe _o / Fe _d
S-I-1	M&Js&A	0.35	0.76	1.90	0.22	0.46
	A	0.31	0.69	1.67	0.23	0.45
S-I-2	M&Js&A	0.42	0.81	1.88	0.21	0.52
	IIA	0.29	0.58	1.53	0.19	0.50
	IIM-Jp	0.29	0.51	1.46	0.15	0.58
S-I-3	M&Js&A	0.46	0.80	1.95	0.17	0.58
	IIA1	0.33	0.76	2.02	0.21	0.44
	IIA2	0.30	0.69	1.89	0.20	0.44

Forêt mature S-M-

FLUVIOSOLS TYPQUES 1 (réalluvionnés)

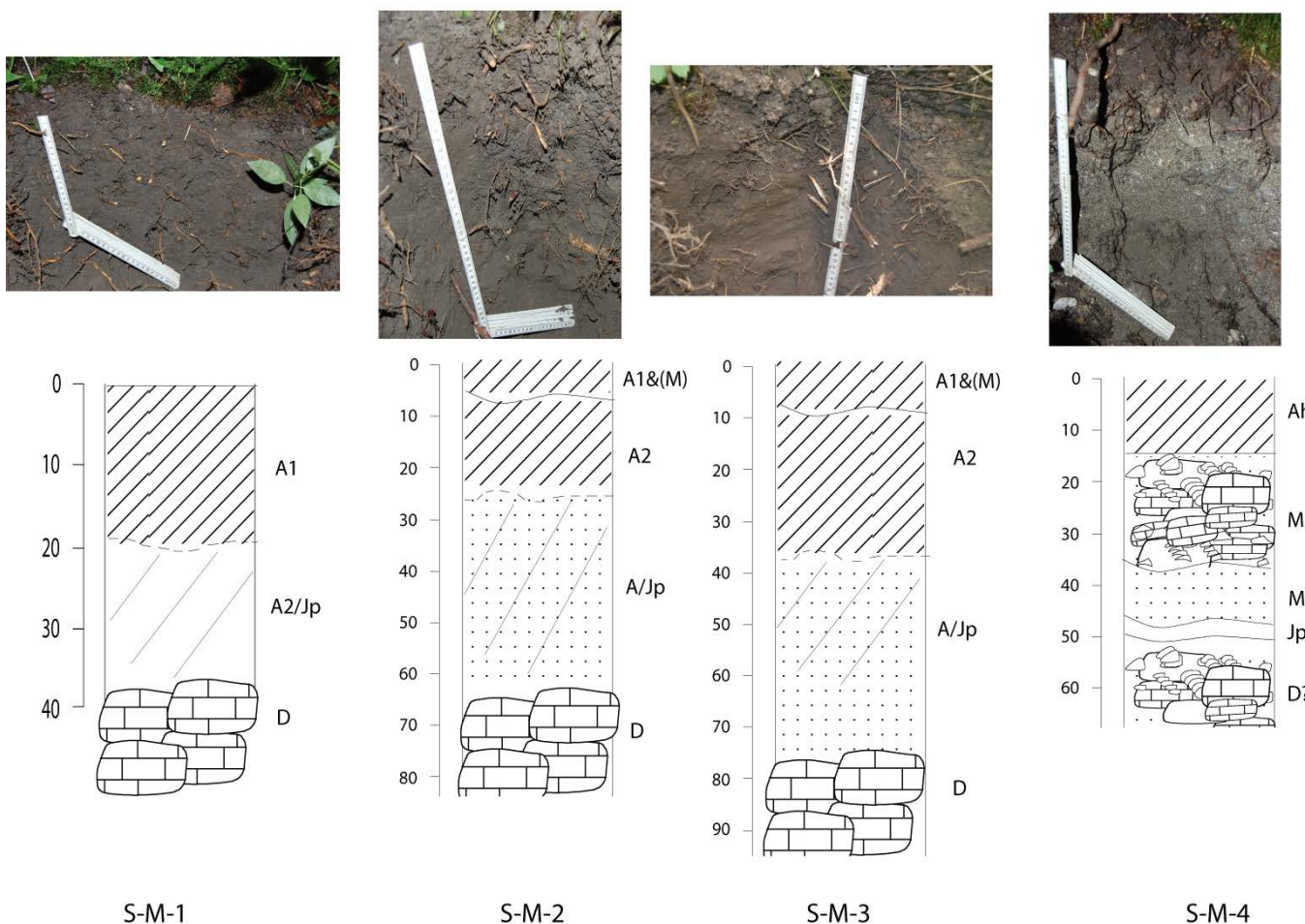


Figure 10 : Profils de sol de forêt mature S-M-.

Les sols S-M-2 et S-M-3 sont très semblables, la distance les séparant étant de juste 20 m. Ils sont situés à moins d'un mètre d'un bras fréquemment alimenté mais ils sont exhausés de 2 m environ par rapport à celui-ci. Ces deux sols présentent des traces de sédiments dans le premier horizon laissant penser une atteinte de ces sols par la crue de 2007. Ils présentent tous deux un horizon A biomacrostructuré épais, et leur profondeur atteint environ 70 cm. Ils sont classés en tant que FLUVIOSOLS TYPQUES 1 n'atteignant pas les 80 cm nécessaires pour les classer dans le type 2. Le profil S-M-1 se distingue des deux autres principalement par sa profondeur, mais présente un horizon A épais biomacrostructuré. La présence de turricules très nombreux en surface pour ces trois sols suggère une forte activité des vers anéciques. Le profil S-M-4 est très différent des autres quant à sa mise en place. Il présente la particularité de trouver un horizon à texture très grossière, proche de la surface. Cet horizon suggère un évènement de crue de forte intensité dans le passé, cependant non attribuable à la crue de 2007 au vu du développement très avancé de l'horizon A humifère en surface. Ce dernier présente une structure grumeleuse macrostructurée, homogène, mais bloquée dans la dimension verticale par la présence l'horizon sous-jacent. La présence d'un horizon J en profondeur indique peut-être une stabilisation passée mais cela reste au stade

hypothétique, une analyse de C_{org} devant être envisagée pour l'affirmer. Ils ont tous une forme d'humus de type eumull.

Tableau 8 : Caractéristiques physico-chimiques des horizons des sols de S-M-. Les légendes sont similaires au tableau 1.

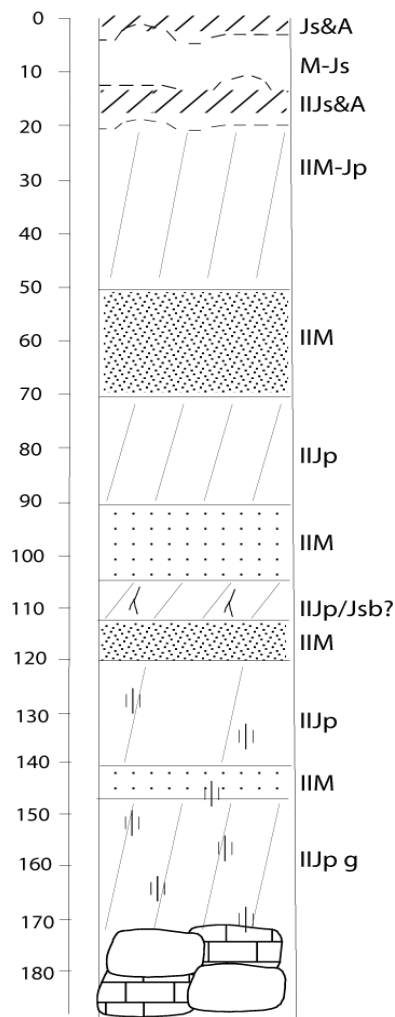
		Epaisseur H (cm)	Texture	Ar	LF	LG	SF	SG	Squelette	C_{org} g.kg ⁻¹	N_{tot} g.kg ⁻¹	C/N	$CaCO_3$ g.kg ⁻¹
S-M-1	A1	20	loam	17	21	12	29	21	5	37.7	2.9	13	343.2
	A2/Jp	18	sandy loam	12	17	10	33	29	5	17.4	1.3	13.4	421.5
S-M-2	A1&(M)	4	loam	14	21	19	28	18	-	33.2	2.4	13.8	423.5
	A2	16	loam	15	21	12	34	17	-	27.9	2.2	12.7	362.2
	A/Jp	40	sandy loam	8	13	8	37	33	-	11.7	0.9	13	426.2
S-M-3	A1&(M)	6	loam	17	28	21	25	9	-	39.1	2.8	14.0	355.6
	A2	32	loam	15	22	17	24	21	-	28.7	2.3	12.5	363.5
S-M-4	Ah	13	sandy loam	12	14	8	21	44	10	62.7	5.1	12.3	414.7
	M	25	sand	2	2	1	2	94	60	4.4	0.3	14.7	666.7

		Fe_o g.100 g ⁻¹	Fe_d g.100 g ⁻¹	Fe_{tot} g.100 g ⁻¹	$Fe_d - Fe_o / Fe_t$	Fe_o / Fe_d
S-M-1	A1	0.33	0.79	2.12	0.22	0.42
	A2/Jp	0.29	0.70	1.94	0.21	0.41
S-M-2	A1&(M)	0.30	0.73	1.87	0.23	0.41
	A2	0.34	0.75	2.14	0.19	0.45
	A/Jp	0.29	0.66	1.95	0.19	0.44
S-M-3	A1&(M)	0.36	0.81	2.10	0.22	0.44
	A2	0.34	0.78	2.12	0.21	0.44
S-M-4	Ah	0.27	0.57	1.56	0.19	0.47
	M	0.17	0.32	0.76	0.20	0.52

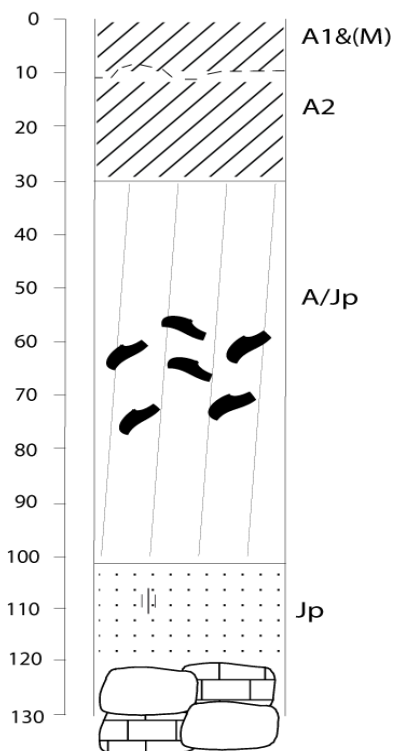
Forêt post-pionnière A-PP-1

FLUVIOSOL JUVÉNILE à horizons
rédoxiques de profondeur

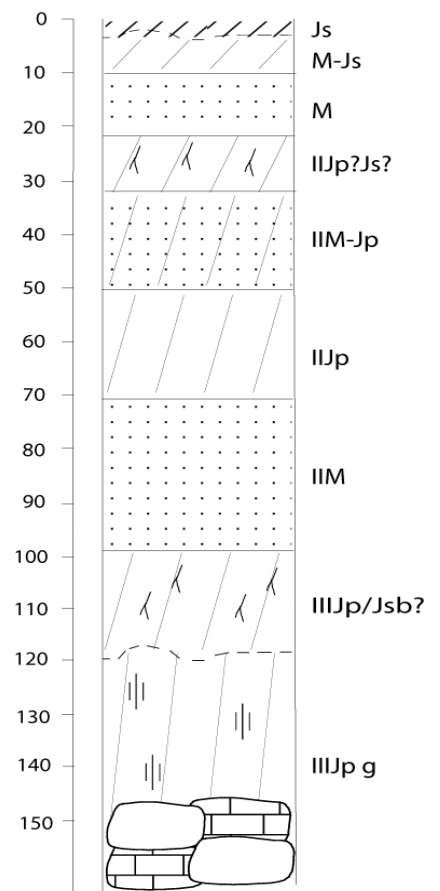
FLUVIOSOL TYPIQUE

FLUVIOSOL JUVÉNILE à horizons
rédoxiques de profondeur

A-PP-1.1



A-PP-1.2



A-PP-1.3

Figure 11: Profils de sol de la forêt post-pionnière A-PP-1.

Les sols A-PP-1.1 et A-PP-1.3 présentent en profondeur une succession d'horizons de texture variable au contraire de ceux de A-PP-1.2 plus homogènes. En surface, ce dernier présente une structure biomacrostructurée nette, et très homogène jusqu'à 30 cm. Dans les 10 premiers centimètres, des traces de sédiments sont visibles, mais mineures. Leur intégration complète est en cours grâce à une activité de vers anéciques très forte, les turricules frais aboutissant à des structure de plusieurs centimètres constituent en fait le premier horizon délimité.

Le solum est moins épais que les deux autres mais n'est pas moins exhaussé par rapport au lit de la rivière. Des quantités importantes de bois à un stade de décomposition très avancé sont retrouvées entre 50 et 80 cm indiquant qu'à un moment donné, une accumulation de bois ou autres débris grossiers a eu lieu à ce niveau. Cette accumulation possiblement apportée par la rivière a été suivie de nouvelle(s) phase(s) de dépôts. Il est classé en tant que FLUVIOSOL TYPIQUE 2. Les sols A-PP-1.3 et A-PP-1.1 présentent une structure moins nette en surface, très dépendante d'une granulométrie plus sableuse. Les processus de minéralisation en surface sont importants, notables par une activité biologique de vers épigés dans les premiers centimètres. Le sol A-PP-1.1 présente un horizon Js enfoui à 10 cm, très semblable morphologiquement au Js de surface. Les racines colonisant ces horizons préférentiellement contribuent aussi à leur structuration. L'hydromorphie apparaît à plus d'1 m et devient progressivement plus intense avec la profondeur. Ces sols sont classés en tant que FLUVIOSOLS JUVÉNILES à horizons rédoxiques de profondeur.

Tableau 9: Caractéristiques physico-chimiques des horizons des sols de A-PP-1. Les légendes sont similaires au tableau 1.

		Epaisseur H (cm)	Texture	Ar	LF	LG	SF	SG	Squelette	C _{org} g.kg ⁻¹	N _{tot} g.kg ⁻¹	C/N	CaCO ₃ g.kg ⁻¹
A-PP-1.1	Js&A	4	sandy loam	10	17	20	51	2	-	24.4	1.8	13.6	206.5
	M-Js	9	sandy loam	5	7	13	69	5	-	9.5	0.6	15.8	206.3
	IIJs&A	8	loam	9	21	23	44	3	-	19.6	1.5	13.1	197.5
	IIM-Jp	19	sandy loam	7	11	13	60	9	-	10.6	0.8	13.3	197.6
A-PP-1.2	A1&(M)	10	silt loam	13	24	30	33	0	-	22.5	2.0	11.25	229.4
	A2	20	silt loam	17	29	26	27	1	-	25.4	2.1	12.1	203.9
A-PP-1.3	Js	2	sandy loam	7	9	14	64	6	-	19.2	1.5	12.8	207.3
	M-Js	8	sandy loam	6	9	16	65	4	-	11.7	0.9	13	211.8
	M	12	sand	3	3	6	63	26	-	5.1	0.4	12.8	193.9
	IIJp/Jsb ?	8	sandy loam	6	8	13	53	20	-	15.6	1.1	14.2	199.8

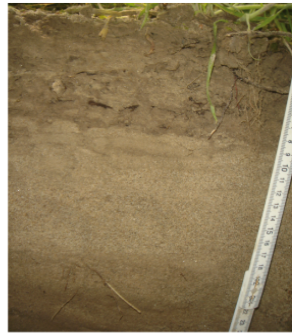
		Fe _o g.100 g ⁻¹	Fe _d g.100 g ⁻¹	Fe _{tot} g.100 g ⁻¹	Fe _d - Fe _o /Fe _t	Fe _o /Fe _d
A-PP-1.1	Js&A	0.29	0.57	1.67	0.17	0.50
	M-Js	0.27	0.46	1.40	0.13	0.59
	IIJs&A	0.32	0.59	1.79	0.16	0.53
	IIM-Jp	0.31	0.52	1.50	0.14	0.59
A-PP-1.2	A1&(M)	0.37	0.69	1.99	0.16	0.53
	A2	0.43	0.82	2.26	0.17	0.52
A-PP-1.3	Js	0.25	0.48	1.45	0.16	0.51
	M-Js	0.32	0.54	1.55	0.14	0.60
	M	0.23	0.38	1.17	0.13	0.60
	IIJp/Jsb ?	0.27	0.46	1.38	0.14	0.57

Forêt post-pionnière A-PP-2

**FLUVIOSOL JUVÉNILE, polyphasé, à horizons
rédoxiques de profondeur**



FLUVIOSOL JUVÉNILE



FLUVIOSOL TYPIQUE à horizons
rédoxiques de profondeur

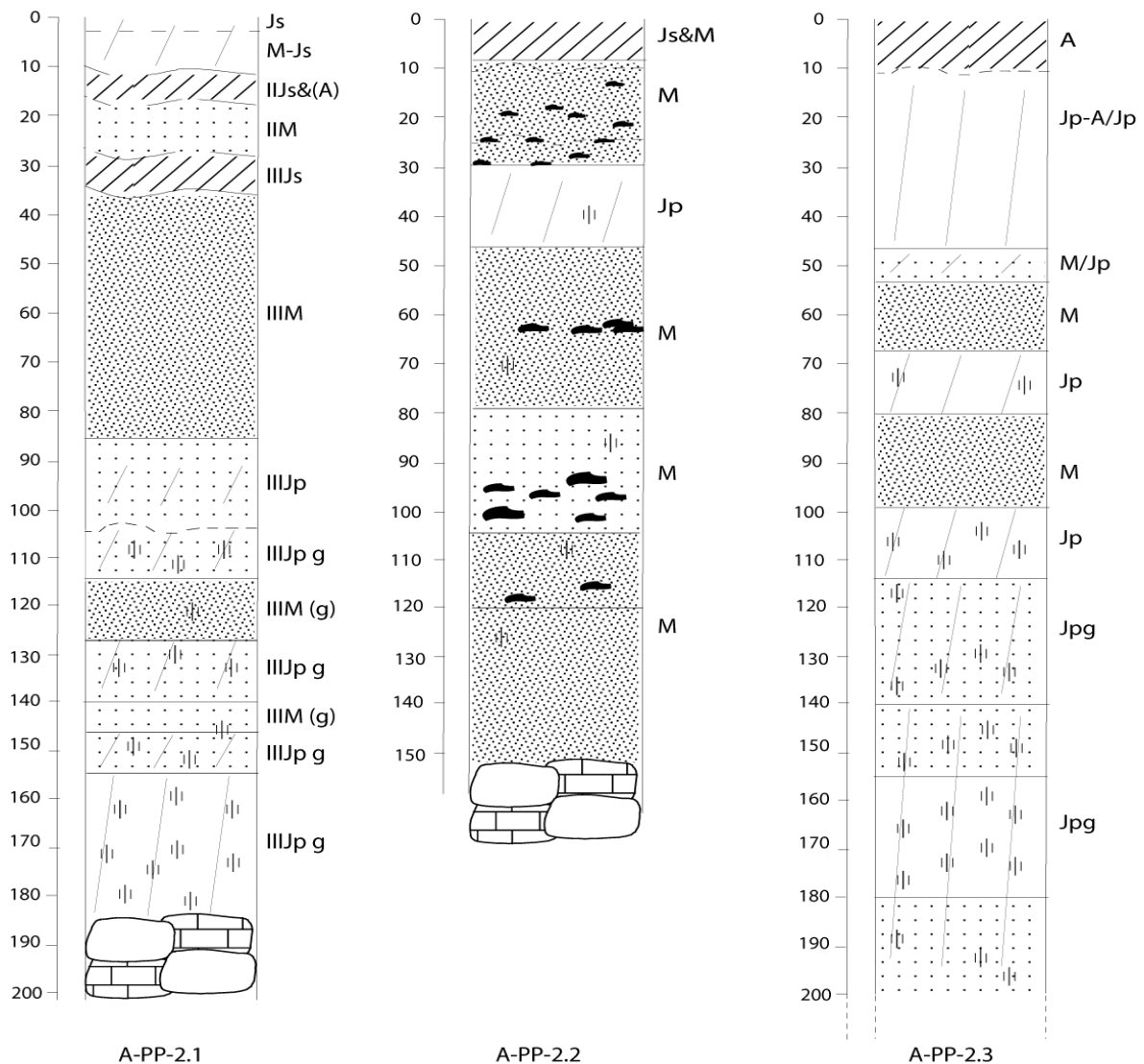


Figure 12: Profils de sol de la forêt post-pionnière A-PP-2.

Le sol A-PP-1.1 est principalement caractérisé par des sables sur toute sa profondeur. Dans les 30 premiers centimètres, il existe plusieurs horizons Js, traduisant des périodes de stabilisation pendant lesquels ces horizons ont pu se développer sur une épaisseur limitée à quelques centimètres. L'hydromorphie apparaît fortement à partir de 110 cm. Ce sol est classé en tant que FLUVIOSOL JUVÉNILE, polyphasé, à horizons rédoxiques de profondeur. Le sol A-PP-2.2 est le moins profond, le moins exhausé et à proximité immédiate du cours d'eau. La présence d'un

horizon de surface peu homogène au niveau de sa structure et de sa texture, suggère des apports de faibles épaisseurs mais réguliers. Sa limite est très nette avec l'horizon M sableux sous-jacent. Il est caractérisé globalement par des textures à dominance sableuse et de la matière organique (exogène ?) sous forme figurée est régulièrement retrouvée. Des traces d'oxydation sont présentes dès 40 cm, mais ne s'intensifient pas en profondeur. Il est qualifié de FLUVIOSOL JUVÉNILE. Le profil A-PP-2.3 se situe à proximité du précédent, mais est exhaussé de celui-ci de plus d'1 m. La grève n'est d'ailleurs pas atteinte par le sondage à la tarière. Il présente sur toute son épaisseur de nombreux dépôts, caractérisés par des textures variables. En surface, un horizon A grumeleux et biomacrostructuré sur 10 cm, témoigne d'une activité biologique importante. La texture plus sableuse de l'horizon sous-jacent implique une structure moins stable qui s'atténue progressivement en profondeur. L'hydromorphie apparaît dès 70 cm et est très marquée à partir de 120 cm. Ce sol est classé en FLUVIOSOL TYPIQUE 2 à horizons rédoxiques de profondeur.

Tableau 10 : Caractéristiques physico-chimiques des horizons des sols de A-PP-2. Les légendes sont similaires au tableau 1.

		Epaisseur (cm)	Texture	Ar	LF	LG	SF	SG	Squelette	C _{org} g.kg ⁻¹	N _{tot} g.kg ⁻¹	C/N	CaCO ₃ g.kg ⁻¹
A-PP-2.1	Js	2	loamy sand	0	3	12	45	39	-	9.7	0.7	13.9	206.2
	M-Js	8	loamy sand	3	6	12	51	28	-	10.9	0.8	13.6	195.5
	IIJs&(A)	7	sandy loam	5	9	16	46	25	-	26.3	2.0	13.2	194.8
	IIM	10	sand	0	2	3	31	63	-	4.9	0.3	16.3	195.7
	IIIJs	3	sandy loam	4	9	13	38	35	-	19.1	1.5	12.7	190.5
A-PP-2.2	Js&M	9	sandy loam	5	13	22	52	9	-	16.6	1.2	13.8	216.4
	M	18	sand	0	1	2	27	70	-	1.6	0.1	16	195.4
	Jp	4	silt loam	6	22	40	30	2	-	17.3	1.1	15.7	205.3
A-PP-2.3	A	10	loam	9	21	25	35	10	-	27.8	2.3	12.1	209.4
	A/Jp	20	loamy sand	3	8	13	53	23	-	10.4	0.9	11.6	203.7

		Fe _o g.100 g ⁻¹	Fe _d g.100 g ⁻¹	Fe _{tot} g.100 g ⁻¹	Fe _d - Fe _o /Fe _t	Fe _o /Fe _d
A-PP-2.1	Js	0.16	0.36	1.12	0.18	0.44
	M-Js	0.17	0.39	1.22	0.19	0.42
	IIJs&(A)	0.20	0.46	1.38	0.19	0.43
	IIM	0.19	0.33	1.00	0.14	0.56
	IIIJs	0.22	0.48	1.38	0.19	0.46
A-PP-2.2	Js&M	0.23	0.51	1.63	0.17	0.45
	M	0.12	0.25	0.85	0.15	0.48
	Jp	0.27	0.63	2.04	0.17	0.44
A-PP-2.3	A	0.25	0.60	1.80	0.19	0.42
	A/Jp	0.25	0.49	1.46	0.16	0.51

Forêt intermédiaire A-I-1

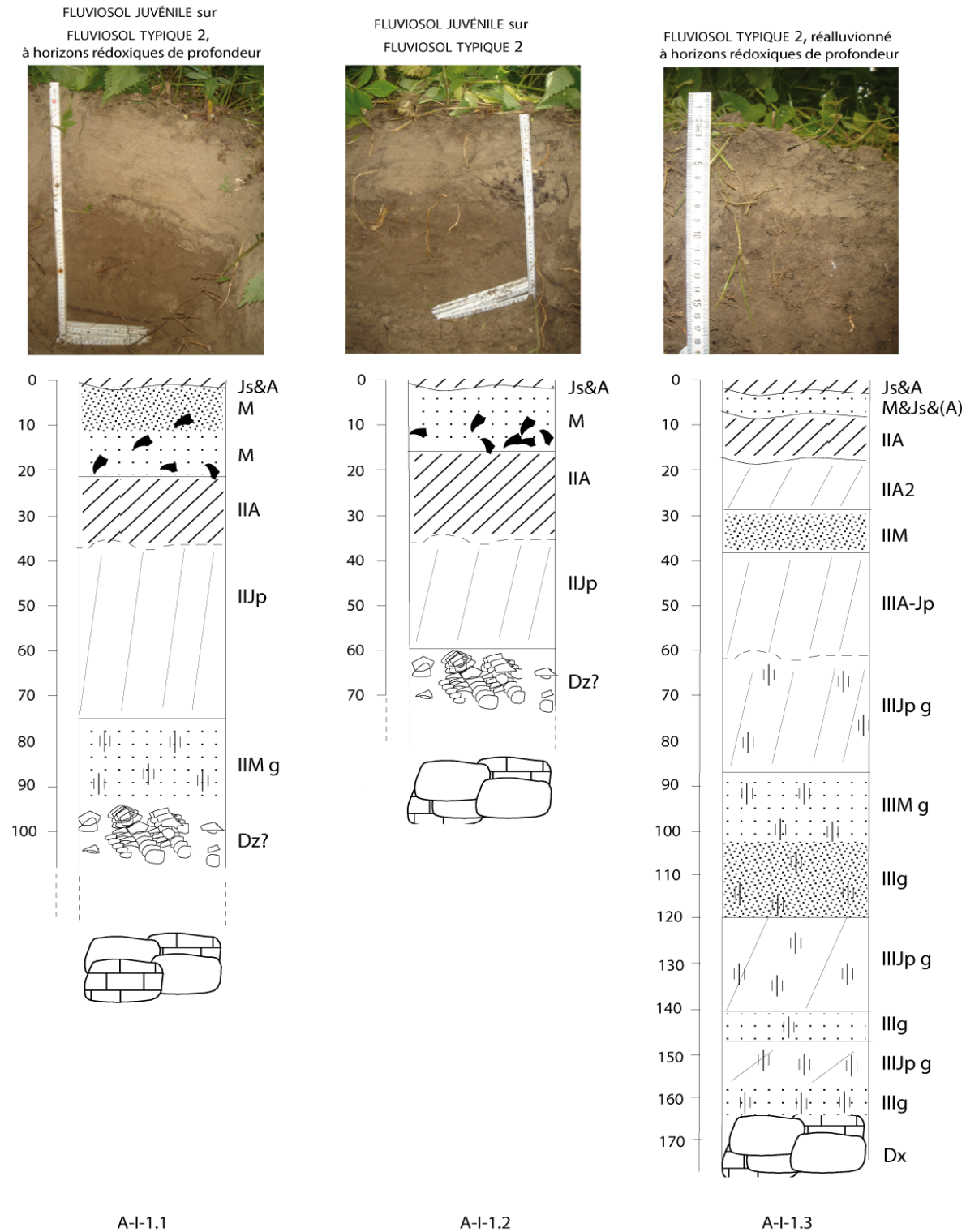


Figure 13: Profils de sol de la forêt intermédiaire A-I-1.

Les trois sols de cette zone ont été récemment réalluvionnés, mais la qualité et l'épaisseur des dépôts sont variables. Les profils A-I-1.1 et A-I-1.2, les plus proches géographiquement, ont été les plus fortement touchés avec des dépôts sableux de plus d'une dizaine de centimètres, recouvrant un horizon A à structure tassée. En surface, dans les trois premiers centimètres, des horizons Js&A à structure peu stable sont le résultat d'une activité

biologique récente. La séparation est très nette entre les dépôts récents et les horizons sous- et sus-jacent. Ils ont donc été classés en FLUVIOSOL JUVÉNILES sur FLUVIOSOLS TYPIQUES 2. La profondeur atteinte pour ces deux profils est de 70 à 90 cm. Cependant, la présence de matériaux remontés à la tarière, ne semblant pas uniquement d'origine alluviale, questionne quant à la réelle profondeur et à la mise en place de ces sols. En outre, non loin de ces situations, en aval, la carte des atteintes de 1988 mentionne des dépôts d'origine anthropique (type matériaux de construction).

Le solum A-I-1.3 présente un dépôt plus fin, traversé par de nombreuses galeries de vers de terre et surmonté par de nombreux turricules. En profondeur, ce solum présente de nombreux dépôts successifs de texture fine ou grossière témoignant d'une mise en place rythmée par des événements d'intensité variable. La présence d'un horizon A enfoui prouve aussi d'une stabilisation passée. L'hydromorphie est fortement marquée à partir de 60 cm. Ce sol a été classé en tant que FLUVIOSOL TYPIQUE 2, réalluvionné, polyphasé et à horizons rédoxiques de profondeur.

Tableau 11 : Caractéristiques physico-chimiques des horizons des sols de A-I-1. Les légendes sont similaires au tableau 1.

		Epaisseur (cm)	Texture	Ar	LF	LG	SF	SG	Squelette	C _{org} g.kg ⁻¹	N _{tot} g.kg ⁻¹	C/N	CaCO ₃ g.kg ⁻¹
A-I-1.1	Js&A	3	loamy sand	4	5	7	56	27	-	13.2	0.9	14.7	202.4
	M	10	sand	2	2	2	42	53	-	2.4	0.2	12	200.4
	M	10	loamy sand	4	4	5	63	24	-	13.1	0.8	16.4	198.5
	IIA	20	sandy loam	6	9	13	52	19	-	15.1	1.2	12.6	190.8
A-I-1.2	Js&A	3	sandy loam	6	10	16	62	6	-	17.0	1.2	14.2	217.0
	M	12	loamy sand	4	5	9	68	14	-	6.8	0.5	13.6	210.2
	IIA	15	loamy sand	5	8	10	52	25	-	10.9	1.0	10.9	201.7
A-I-1.3	Js&A	3	loam	10	16	24	49	1	-	22.8	1.7	13.4	210.6
	M&Js&(A)	4	sandy loam	7	11	20	61	2	-	11.6	0.9	12.9	219.9
	IIA1	8	loam	13	17	18	50	3	-	24.7	2.2	11.2	197.0
	IIA2	15	sandy loam	10	15	18	53	4	-	17.8	1.6	11.1	202.4

		Fe _o g.100 g ⁻¹	Fe _d g.100 g ⁻¹	Fe _{tot} g.100 g ⁻¹	Fe _d - Fe _o /Fe _t	Fe _o /Fe _d
A-I-1.1	Js&A	0.23	0.41	1.22	0.15	0.55
	M	0.18	0.30	0.94	0.13	0.60
	M	0.21	0.39	1.17	0.15	0.54
	IIA	0.30	0.51	1.47	0.15	0.58
A-I-1.2	Js&A	0.27	0.50	1.48	0.15	0.55
	M	0.26	0.43	1.31	0.14	0.59
	IIA	0.26	0.46	1.40	0.14	0.56
A-I-1.3	Js&A	0.26	0.56	1.66	0.18	0.46
	M&Js&(A)	0.24	0.50	1.52	0.17	0.49
	IIA1	0.28	0.63	1.75	0.20	0.45
	IIA2	0.31	0.59	1.63	0.17	0.53

Forêt intermédiaire A-I-2

FLUVIOSOLS TYPIQUES 2 (réalluvionnés) à horizons redoxiques de profondeur

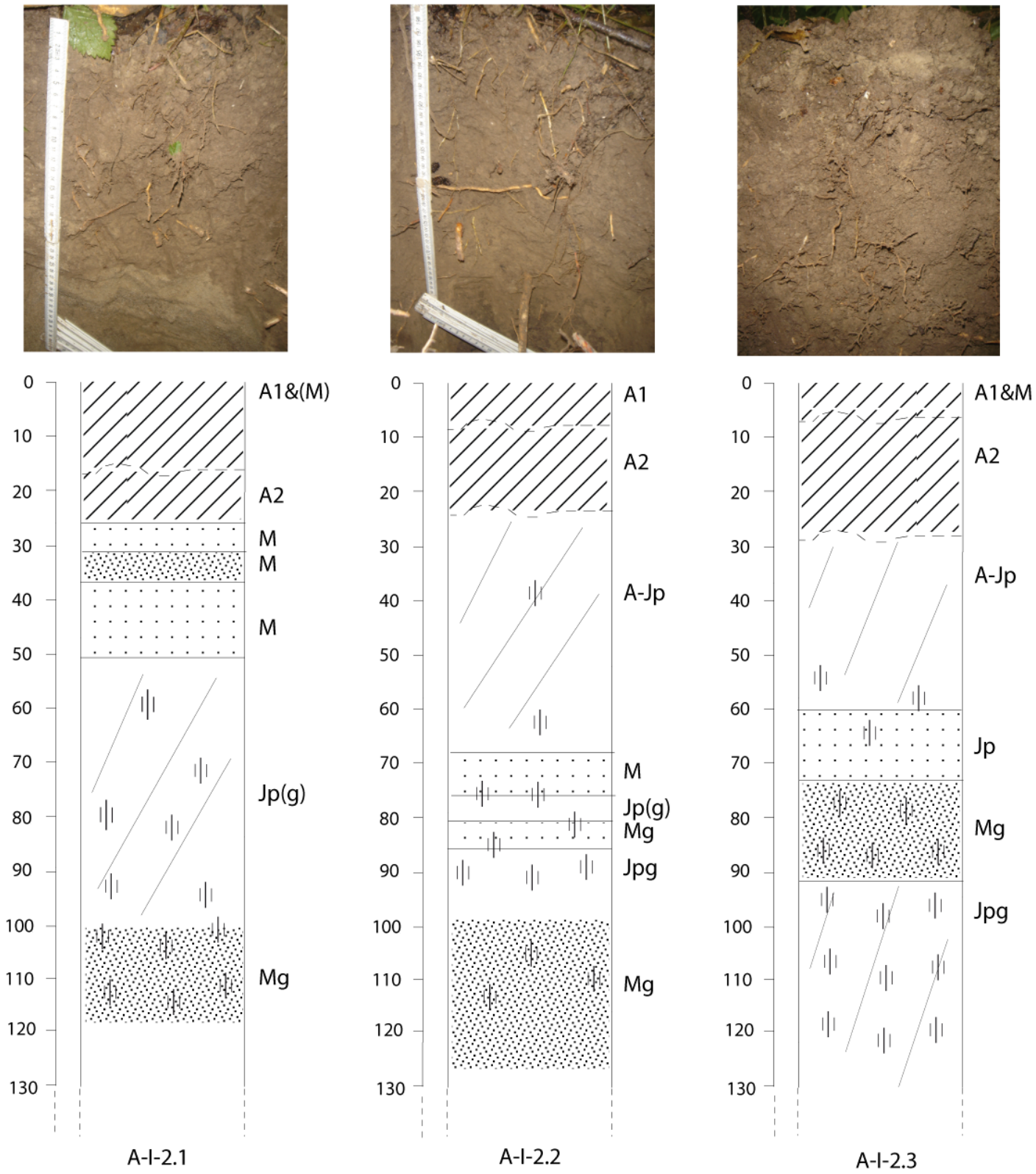


Figure 14: Profils de sol de la forêt intermédiaire A-I-2.

Les profils de cette zone, située en rive droite, ont tous une profondeur de plus d'1,20 m et présentent en surface un horizon A biomacrostructuré. Des traces de dépôts récents sont visibles dans les 10 premiers centimètres, mais sont en cours d'être entièrement brassés par une activité forte de la pédofaune. L'hydromorphie est détectée à partir de 50 cm mais s'intensifie très fortement en profondeur. Les sols diffèrent entre eux principalement par la qualité et l'épaisseur des dépôts plus en profondeur, en surface leur fonctionnement est relativement similaire. Ils sont classés en tant que FLUVIOSOLS TYPIQUES 2, à horizons rédoxiques de profondeur, réalluvionnés pour certains.

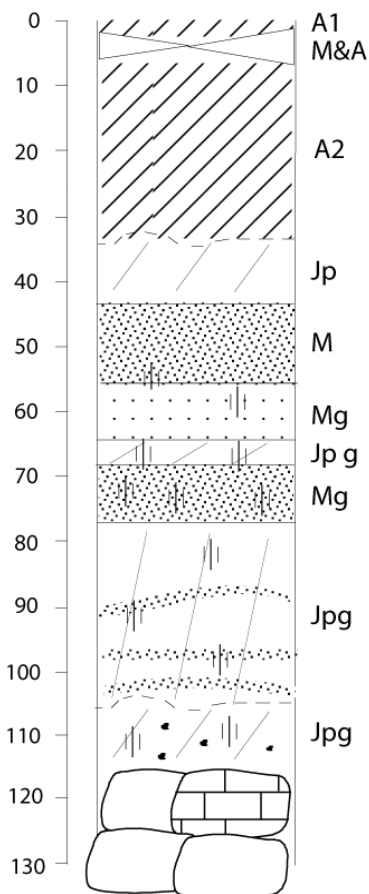
Tableau 12 : Caractéristiques physico-chimiques des horizons des sols de A-I-2. Les légendes sont similaires au tableau 1.

		Epaisseur (cm)	Texture	Ar	LF	LG	SF	SG	Squelette	C _{org} g.kg ⁻¹	N _{tot} g.kg ⁻¹	C/N	CaCO ₃ g.kg ⁻¹
A-I-2.1	A1&(M)	16	silt loam	3	47	21	24	5	-	29.5	2.4	12.3	196.4
	A2	9	loam	8	20	28	29	16	-	12.6	1.0	12.6	217.5
	M	4	sand	0	2	3	26	70	-	2.1	0.1	21	220.5
	M	1	sand	0	1	0	9	89	-	1.7	0.1	17	209.3
A-I-2.2	A1	7	silt loam	18	35	26	21	1	-	40.5	3.5	11.6	189.8
	A2	18	silt loam	14	28	28	28	2	-	22.5	1.9	11.8	203.7
	A-Jp	5	loam	8	20	26	44	2	-	10.1	0.8	12.6	219.3
A-I-2.3	A1&M	7	silt loam	10	24	32	32	2	-	34.5	2.6	13.3	201.0
	A2	20	silt loam	12	24	28	31	5	-	24.8	2.2	11.3	198.6
	A-Jp	3	loam	8	18	25	32	17	-	11.3	0.9	12.6	223.6

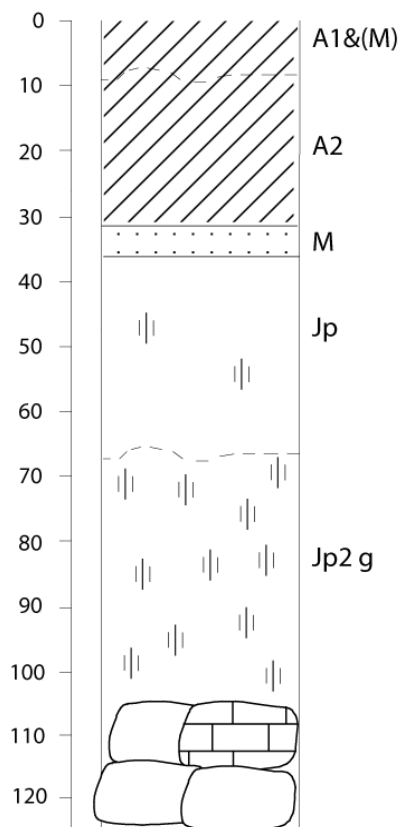
		Fe _o g.100 g ⁻¹	Fe _d g.100 g ⁻¹	Fe _{tot} g.100 g ⁻¹	Fe _d - Fe _o /Fe _t	Fe _o /Fe _d
A-I-2.1	A1&(M)	0.25	0.67	2.05	0.21	0.38
	A2	0.22	0.58	1.78	0.20	0.39
	M	0.13	0.30	1.00	0.17	0.45
	M	0.09	0.27	0.79	0.23	0.34
A-I-2.2	A1	0.31	0.78	2.30	0.20	0.40
	A2	0.31	0.75	2.16	0.20	0.42
	A-Jp	0.27	0.60	1.87	0.18	0.45
A-I-2.3	A1&M	0.25	0.64	1.95	0.20	0.39
	A2	0.26	0.67	1.97	0.21	0.38
	A-Jp	0.22	0.59	1.77	0.21	0.38

Forêt mature A-M-1

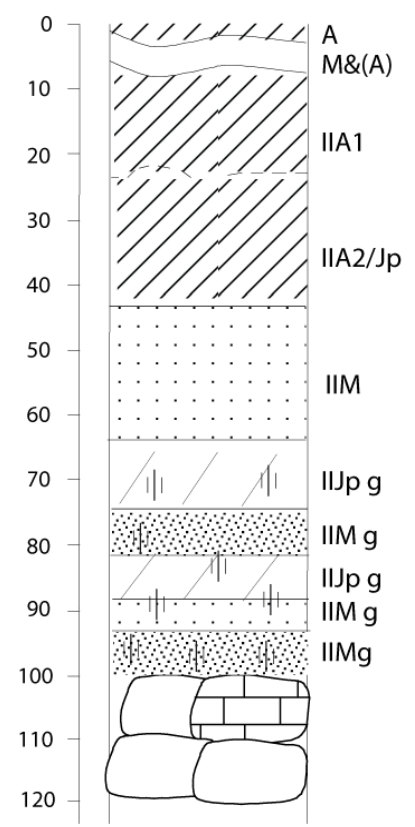
FLUVIOSOLS TYPIQUES 2 , réalluvionnés, à horizons rédoxiques de profondeur



A-M-1.1



A-M-1.2



A-M-1.3

Figure 15: Profils de sol de la forêt mature A-M-1.

Les sols échantillonnés présentent tous un horizon A biomacrostructuré épais et à texture fine. La crue de 2007 a certainement atteint cette zone en y déposant des alluvions fines, qui sont rapidement intégrées au sol grâce à une importante activité de vers anéciques traversant et recouvrant ces dépôts de nombreux turricules. Quelques mois plus tard, ces dépôts n'étaient d'ailleurs plus visibles. En profondeur, ils présentent des successions d'horizons traduisant des mises en place un peu différentes (texture et épaisseur des dépôts successifs différents) mais

influençant peu le développement actuel. L'hydromorphie se généralise à partir de 70 cm pour les trois profils. Ils sont tous classés en tant que FLUVIOSOLS TYPIQUES 2, réalluvionnés, à horizon rédoxiques de profondeur.

Tableau 13 : Caractéristiques physico-chimiques des horizons des sols de A-M-1. Les légendes sont similaires au tableau 1.

		Epaisseur (cm)	Texture	Ar	LF	LG	SF	SG	Squelette	C _{org} g.kg ⁻¹	N _{tot} g.kg ⁻¹	C/N	CaCO ₃ g.kg ⁻¹
A-M-1.1	A1	4	loam	13	18	30	37	2	-	25.8	2.0	12.9	220.2
	M&A	3	loam	10	18	31	40	1	-	17.6	1.5	11.7	228.1
	A2	23	loam	13	21	23	35	8	-	20.4	1.9	10.7	216.1
A-M-1.2	A1&(M)	10	silt loam	17	29	29	25	1	-	27.8	2.4	11.6	220.2
	A2	22	loam	18	26	7	48	1	-	22.8	2.0	11.4	212.5
A-M-1.3	A	3	loam	10	22	27	40	1	-	27.2	2.2	12.4	221.6
	M&(A)	3	loam	11	17	24	47	1	-	15.4	1.3	11.8	224.5
	IIA	13	silt loam	19	30	25	23	4	-	29.3	2.7	10.9	220.3
	IIA2/Jp	12	silt loam	15	31	26	25	4	-	22.1	2.1	10.5	229.8

		Fe _o g.100 g ⁻¹	Fe _d g.100 g ⁻¹	Fe _{tot} g.100 g ⁻¹	Fe _d - Fe _o /Fe _t	Fe _o /Fe _d
A-M-1.1	A1	0.27	0.61	1.78	0.19	0.44
	M&A	0.28	0.60	1.77	0.18	0.47
	A2	0.28	0.62	1.83	0.19	0.45
A-M-1.2	A1&(M)	0.31	0.72	2.14	0.19	0.43
	A2	0.31	0.71	2.00	0.20	0.43
A-M-1.3	A	0.26	0.61	1.79	0.18	0.43
	M&(A)	0.25	0.55	1.66	0.19	0.46
	IIA	0.33	0.74	2.12	0.19	0.45
	IIA2/Jp	0.33	0.71	2.02	0.19	0.47

Forêt mature A-M-2

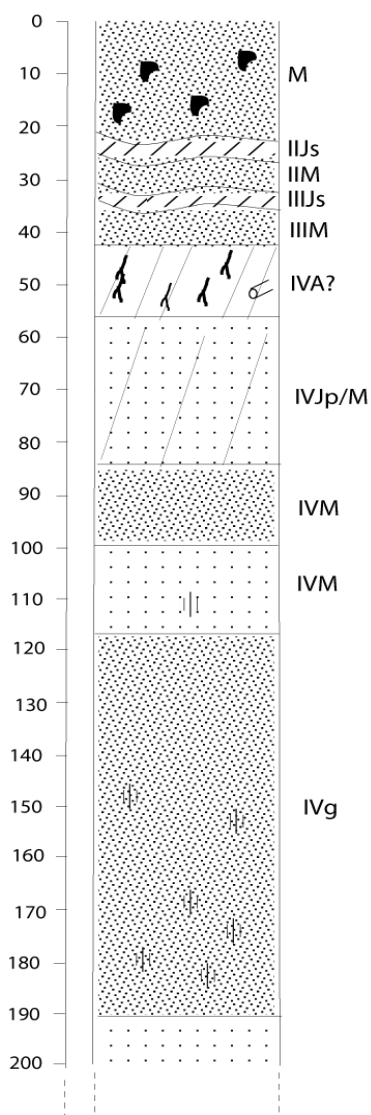
FLUVIOSOL BRUT sur FLUVIOSOL JUVÉNILE,
polyphasé, à horizons rédoxiques
de profondeur



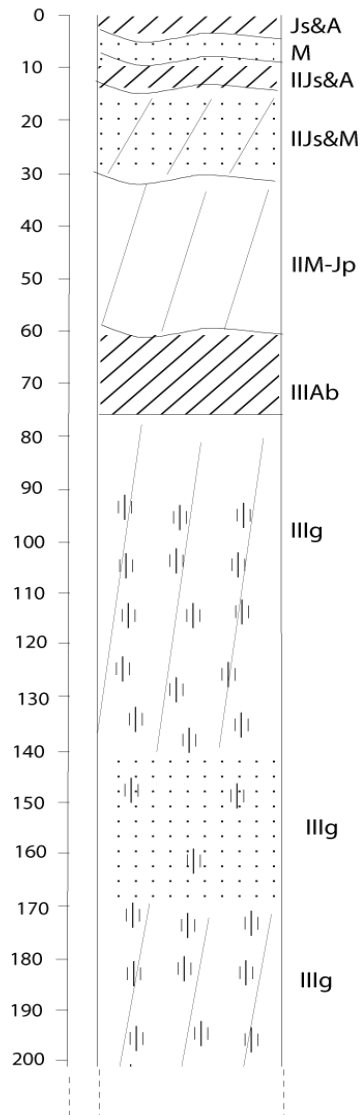
FLUVIOSOL TYPIQUE, polyphasé,
à horizons rédoxiques de profondeur



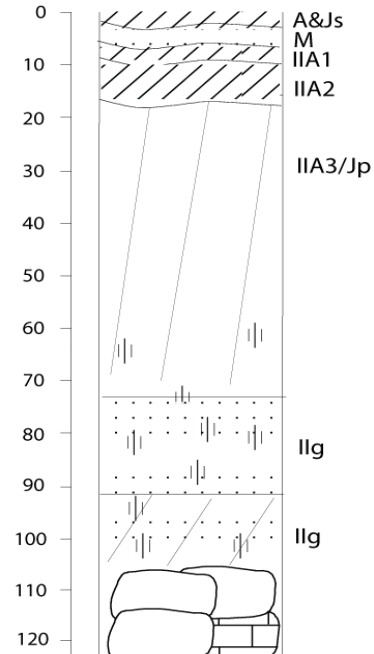
FLUVIOSOL TYPIQUE, réaluvionné,
à horizons rédoxiques de profondeur



A-M-2.1



A-M-2.2



A-M-2.3

Figure 16: Profils de sol de la forêt mature A-M-2.3.

Cette zone pourtant fortement exhausée et s'étendant dans une direction longitudinale à l'Aar semble fortement exposée aux crues. Les profils échantillonnés, le long d'un petit gradient amont aval, présentent un gradient granulométrique important. Le sol le plus amont est en effet dominé par une texture sableuse, et des dépôts épais,

alors que celui situé le plus en aval présente non seulement une granulométrie plus fine mais aussi des dépôts plus fins. Il en résulte un gradient au niveau évolutif de ces sols. Le premier, A-M-2.1, conserve un caractère très brut mais où des phases de stabilisation sont visibles par la présence d'horizons A ou Js enfouis peu épais. Ces horizons sont des lieux d'enracinement préférentiels des racines. Le profil le plus en aval (A-M-2.3) et moins profond présente une incorporation de la matière organique plus en profondeur avec le développement d'un horizon A sur une épaisseur plus importante. Le profil (A-M-2.2), entre les deux précédents le long du petit gradient amont-aval, est intermédiaire aux deux précédents au niveau évolutif et en terme de qualité des dépôts. L'hydromorphie est détectée à partir de 60 cm pour le solum A-M-2.3 et est fortement marquée sur les trois solums à partir de 100 cm.

Tableau 14 : Caractéristiques physico-chimiques des horizons des sols de A-M-2. Les légendes sont similaires au tableau 1.

		Epaisseur (cm)	Texture	Ar	LF	LG	SF	SG	Squelette	C _{org} g.kg ⁻¹	N _{tot} g.kg ⁻¹	C/N	CaCO ₃ g.kg ⁻¹
A-M-2.1	M	22	sand	0	0	2	23	75	-	2.7	0.1	27	191.3
	IIJs	3	sand	1	4	6	36	53	-	25.3	1.9	13.3	182.9
	IIM	7	sand	0	2	4	33	62	-	6.8	0.4	17	190.7
A-M-2.2	Js&A	4	sandy loam	3	16	18	57	6	-	25.8	1.9	13.6	206.6
	M	6	loamy sand	2	6	10	65	17	-	9.1	0.6	15.2	204.4
	IIJs&A	4	sandy loam	5	18	9	31	38	-	34.2	2.5	13.7	177.4
	IIJs&M	16	loamy sand	0	3	13	33	52	-	13.5	0.9	15	174.4
A-M-2.3	A&Js	4	loam	8	19	26	44	3	-	31.6	2.4	13.2	208.4
	M	4	sandy loam	6	13	21	55	6	-	16.8	1.2	14	213.4
	IIA1	3	loam	11	20	24	40	5	-	32.8	2.8	11.7	198.6
	IIA2	6	loam	10	18	24	42	5	-	26.6	2.1	12.7	193.9
	IIA3-Jp	13	silt loam	1	37	19	36	7	-	20.6	1.6	12.9	210.8

		Fe _o g.100 g ⁻¹	Fe _d g.100 g ⁻¹	Fe _{tot} g.100 g ⁻¹	Fe _d - Fe _o /Fe _t	Fe _o /Fe _d
A-M-2.1	M	0.12	0.25	0.80	0.16	0.49
	IIJs	0.16	0.34	1.03	0.18	0.46
	IIM	0.15	0.30	0.94	0.16	0.50
A-M-2.2	Js&A	0.20	0.47	1.43	0.19	0.42
	M	0.19	0.43	1.32	0.18	0.45
	IIJs&A	0.18	0.42	1.21	0.20	0.44
	IIJs&M	0.20	0.38	1.08	0.17	0.52
A-M-2.3	A&Js	0.23	0.57	1.67	0.20	0.41
	M	0.23	0.53	1.63	0.18	0.44
	IIA1	0.25	0.60	1.77	0.20	0.41
	IIA2	0.26	0.61	1.78	0.20	0.42
	IIA3-Jp	0.26	0.61	1.83	0.19	0.42

Corrélations entre les différents paramètres physico-chimiques analysés sur les horizons

Subalpin			CaCO ₃		CaCO ₃		Fe _o	Fe _d	Fe _{tot}	Fe _d -		Ar	LF	LG	SF
	C _{org}	N _{tot}	tot	C/N	act					Fe _o /Fe _t	Fe _o /Fe _d				
N _{tot}	0.99	1.00													
CaCO _{3 tot}	-0.48	-0.47	1.00												
C/N	-0.44	-0.51	0.12	1.00											
CaCO ₃ actif	0.52	0.51	0.00	-0.38	1.00										
Fe _o	0.43	0.40	-0.20	-0.20	0.84	1.00									
Fe _d	0.56	0.57	-0.17	-0.37	0.88	0.85	1.00								
Fe _{tot}	0.54	0.54	-0.72	-0.32	0.60	0.71	0.75	1.00							
Fe _d -Fe _o /Fe _t	0.32	0.38	0.20	-0.34	0.39	0.06	0.56	0.15	1.00						
Fe _o /Fe _d	-0.20	-0.27	-0.09	0.30	-0.04	0.32	-0.22	0.00	-0.89	1.00					
Ar	0.61	0.63	-0.12	-0.48	0.75	0.61	0.79	0.54	0.52	-0.23	1.00				
LF	0.44	0.42	0.04	-0.35	0.96	0.84	0.84	0.58	0.32	0.04	0.74	1.00			
LG	0.46	0.42	-0.35	-0.19	0.70	0.73	0.61	0.69	-0.03	0.24	0.31	0.64	1.00		
SF	-0.19	-0.22	-0.54	0.34	-0.29	-0.05	-0.20	0.25	-0.39	0.25	-0.38	-0.32	0.13	1.00	
SG	-0.35	-0.31	0.49	0.09	-0.65	-0.74	-0.63	-0.79	0.04	-0.25	-0.37	-0.63	-0.83	-0.49	

Montagnard			CaCO ₃		CaCO ₃		Fe _o	Fe _d	Fe _{tot}	Fe _d -		Ar	LF	LG	SF
	C _{org}	N _{tot}	tot	C/N	act					Fe _o /Fe _t	Fe _o /Fe _d				
N _{tot}	0.99	1.00													
CaCO _{3 tot}	-0.76	-0.77	1.00												
C/N	-0.50	-0.58	0.65	1.00											
CaCO ₃ actif	0.78	0.74	-0.74	-0.53	1.00										
Fe _o	0.70	0.68	-0.86	-0.56	0.85	1.00									
Fe _d	0.72	0.71	-0.94	-0.64	0.87	0.92	1.00								
Fe _{tot}	0.68	0.69	-0.98	-0.67	0.74	0.87	0.96	1.00							
Fe _d -Fe _o /Fe _t	-0.35	-0.39	0.60	0.37	-0.26	-0.63	-0.42	-0.57	1.00						
Fe _o /Fe _d	0.13	0.11	-0.11	0.01	0.15	0.45	0.06	0.07	-0.74	1.00					
Ar	0.80	0.81	-0.89	-0.71	0.87	0.84	0.92	0.89	-0.41	0.06	1.00				
LF	0.74	0.73	-0.85	-0.60	0.93	0.88	0.93	0.86	-0.35	0.09	0.94	1.00			
LG	0.67	0.61	-0.74	-0.40	0.87	0.85	0.87	0.74	-0.28	0.15	0.74	0.87	1.00		
SF	0.52	0.49	-0.79	-0.48	0.66	0.70	0.81	0.81	-0.34	-0.03	0.63	0.65	0.70	1.00	
SG	-0.73	-0.71	0.90	0.59	-0.90	-0.89	-0.97	-0.91	0.38	-0.06	-0.88	-0.93	-0.91	-0.87	

Collinéen			CaCO ₃		CaCO ₃		Fe _o	Fe _d	Fe _{tot}	Fe _d -		Ar	LF	LG	SF
	C _{org}	N _{tot}	tot	C/N	act					Fe _o /Fe _t	Fe _o /Fe _d				
N _{tot}	0.99	1.00													
CaCO _{3 tot}	-0.03	0.03	1.00												
C/N	-0.50	-0.55	-0.21	1.00											
CaCO ₃ actif	0.74	0.80	0.42	-0.58	1.00										
Fe _o	0.48	0.54	0.35	-0.62	0.76	1.00									
Fe _d	0.72	0.78	0.39	-0.62	0.97	0.86	1.00								
Fe _{tot}	0.78	0.84	0.31	-0.57	0.99	0.75	0.97	0.96							
Fe _d -Fe _o /Fe _t	0.61	0.62	0.13	-0.10	0.55	-0.01	0.47	0.46	1.00						
Fe _o /Fe _d	-0.47	-0.47	-0.15	-0.01	-0.43	0.19	-0.32	-0.36	-0.95	1.00					
Ar	0.66	0.73	0.40	-0.55	0.89	0.80	0.89	0.86	0.39	-0.23	1.00				
LF	0.66	0.72	0.36	-0.50	0.92	0.67	0.90	0.92	0.53	-0.45	0.71	1.00			
LG	0.68	0.68	0.44	-0.48	0.80	0.60	0.81	0.85	0.49	-0.45	0.68	0.71	1.00		
SF	-0.22	-0.27	0.00	-0.19	-0.33	0.11	-0.20	-0.21	-0.55	0.58	-0.19	-0.39	-0.20	1.00	
SG	-0.60	-0.62	-0.44	0.68	-0.76	-0.81	-0.84	-0.85	-0.20	0.09	-0.72	-0.68	-0.78	-0.31	

Résultats des paramètres de la RDA du chapitre 4 (Figure 6)

Partitioning of variance:

	Inertia	Proportion
Total	0.5211	1.0000
Constrained	0.3329	0.6389
Unconstrained	0.1882	0.3611

100 * spe.rda\$CCA\$eig / spe.rda\$tot.chi

	RDA1	RDA2	RDA3	RDA4	RDA5	RDA6	RDA7	RDA8	RDA9	RDA10
RDA11										
RDA12	32.464	11.752	9.141	4.061	2.479	1.990	0.862	0.489	0.331	0.24869478
RDA13										

0.00696386

> 100 * sum(spe.rda\$CCA\$eig) / spe.rda\$tot.chi

[1] 63.88856

Model: rda(formula = dens.h ~ depth + Sandyloam + Loam + Siltloam + Sand + Loamysand + Corg + holothick + redox + ash + alder + willow + level + alluvialité, data = profil.z, scale = F)

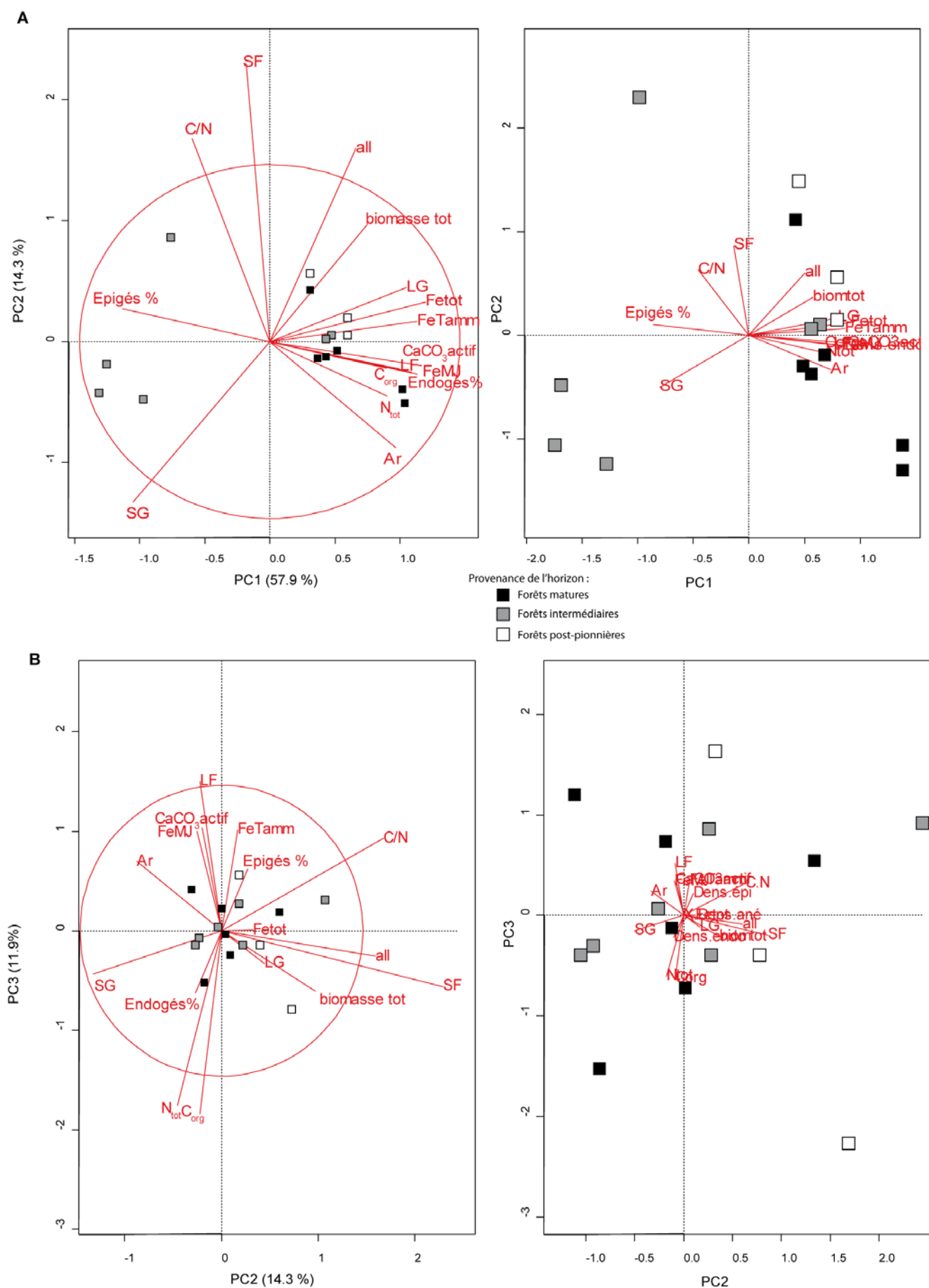
	Df	Var	F	N.Perm	Pr(>F)
RDA1	1	0.17	27.8693	999.00	0.001 ***
RDA2	1	0.06	10.0887	999.00	0.001 ***
RDA3	1	0.05	7.8477	999.00	0.001 ***
RDA4	1	0.02	3.4865	999.00	0.482
RDA5	1	0.01	2.1284	999.00	0.955
RDA6	1	0.01	1.7083	999.00	0.980
RDA7	1	4.491e-03	0.7400	999.00	1.000
RDA8	1	2.550e-03	0.4201	999.00	1.000
RDA9	1	1.722e-03	0.2837	999.00	1.000
RDA10	1	1.296e-03	0.2135	999.00	1.000
RDA11	1	2.094e-04	0.0345	999.00	1.000
RDA12	1	1.138e-04	0.0187	999.00	1.000
RDA13	1	3.629e-05	0.0060	999.00	1.000
Residual	31	0.19			

> vartest(dens.h, profil.z, "rda")

	Variable	Variation	Perm	Prob	Sig
1	depth	21.92	999	0.001	***
2	Sandyloam	3.50	999	0.148	ns
3	Loam	9.24	999	0.003	**
4	Siltloam	4.53	999	0.07	.
5	Sand	11.95	999	0.001	***
6	Loamysand	1.45	999	0.713	ns
7	Corg	16.05	999	0.001	***
8	holothick	13.35	999	0.001	***
9	redox	5.10	999	0.012	*
10	ash	7.32	999	0.007	**
11	alder	1.70	999	0.607	ns
12	willow	6.70	999	0.026	*
13	level	24.61	999	0.001	***
14	alluvialité	18.70	999	0.001	***

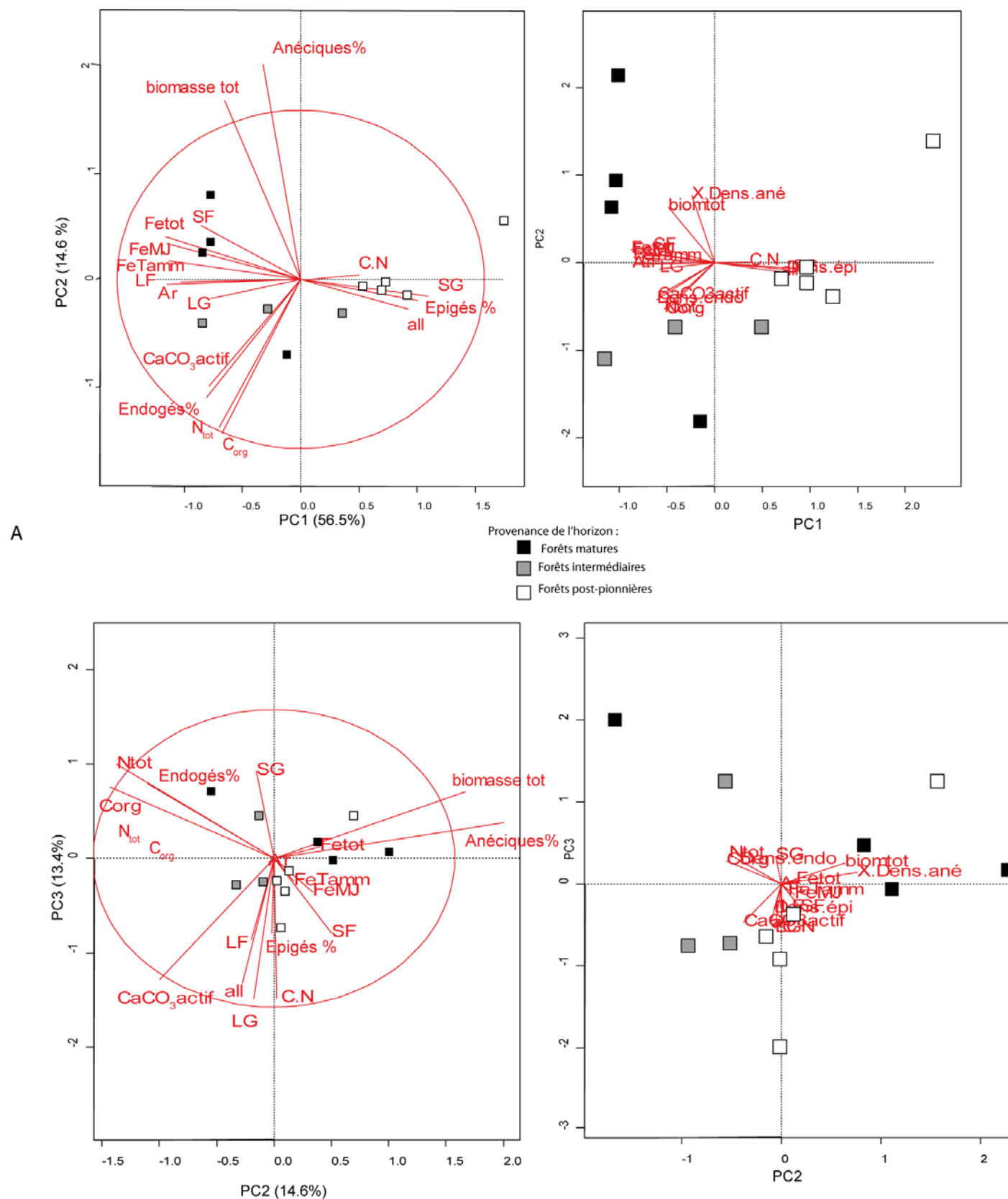
Etage subalpin

Projection des horizons et des variables dans les plans 1-2 et 2-3 (en scaling 1 et scaling 2 respectivement à gauche et à droite)



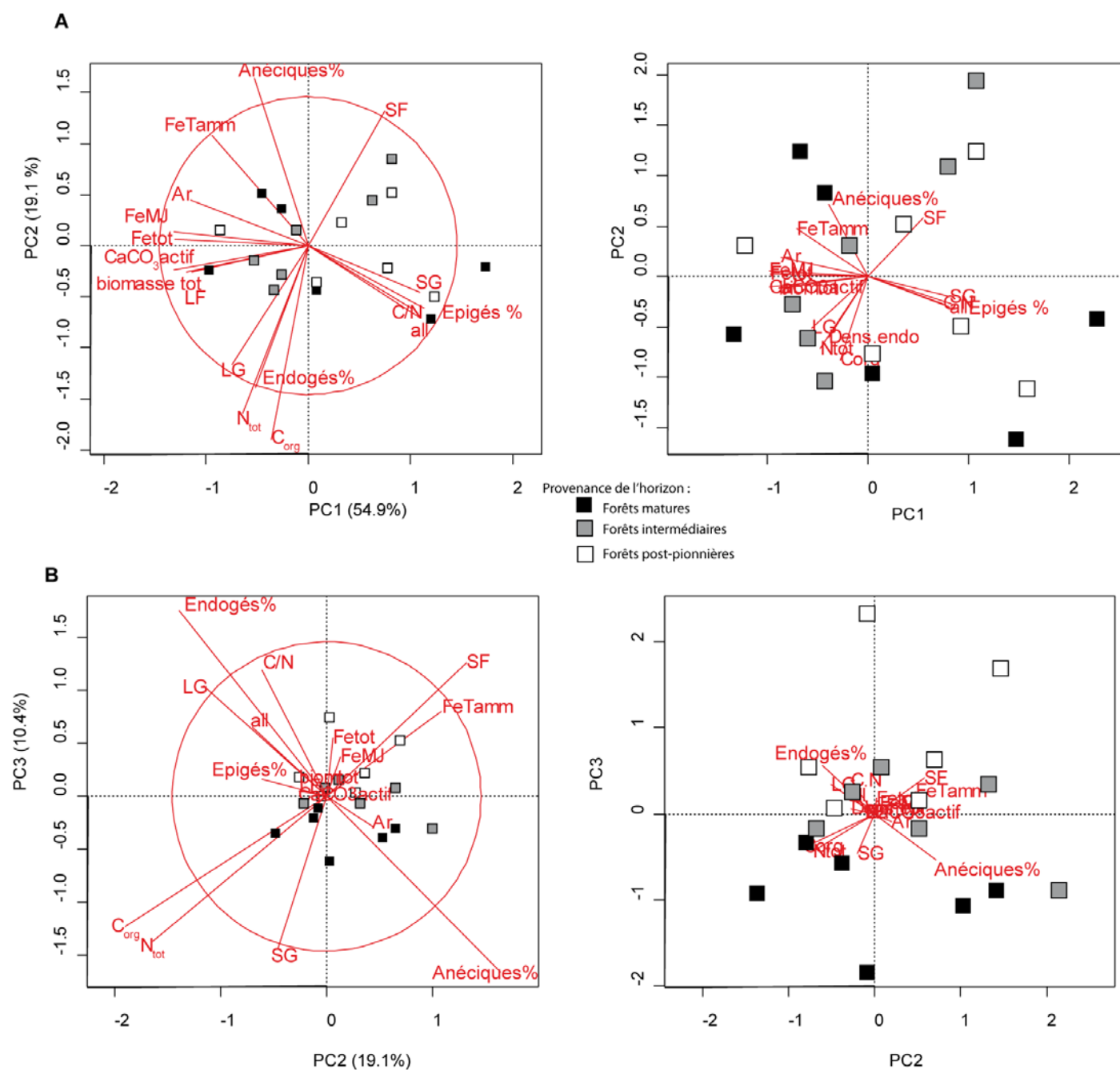
Etage montagnard

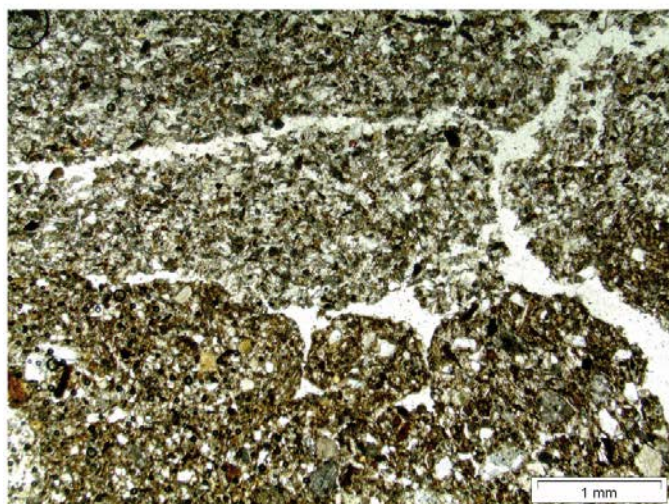
Projection des horizons et des variables dans les plans 1-2 et 2-3 (en scaling 1 et scaling 2 respectivement à gauche et à droite)



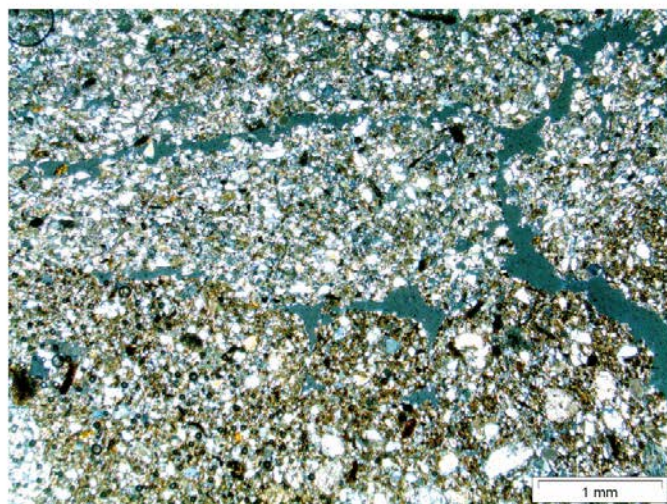
Etage collinéen

Projection des horizons et des variables dans les plans 1-2 et 2-3 (en scaling 1 et scaling 2 respectivement à gauche et à droite)

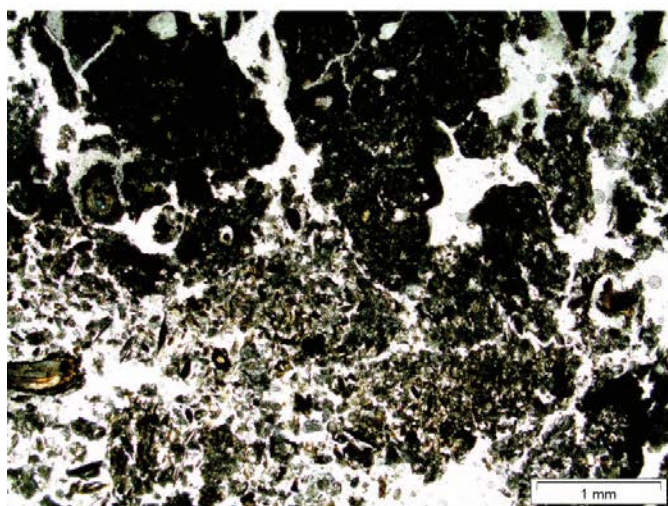




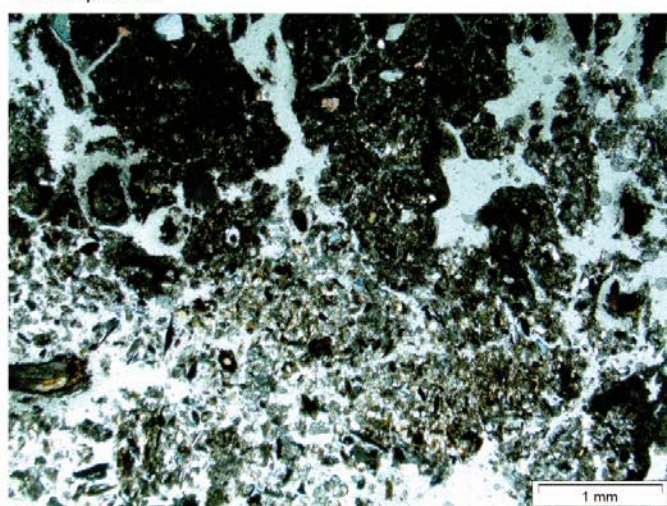
lumière polarisée



Etage collinéen: sol A-M-1.1: limite entre sédiment et déjection de vers
 Dans la moitié supérieure: nouveau dépôt.
 Dans la moitié inférieure: agrégation d'origine biologique.
 L'intégration de la matière organique au minéral est très intime dans les agrégats, il y a peu de matière organique figurée.



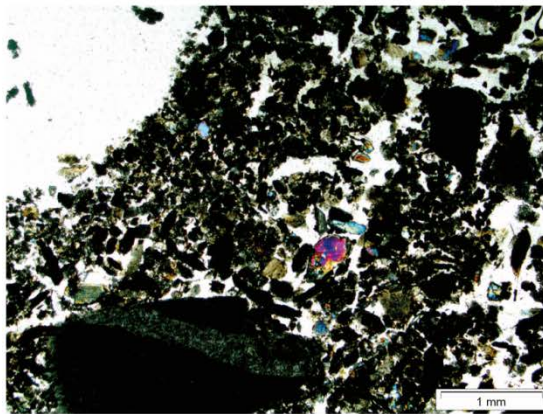
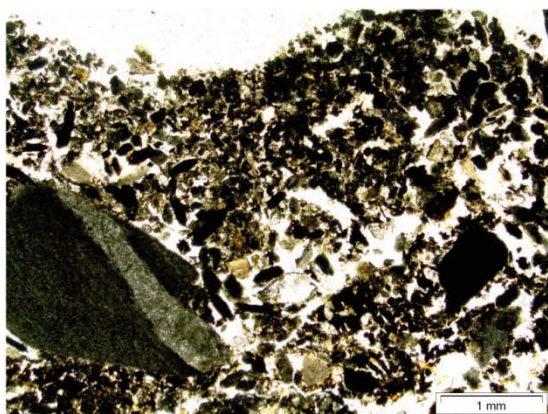
lumière polarisée



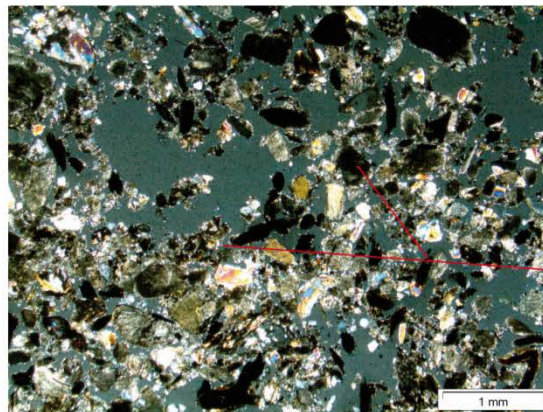
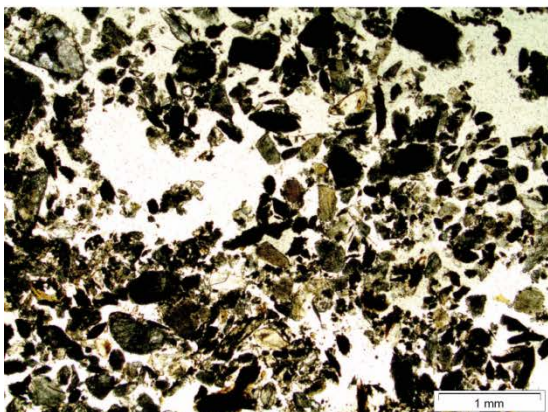
Etage subalpin: sol K-I-2.1
 Cette photo illustre un horizon non entièrement brassé par la faune, à certains endroits, des traces de sédiments non ingérés sont visibles à côté de structures biogènes.

Etage subalpin: Sol K-I-1.1: structure particulière. Juste en-dessous de l'horizon holorganique.
La matière organique figurée très présente est principalement juxtaposée aux grains minéraux.
Quelques agrégats sont visibles et éventuellement quelques boulettes fécales.

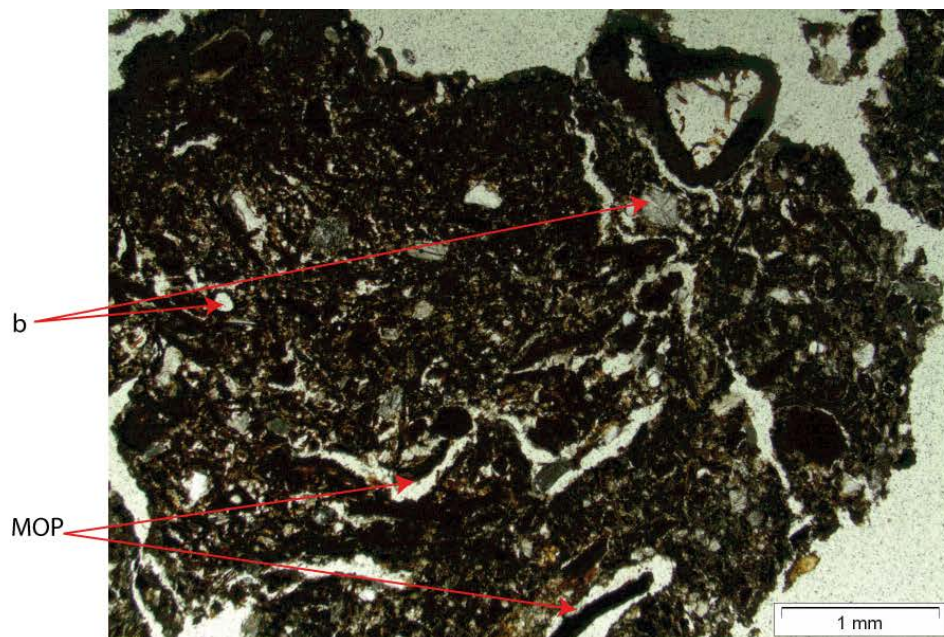
lumière polarisée



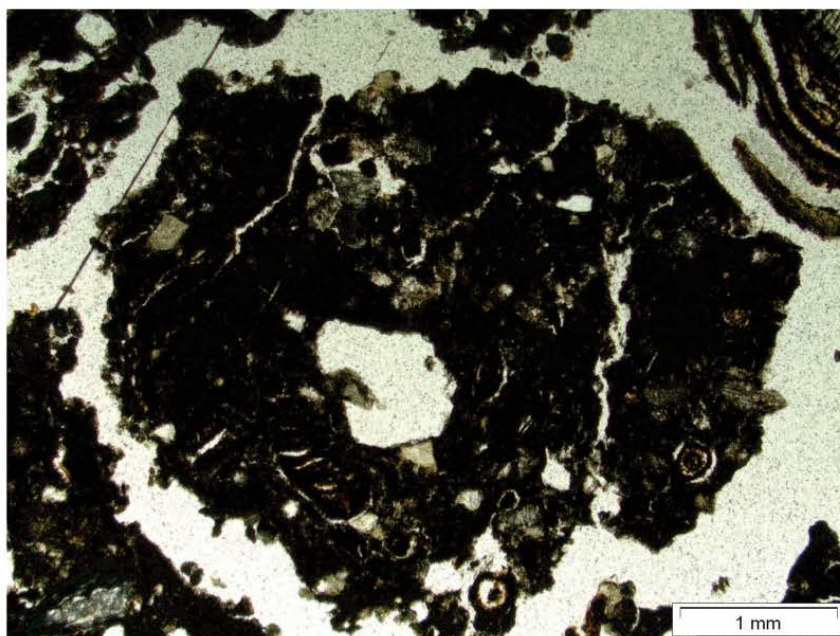
lumière polarisée



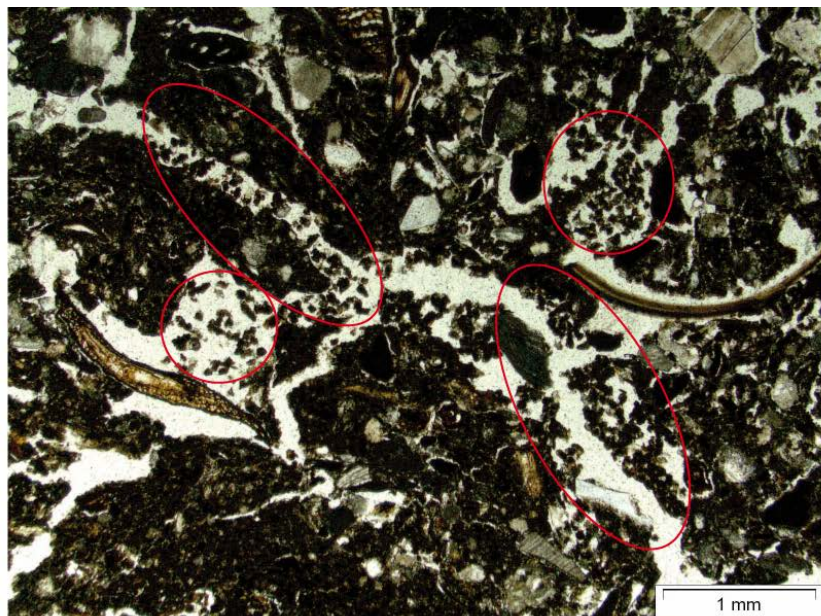
agrégat organo-minéral



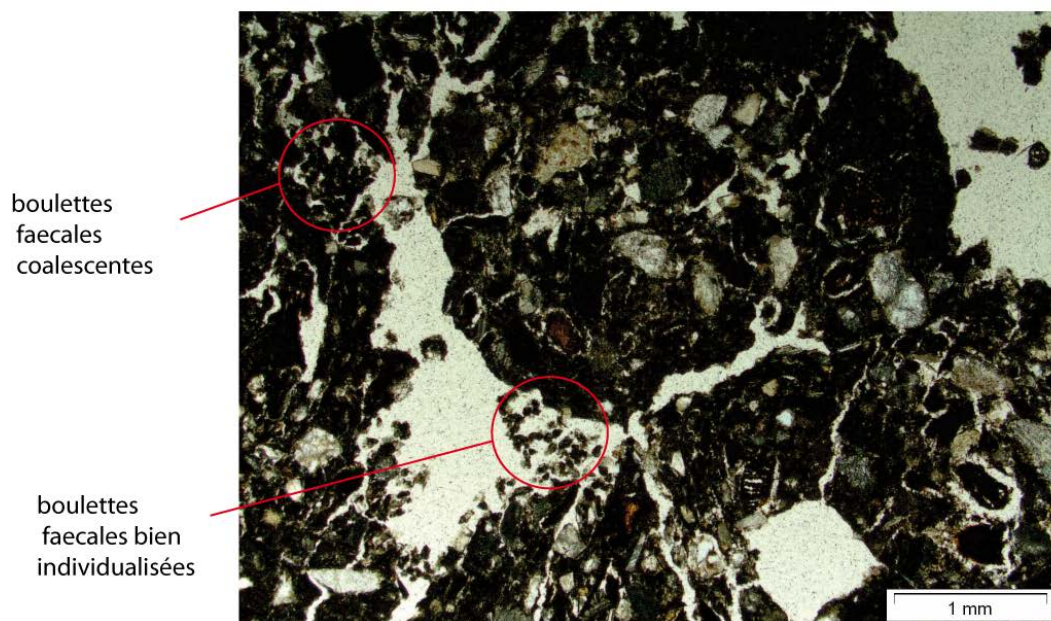
Cette photo illustre un agrégat dans un horizon A de l'étage subalpin. La matière organique sous forme encore assez figurée (POM), est bien visible suggérant une décomposition partielle de la MO. La porosité au sein de l'agrégat est importante . La présence de biosphérolithes (b) (granule de calcaire fabriquée par les vers) indique l'importance des processus biogénique dans la structuration des sols. horizon Ah sol K-M-2.2



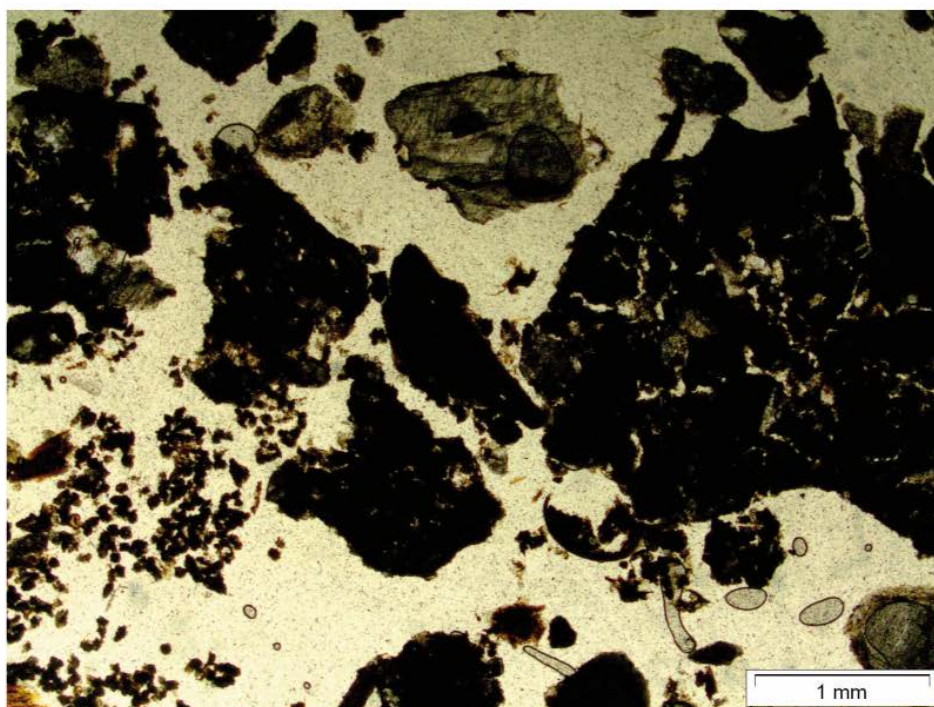
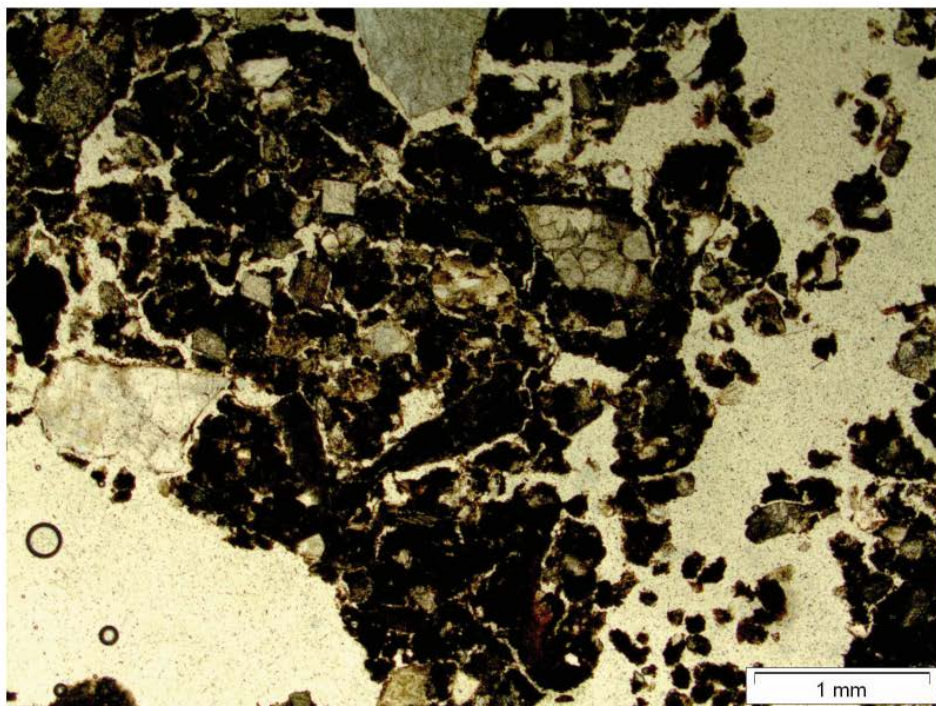
Déjection de ver riche en matière organique. même horizon que photo ci dessus (Ah de K-M-2.2)

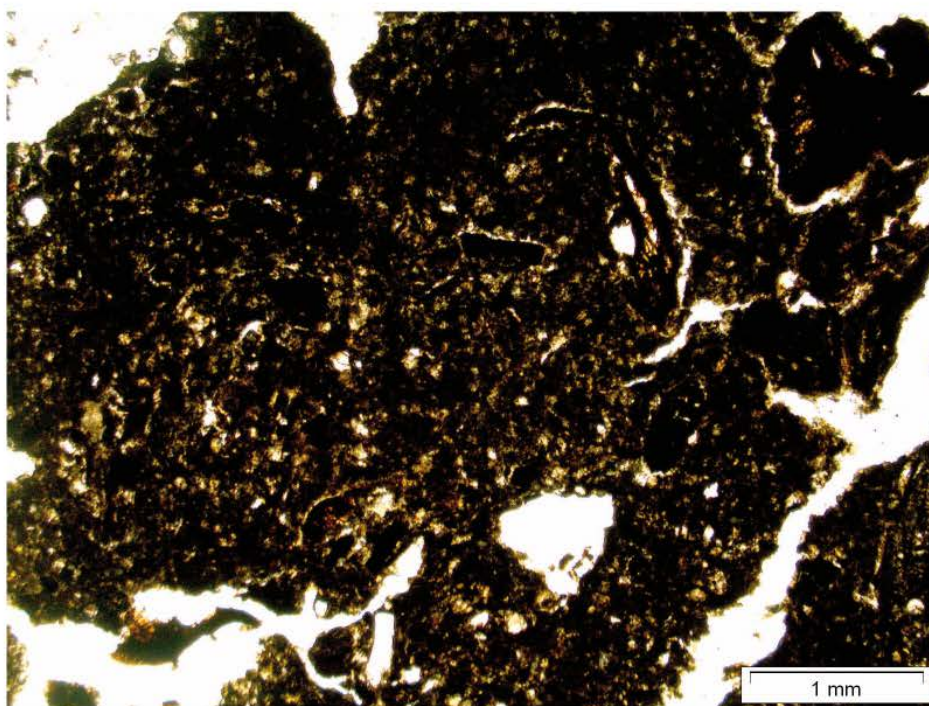


Les agrégats humifères sont repris par la mésofaune. Leur activité est principalement localisée à la surface des agrégats, dans la porosité. (subalpin, sol K-M-2.1)

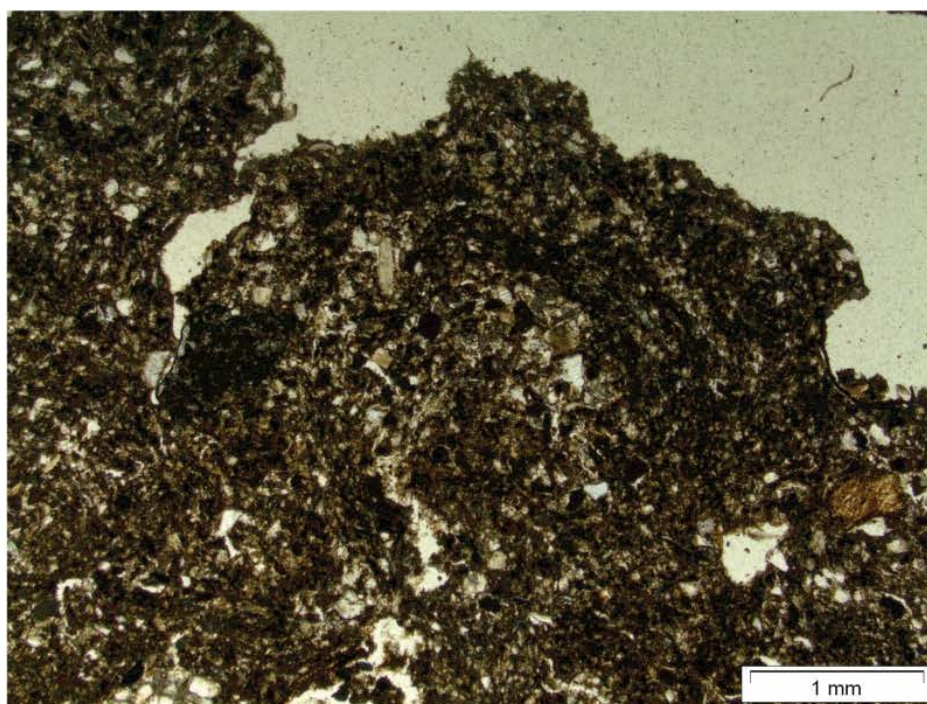


Etage montagnard: sol S-M-4: agrégats riches en matière organique repris par la mésofaune



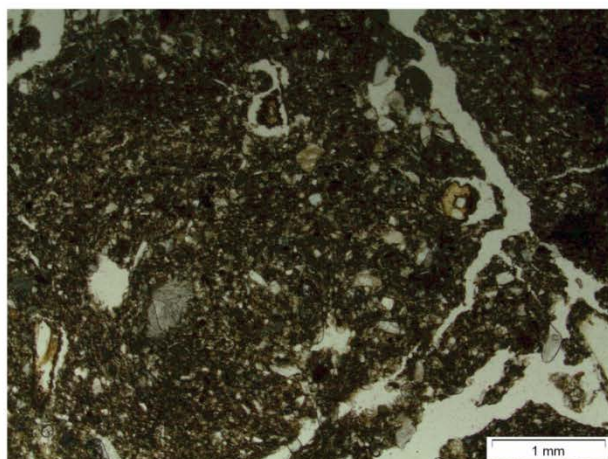


Déjection en surface à 1 cm: l'agrégat est enrichi en matière organique.
Peut être un ver épigé à l'origine de cette structure

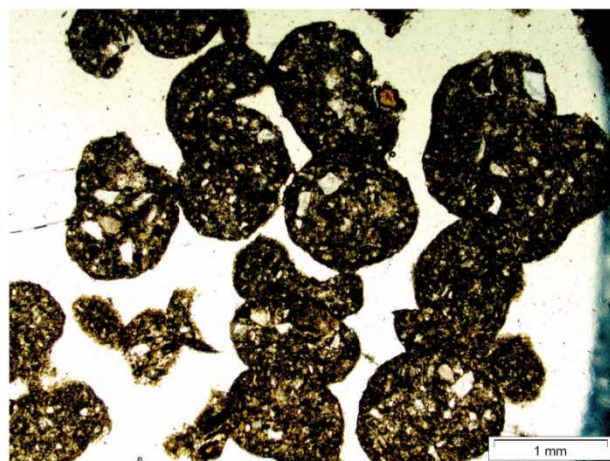
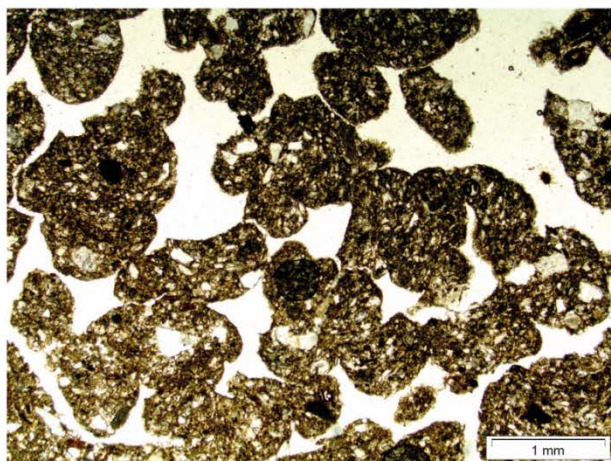


Structure en profondeur à 10 cm: clairement biogénique.
Pas de matière organique particulière visible

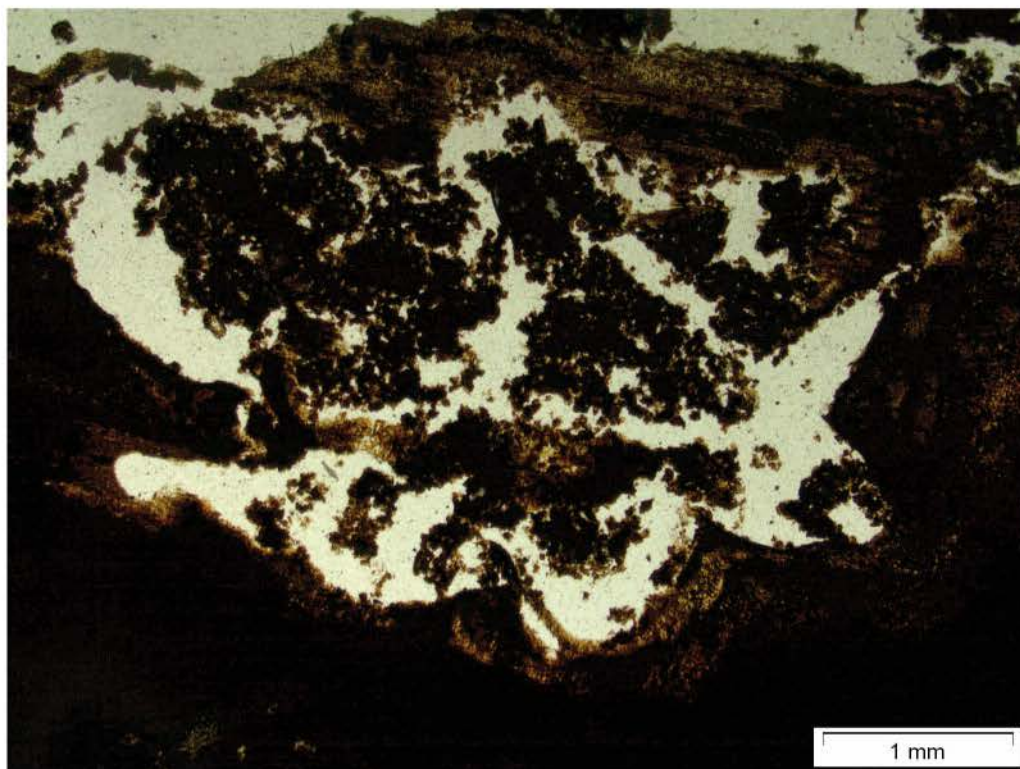
Etage collinéen horizon A du sol A-M-1.3



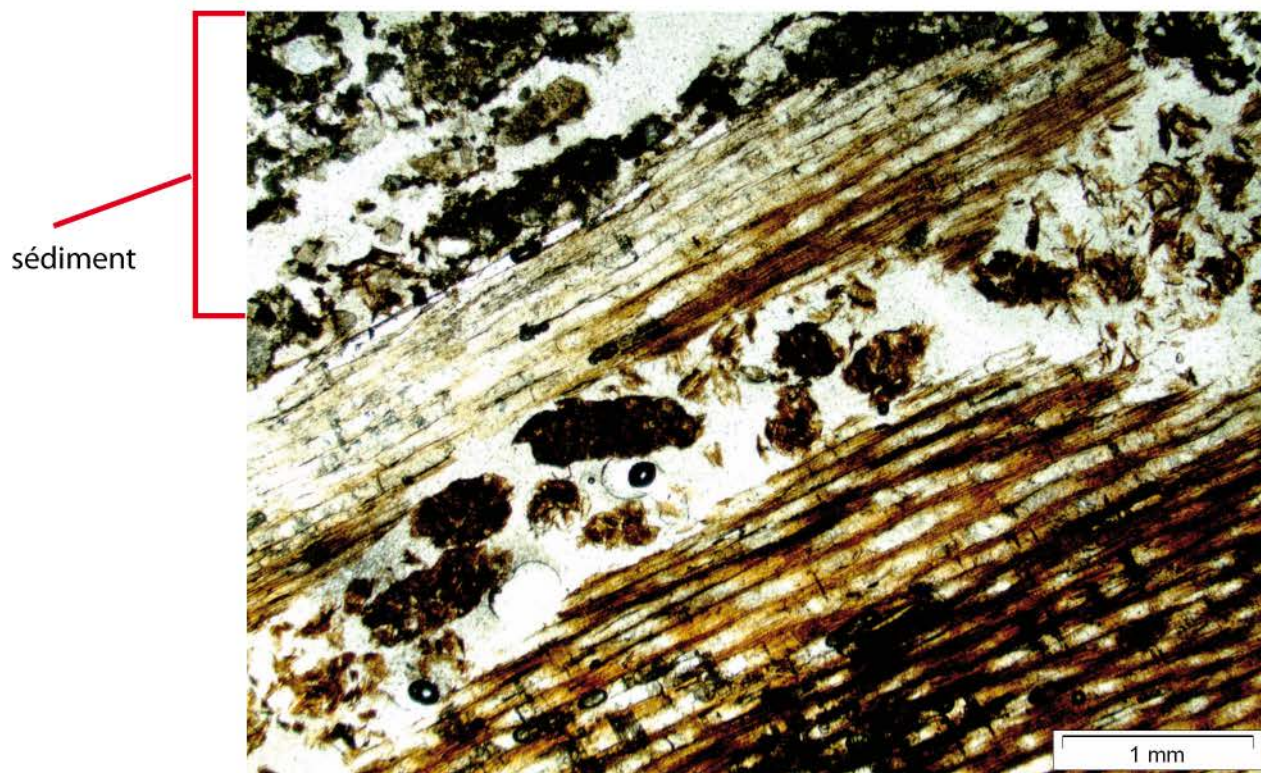
Allure générale de la structure de la structure de l'horizon A

De manière très localisée, des déjections plus petites impliquant des espèce de vers de plus petites tailles (*A. rosea* ?)

Activité de la mésofaune à l'étage collinéen: visible localement sur de la matière organique grossière



Sol A-I-2.1: Matière organique grossière en surface attaquée par la mésofaune



Sol A-PP-2.2: Matière organique grossière dans le dépôt attaquée par la mésofaune

Résultats de l'étude expérimentale de Gaëlle Monnat (2010).

Caractéristiques du sol de départ :

Plante utilisée : *Alnus incana*

Souche champignon mycorhizien de *Alnus incana*: *Gyrodon lividus*

Souche champignon saprophyte : *Brachysporium sp*

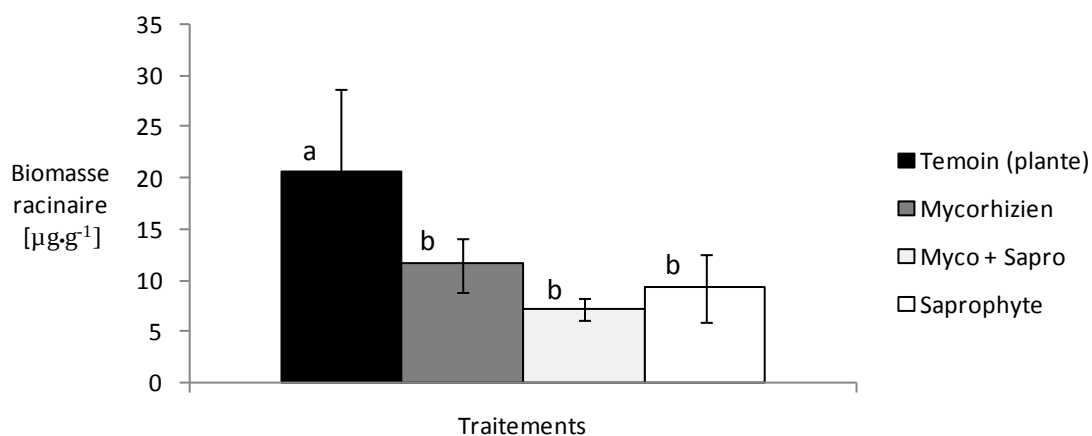
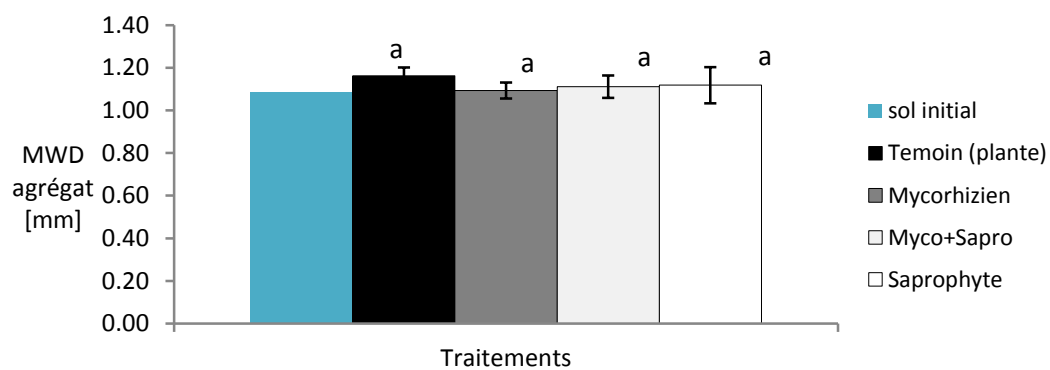
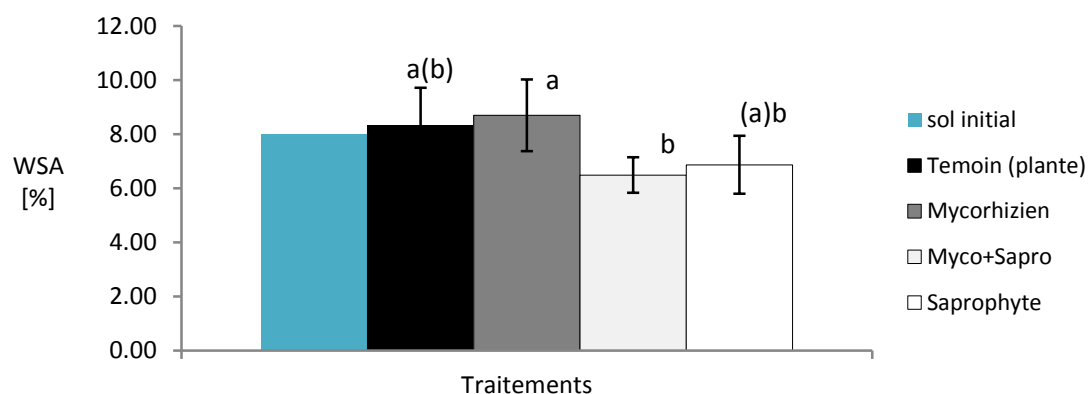
Texture : Sandy Loam ;

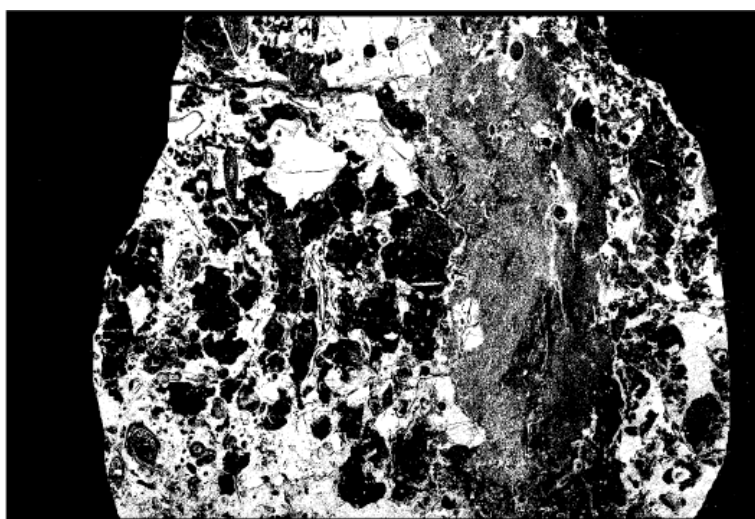
C_{org} : 1.28 %

MWD : 1.09 mm

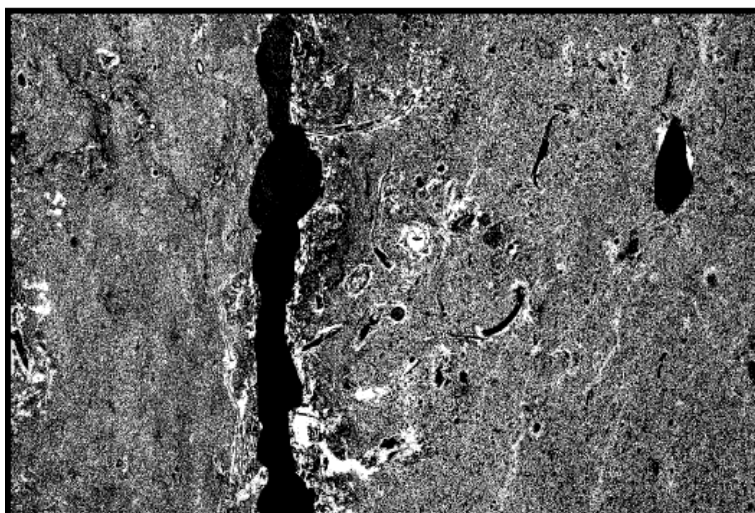
WSA : 7.99 %

Durée de l'expérience : 5 mois, en chambre à 15°

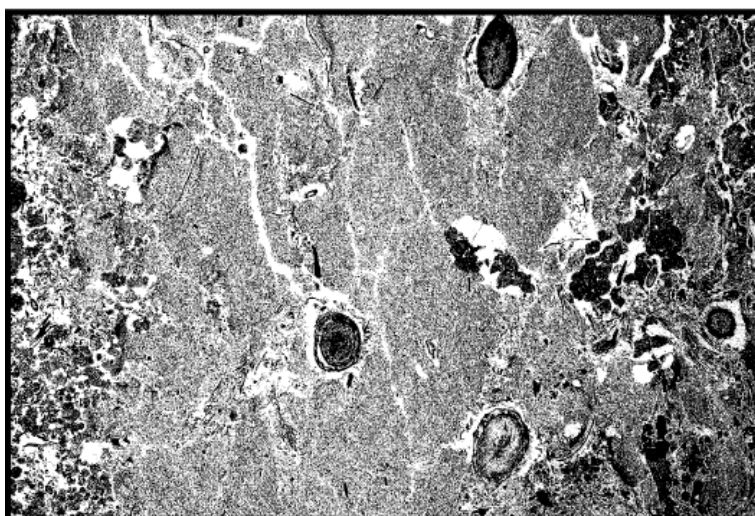




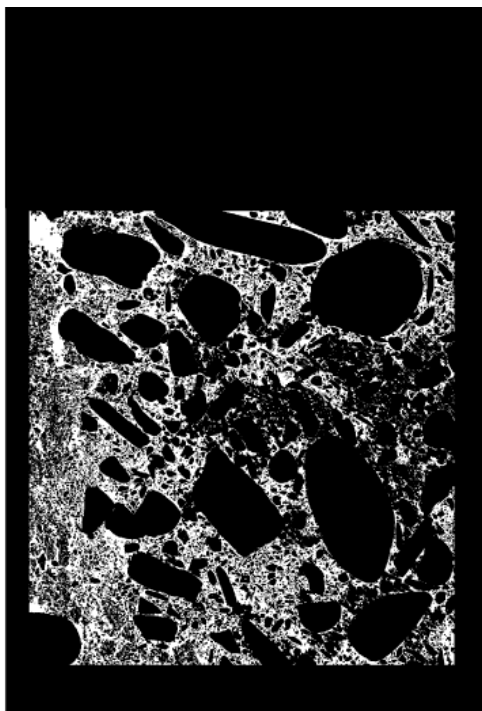
K-PP-3



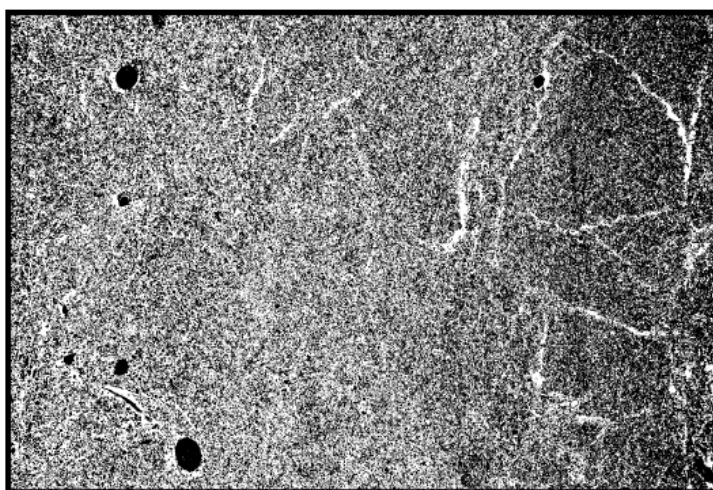
K-PP-2



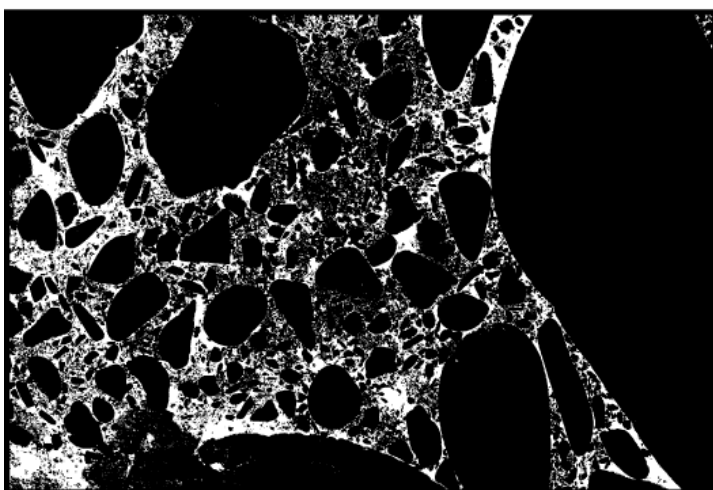
K-PP-1



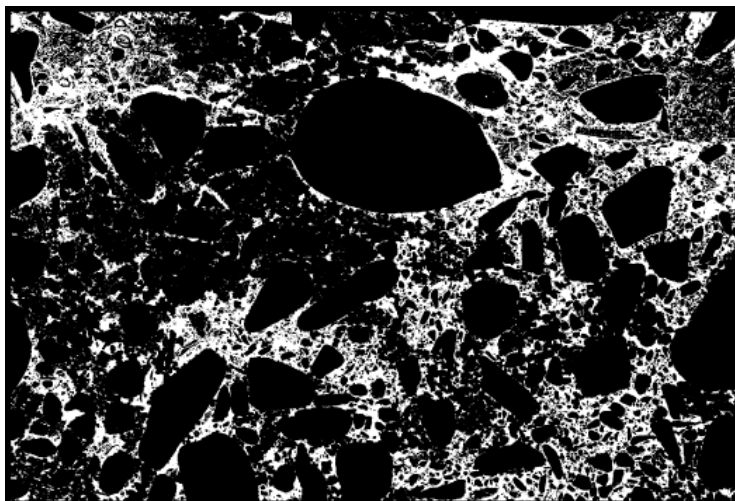
K-I-1.3



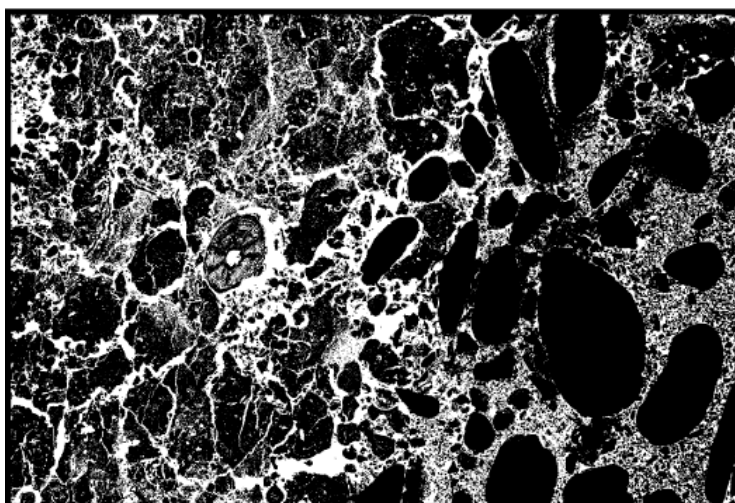
K-I-1.2



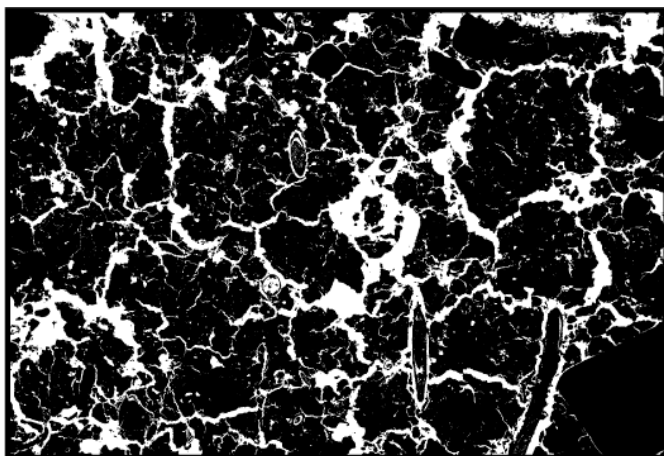
K-I-1.1



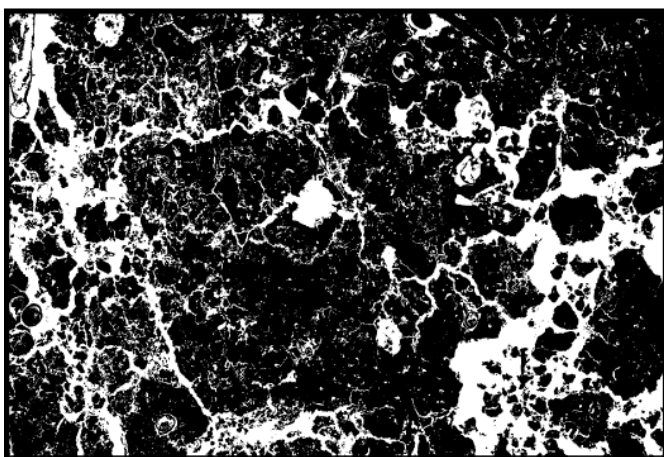
K-I-2.3



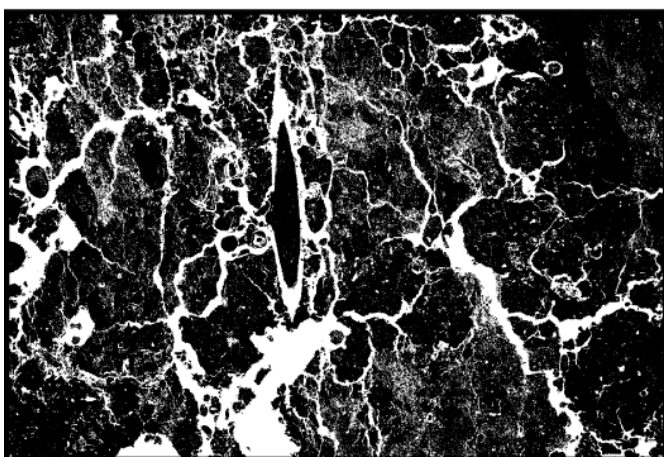
K-I-2.1



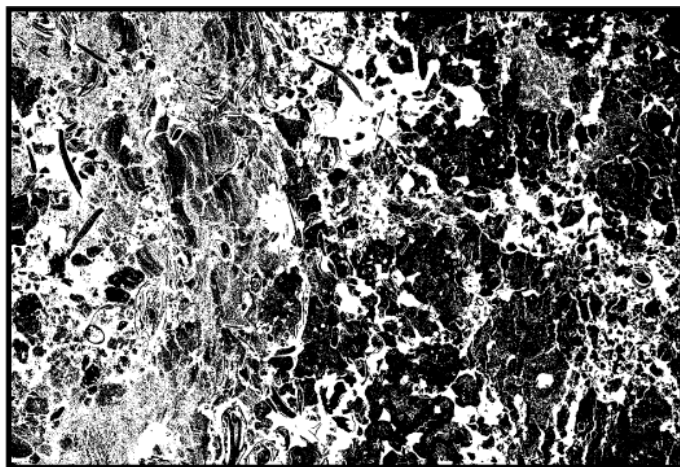
K-M-1.3



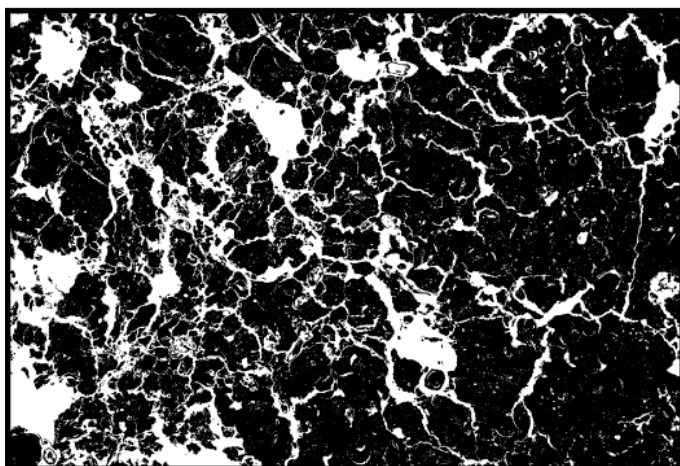
K-M-1.2



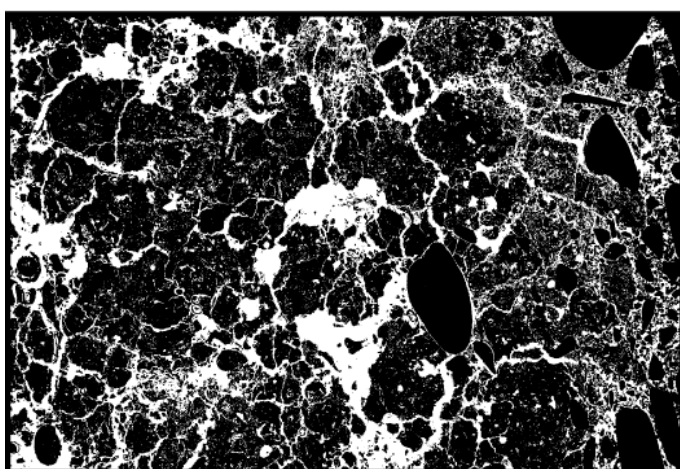
K-M-1.1



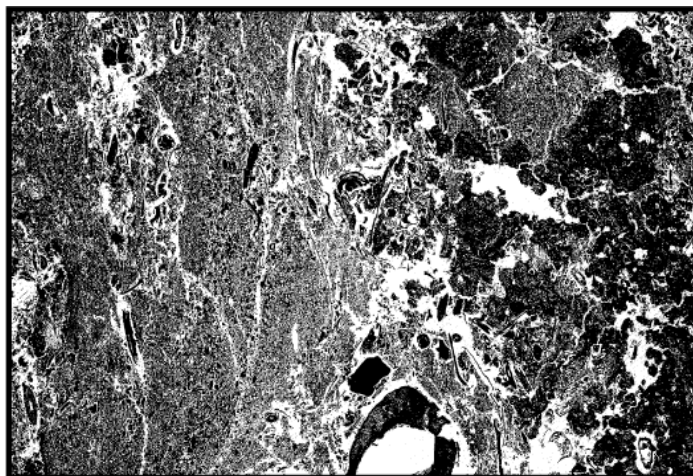
K-M-2.3



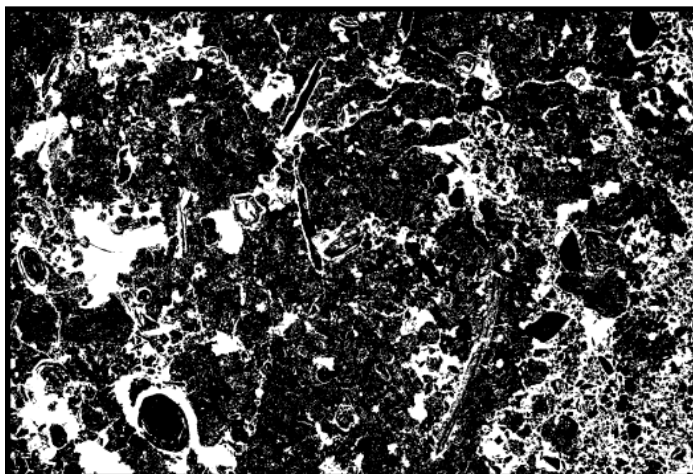
K-M-2.2



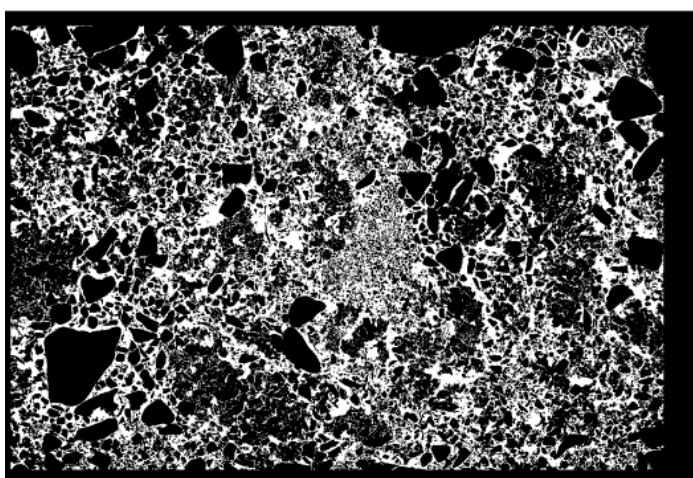
K-M-2.1



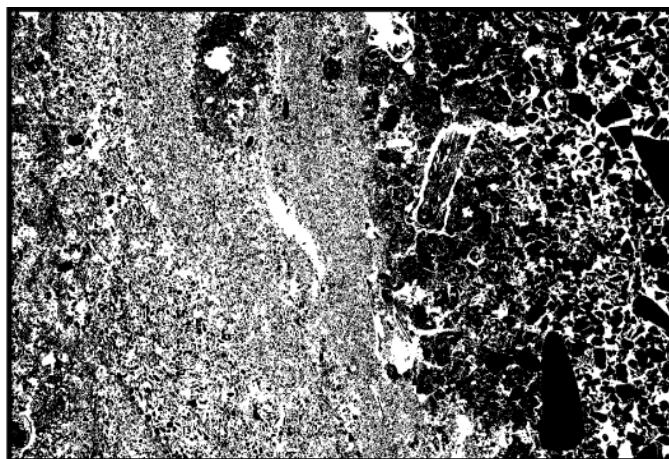
S-PP-1.3



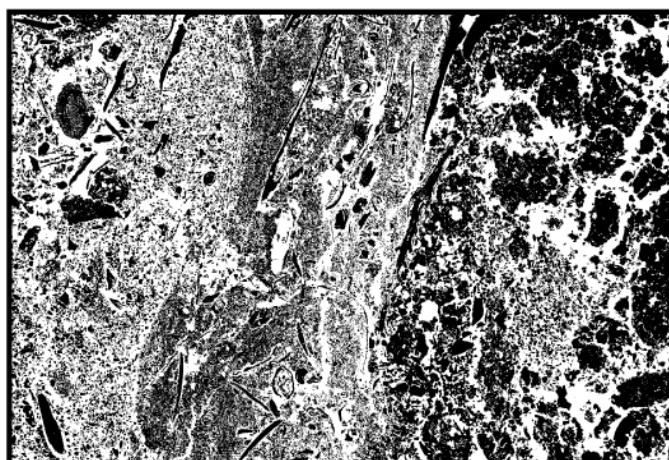
S-PP-1.2



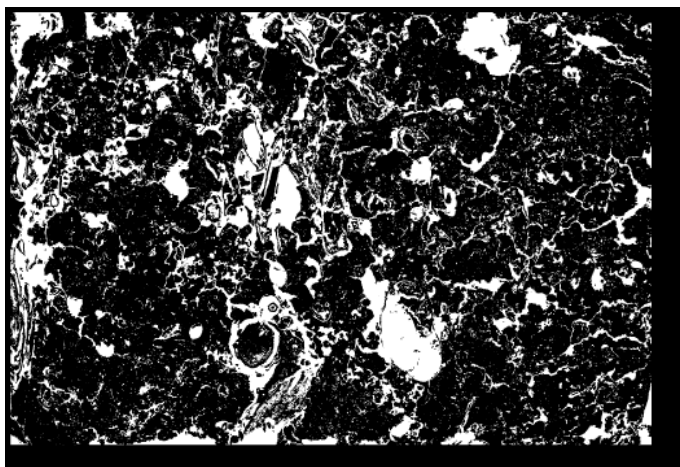
S-PP-1.1



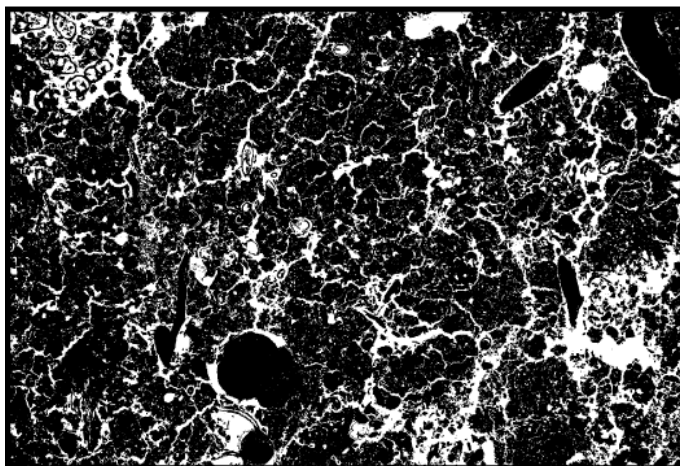
S-PP-2.2



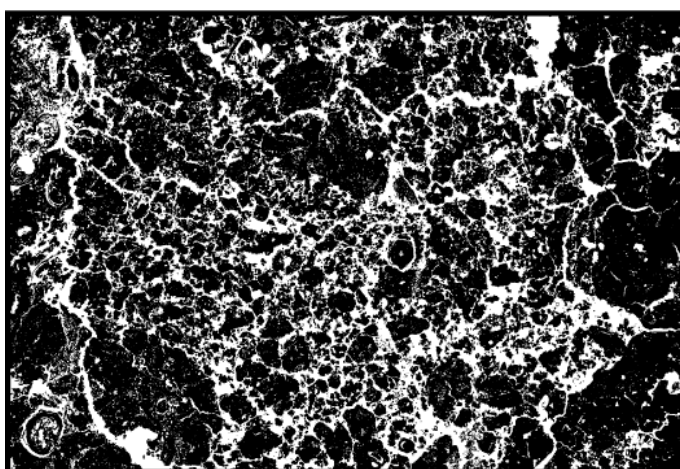
S-PP-2.1



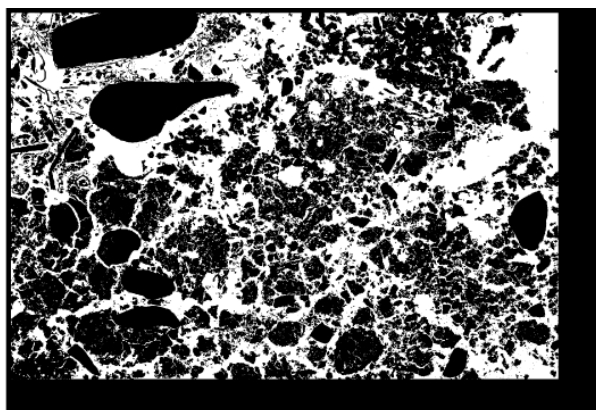
S-I-3



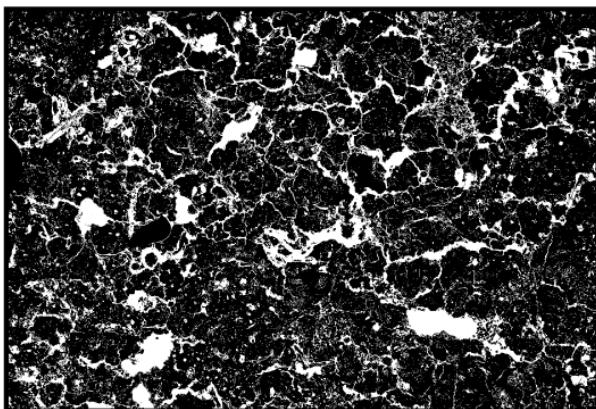
S-I-2



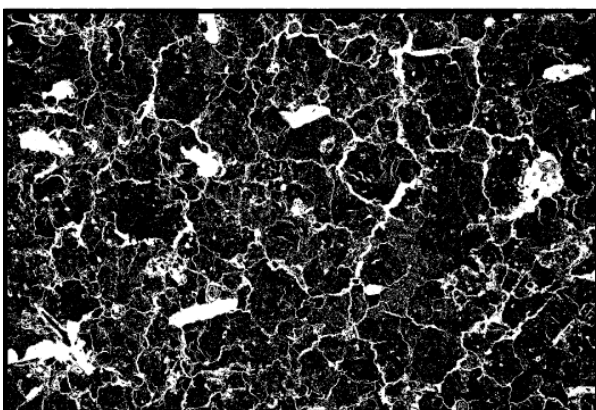
S-I-1



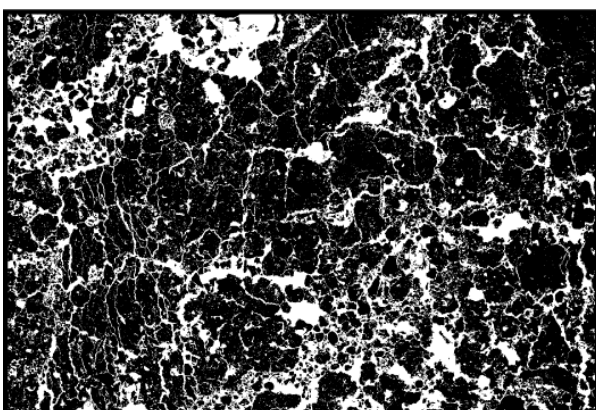
S-M.4



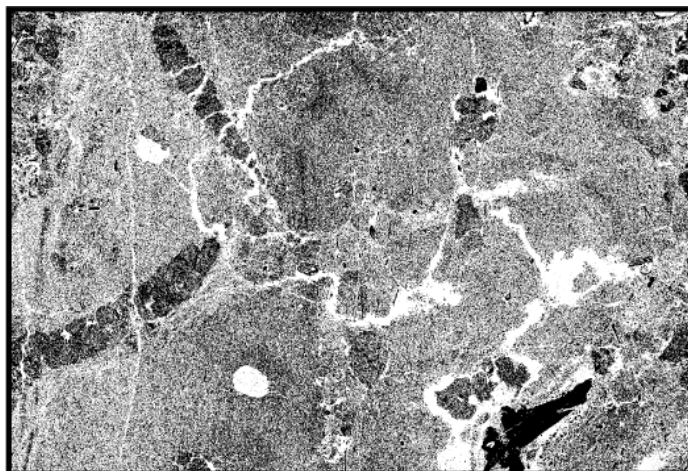
S-M.3



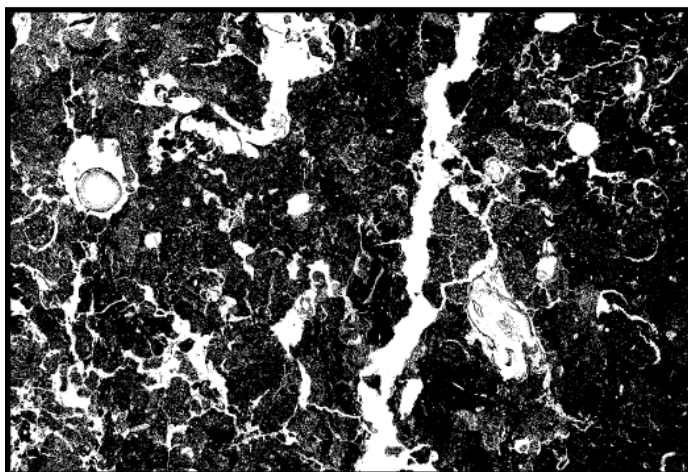
S-M.2



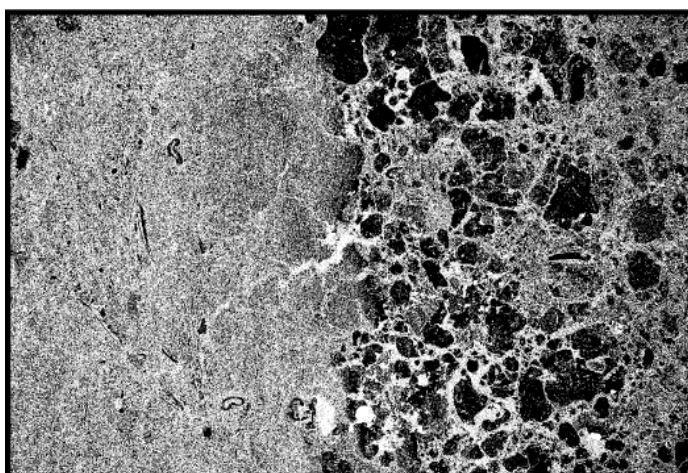
S-M.1



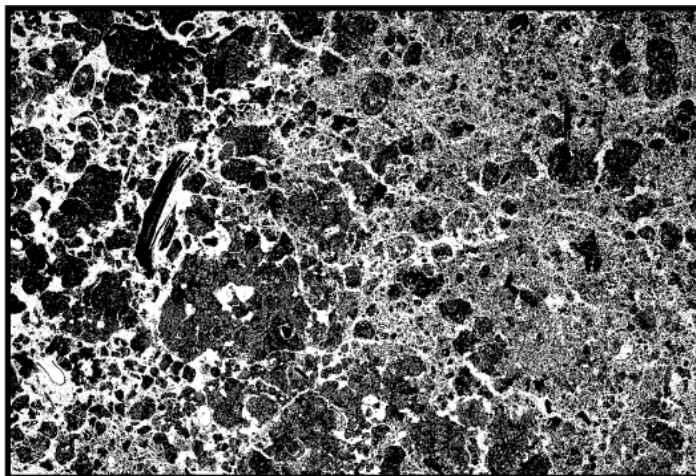
A-PP-1.3



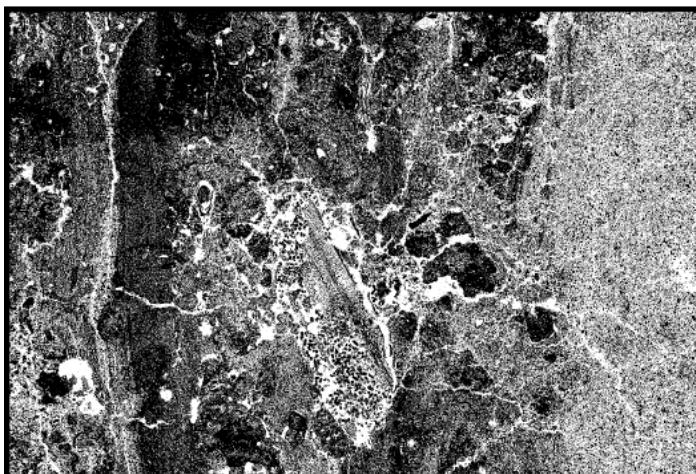
A-PP-1.2



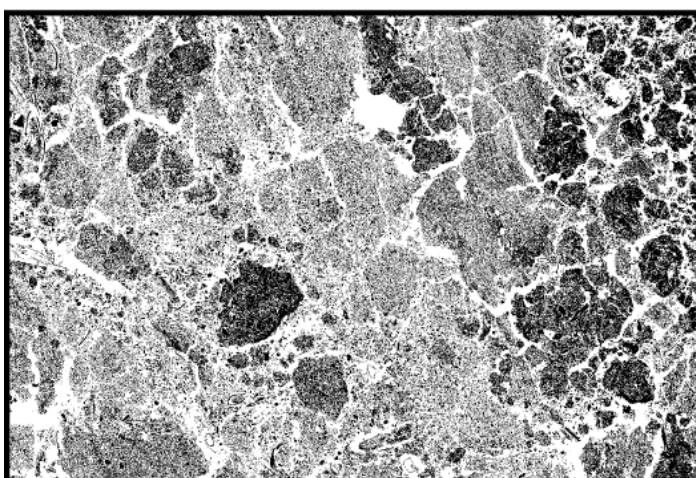
A-PP-1.1



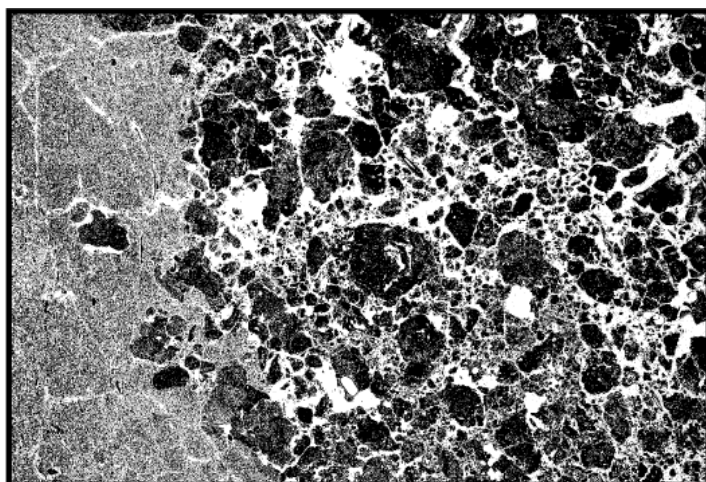
A-PP-2.3



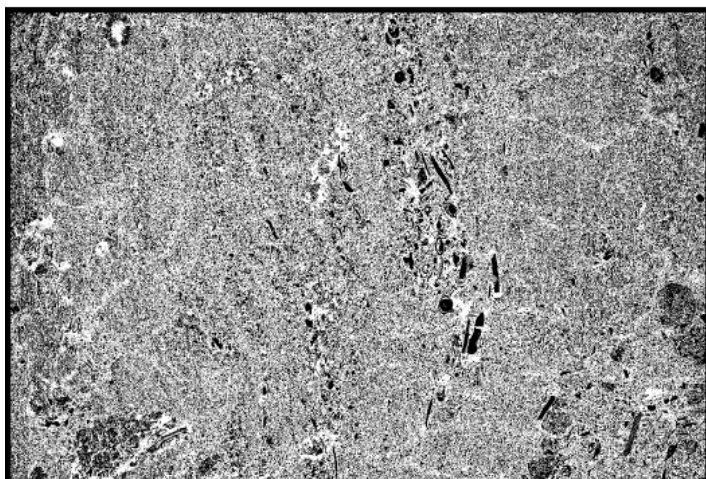
A-PP-2.2



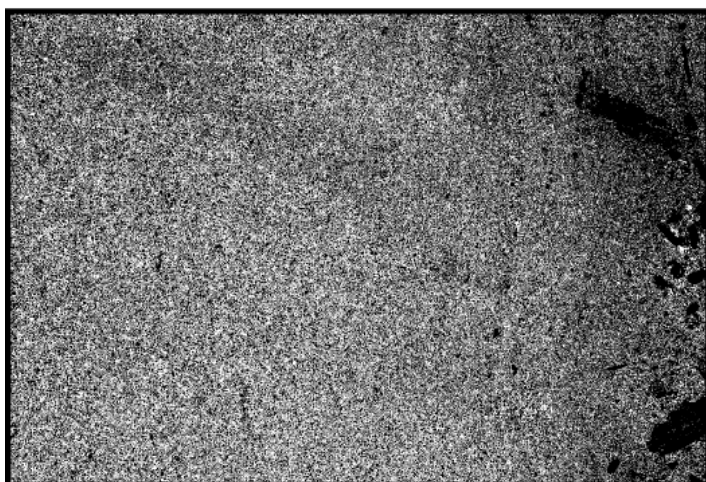
A-PP-2.1



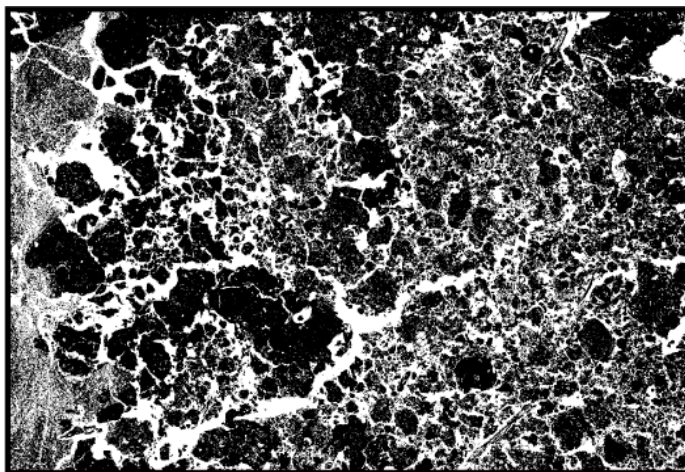
A-I-1.3



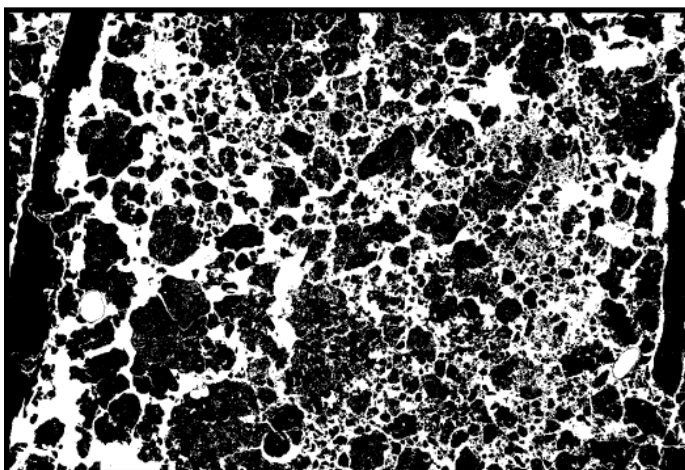
A-I-1.2



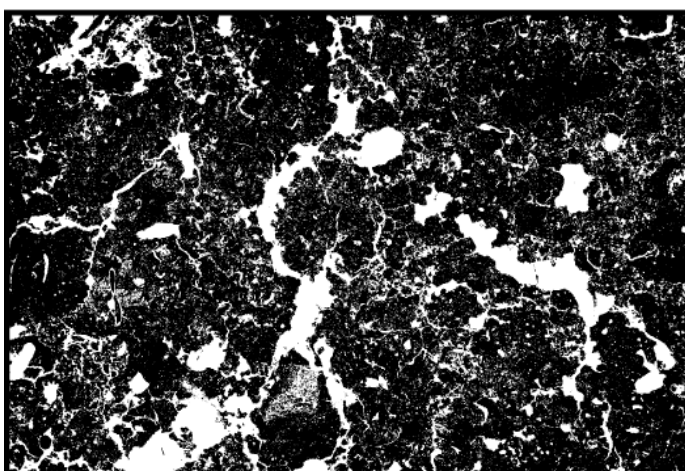
A-I-1.1



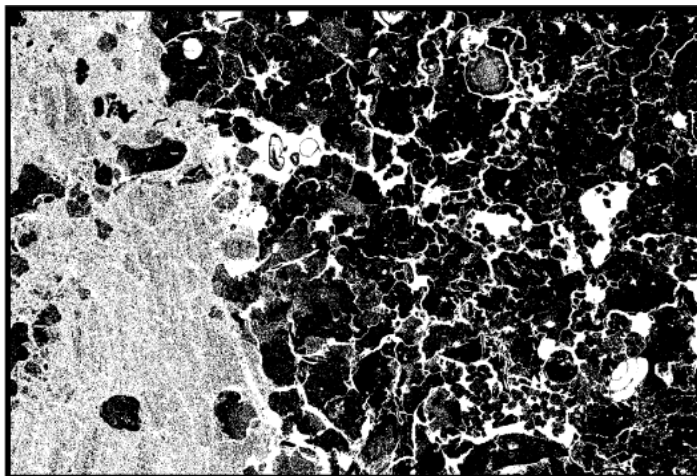
A-I-2.3



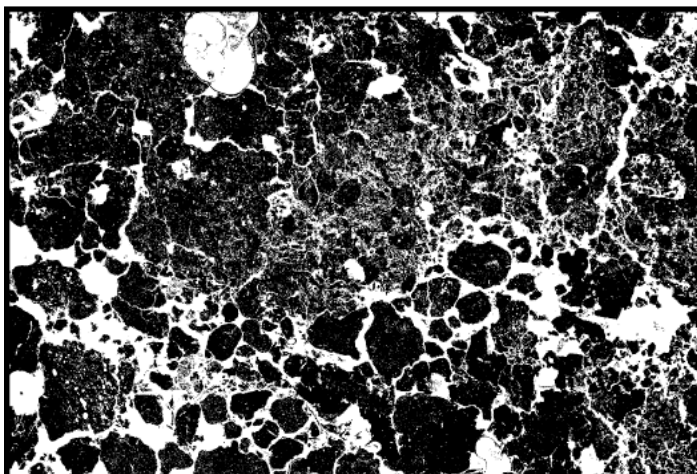
A-I-2.2



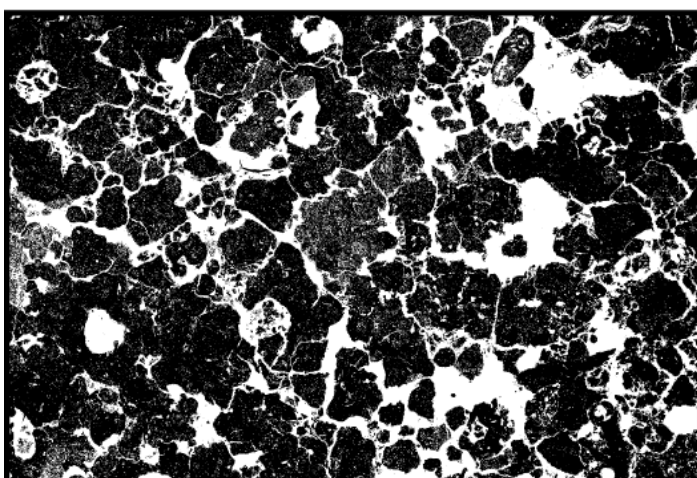
A-I-2.1



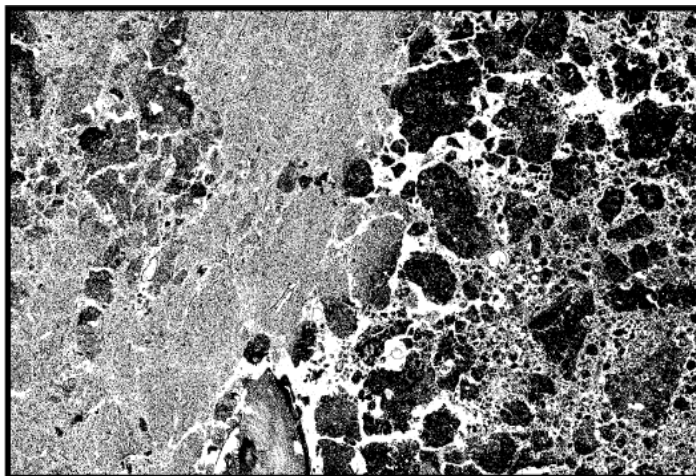
A-M-1.3



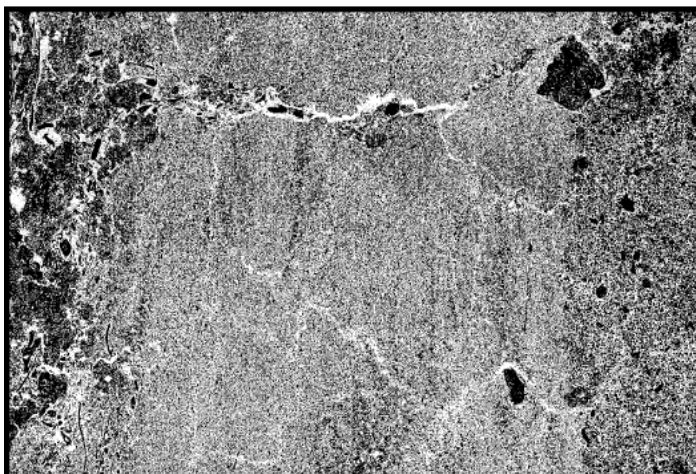
A-M-1.2



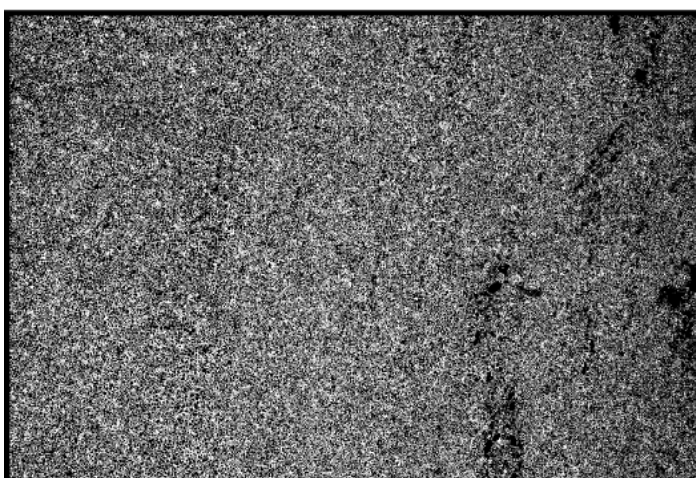
A-M-1.1



A-M-2.3



A-M-2.2



A-M-2.1

Contents lists available at [SciVerse ScienceDirect](http://www.sciencedirect.com)

European Journal of Soil Biology

journal homepage: <http://www.elsevier.com/locate/ejsobi>

Original article

Impact of flood deposits on earthworm communities in alder forests from a subalpine floodplain (Kandersteg, Switzerland)

Géraldine Bullinger-Weber^{a,*}, Claire Guenat^b, Clémence Salomé^c, Jean-Michel Gobat^c, Renée-Claire Le Bayon^c^a Laboratory Biogeosciences, Institute of Geology and Palaeontology, University of Lausanne, UNIL Dorigny, Bâtiment Anthropole, 1015 Lausanne, Switzerland^b Laboratory ECOS & WSL, Station 2, École Polytechnique Fédérale de Lausanne (EPFL), School of Architecture, Civil and Environmental Engineering (ENAC), 1015 Lausanne, Switzerland^c Laboratory Soil & Vegetation, Institute of Biology, University of Neuchâtel, Emile-Argand 11, 2000 Neuchâtel, Switzerland

ARTICLE INFO

Article history:

Received 31 January 2011

Received in revised form

21 June 2011

Accepted 4 August 2011

Available online xxx

Handling editor: Christoph Tebbel

Keywords:

Floodplain

Earthworms

Bioindication

Soil

Alder forest

Subalpine level

ABSTRACT

In many ecosystems, bioindication is a tool to estimate biodiversity and quality of environment. In soils, invertebrates are generally suitable bioindicators, especially earthworms. In floodplains, young alluvial soils are exposed to sedimentation and erosion, and little is known about soil bioindication. Moreover, a reference state is now needed to evaluate river restoration projects. The aim of our study was thus to establish an “undisturbed” floodplain reference at the subalpine level based on earthworm communities and to test if they are indicators of fluvial dynamics. Seven plots were chosen along a stretch of the Kander River (BE, Switzerland). At each plot, a soil profile was described (carbonated Fluvisols) and topsoil was analysed. Earthworms were extracted in each plot using standard mustard extraction ($3 \times 1 \text{ m}^2$) and “hand sorting” method ($20 \times 20 \times 20 \text{ cm}$). Eight species were identified, and *Lumbricus meliboeus* was found for the first time in a carbonated environment. The absence of anecics was considered, at the subalpine level, as a bioindication of the fluvial dynamics (erosion and sedimentation processes). Biomass of epigeics was positively correlated to topsoil texture and organic matter quality, and thus epigeics, sensitive to variations of topsoil composition, are bioindicators of the latest flood event at the subalpine level.

© 2011 Published by Elsevier Masson SAS.

1. Introduction

The concept of bioindicators probably first became widely used following the definition of Clements in 1920 who identified plant species as community indicators within his overall concept of plant community succession [1]. According to Markert et al. [2], a bio-indicator is a living organism, even so a part of an organism or a community of organisms, which contains information on the quality of the environment. Bioindication is thus one of the organism properties, collected in the field, and giving ecological information that is used to make inferences about the quality of the environment. Such bioindication commonly refers to bioindicators which are related, directly or indirectly, to some or a complex of factors used as a barometer indicating air pressure [3]. The notion of bioindication in soils has been recently developed with the challenge of applying the expertise of soil knowledge in the

assessment of contaminated soils and problems of soil degradation [4]. Therefore, bioindication has been applied mainly as a tool to estimate soil biodiversity and quality, such as the evaluation of pesticides impact or success of restoration methods (i.e. post-mining restoration [5]). Despite the fact that bioindicators for soils are still insufficiently developed, soil invertebrates were recently considered as appropriate tools in indicating the degree to which soil may be affected by human activities [5]. For instance, mesofauna groups such as Collembola and Acarina were used to evaluate the suitability of forest soils [3] as well as environmental impacts of pollutants [6]. Oligochaeta (earthworms and enchytraeids) are also generally regarded as highly suitable bioindicators, because: 1) they contain key species for ecosystem functioning, 2) they are widespread and abundant and 3) they may be used at various levels of biological organisation, ranging from molecular to ecosystem levels [7]. Focusing on these organisation levels, population growth, biomass and abundance of Oligochaeta may vary according to toxicant stress [8]. At the community and ecosystem levels, Schouten et al. [9] also demonstrated that diversity and abundance of Oligochaeta were clearly discriminative between soil

* Corresponding author. Tel.: +41 21 692 43 06; fax: +41 21 692 43 05.

E-mail address: geraldine.bullinger@unil.ch (G. Bullinger-Weber).

types and land-use intensities in grasslands and horticultural farms. In addition, annelid communities may also help in characterizing soil quality [7]. Earthworms, usually considered as major ecosystem engineers [10–12], may be particularly efficient for the purpose of soil bioindication because they actively contribute to organic matter recycling and soil structuring processes [13,14]. Conversely, distribution of earthworm communities is clearly influenced by soil parameters such as soil texture combined with vegetation types, soil nutrients and pH values [15–17].

Very few studies have been conducted on earthworm communities in floodplains; most of those were descriptive and focused on meadows and grasslands at very low altitude (ranging from 5 to 50 m a.s.l.), and generally on stabilized terraces [18–20]. To our best knowledge, only three studies were conducted on earthworm communities in near-natural floodplains at mountain and subalpine levels [21–23]. Moreover, in the framework of ecosystem rehabilitation, floodplain management is now questioned and river restoration projects have thus considerably increased worldwide in recent decades [24,25]. To evaluate the success of floodplain restoration, a reference state to be reached by river restoration has to be determined [26] and a value assessment could be established by using reliable indicators of restoration evaluation. The most frequently used indicators to evaluate the success of river restoration aiming to increase biodiversity are based on vegetation and aquatic fauna [27]. So far, little is known about earthworms as bioindicators of restoration success. Plum and Filser [28] demonstrated in their study carried out in Northern Germany that earthworm abundance and biomass are usually reduced by extensive flooding. Indeed, floods have a large impact on alluvial soil chemistry (especially organic matter content and quality), physics (especially texture, soil thickness) and soil stabilisation (time elapsed between flood events) through sedimentation/erosion processes and organic matter fluxes. Alluvial soils are considered as young soils resulting from the interaction between *in situ* evolution and inheritance of both organic and mineral materials [21–23]. As a consequence, a better understanding of earthworm communities as bioindicators of environment quality may therefore be helpful to evaluate the success of restoration projects in recreating the fluvial dynamics.

The aim of our study is to establish an “undisturbed” floodplain reference at the subalpine level based on earthworm communities (diversity, ecological categories, abundance and biomass). The specific objective of this study is to test if earthworm communities may be used in an undisturbed subalpine floodplain as bioindicators of the fluvial dynamics. Thus, we hypothesize that earthworm communities are bioindicators of the fluvial dynamics reflected by the physical soil parameters (especially texture) and the organic matter (quantity and quality) of the topsoil layer. In a similar environment, i.e. same mesoclimate, same vegetation cover reflecting colonisation time (alder shrubs and trees), same organic input through *in situ* litter fall, same young soils regularly flooded (Fluvisols [29]) and same parental material (carbonated alluvial deposits), the topsoil layer parameters (texture, structure, thickness, organic matter content) are mostly determined by the latest flood that has led to the inheritance of mineral and organic deposits.

2. Methods

2.1. Site descriptions

The study was carried out in a Swiss subalpine floodplain site at an altitude of 1320 m a.s.l. along the Kander River (Canton of Bern) included in the alluvial zones inventory of national importance (162 ha [30]). This site originates mainly from calcareous deposits and exhibits natural hydrological dynamics where depositions and

erosion processes still occur. General characteristics of this site are given in Table 1. The fluvial regime is pluvio-nival (floods in spring and summer due to rain and snow melt) and the mesoclimate is subalpine (high variation in air temperature between summer and winter).

Regarding earthworm and soil samplings, seven plots within the site of national importance were chosen along a 5 km stretch of the Kander River (Kander 1 to Kander 7 from upstream to downstream, ranging from an altitude of 1400 to 1360 m) within the same vegetation unit, forests of alder shrubs and trees, representing the dominant vegetation stage in absence of mature forests. The minimal distance between plots is 300 m and, except during floods, plots are not far from more than 20 m from the riverside. All soils correspond to the Fluvisol type according to the classification of IUSS Working Group WRB [29] and are regularly flooded at least annually. In addition, all plots have been subjected to a major flood (Q20) one year before sampling date leading to erosion or deposition of some organic and mineral materials. No data about water table-level are available for this floodplain.

2.2. Earthworm sampling

Earthworms were collected using the standard mustard extraction [31] in three replicates of 1 m² with a corresponding depth of about 20 cm. The “hand sorting” method (20 × 20 × 20 cm) was done to guarantee that no earthworm remained in the soil. Earthworms were directly stored in formaldehyde 4% (v/v) and identified in the laboratory at the species level [32,33], and classified according to the three main ecological categories (epigeics, endogeics and anecics [34]). Dead fixed adults and sub-adults were individually counted and weighed without gut clearing, and unidentified juveniles were allocated to species by assuming that the species ratios for adults and for juveniles were identical.

2.3. Soil sampling and analyses

In each plot, the topsoil layer, corresponding to the organo-mineral horizon, was collected according to the horizon thickness and analysed in the laboratory. Organic carbon (calculated by deducting the carbonates from the total carbon), total nitrogen

Table 1

General characteristics of the studied subalpine floodplain. Channel pattern type (according to Petts and Amoros [45]); flow (m³ s⁻¹); temperature (°C) and precipitations (mm) calculated over a period of minimum 30 years (source: MétéoSuisse, FOMC, 2010, Adelboden meteorological station; http://www.meteosuisse.admin.ch/web/fr/services/portail_des_donnees.html); flood events equivalents to a return period of at least 20 years (Q20; source: FOEN 2010, Kander-Hondrich station; <http://www.hydrodaten.admin.ch/f/2469.htm>), vegetation type (according to Galandat et al. [31]).

Site characteristics	Kander River (BE)
Location	46° 28' 01 N, 7° 39' 47 E
Surface area (ha)	161.6
Channel pattern type	Braided river
Annual mean flow (m ³ s ⁻¹)	2.1
Max flow (m ³ s ⁻¹) (year)	21 (2005)
Annual min flow (m ³ s ⁻¹)	0.02 (winter)
Annual mean temperature (1959–2009; T in °C)	T = 5.4
Annual max T (1959–2009; T in °C)	T = 14 (July)
Annual min T (1959–2009; T in °C)	T = -2 (January)
Mean annual precipitations (P in mm)	P = 1180
Flood events (Q20 and more) from 2000 to 2010	2005
Vegetation type (main species and/or vegetation associations)	<i>Alnus incana</i> forests (<i>Calamagrostio-Alnetum incanae</i>)

(both measured with Carlo Erba CHN analyser), total and active CaCO_3 (modified Drouineau and Galet method; n° AFNOR X31-105), as well as particle size distribution (modified Robinson pipette method) were determined [35].

2.4. Statistical analysis

All statistical analyses were performed with R 2.10.0 [36]. Firstly, an analysis of variance (ANOVA with Tukey HSD test) was used to test differences between earthworm data of the seven plots. A Principal Component Analysis (PCA) was used to obtain a general view of earthworm parameters and soil characteristics. Multiple regressions were used to test the influence of soil parameters on earthworm communities (using total biomass and abundance, biomass and abundance per ecological category and per species). In addition, Redundancy Analyses (RDA) were made using earthworm matrix (with biomass, abundance, total number of species, total number of adults, Shannon index data) and explained by the soil matrix. Finally, to identify which variables are predominant in the distribution of earthworm communities, forward selection of explanatory variables on the earthworm species matrix (with biomass data) were made [37].

3. Results

3.1. Soil parameters

All soils described were carbonated and classified as Fluvisols [29]. They developed in alluvial deposits and were mainly sandy with a good drainage. Some hydromorphic features were observed, but only in the lower part of the profile (Kander 5 and 7). They differed mainly by their topsoils, especially thickness and physicochemical characteristics of the organo-mineral horizon (Table 2). The PCA analysis (Fig. 1) illustrated that the first principal component axis PC1 (explaining 69% of the total variance) separated the samples according to the particle size (silt content on the left of the graph related to Kander 7, downstream of the studied stretch, and sand content on the right side related to Kander 2, 5 and 6), the amount of active carbonates (on the left side related to Kander 7 and also Kander 4) and the C/N ratio in a lesser extend (on the right side of PC1). The second axis PC2 (explaining 16.3% of the total variance) discriminated the organic carbon content with Kander 1 on the top, and Kander 2 at the bottom that contains the lowest amount.

3.2. Earthworm communities

Eight species of earthworms were identified (*Lumbricus rubellus*, *Lumbricus meliboeus*, *Dendrobaena octaedra*, *Dendrodrius rubidus*, *Octolasion tyrtaeum lacteum*, *O. t. tyrtaeum*, *Allolobophora rosea*,

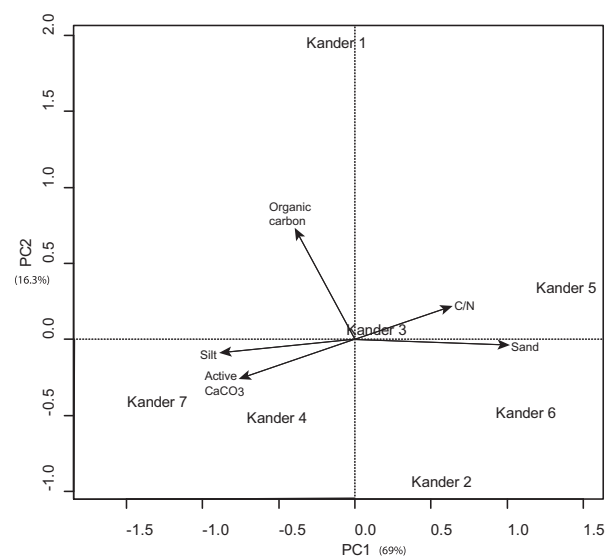


Fig. 1. PCA analysis of soil parameters for each plot: sand content (%), silt content (%), organic carbon content (%), C/N ratio, active calcium carbonates (%).

Nicodrilus caliginosus caliginosus) of which none were anecic (Table 3). The plot Kander 1 showed the lowest number of species (two epigeics), whereas Kander 7 the highest (three epigeics and four endogeics). Significant differences in total biomass and abundance between plots were observed (Fig. 2); Kander 7 showed the highest values (32.09 g m^{-2} and 53 ind m^{-2}) and Kander 1 the lowest (0.60 g m^{-2} and 3 ind m^{-2}). Kander 2 and 3 were quite similar regarding biomass and abundance (between 13.55 and 15.37 g m^{-2} , and 53 and 51 ind m^{-2}), but the abundance values were variable (high standard deviations). There was no significant difference of these two plots with Kander 7.

Many earthworm parameters varied among plots (Table 4). No endogeic species was found in Kander 1 and 6, and a large proportion of epigeics was observed in Kander 2 and 3. Kander 4 and 5 presented a high proportion of biomass of epigeics, but a much lower proportion of abundance. On the contrary, Kander 7 showed the largest proportion of endogeic earthworms, as well as the highest Shannon index (1.386). A projection of these data using a PCA analysis confirmed these results (Fig. 3). The first principal component axis PC1 (explaining 57.6% of the total variance) showed that Kander 7 was clearly different from the other plots in terms of endogeics' biomass and abundance, number of adults and Shannon index value. The second axis PC2 (explaining 26.9% of the total variance) discriminated mainly Kander 2 and 3 (on the bottom of the graph), which had a high abundance and biomass of epigeics.

3.3. Earthworms as bioindicators of environment quality

The total biomass of epigeics was influenced by all soil parameters, whereas active carbonates content had an influence on the total abundance of epigeics (Table 5). Moreover, the epigeics' proportion was correlated to the C/N ratio. Silts and active carbonates had a significant effect on the biomass of *L. rubellus* and *A. rosea* and this latter species was the only one influenced by total organic carbon.

The results of RDA analysis (Fig. 4A) showed a shift between plots with endogeic species (on the right side of the RDA1 axis explaining 57% of the total variance) or without endogeics (on the left side of the graph). Earthworm communities were related to habitats mainly characterized by: i) sand content (Kander 6), ii) active carbonates amount, which was correlated to silt content

Table 2

Soil characteristics of the seven plots: sand content (%), silt content (%), organic carbon (%), C/N ratio, active CaCO_3 (%), total CaCO_3 (%). To minimize the number of factors, clay content is not shown in this table.

Plots	Horizon depth (cm)	Sand (%)	Silt (%)	Organic carbon (%)	C/N	Active CaCO_3 (%)	Total CaCO_3 (%)
Kander 1	0–10	61	30	17.01	19	4.76	41
Kander 2	0–8	80	20	1.61	13	4.96	41
Kander 3	0–4	64	28	6.74	20	6.17	25
Kander 4	0–10	48	46	5.43	16	7.78	29
Kander 5	0–6	87	13	2.48	41	2.21	36
Kander 6	0–10	86	14	1.13	23	2.41	28
Kander 7	0–2	30	58	7.91	19	12.63	39

Table 3

List of earthworm species, mean biomass per species (g m^{-2}) and mean abundance per species (ind m^{-2}) for adults and juveniles in each plot. Standard deviations (SD) are shown.

Plots	Earthworm species		Adult biomass (g m^{-2})	Juvenile biomass (g m^{-2})	Adult abundance (ind m^{-2})	Juvenile abundance (ind m^{-2})	Total biomass ($\text{g m}^{-2} \pm \text{SD}$)	Total abundance (ind m^{-2})
Kander 1	<i>Lumbricus rubellus</i> (Hoffmeister, 1843)	epigeic	0.23	0.37	1	1	0.61 (± 0.76)	3 (± 1)
	<i>Dendrobaena octaedra</i> (Savigny, 1826)	epigeic	—	0.01	—	1		
Kander 2	<i>L. rubellus</i>	epigeic	3.03	9.06	4	40	13.55 (± 4.74)	53 (± 18)
	<i>L. meliboeus</i> (Rosa, 1884)	epigeic	0.30	—	1	—		
	<i>Dendrodrius rubidus</i> (Savigny, 1826)	epigeic	0.09	—	1	—		
	<i>Octolasion tyrtaeum lacteum</i> (Oerley, 1885)	endogeic	0.83	0.22	1	5		
	<i>D. octaedra</i>	epigeic	—	0.02	—	1		
Kander 3	<i>D. rubidus</i>	epigeic	0.09	0.09	1	1	15.39 (± 3.97)	51 (± 28)
	<i>L. rubellus</i>	epigeic	1.85	11.00	2	37		
	<i>L. meliboeus</i>	epigeic	0.52	—	1	—		
	<i>Allolobophora rosea</i> (Savigny, 1826)	endogeic	0.07	0.05	1	1		
	<i>O. tyrtaeum lacteum</i>	endogeic	1.46	0.26	2	5		
	<i>D. octaedra</i>	epigeic	—	0.02	—	1		
Kander 4	<i>L. rubellus</i>	epigeic	0.33	0.89	1	2	1.84 (± 1.80)	8 (± 3)
	<i>A. rosea</i>	endogeic	0.33	0.27	2	2		
	<i>D. rubidus</i>	epigeic	—	0.02	—	1		
	<i>D. rubidus</i>	epigeic	0.16	0.07	2	3		
Kander 5	<i>L. rubellus</i>	epigeic	—	2.97	—	8	3.65 (± 1.02)	40 (± 19)
	<i>O. tyrtaeum tyrtaeum</i> (Savigny, 1826)	endogeic	0.18	0.27	1	26		
	<i>D. rubidus</i>	epigeic	0.16	0.17	3	7		
Kander 6	<i>L. rubellus</i>	epigeic	1.52	4.86	2	16	7.14 (± 4.11)	29 (± 21)
	<i>L. meliboeus</i>	epigeic	0.43	—	1	—		
	<i>L. rubellus</i>	epigeic	5.19	7.54	6	23		
Kander 7	<i>L. meliboeus</i>	epigeic	0.79	—	1	—	32.08 (± 6.48)	53 (± 2)
	<i>O. tyrtaeum lacteum</i>	endogeic	3.84	0.69	4	2		
	<i>O. tyrtaeum tyrtaeum</i>	endogeic	11.97	0.37	6	3		
	<i>A. rosea</i>	endogeic	0.53	0.12	2	1		
	<i>Nicodrilus cali. caliginosus</i> (Savigny, 1826)	endogeic	0.83	0.16	3	1		
	<i>D. rubidus</i>	epigeic	—	0.05	—	1		
	<i>D. rubidus</i>	epigeic	—	0.05	—	1		

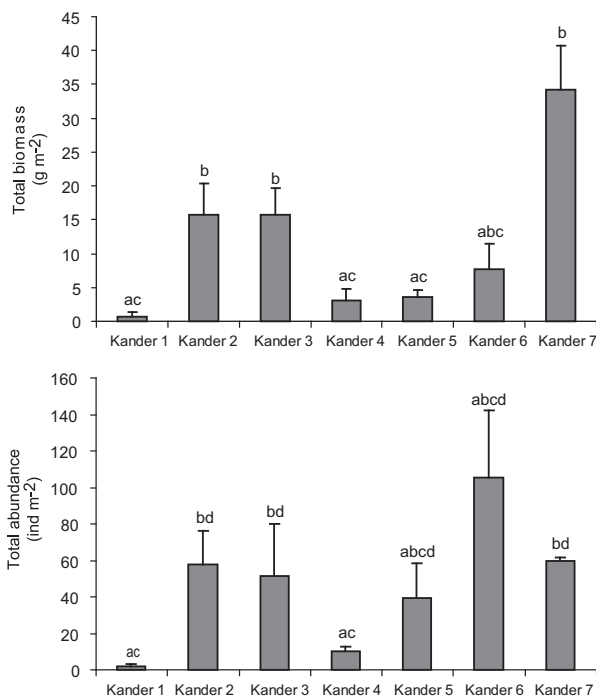


Fig. 2. Total biomass and abundance for each plot (Kander 1 to 7, g m^{-2} and ind m^{-2}), calculated by the mean of each plot of 1 m^2). Standard deviations are shown and letters above bars represent results from Tukey's HSD tests for the one way ANOVAs.

(Kander 7; axis RDA1), and iii) organic carbon content, related to a high C/N ratio, however to a lesser extent (Kander 4 and 5; RDA2). Results of forward selection of explanatory variables showed that the best model (Fig. 4B; 2-ways ANOVA, $F_{3,3} = 3.895$, $p < 0.01$) took into account the biomass of each species and explained three soil parameters (active carbonates content, silt amount and C/N ratio). When a permutation test for RDA under reduced model (terms added sequentially - first to last) is performed, only two soil parameters are significant, respectively active carbonates (2-ways ANOVA, $F_{1,3} = 6.889$, $p < 0.001$), correlated to silt content, and C/N ratio (2-ways ANOVA, $F_{1,3} = 3.463$, $p < 0.01$).

4. Discussion

Topsoil characteristics correspond to young carbonate-rich soils with a low degree of *in situ* soil development due to fluvial dynamics leading to a similar vegetation stage with a short time of stabilisation. As mentioned by Cierjacks et al. [38], a large variability of soil properties within one vegetation type may be observed. These authors concluded that there is no clear correlation between vegetation type and soil properties. Our results confirm other observations about the high spatial and temporal variability within plots that mainly results from texture and organic matter content, and quality in a lesser extent, and reflecting by a wide mosaic of topsoils [39]. These last authors also observed that C/N ratios were not significantly correlated with the silt plus clay fractions in the topsoil or the sediment, but were mostly due to differences in the relative importance of external inputs and autochthonous organic matter. The importance of inheritance

Table 4

Earthworm parameters for each plot (total biomass of epigeics and endogeics, total abundance of epigeics and endogeics), proportion of epigeics (% of the total biomass and abundance), number of adults, Shannon index and number of species.

Plots	Biomass epigeics (g m ⁻²)	Biomass endogeics (g m ⁻²)	Abundance epigeics (ind m ⁻²)	Abundance endogeics (ind m ⁻²)	Epigeics (% of total biomass)	Epigeics (% of total abundance)	Number of adults	Shannon index	Number of species
Kander 1	0.60	0.00	2	0	100	100	6	0.45	2
Kander 2	12.50	1.05	46	6	92	88	4	0.534	5
Kander 3	13.54	1.84	42	9	88	83	4	0.756	5
Kander 4	1.24	0.60	3	4	67	41	11	0.819	3
Kander 5	3.19	0.46	13	27	87	33	2	0.85	3
Kander 6	7.14	0	28	0	100	100	2	0.75	3
Kander 7	13.58	19	30	22	40	56	14	1.386	7
Total	51.79	22.95	164	68	70	71	42	1.26	8

(mineral and organic) has already been highlighted in Guenat et al. [21] who demonstrated that the initial composition of the alluvial deposits may influence the topsoil characteristics, especially in initial stages of soil formation. The spatial variation of inherited material can thus be considered as an indicator of a near-natural fluvial dynamics at the subalpine level, where erosion and sedimentation are the main processes involved, and may partly determine the quality of habitat for earthworm communities.

About earthworm communities, total number and biomass in our study are low (6–158 ind m⁻² and 1.8–96.3 g m⁻², respectively) compared to those reported from other types of pastures (South Australia) and a flooded grassland in the Netherlands (maximum density of 523 and 1912 ind m⁻² and maximum biomass of 159 and 276 g m⁻²) [40] [19]. We hypothesize that our low values may be due to the characteristics of alluvial soils, where earthworm abundance is generally lower according to Edwards and Bohlen [13]. Moreover, the maximum abundance and biomass found in this study are similar to those measured in a Swiss mountain level floodplain [22].

Eight species and subspecies, all inventoried in Switzerland, were determined in our study plots. Similar numbers of species were observed in temperate forests [41], coastal and floodplain meadows in West Estonia [20] and pastures of a chalky slope of the Seine Valley [42]. Moreover, a maximum of five species was found in pasture soils of South Australia [40] and in flooded grassland [19].

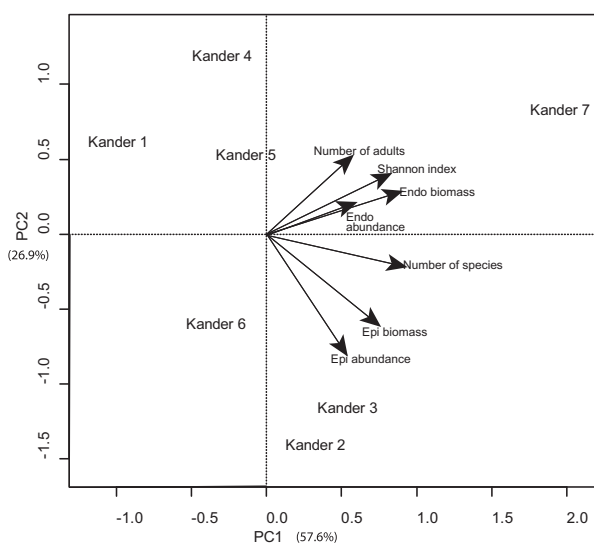


Fig. 3. PCA analysis of earthworm parameters for each plot (Kander 1–7): total biomass of epigeics (Epi biomass, g m⁻²), total biomass of endogeics (Endo biomass, g m⁻²), total abundance of epigeics (Epi abundance, ind m⁻²), total abundance of endogeics (Endo abundance, ind m⁻²), number of adults, Shannon index, number of species.

Despite the relatively small riparian sampling area, the total diversity of species and its variability among plots were high. All sampled species are common earthworm species. *A. rosea*, *L. rubellus* and *O. t. tyrtaeum* have been recorded from a wide range of habitats including banks of rivers and lakes [33]. *A. rosea* is usually found in soils with low organic matter content and *L. rubellus* prefers soils with high organic matter amount. Concerning *O. t. lacteum*, a large variation of size may be observed depending on the environment [32] and this species is mainly found in mountain habitats and humid soils with medium amount of organic matter. The earthworm *L. meliboeus*, considered by Bouché [32] as exclusively inhabiting mountain environments with acid soils with a medium content of organic matter, was also present in the carbonated-rich soils of our plots. Finally, *N. c. caliginosus* is reported in low organic matter habitats and prefers humidity. In our study, correlation with organic matter content is not clear and established for the above mentioned species.

The absence of anecic earthworms is here probably not due to the altitudinal level, but to the riparian conditions. Salomé et al. [23] observed *A. caliginosa nocturna* in an adjacent pasture to our site. Other parameters, mainly related to the particular conditions of subalpine floodplain, flooding and/or inter specific competition, may explain this absence of anecic species. Fründ et al. [43] reported that soil moisture is the key limiting factor for earthworm populations, and flood events are considered to sharply reduce earthworm populations. It has also been demonstrated that the impacts of flood events are different according to soil type, season and duration of flood events, and species [28]. Several earthworm species, including *L. rubellus*, may survive several weeks in flooded soils. In addition, *L. rubellus* is considered as an r-strategist [28], adapted to life in frequently flooded environments. In our case at the Kander River site, floods events are short and act mainly through erosion and sedimentation processes. The anoxic period is probably

Table 5

Multiple regressions on the different earthworm and soil parameter data: total biomass and abundance, biomass and abundance of epigeics, biomass and abundance of endogeics, epigeics (% of total biomass and % of total abundance), biomass and abundance of the eight species (*L. rubellus*, *L. meliboeus*, *Dendrobaena octaedra*, *Dendrodriulus rubidus*, *Octolasion tyrtaeum lacteum*, *O. t. tyrtaeum*, *Allolobophora rosea* (= *A. rosea*), *Nicodrilus caliginosus caliginosus*). Only significant relationships (significance level less than 0.05) are shown in table.

	Sand	Silt	Total organic carbon	C/N	Active carbonates
Biomass of epigeics	0.02*	0.01**	0.02*	0.02*	0.01**
Abundance of epigeics	—	—	—	—	0.05*
Epigeics proportion (%)	—	—	—	0.04*	—
Biomass per species					
<i>L. rubellus</i> biomass	—	0.03*	—	—	0.02*
<i>A. rosea</i> biomass	—	—	0.05*	—	—

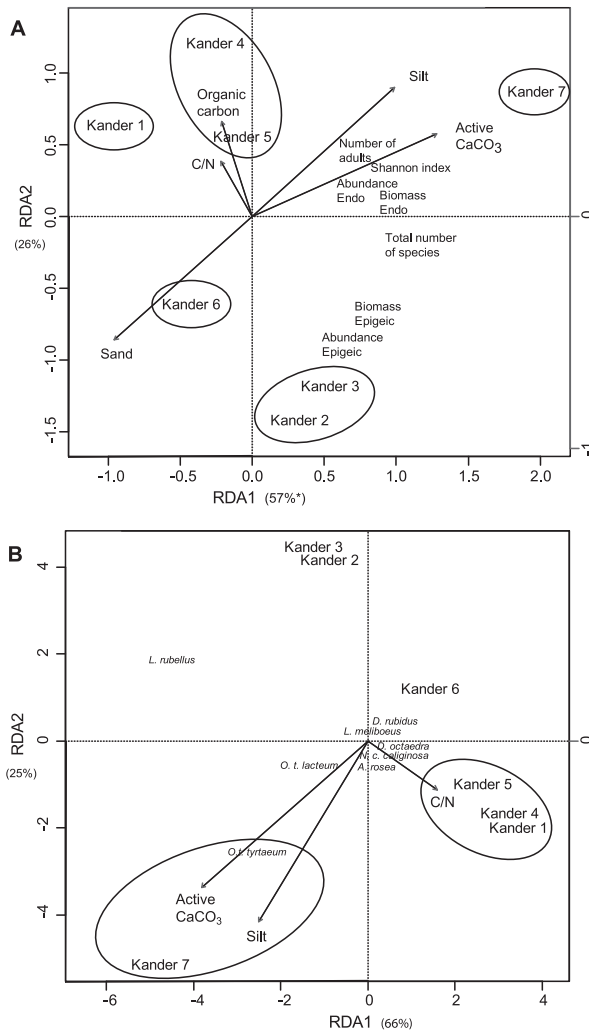


Fig. 4. RDA analysis (A) and forward selection of explanatory variables (B). The sampling plots were projected according to their soil parameters and their species biomass. See Table 3 for earthworm species.

very brief and earthworm abundance is certainly determined by other biological properties (stress resistance, dispersal power), and ecological interactions such as competition [43]. Epigeics such as *L. rubellus* are most vulnerable to desiccation and predation, and produce high numbers of cocoons each year (65–106). Endogeics such as *Allolobophora chlorotica*, *A. caliginosa* and *A. rosea* produce 8–27 cocoons per year, and anecics such as *A. longa* produce the lowest numbers of cocoons (3–8 per year [44]).

According to Fründ et al. [43], soil quality, provision of food, and climate are the main factors that determine the abundance of earthworms in the field. Soil quality is determining the physical (texture, depth, coherence) and chemical (pH, oxygen supply) habitat quality in relation to species-specific preference and tolerance. In our study, we demonstrated that biomass of epigeics, representing the majority of total biomass, are correlated to the topsoil quality, i.e. the textural factors, active carbonates and organic matter quality.

Another factor to consider is the provision of food (mainly organic matter), which determines the carrying capacity/maximum population size and may be various in quantity and quality. As *in situ* litter fall is quite limited in such sparse alder and low productive forests, its amount and quality can be considered as identical among the seven plots. Therefore, the main variations of

organic matter among the different topsoils are due to the inherited organic materials depending on flood events that may vary in quantity, and can be composed of different materials, such as logs, leaves accumulation or humus eroded upstream. Thus its quality, revealed by C/N ratio and correlated with epigeics, and quantity, due to a low transformation rate, could determine earthworm populations. According to Paoletti [44] native soils with organic matter of mull and moder types generally present higher earthworm diversity and biomass. Fresh deciduous forest litter is generally attractive for earthworms only after some weathering and degradation by fungi and bacteria. The necessity for some initial breakdown of deciduous plant litter reflects that earthworms are not well equipped to digest lignin and other products derived from cellulose [44].

About climate, we can consider that mesoclimate is similar along the studied stretch but some extreme events, such as floods and droughts, can differently influence earthworm communities. Indeed, Fründ et al. [43] mentioned that catastrophic breakdowns of earthworm abundance may be observed after exceptional droughts or freezing.

The absence of anecic earthworms within the entire river site could be considered as a bioindication feature at the subalpine level, but further investigations are needed to investigate the relative importance of different kinds of stress (floods, temperature variations, competition). By contrast, and for epigeic and endogeic categories, results show a high variability of earthworm communities in term of biomass, abundance, species composition, diversity and relative importance of both categories. This high variability is one of the “pre-requisite” conditions to consider earthworms as efficient bioindicators of habitat quality at the subalpine level. These differences are not due to the mesoclimate, soil types, nor to local litter inputs, but are mainly related to the topsoil properties that are determined by inherited organic and mineral materials brought by recent flood events. These external inputs of organic and mineral components play a major role on earthworm communities, particularly on the epigeics biomass. At the species level, we observed that biomass and abundance of *L. rubellus* is generally well explained by soil parameters, such as C/N ratio. In this way, epigeics communities and species may be particularly sensitive to variations of topsoil composition, and thus being bioindicators of the more recently inherited organic and mineral deposits due to the last flood. Consequently, we may assume that epigeics may be considered as bioindicators of the fluvial dynamics.

5. Conclusion

Floodplains present a complex mosaic of topsoil composition leading to a high heterogeneity of potential habitats for earthworms. The presence of some species is quite difficult to interpret because of scarce studies on this little known environment. In addition, earthworm communities depend on multiple interactions of parameters, such as stress, competition between species and/or ecological categories, time of colonisation, fluvial dynamics and especially material inheritance. Nevertheless, earthworm community changes are related to habitat quality (organic and mineral contents mainly) in a relatively small riparian area with a high flood pressure, and epigeics are good bioindicators of the fluvial dynamics in a near-natural subalpine carbonate-rich environment. This study may be a first step to define a reference state in bioindication for natural and undisturbed sites, at subalpine level, in the framework of restoration projects or other environmental impacts. This specific site is therefore representative of calcareous rich subalpine floodplains subjected to fluvial dynamics creating very young soils where frequent erosion and sedimentation disturbances occur and when flood duration is short. However, other studies realized in comparable floodplains and

conditions of sampling are needed to really allow the use of earthworm communities as bioindicators of habitats quality and further investigations are needed, mainly about soil parameters, floods and hydromorphic features, to complete the description of such subalpine floodplains.

Acknowledgements

The authors gratefully thank Dr Aurélie Thébaud for statistical advice and Dr Charlotte Vandenbergh for revision of the English language. This research was supported by subside n° PMPDP2_123031 from MHV program of the Swiss National Science Foundation and grant N°3100A0-116825 (FLOOD STRUBIO project) from the Swiss National Science Foundation.

References

- [1] J.A. Kushlan, Colonial waterbirds as bioindicators of environmental change, *Colon, Waterbirds* 16 (1993) 223–251.
- [2] B.A. Markert, A.M. Breure, H.G. Zechmeister, Definitions, strategies and principles for bioindication/biomonitoring of the environment. in: B.A. Markert, A.M. Breure, H.G. Zechmeister (Eds.), *Bioindicators and Biomonitoring: Principles, Concepts and Applications*. Elsevier, Amsterdam, 2003, pp. 3–40.
- [3] N.M. van Straalen, Evaluation of bioindicator systems derived from soil arthropod communities, *Applied Soil Ecology* 9 (1998) 429–437.
- [4] N.M. van Straalen, D.A. Krivolutsky, *Bioindicator Systems for Soil Pollution*. Kluwer Academic Publishers, Dordrecht, 1996.
- [5] P. Andres, E. Mateos, Soil mesofaunal responses to post-mining restoration treatments, *Applied Soil Ecology* 33 (2006) 67–78.
- [6] A. Ruf, A maturity index for predatory soil mites (Mesostigmata: Gamasina) as an indicator of environmental impacts of pollution on forest soils, *Applied Soil Ecology* 9 (1998) 447–452.
- [7] W. Didden, Oligochaeta. in: B.A. Markert, A.M. Breure, H.G. Zechmeister (Eds.), *Bioindicators and Biomonitoring: Principles, Concepts and Applications*. Elsevier, Amsterdam, 2003, pp. 555–576.
- [8] C. Klok, J. Thissen, Are laboratory derived toxicity results informative for field situations? Case study on earthworm populations contaminated with heavy metals, *Soil Biology and Biochemistry* 41 (2009) 251–255.
- [9] A.J. Schouten, A.M. Breure, J. Bloem, W. Didden, P.C. de Ruiter, H. Sijpe, Life Support Functions of the Soil: Operationalization for the Policy. National Institute of Public Health and the Environment, Bilthoven, 1999.
- [10] P.D.T. Lavelle, M. Aubert, S. Barot, M. Blouin, F. Bureau, P. Margerie, P. Mora, Soil invertebrates and ecosystem services, *European Journal of Soil Biology* 42 (2006) 3–15.
- [11] P. Lavelle, D. Bignell, M. Lepage, V. Wolters, P. Roger, P. Ineson, O.W. Heal, S. Dhillon, Soil function in a changing world: the role of invertebrate ecosystem engineers, *European Journal of Soil Biology* 33 (1997) 159–193.
- [12] P. Jouquet, J. Dauber, J. Lagerlof, P. Lavelle, M. Lepage, Soil invertebrates as ecosystem engineers: intended and accidental effects on soil and feedback loops, *Applied Soil Ecology* 32 (2006) 153–164.
- [13] C.A. Edwards, P.J. Bohlen, *Biology and Ecology of Earthworms*. Chapman & Hall, London, 1996.
- [14] K.E. Lee, *Earthworms: Their Ecology and Relationships with Soil and Land Use*. Academic Press, Australia, 1985.
- [15] P. Lavelle, Earthworm activities and the soil system, *Biology and Fertility of Soils* 6 (1988) 237–251.
- [16] S. Ammer, K. Weber, C. Abs, C. Ammer, J. Prietzel, Factors influencing the distribution and abundance of earthworm communities in pure and converted Scots pine stands, *Applied Soil Ecology* 33 (2006) 10–21.
- [17] E. Lapiet, J. Nahmani, G.X. Rousseau, Influence of texture and amendments on soil properties and earthworm communities, *Applied Soil Ecology* 43 (2009) 241–249.
- [18] M. Ausden, W.J. Sutherland, R. James, The effects of flooding lowland wet grassland on soil macroinvertebrate prey of breeding wading birds, *Journal of Applied Ecology* 38 (2001) 320–338.
- [19] M.I. Zorn, C.A.M. Van Gestel, H. Eijssackers, Species-specific earthworm population responses in relation to flooding dynamics in a Dutch floodplain soil, *Pedobiologia* 49 (2005) 189–198.
- [20] M. Ivask, J. Truu, A. Kuu, M. Truu, A. Leito, Earthworm communities of flooded grasslands in Matsalu, Estonia, *European Journal of Soil Biology* 43 (2007) 71–76.
- [21] C. Guenat, F. Bureau, G. Weber, F. Toutain, Initial stages of soil formation in a riparian zone: importance of biological agents and lithogenic inheritance in the development of the soil structure, *European Journal of Soil Biology* 35 (1999) 153–161.
- [22] G. Bullinger-Weber, R.C. Le Bayon, C. Guenat, J.M. Gobat, Influence of some physicochemical and biological parameters on soil structure formation in alluvial soils, *European Journal of Soil Biology* 43 (2007) 57–70.
- [23] C. Salomé, C. Guenat, G. Bullinger-Weber, J.-M. Gobat, R.C. Le Bayon. Changes in earthworm communities in alluvial forests. Importance of Fluvial Dynamics, Unpublished results.
- [24] M.A. Palmer, E.S. Bernhardt, J.D. Allan, P.S. Lake, G. Alexander, S. Brooks, J. Carr, S. Clayton, C.N. Dahm, J.F. Shah, D.L. Galat, S.G. Loss, P. Goodwin, D.D. Hart, B. Hassett, R. Jenkinson, G.M. Kondolf, R. Lave, J.L. Meyer, T.K. O'Donnell, L. Pagano, E. Sudduth, Standards for ecologically successful river restoration, *Journal of Applied Ecology* 42 (2005) 208–217.
- [25] M.A. Palmer, E.S. Bernhardt, Hydroecology and river restoration: ripe for research and synthesis, *Water Resources Research* 42 (2006) W03S07.
- [26] C.M. Lorenz, Bioindicators for ecosystem management, with special reference to freshwater systems. in: B.A. Markert, A.M. Breure, H.G. Zechmeister (Eds.), *Bioindicators and Biomonitoring: Principles, Concepts and Applications*. Elsevier, Amsterdam, 2003, pp. 123–152.
- [27] S. Woolsey, F. Capelli, T. Gonser, E. Hoehn, M. Hostmann, B. Junker, A. Paetzold, C. Roulier, S. Schweizer, S.D. Tiegs, K. Tockner, C. Weber, A. Peter, A strategy to assess river restoration success, *Freshwater Biology* 52 (2007) 752–769.
- [28] N.M. Plum, J. Filser, Floods and drought: response of earthworms and potworms (Oligochaeta: Lumbricidae, Enchytraeidae) to hydrological extremes in wet grassland, *Pedobiologia* 49 (2005) 443–453.
- [29] IUSS Working Group WRB, *World Reference Base for Soil Resources 2006*. FAO, Rome, 2006.
- [30] J.-D. Gallandat, J.-M. Gobat, C. Roulier, Cartographie des zones alluviales d'importance nationale, in: Office fédéral de l'environnement, des forêts et du paysage. Berne, 1993, p. 112 + annexes.
- [31] A.P. Lawrence, M.A. Bowers, A test of the 'hot' mustard extraction method of sampling earthworms, *Soil Biology & Biochemistry* 34 (2002) 549–552.
- [32] M.B. Bouché, *Lombriciens de France: écologie et systématique*. Institut national de la Recherche Agronomique, Paris, 1972.
- [33] R.W. Sims, B.M. Gerard, *Earthworms: note for the identification of British species*. Field Studies Council, Shrewsbury, 1999.
- [34] M.B. Bouché, *Stratégies lombriciennes, Ecological Bulletins* (1977) 122–132.
- [35] M.R. Carter, E.G. Gregorich, *Soil Sampling and Methods of Analysis*. CRC Press, Boca Raton, 2007.
- [36] The R Foundation for Statistical Computing, Version 2.10.0 (2009).
- [37] F.G. Blanchet, P. Legendre, D. Borcard, Forward selection of explanatory variables, *Ecology* 89 (2008) 2623–2632.
- [38] A. Cierjacks, B. Kleinschmit, M. Babinsky, F. Kleinschroth, A. Markert, M. Menzel, U. Ziechmann, T. Schiller, M. Graf, F. Lang, Carbon stocks of soil and vegetation on Danubian floodplains, *Journal of Plant Nutrition and Soil Science* 173 (2010) 644–653.
- [39] A. Cabezas, F.A. Comin, Carbon and nitrogen accretion in the topsoil of the Middle Ebro River Floodplains (NE Spain): implications for their ecological restoration, *Ecological Engineering* 36 (2010) 640–652.
- [40] G.H. Baker, V.J. Barrett, R. Greygardner, J.C. Buckerfield, The life-history and abundance of the introduced earthworms *Aporrectodea trapezoides* and *A. caliginosa* (Annelida, Lumbricidae) in pasture soils in the Mount Lofty Ranges, South Australia, *Australian Journal of Ecology* 17 (1992) 177–188.
- [41] P.F. Brussard, Metapopulation biology. in: I. Hanski, M.R. Gilpin (Eds.), *Ecology, Genetics, and Evolution*, Science, vol. 277, 1997, pp. 527–528.
- [42] P. Margerie, T. Decaens, F. Bureau, D. Alard, Spatial distribution of earthworm species assemblages in a chalky slope of the Seine Valley (Normandy, France), *European Journal of Soil Biology* 37 (2001) 291–296.
- [43] H.-C. Fründ, U. Graefe, S. Tischer, Earthworms as bioindicators of soil quality. in: A. Karaca (Ed.), *Biology of Earthworms*. Springer-Verlag, Berlin, 2011, pp. 261–278.
- [44] M.G. Paoletti, The role of earthworms for assessment of sustainability and as bioindicators, *Agriculture Ecosystems & Environment* 74 (1999) 137–155.
- [45] G.E. Petts, C. Amoros, *Fluvial Hydrosystems*. Chapman & Hall, London, 1996.



This article appeared in a journal published by Elsevier. The attached copy is furnished to the author for internal non-commercial research and education use, including for instruction at the authors institution and sharing with colleagues.

Other uses, including reproduction and distribution, or selling or licensing copies, or posting to personal, institutional or third party websites are prohibited.

In most cases authors are permitted to post their version of the article (e.g. in Word or Tex form) to their personal website or institutional repository. Authors requiring further information regarding Elsevier's archiving and manuscript policies are encouraged to visit:

<http://www.elsevier.com/copyright>



9th International Symposium on Earthworm Ecology

Earthworm communities in alluvial forests: Influence of altitude, vegetation stages and soil parameters

Clémence Salomé^a, Claire Guenat^b, Géraldine Bullinger-Weber^c, Jean-Michel Gobat^a, Renée-Claire Le Bayon^{a,*}^a Laboratory Soil and Vegetation, University of Neuchâtel, Emile-Argand Street 11, CH-2000 Neuchâtel, Switzerland^b Laboratory of Ecological Systems, École Polytechnique Fédérale de Lausanne (EPFL), Station 2, CH-1015 Lausanne, Switzerland^c Biogeosciences Laboratory, Institute of Geology & Paleontology, University of Lausanne, CH-1015 Lausanne, Switzerland

ARTICLE INFO

Article history:

Received 17 November 2010

Received in revised form 15 July 2011

Accepted 24 September 2011

Keywords:

Earthworms

Floodplains

Alluvial forests

Fluvisols/FLUVIOSOLS

Altitude

ABSTRACT

In many terrestrial ecosystems, soil parameters usually regulate the distribution of earthworm communities. In alluvial ecosystems, few studies have investigated the impact of periodic floods and alluvium deposition on soil fauna. In this context, we assumed that earthworm communities may vary depending on altitude (alpine, subalpine, mountain and hill levels), forest successional stage (post-pioneer to mature forests) and some soil parameters. Our results demonstrated that the composition of earthworm communities differed depending on altitudinal gradients. No earthworm was found at the alpine level while maximum density and biomass were observed at the hill level mainly due to the contribution of anecic species. A total of 27 species and subspecies were found over the three sampling sites, and *Lumbricus moliboeus* was discovered for the first time in carbonated soils. Soil texture had a major effect on epigeics that were often associated with coarse sandy texture in contrast to anecics which preferred deep soils and mature forest stages, which in combination provided the highest carbon content and the finest soil texture. In our study, carbonated FLUVIOSOLS (Fluvisols according to the World Reference Base) were recorded; FLUVIOSOLS TYPHIQUES with well-structured A layers were generally found in mature or intermediate forest stages while most of FLUVIOSOLS JUVENILES with heterogeneous texture were observed principally in post-pioneer forests. We conclude that in alluvial ecosystems, earthworm communities were highly dependent first on soil parameters, then altitude and to a lesser extent forest successional stages. Changes in earthworm communities tend to reflect a gradient of alluvial dynamics thus reinforcing the potential role of earthworms as bioindicators in natural and/or semi natural alluvial ecosystems.

© 2011 Elsevier GmbH. All rights reserved.

Introduction

Earthworms modify their environment by changing the distribution of materials and energy transfer in soil food webs that consequently induce the creation and/or destruction of habitats dedicated to subordinate species (Jones et al. 1997; Wright et al. 2004). In many terrestrial ecosystems, earthworms are considered as major ecosystem engineers (Edwards and Bohlen 1996; Lavelle et al. 1997). Through bioturbation, such as burrowing, casting and mixing of organic material and mineral particles, earthworms influence both soil physical (soil structure, water infiltration) and biological properties (organic matter decay, microbial activities) (Lee 1985; Edwards and Bohlen 1996). In turn, soil parameters have some influence on the distribution of earthworm communities. It

is indeed soil texture combined with vegetation types, food supply and pH values that largely determine earthworm densities in natural (i.e. uncontaminated) environments (Lavelle 1988; Ammer et al. 2006; Lapied et al. 2009).

In floodplain environments, soils exhibit more complex characteristics. They are regularly flooded by surface- or ground-waters, which sometimes leads to occasional or temporary waterlogging of soils. Also, depending on the position of soil in the landscape, discharge fluctuations, frequency and intensity of flooding events as well as organic matter supply, can cause variation in soil physico-chemical composition, leading to a wide diversity of soil layers and soil types. FLUVIOSOLS (Baize and Girard 2009) or Fluvisols (IUSS Working Group WRB 2006) represent some of the soils that are usually found in these ecosystems.

So far, few studies have investigated the impact of periodic floods and the variations of alluvium depositions on earthworm communities. Mather and Christensen (1988) assumed that, in flooded soils, earthworms' main physical stress could be due to

* Corresponding author. Tel.: +41 327182365.

E-mail address: claire.lebayon@unine.ch (R.-C. Le Bayon).

the degree to which soil conditions are anaerobic. Some authors concluded that both earthworm biomass and earthworm diversity are significantly lower in flooded soils than in non-flooded ones (Pizl 1999; Ausden et al. 2001; Plum 2005; Ivask et al. 2007). However, Schütz et al. (2008) found higher numbers and biomass in flooded soils in systems used for drinking water production. Zorn et al. (2005) showed that earthworm populations fluctuate temporally, depending on flooding dynamics; moreover, they highlighted the species-specific response of earthworm population. In these systems, cocoons that are able to survive flooding events as well as active dispersion of earthworms are essential to ensure communities' survival.

In previous citations (Ausden et al. 2001; Zorn et al. 2005; Ivask et al. 2007), studies mainly focused on flooded grasslands situated below 200 m above sea level. In the past, rivers were embanked for land-use purposes and floodplains are thus usually characterised by permanent pastures or agricultural fields. By contrast, natural floodplains usually abound in forests revealing a gradient of vegetation from softwood to hardwood that provide a heterogeneous landscape as well as a large diversity of biological habitats (Petts and Amoros 1996; Ward et al. 2002). Research in these floodplain ecosystems has mainly focused on riparian vegetation biodiversity, succession and productivity (Schnitzler-Lenoble 2007) but also on amphibians' biodiversity (Tockner et al. 2006), birds (McGinness et al. 2010) and mammals (Williams et al. 2001). Invertebrates and benthic fauna were also described (Korte et al. 2010).

Switzerland's land-planning regulation has accounted for the ecological value of such floodplains for a number of years and has therefore inventoried those 227 alluvial zones and pro-glacial areas of national importance (Kuhn and Amiet 1988). These zones were mapped using vegetation types as units (Gallandat et al. 1993). However, relatively few studies have been conducted on terrestrial invertebrates such as earthworms (Guenat et al. 1999; Bullinger-Weber et al. 2007).

The mosaic of soil texture and vegetation, as well as the fluctuations of the fluvial dynamics, causes wide ecosystem heterogeneity where earthworm communities are expected to vary. In this context, the present study focused on natural alluvial ecosystems with respect to three potential influences: (i) altitude, (ii) forest successional stage and (iii) soil characteristics, assuming that earthworm communities (ecological groups, species, abundance, and biomass) and their spatial distribution may vary depending on altitudinal level (alpine, subalpine, mountain and hill levels), forest stages (post-pioneer to mature forests) and some soil parameters.

Materials and methods

Site descriptions

For this study, four floodplains were chosen. The sites were located at four different altitudes (alpine, subalpine, mountain and hill levels) and all of them originated from calcareous alluvial

Table 1
General characteristics of the four study sites and soils associated. Site characteristics: mean flow ($\text{m}^3 \text{s}^{-1}$), mean annual temperature ($^{\circ}\text{C}$) and precipitations (mm) were calculated over a period of minimum 30 years.

	Level (altitude: m above sea level)	Alpine (2300 m)	Subalpine (1370 m)	Mountain (750 m)	Hill (350 m)
Site characteristics	Location	46°23'43N, 7°35'21E	46°28'01N, 7°39'47E	46°32'N, 7°04'E	47°28'N, 8°10'E
	Channel pattern type (Rust 1978 in Petts and Amoros 1996)	Pro-glacial margin	Braided river	Braided river	Meandering river
	Mean flow ($\text{m}^3 \text{s}^{-1}$)	Data not available	Mean: 2.1	Mean: 23.3	Mean: 316
	Mean annual temperature ($^{\circ}\text{C}$) and precipitations (mm)	$T = 0^{\circ}\text{C}$ $P = 1188 \text{ mm}$	$T = 5.4^{\circ}\text{C}$ $P = 1180 \text{ mm}$	$T = 6.5^{\circ}\text{C}$ $P = 1250 \text{ mm}$	$T = 8.8^{\circ}\text{C}$ $P = 1060 \text{ mm}$
	Forest stages (Forests according to Gallandat et al. 1993)	Pioneer vegetation: (<i>Epilobium fleischeri</i> , <i>Saxifraga sp.</i>)	Post-pioneer: bushes of <i>Salix eleagnos</i>	Post-pioneer: forests of <i>Salix eleagnos</i>	Post-pioneer: forests of <i>Salix alba</i>
General soil parameters			Intermediate: forests of <i>Alnus incana</i> Mature: old forests of <i>Alnus incana</i>	Intermediate: forests of <i>Alnus incana</i> Mature: alder and ash (<i>Fraxinus excelsior</i>) riparian transition forests	Intermediate: forests of <i>Alnus incana</i> Mature: alder and ash (<i>Fraxinus excelsior</i>) riparian transition forests
	Total soil depth (cm)	10 ± 12 (0–24)	30.7 ± 20.3 (3–57)	43.0 ± 16.8 (24–73)	113.8 ± 10.8 (90 to ≥120)
	Depth of first appearance of hydromorphic features (cm)	No hydromorphic features	11.3 ± 9.7 (1–44)	No hydromorphic features	67.7 ± 25.5 (8–90)
	Alluvial dynamic index	6 ± 7 (1–15)	3.6 ± 1.6 (1–7)	3.3 ± 1.1 (2–5)	2.3 ± 0.7 (1–4)
	C_{org} stock (kg m^{-2} to 30 cm depth)	0.04 ± 0.04	3.7 ± 2.9 (0.1–9.9)	5.6 ± 2.0 (2.1–8.6)	5.2 ± 1.7 (2.1–7.2)
	C/N ratio	9.7 ± 3.4 (6.4–14.7)	16.7 ± 4.3 (13.5–22.9)	13.9 ± 1.4 (12.3–16.9)	12.8 ± 1.6 (11.1–17.6)
	Total CaCO_3 (g kg^{-1})	553 ± 34 (510–604)	448 ± 78 (250–608)	535 ± 129 (343–722)	206 ± 12 (174–230)
	Soil types by forest stages (according to Baize and Girard 2009)	FLUVIOSOLS BRUTS	Post-pioneer stage: FLUVIOSOLS JUVENILES REDOXISOL fluviq Intermediate stage: FLUVIOSOLS BRUTS FLUVIOSOLS JUVENILES Mature stage: FLUVIOSOLS JUVENILES FLUVIOSOLS TYPIQUES	Post-pioneer stage: FLUVIOSOLS JUVENILES Intermediate stage: FLUVIOSOLS TYPIQUES Mature stage: FLUVIOSOLS TYPIQUES	Post-pioneer stage: FLUVIOSOLS JUVENILES, FLUVIOSOLS TYPIQUES Intermediate stage: FLUVIOSOLS JUVENILES FLUVIOSOLS TYPIQUES Mature stage: FLUVIOSOLS JUVENILES FLUVIOSOLS TYPIQUES

Source: <http://www.bafu.admin.ch/schutzgebiete-inventare/07839/index.html?lang=de>.

Soil parameters: total depth (cm), depth of first appearance of hydromorphic features (cm), alluvial dynamic index, C_{org} stocks (kg m^{-2} to 30 cm depth), C/N ratio (for the whole soil profile), total CaCO_3 (g kg^{-1}) and soil classification according to forest stages (Baize and Jabiol 2009). Mean ± standard deviation are indicated as well as minimal and maximal values into brackets.

deposits. They have been subject to minimal human impact and exhibit natural hydrological dynamics where deposition and erosion processes still occur. General characteristics of these sites are given in Table 1.

Experimental design

Based on vegetation maps, and except for the alpine areas where only pioneer vegetation was observed, three forests stages were distinguished inside each site: post-pioneer, intermediate and mature (see Table 1 for more details on these forests; Gallandat et al. 1993). The number of samples selected for each site depended on the presence of these vegetation stages, therefore, leading to an unbalanced design. Thus, three plots were sampled at the alpine level. At the subalpine level, three, six and six plots were sampled in post-pioneer, intermediate and mature stages, respectively. At the mountain level, five plots were sampled in post-pioneer, three in intermediate and four in mature stages. Finally, at the hill level, six plots were sampled in each forest stage. In every case, sampling plots were separated by at least 20 m to avoid any neighbour effect. A total of 48 plots (3, 15, 12 and 18 at alpine, subalpine, mountain and hill levels, respectively) were sampled.

Soil sampling and physicochemical analyses

For each of the 48 plots, a soil profile and the corresponding humus form were described (total depth, number of successive alluvium deposits in the first 30 cm, appearance of hydromorphic features) and classified according to the International Soil Taxonomy of the IUSS Working Group WRB (2006). Moreover, the Baize and Girard (2009) classification was used for a more detailed and genetic approach to the alluvial soils (four references instead of one). Soil layers from the first 30 cm were collected and analysed in the laboratory. Organic carbon (C_{org}), total nitrogen (N_{tot}), total $CaCO_3$, and particle size distribution (modified Robinson pipette method) were determined according to Carter and Gregorich (2007). For this latter parameter, different textural layers were observed within the first 30 cm for most of the soils, thus choosing one reference layer that would characterise topsoil was not possible. As a consequence, particle size distribution was referred to a granulometric class according to the textural triangle (U.S.D.A.) for each soil layer. The different textural classes represented, therefore, the textural variables for which relative thickness of layers by profile was attributed. To calculate stocks of C_{org} , bulk density of soil layers (3 replicates) was estimated by weighing dry soil, sieved at 5 mm, in a standard volume.

Earthworm sampling

Earthworms were collected using the standard mustard extraction (Lawrence and Bowers 2002) in three replicates of 1 m² plots near each soil profile. Earthworms were immediately stored in formaldehyde 4% (v/v). The “hand sorting” method was also done as a complement to ensure that no earthworm remained in the soil after chemical extraction. In the middle of the square meter plots sampled, a cube (20 cm × 20 cm × 20 cm) was extracted and carefully hand sorted: all earthworms were collected and also stored in formaldehyde 4% (v/v). Data were then combined with those of the mustard extraction using a multiplying factor of 25. This sampling was performed twice a year at the end of spring and autumn 2008 in order to obtain an accurate estimate of the entire earthworm community. These data were then pooled for statistical analyses. Earthworms were identified at least to the species level (Bouché 1972; Sims and Gerard 1999) and named according to Blakemore's list (2007) before being classified according to ecological categories (Bouché 1977). Each adult and sub-adult

were counted and weighed. Unidentified juveniles were attached to species level using a *pro rata* distribution according to adult and sub-adult proportions.

Statistical analyses

The effect of altitude on earthworm abundance, biomass and ecological categories was tested using a nested ANOVA for which altitude was the principal factor and forest stage the subordinate one. The absence of earthworms at the alpine level permitted this statistical analysis. The effect of forest stage within each site was tested with one way ANOVAs. Tukey's HSD post hoc tests were performed when ANOVAs were significant. When necessary, data were square root transformed to respect the conditions for normality and the homogeneity of variance. To study the relative importance of the three factors (altitude, forest stage and soil parameters) influencing earthworm communities, we first performed a variation partitioning analysis using a series of partial RDAs (Redundancy Analysis) to display the variability explained by each data set. For this analysis, three sets of explanatory variables were employed: a soil matrix including physicochemical analyses, altitude and forest stage coded as dummy variables. The Monte Carlo permutation test was subsequently performed to test significance of these partial RDAs. Then, a RDA was used for all the variables. The soil matrix was composed of soil depth, the depth where the first hydromorphic features appeared, the thickness of holorganic layers accumulated at the soil surface, C_{org} stocks, textural classes with the relative thickness of each layer and an alluvial dynamic index (number of successive alluvium deposits in the first 30 cm). The species abundance matrix was Hellinger-transformed (Legendre and Gallagher 2001), subspecies were gathered at the species level and species appearing in very few plots (called for the study “infrequent species”) were removed from the analysis.

All statistical treatments were performed with R software (R Development Coreteam 2008) using vegan package for multivariate analysis.

Results

Soils

All the soils, except one, were described as Fluvisols according to the IUSS Working Group WRB (2006). Using the Baize and Girard classification (2009), soils belong to three references that correspond to three different stages of alluvial soil evolution (FLUVIOSOLS BRUTS, FLUVIOSOLS JUVENILES, FLUVIOSOLS TYPIQUES). Hydromorphic features were infrequent and generally confined within deep layers, except for one soil (Stagnosol), at subalpine level, where hydromorphic spots appeared within the first several centimetres. The Stagnosol name corresponds to REDOXISOL fluviq using the Baize and Girard classification (2009). FLUVIOSOLS BRUTS were the unique reference at the alpine level and were only found in the intermediate forest stage of the subalpine level, while FLUVIOSOLS JUVENILES and FLUVIOSOLS TYPIQUES were present from subalpine to hill levels. Regarding humus forms, Mulls characterised all soil profiles at both hill and mountain levels, whereas at the subalpine level, FLUVIOSOLS JUVENILES generally presented Mulls and FLUVIOSOLS TYPIQUES or FLUVIOSOLS BRUTS had characteristics closer to Moders. Generally, within each altitudinal level, soils had very heterogeneous physico-chemical characteristics.

Following the altitudinal gradient (from alpine to hill levels), soil depth increased to more than 120 cm (Table 2). The highest alluvial dynamic index was found at the alpine level, and there was a statistically insignificant decrease in this index with increasing altitude. Considering soil organic matter, the highest C_{org} stock

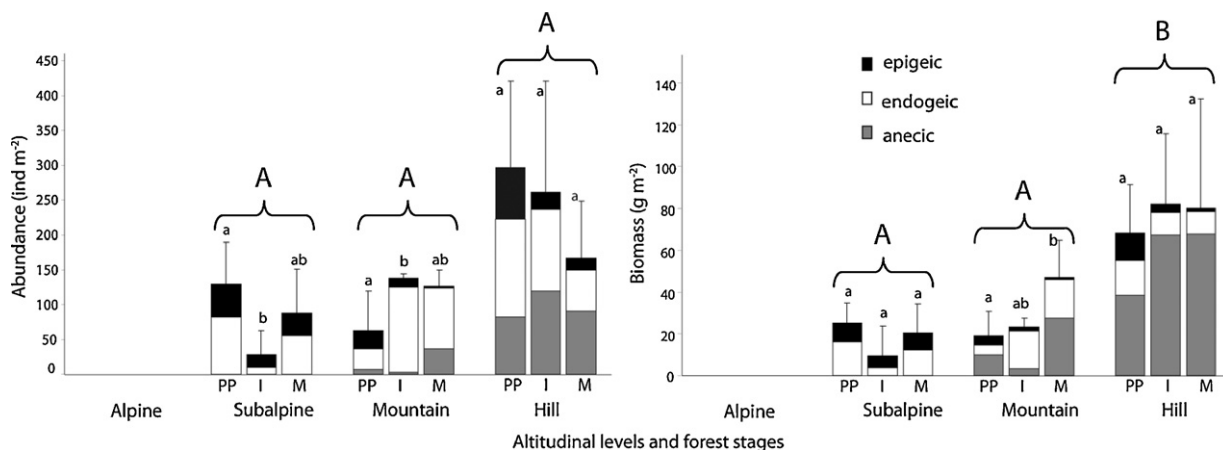


Fig. 1. Mean abundances (left) and biomasses (right) of earthworms classified by ecological categories according to altitude and forest stages. PP, I and M are respectively post-pioneer, intermediate and mature forest stages. Error bars are standard deviations of total biomasses and abundances. Letters A and B represent results from Tukey's HSD post hoc tests for the nested ANOVA, and small letters a and b represent results from Tukey's HSD tests for the one way ANOVAs comparing forest stages' total biomass and abundance at each altitudinal level (see Table 3 for the *F*-values).

variations were observed at the subalpine level. These stocks were generally very low compared to the other sites, while C/N ratios, at the alpine level, were lower than those observed at other altitudes. These ratios slightly decreased from subalpine to hill levels and the highest variations were observed at the subalpine level. At each altitudinal level (except alpine), layer texture belonged to five granulometric classes: silty loam, loamy, sandy loam, loamy sand, and sandy (Fig. 1). Mature forest soils were mainly characterised by the finest texture whereas soils from post-pioneer and intermediate forests showed a more heterogeneous texture (Fig. 1). Total CaCO₃ content was clearly associated with basic soil environments, and pH (in water) measurements done on organo-mineral layers showed values ranging from 7.43 to 8.28 (data not shown).

Earthworm communities

A total of 27 species and subspecies were found in this study (11, 20 and 19 at the subalpine, mountain and hill levels, respectively) and no earthworm was recorded at the alpine level (Table 2). Approximately 50% of the earthworms were considered as infrequent species because they were either represented by isolated individuals or observed only in few soil profiles. These infrequent species, belonging to all ecological categories, were collected at hill and mountain levels. *Aporrectodea caliginosa caliginosa*, *Aporrectodea rosea*, *Dendrobaena octaedra*, *Dendrodrilus rubidus*, *Lumbricus rubellus* and *Octolasion tyrtaeum* were widely recorded in the three sites. However, the subspecies *O. t. tyrtaeum* was especially present

Table 2
List of taxa and frequencies of their presence in the different sampling plots.

	Number of sampling plots where species were collected			
	Alpine N = 3	Subalpine N = 15	Mountain N = 12	Hill N = 18
Epigeic species				
<i>Dendrobaena octaedra</i> (Savigny, 1826)	–	15	9	13
<i>Dendrodrilus rubidus rubidus</i> (Savigny, 1826)	–	3	1	7
<i>Dendrodrilus subrubicundus</i> (Eisen, 1874)	–	7	2	4
<i>Lumbricus meliboeus</i> (Rosa, 1884)	–	10	–	–
<i>Lumbricus rubellus</i> (Hoffmeister, 1843)	–	13	10	14
<i>Eisenia andrei</i> ^a (Bouché, 1972)	–	–	–	1
<i>Octodrilus argoviensis</i> ^a (Bretscher, 1899)	–	–	–	1
<i>Lumbricus castaneus</i> ^a (Savigny, 1826)	–	–	–	1
<i>Eiseniella tetraedra tetraedra</i> ^a (Savigny, 1826)	–	–	1	2
<i>Dendrobaena pygmaea pygmaea</i> ^a (Savigny, 1826)	–	–	1	–
<i>Dendrobaena pygmaea cognetti</i> ^a (Michaelsen, 1903)	–	–	1	–
<i>Bimastos eiseni</i> ^a (Levinsen, 1884)	–	–	1	–
Anecic species				
<i>Aporrectodea caliginosa nocturna</i> (Evans, 1946)	–	–	6	18
<i>Lumbricus terrestris</i> (Linnaeus, 1758)	–	–	11	13
<i>Aporrectodea longa ripicola</i> ^a (Bouché, 1972)	–	–	3	–
<i>Aporrectodea l. ripicola viridis</i> ^a (Bouché, 1972)	–	–	2	–
<i>Aporrectodea longa longa</i> ^a (Ude, 1885)	–	–	–	1
<i>Aporrectodea giardi giardi</i> ^a (Ribaucourt, 1901)	–	–	–	2
Endogeic species				
<i>Allolobophora chlorotica chlorotica</i> (Savigny, 1826)	–	–	4	2
<i>Aporrectodea caliginosa caliginosa</i> (Savigny, 1826)	–	5	9	17
<i>Aporrectodea handlirschi handlirschi</i> (Rosa, 1905)	–	9	–	1
<i>Aporrectodea icterica icterica</i> (Savigny, 1826)	–	–	3	6
<i>Aporrectodea rosea rosea</i> (Savigny, 1826)	–	7	9	12
<i>Octolasion cyaneum</i> (Savigny, 1826)	–	4	1	–
<i>Octolasion tyrtaeum lacteum</i> (Oerley, 1885)	–	11	12	11
<i>Octolasion tyrtaeum tyrtaeum</i> (Savigny, 1826)	–	11	1	4
<i>Aporrectodea caliginosa alternitosa</i> ^a (Bouché, 1972)	–	–	3	–

^a Species considered as infrequent species in this study.

at the subalpine level whereas subspecies *O. t. lacteum* was found in all sites. *Lumbricus moliboews* was the only abundant species present exclusively at the subalpine level. *Aporrectodea caliginosa nocturna* dominated the anecics at the hill level. Finally, no anecic was found at the subalpine level.

Maximum earthworm biomass was found at the hill level in a plot from mature forest for biomass (159 g m^{-2}) while maximum abundance was observed in intermediate forest at the same forest stage (523 ind m^{-2}). The lowest biomass (0.1 g m^{-2}) and abundance (1.3 ind m^{-2}) were measured at the subalpine level in a soil under an intermediate successional stage. Significant differences between altitudinal levels were found (Table 3 and Fig. 2) particularly at the hill level, which presented higher total biomass and abundance as well as higher biomass and abundance of anecics compared to mountain and subalpine levels. No clear trend was observable in comparing forest stages within each site (Fig. 2 and Table 3). At the hill level, total biomass and abundance of earthworms revealed no significant differences between the different forests; however, mean biomass and abundance of epigeics were higher in post-pioneer forests than in mature ones. At the mountain level, total biomass and abundance in mature forests, as well as abundance of earthworms in intermediate forests, were higher than in post-pioneer ones. Anecic abundances were also significantly higher in the mature forest. Endogeic abundance and biomass were significantly lower in the post-pioneer stage but epigeic species were more numerous in this latter stage compared to the mature one. Finally, at the subalpine level, earthworm abundance in post-pioneer stage was significantly higher than in intermediate one. Endogeic species were more numerous and their biomass was higher in the post-pioneer and mature stages than in the intermediate ones. Earthworm communities found under the same vegetation stages are very heterogeneous in terms of species abundance and biomass as revealed by the high standard deviations in Table 4.

Effects of altitude, forest stages on earthworm species

Variation partitioning analysis revealed that 49% of the species abundance matrix was significantly explained by studied variables (data not shown; Monte Carlo tests $P < 0.01$). The descriptors displaying the highest part of explained variability were those of the soil matrix. Globally, 47% of the species variation was attributed to the soil data set. Altitude and forest stages explained 24.5% and 8.8% of the variability, respectively. However, 22.5% of the variation explained by altitude was shared with soil data set due to the correlation between these two factors. In the same way, the 8.8% of variation explained by forest stage was shared with soil data set.

The RDA (Fig. 3) explained 64% of the species abundance matrix. Global analysis and the three first axes (accounting respectively for 32.5%, 11.8% and 9.1%) were significant. All variables were significant, except two textural ones (loamy sand and sandy loam) and the intermediate forest stage.

Two groups have been drawn along the first axis in Fig. 3a. On the left side of the graph, the first group was composed of deep soils with high C_{org} stocks and fine texture (mainly deep FLUVIOSOLS TYP-IQUES). *A. nocturna* and *L. terrestris* were highly correlated with soil depth whereas *A. rosea* and *A. icterica* with C_{org} and texture. On the right side of the first axis, soil parameters such as alluvial dynamic index, thickness of holorganic layers and coarse texture explained the presence of species such as *O. tyraeum*, *L. rubellus*, *L. meliboews* and *D. octaedra*. Finally, this first axis revealed soil parameters that reflect an altitudinal gradient. Three groups have been identified in Fig. 3b. The first one was characterised by soils with fine texture and high C_{org} stocks at the subalpine and mountain levels, and by species such as *A. rosea*, *A. handlirshi*, *O. cyaneum* and *A. icterica*. These soils (mainly FLUVIOSOLS TYP-IQUES) were found in mature

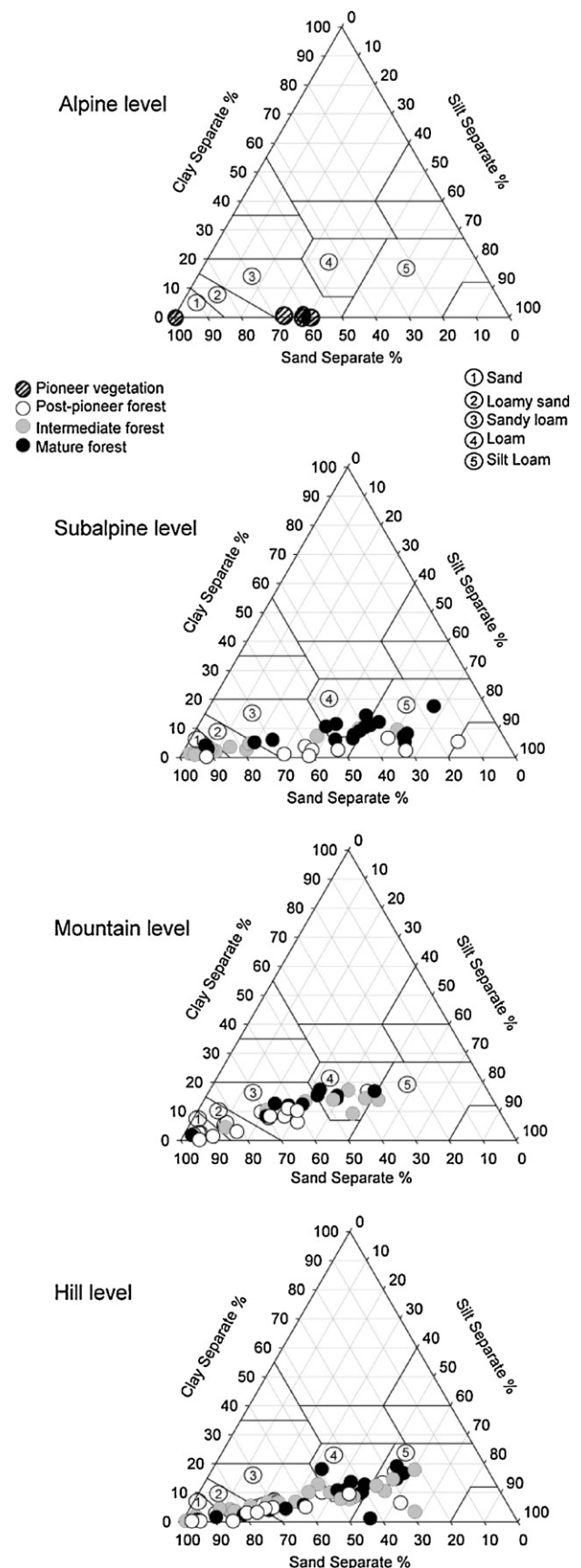


Fig. 2. Projection of soil layers into the soil texture triangle (USDA) according to altitudinal levels and forest stages. Texture classes found in our soils are described in the figure.

Table 3
Results of ANOVAs testing effects of altitudinal level (nested ANOVA) and forest stages (one way ANOVAs) on total biomass, abundance of earthworms and ecological categories.

Factor tested	All sites		Subalpine		Mountain		Hill	
	Altitude		Forest stages		Forest stages		Forest stages	
	$F_{2,6}$	P	$F_{2,12}$	P	$F_{2,9}$	P	$F_{2,15}$	P
Total biomass	12.7	<0.01	ns	ns	5.6	<0.05	ns	ns
Total abundance	4.6	0.06	4.1	<0.05	5.3	<0.05	ns	ns
Epigeic biomass	ns	ns	ns	ns	ns	ns	4.4	<0.05
Epigeic abundance	ns	ns	ns	ns	3.5	<0.1	5.0	<0.05
Endogeic biomass	ns	ns	4.7	<0.05	8.7	<0.01	ns	ns
Endogeic abundance	ns	ns	9.9	<0.01	22.6	<0.01	ns	ns
Anecic biomass	18.9	<0.01	–	–	3.4	<0.1	ns	ns
Anecic abundance	34.9	<0.01	–	–	6.6	<0.05	ns	ns

$F_{a,b}$ are F -values of ANOVAs, with numerator and denominator degrees of freedom.

forests and some of them showed an accumulation of hologranic layers at the subalpine level. Another group was characterised by soils with coarse texture in the entire soil profile (mainly FLUVIOSOLS BRUTS) with species such as *D. octaedra*, and with *D. rubidus* to a lesser extent. Finally, the last group was composed by soils with heterogeneous texture, high alluvial dynamic index and some hydromorphic features reflecting high alluvial dynamics (mainly FLUVIOSOLS JUVENILES) where species such as *A. chlorotica*, *A. cali. caliginosa*, *L. terrestris*, *O. tyrtaeum* and *L. rubellus* were dominant.

Discussion

Earthworm communities

Biomass and abundance of earthworms have been shown to be very heterogeneous within and between sites. In this study, maximum biomass and density were found at the hill level. Our results are similar to those of Schütz et al. (2008) for the same altitude and are lower than those reported by Zorn et al. (2005) in floodplain soils along the Rhine River in the Netherlands (1912 ind m⁻² and 276 g m⁻², respectively). At the mountain level, maximum biomass and abundance were slightly lower than those observed by Bullinger-Weber et al. (2007). At the subalpine and alpine levels, the lack of research in similar ecosystems does not permit any comparison with our data set. The variability of earthworm communities can be favoured by a complex mosaic of habitats (Guenat et al. 1999).

In terms of diversity, a total of 27 species and subspecies were found, which represents two-thirds of all inventoried species in Switzerland. This confirms that floodplains are among the most diverse terrestrial ecosystems. Our infrequent species are either considered as rarities (*A. cali. alternitosa*, *E. andrei*, *D. pygmaea* and *B. eiseni*) or confined to specific regions in Switzerland (*A. giardi*) and/or generally absent in forests (*A. longa*) (Bouché 1972; Cuendet 1997). Their presence could be due to passive dispersion from lateral slopes (Eijsackers 2010). Regarding other species, these are considered by Bouché (1972) as typically riparian (*E. tetraedra* and *A. longa ripicola* including green pigmented morph). Furthermore, *L. moliboeus* was recorded by Bouché (1972) as exclusively inhabiting acid soils in mountain environments. The discovery of this species in carbonated soils is new and would require further investigations.

Since FLUVIOSOLS are very young soils originating from recent fluvial deposits (IUSS Working Group WRB 2006; Baize and Girard 2009), all recorded earthworm species may be defined as pioneers for their ability to colonise new environments or as species able to resist to perturbations. Eijsackers (2010) highlighted that succession guilds in soil fauna could not be clearly defined, neither by r-K

strategy nor by morpho-ecological categories. For some pedological characteristics soil ecological amplitudes have to be taken into account

Effects of altitudinal gradient and vegetation stages

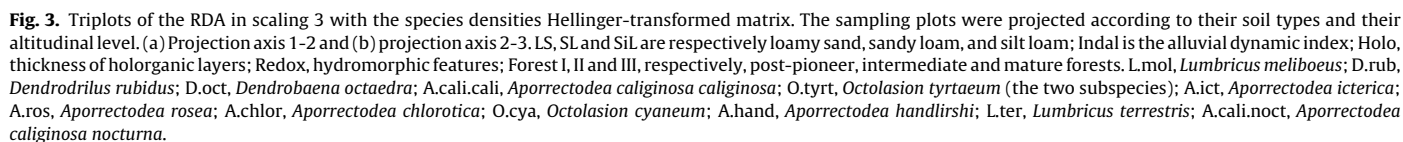
The presence of earthworm species differed along the altitudinal gradient. At the alpine level, no earthworm was recorded and at the subalpine level, neither infrequent species nor anecic species was sampled. These results are in agreement with macro-ecological studies that show that biodiversity of earthworms usually decreases when altitude increases from 1250 to 2250 m (Decaëns 2010). However, the lack of earthworm at alpine level does not mean that earthworms were not present at this altitude. Bouché (1972) and Cuendet (1986) found similar species (*O. tyrtaeum*, *D. octaedra*, *D. rubidus*, *Lumbricus* sp.) in pastures located at higher altitudes than our alpine site. The proximity of the glacier in La Gemmi may have led to unfavourable microclimatic conditions for earthworm colonisation (very low temperatures, no vegetation cover leading to low supply of organic matter and root networks). We observed that the absence of anecic earthworms at subalpine level was not due to altitude but rather to specific pedological conditions. When prospecting for an exhaustive overview of the potential distribution of earthworms at this altitude, we found *A. cali. nocturna* in an adjacent pasture to our floodplain site.

We also showed that earthworm biomass was predominantly higher at the hill level, because the anecic species with a large body size were abundant. By contrast, endogeics and epigeics showed no difference among altitude according to their biomass or abundance between altitudinal levels. The lack of anecic species at the subalpine level led to an accumulation of organic matter over the soil surface in the most developed forest stages thus maintaining favourable habitats for epigeics. Moreover, competition may influence the presence of given ecological categories. As discussed above, the predominance of anecics in mature forests at the mountain level, where they behave as competitors for food resources (Edwards 2004), may restrict the establishment of epigeic earthworms.

Some trends in earthworm distribution were highlighted along both altitudinal and forest stage gradients. However, when considering pedological parameters, our results demonstrated that altitude and/or forest stages have an indirect impact that is by changing some pedological conditions such as soil depth, accumulation of organic matter and texture. These parameters are considered as the most important ones that control earthworm distribution. As suggested by Ammer et al. (2006), earthworm populations are largely determined by primary factors such as soil properties and altitude.

Biomass (gm^{-2})

Octalasion tyrtaeum corresponds to the two morphs *O. tyrtaeum lacteum* and *O. tyrtaeum tyrtaeum*, and *Dendrodrillus rubidus* corresponds to the two morphs *D. subrubicundus* and *D. rubidus rubidus* according to Sims and Gerard (1999). *Aporectodea calliginosa nocturna* and *Aporectodea calliginosa calliginosa* were kept separately because of their different ecological behaviour (Sims and Gerard 1999).



Soil depth is one of the most important factors explaining the distribution of earthworm communities especially for anecic species (Bouché 1972; Phillipson et al. 1976; Guenat et al. 1999).

In alluvial forests, the soil depth is mainly determined by fluvial dynamics (alluvial index and altitude) leading to erosion and sedimentation processes. In fact, [Burrin and Jones \(1991\)](#) found thickening the alluvial deposits from the river source to its mouth due to an increase in sedimentation and a decrease in erosion processes.

Moreover, in a mature vegetation stage, Amoros and Wade (1996) observed a rise in the soil surface compared to the river bed. This soil depth variation explains why anecic species (in particular *A. cali. nocturna* and *L. terrestris*) were found both at hill and mountain levels, with *L. terrestris* only observed in soils under mature forests.

Other factors, such as soil texture and organic matter content, influence the distribution of earthworm communities. However, distinguishing the effect of fine texture from C_{org} content is difficult because of the strong relationship between these two parameters, particularly in old alluvial terraces (Guenat et al. 2003). Soil texture had a major effect on epigeics, which were more associated with coarse sandy texture while anecics (especially *A. cali. nocturna*) preferred mature stages with the finest texture (Bullinger-Weber et al. 2007). Some of our soils had a sandy texture. This abrasive material, associated with low organic matter content alongside low water retention, is known to be unfavourable to earthworm colonisation (Lee 1985). As a consequence, these soils under different forest stages were dominated by epigeic species, such as *D. octaedra* and to a lesser extent *D. rubidus* that strictly feed on surface litter. Homogeneous loamy to silty loamy textures with high C_{org} stocks were mostly found in mature forest stages and are frequent were the three sites. At the subalpine level, these conditions favoured the settlement of endogeic species as *A. rosea* and *A. handlirshi*, and to a lesser extent, *O. cyaneum*. At the mountain and hill levels, the same species plus *A. ictérica* were present in these FLUVIOSOLS TYPIQUES. Nordström and Rundgren (1974) already reported a correlation between C_{org} and the presence of *A. rosea*, but our results suggested that this relationship is also of relevance for the above mentioned endogeic species. Thus, in alluvial forests these endogeic species could be indicators of soil stabilisation (i.e. maturation).

On the contrary, FLUVIOSOLS JUVENILES that are frequently subjected to alluvial dynamics (flooding events and alluvium depositions), were inhabited by species such as *L. moliboëus*, *L. rubellus*, *D. octaedra*, *A. cali. caliginosa* and *O. tyrtæum*. All these species have been recorded as inhabitants of frequently flooded soils (Ausden et al. 2001; Beylich and Graefe 2002; Plum and Filser 2005; Zorn et al. 2005; Ivask et al. 2007) or as the first earthworm colonisers (Eijsackers et al. 2009).

Beside soil depth, organic matter and texture, strong hydromorphic conditions were occasionally observed. At the subalpine level, species such as *O. tyrtæum* (especially *O. t. tyrtæum*), *L. moliboëus*, *L. rubellus* and *D. rubidus* were dominant proving their ability to tolerate such pedological conditions even in the upper soil horizons. However, these hydromorphic features were only observed in some alluvial soils that are also subjected to slope water flows. At the hill level, hydromorphic features were also present in one soil in which *A. chlorotica* (including green morph) and *A. cali. caliginosa* were numerous. Some of these species found in these particular soils are known to resist to water saturation as shown by Zorn et al. (2008). However, supplementary data acquisition in hydromorphic soils is necessary to support those statements.

Conclusion

Along altitudinal and forest succession gradients in alluvial soils, earthworm communities are mainly dependent on soil parameters, then on altitude and finally, and to a lesser extent, on forest successional stage. Soil parameters highly overlap with the two gradients studied (altitude and forest stage). The complexity of the floodplain system and the mosaic of habitats created by fluvial dynamics lead to a high diversity of earthworms in terms of species composition, biomass and abundance in such confined areas. We demonstrated that changes in earthworm communities tend to reflect a gradient in alluvial dynamics. This conclusion reinforces the potential role of

earthworms as bioindicators in natural and/or semi natural alluvial ecosystems at different altitudes.

Acknowledgments

The authors gratefully thank Dr. Roxane Kohler-Milleret and Dr. Florian Kohler for their statistical advice and Ms. Marie Sudki for English language revision of the manuscript. This research was supported by grant n° 3100A0-116825 (FLOOD STRUBIO project) from the Swiss National Science Foundation.

References

- Ammer, S., Weber, K., Abs, C., Ammer, C., Prietzel, J., 2006. Factors influencing the distribution and abundance of earthworm communities in pure and converted Scots pine stands. *Appl. Soil Ecol.* 33, 10–21.
- Amoros, C., Wade, P.M., 1996. Ecological successions. In: Petts, G., Amoros, C. (Eds.), *Fluvial Hydrosystems*. Chapman & Hall, London, pp. 211–241.
- Ausden, M., Sutherland, W.J., James, R., 2001. The effects of flooding lowland wet grassland on soil macroinvertebrate prey of breeding wading birds. *J. Appl. Ecol.* 38, 320–338.
- Baize, D., Girard, M.-C., 2009. *Référentiel Pédologique*. Quae, Versailles.
- Beylich, A., Graefe, U., 2002. Annelid coenoses of wetlands representing different decomposer communities. In: Broll, G., Merbach, W., Pfeiffer, E.-M. (Eds.), *Wetlands in Central Europe. Soil Organisms, Soil Ecological Processes and Trace Gas Emissions*. Springer, Berlin, pp. 1–10.
- Blakemore, R.J., 2007. An updated list of valid, invalid and synonym names of Criodriodea (Criodrilidae) and Lumbricoidea (Annelida: Oligochaeta: Sparganophilidae, Ailoscolecidae, Hormogastridae, Lumbricidae, and Lutodrilidae). <http://bio-eco.eis.ynu.ac.jp/eng/database/earthworm/Lumbricidae.pdf>.
- Bouché, M.B., 1972. *Lombriciens de France, Ecologie et Systématique*. I.N.R.A. Publ., Paris.
- Bouché, M.B., 1977. Stratégies lombriciennes. *Ecol. Bull.* 25, 122–132.
- Bullinger-Weber, G., Le Bayon, R.C., Guenat, C., Gobat, J.M., 2007. Influence of some physicochemical and biological parameters on soil structure formation in alluvial soils. *Eur. J. Soil Biol.* 43, 57–70.
- Burrin, P.J., Jones, D.K.C., 1991. Environmental processes and fluvial responses in a small temperate zone catchment: a case study of the Sussex Ouse Valley, Southeast England. In: Starkel, L., Gregory, K.J., Thornes, J.B. (Eds.), *Temperate Palaeohydrology*. John Wiley, Chichester.
- Carter, M.R., Gregorich, E.G., 2007. *Soil Sampling and Methods of Analysis*. CRC Press.
- Cuendet, G., 1986. Le peuplement lombricien d'une pelouse alpine à Bossetan (frontière franco-suisse, Valais) et répartition des lombriciens en altitude. *Bull. Soc. Vaud. Sci. Nat.* 78, 133–144.
- Cuendet, G., 1997. Peuplements lombriciens des prairies permanentes du plateau Suisse. *Cah. Environ.* 291. OFEFP, Berne.
- Decaëns, T., 2010. Macroecological patterns in soil communities. *Global Ecol. Biogeogr.* 19, 287–302.
- Edwards, C.A., 2004. *Earthworm Ecology*, 2nd ed. CRC Press LLC, St. Lucie Press, Boca Raton.
- Edwards, C.A., Bohlen, P.J., 1996. *The Biology and Ecology of Earthworms*. Chapman and Hall London.
- Eijsackers, H., 2010. Earthworms as colonisers: primary colonisation of contaminated land, and sediment and soil waste deposits. *Sci. Total Environ.* 408, 1759–1769.
- Eijsackers, H., Bruggeman, J., Harmsen, J., De Kort, T., Schakel, A., 2009. Colonization of PAH-contaminated dredged sediment by earthworms. *Appl. Soil Ecol.* 43, 216–225.
- Gallandat, J.-D., Gobat, J.-M., Roulier, C., 1993. Cartographie des Zones Alluviales d'Importance Nationale. *Cah. Environ.* 199. OFEFP, Berne, p. 112.
- Guenat, C., Bureau, F., Charnet, F., 2003. Genèse, diversité et fonctionnement des sols sous la dépendance d'un cours d'eau. In: Piégay, H., Pautou, G., Ruffinoni, C. (Eds.), *Les Forêts Riveraines des Cours d'Eau. Ecologie, Fonctions et Gestion*. Institut pour le Développement Forestier, Paris, pp. 46–71.
- Guenat, C., Bureau, F., Weber, G., Toutain, F., 1999. Initial stages of soil formation in a riparian zone: importance of biological agents and lithogenic inheritance in the development of the soil structure. *Eur. J. Soil Biol.* 35, 153–161.
- IUSS Working Group WRB, 2006. *World Reference Base for Soil Resources*, 2nd ed. World Soil Resources Report 103, FAO, Rome.
- Ivask, M., Truu, J., Kuu, A., Truu, M., Leito, A., 2007. Earthworm communities of flooded grasslands in Matsalu, Estonia. *Eur. J. Soil Biol.* 43, 71–76.
- Jones, C.G., Lawton, J.H., Shachak, M., 1997. Ecosystem engineering by organisms: why semantics matters. *Trends Ecol. Evol.* 12, 275.
- Korte, T., Baki, A.B.M., Ofenbock, T., Moog, O., Sharma, S., Hering, D., 2010. Assessing river ecological quality using benthic macroinvertebrates in the Hindu Kush-Himalayan region. *Hydrobiologia* 651, 59–76.
- Kuhn, N., Amiet, R., 1988. *Inventaire des Zones Alluviales d'Importance Nationale*. Part. Gén., Dép. Féd. Int. OFEFP, Berne, p. 41.
- Lapiéd, E., Nahmani, J., Rousseau, G.X., 2009. Influence of texture and amendments on soil properties and earthworm communities. *Appl. Soil Ecol.* 43, 241–249.

- Lavelle, P., 1988. Earthworm activities and the soil system. *Biol. Fert. Soils* 6, 237–251.
- Lavelle, P., Bignell, D., Lepage, M., Wolters, V., Roger, P., Ineson, P., Heal, O.W., Dhillion, S., 1997. Soil function in a changing world: the role of invertebrate ecosystem engineers. *Eur. J. Soil Biol.* 33, 159–193.
- Lawrence, A.P., Bowers, M.A., 2002. A test of the 'hot' mustard extraction method of sampling earthworms. *Soil Biol. Biochem.* 34, 549–552.
- Lee, K.E., 1985. *Earthworms: Their Ecology and Relationships with Soil and Land Use*. Academic Press, Australia.
- Legendre, P., Gallagher, E.D., 2001. Ecologically meaningful transformations for ordination of species data. *Oecologia* 129, 271–280.
- Mather, J.G., Christensen, O., 1988. Surface movements of earthworms in agricultural land. *Pedobiology* 32, 399–405.
- McGinness, H.M., Arthur, A.D., Reid, J.R.W., 2010. Woodland bird declines in the Murray–Darling Basin: are there links with floodplain change? *Rangel. J.* 32, 315–327.
- Nordström, S., Rundgren, S., 1974. Environmental factors and lumbricid associations in southern Sweden. *Pedobiology* 14, 1–27.
- Petts, G.E., Amoros, C., 1996. *Fluvial Hydrosystems*. Chapman & Hall, London.
- Phillipson, J., Abel, R., Steel, J., Woodell, S.R.J., 1976. Earthworms and factors governing their distribution in an English beechwood. *Pedobiology* 16, 258–285.
- Pizl, V., 1999. Earthworm communities in hardwood floodplain forests of the Morava and Dyje rivers as influenced by different inundation regimes. *Ekol. Bratislava* 18, 197–204.
- Plum, N., 2005. Terrestrial invertebrates in flooded grassland: a literature review. *Wetlands* 25, 721–737.
- Plum, N.M., Filser, J., 2005. Floods and drought: response of earthworms and potworms (Oligochaeta: Lumbricidae, Enchytraeidae) to hydrological extremes in wet grassland. *Pedobiology* 49, 443–453.
- R Development Coreteam, 2008. *R: A Language and Environment for Statistical Computing*. R Foundation for Statistical Computing.
- Schnitzler-Lenoble, A., 2007. *Forêts Alluviales d'Europe*. Edition Lavoisier, Cachan.
- Schütz, K., Nagel, P., Dill, A., Scheu, S., 2008. Structure and functioning of earthworm communities in woodland flooding systems used for drinking water production. *Appl. Soil Ecol.* 39, 342–351.
- Sims, G.K., Gerard, B.M., 1999. *Earthworms*. Linnean Society of London, London.
- Tockner, K., Klaus, I., Baumgartner, C., Ward, J.V., 2006. Amphibian diversity and nestedness in a dynamic floodplain river (Tagliamento, NE-Italy). *Hydrobiologia* 565, 121–133.
- Ward, J.V., Tockner, K., Arscott, D.B., Claret, C., 2002. Riverine landscape diversity. *Freshwater Biol.* 47, 517–539.
- Williams, A.K., Ratnaswamy, M.J., Renken, R.B., 2001. Impacts of a flood on small mammal populations of lower Missouri River floodplain forests. *Am. Midl. Nat.* 146, 217–221.
- Wright, J.P., Gurney, W.S.C., Jones, C.G., 2004. Patch dynamics in a landscape modified by ecosystem engineers. *Oikos* 105, 336–348.
- Zorn, M.I., Van Gestel, C.A.M., Eijsackers, H., 2005. Species-specific earthworm population responses in relation to flooding dynamics in a Dutch floodplain soil. *Pedobiology* 49, 189–198.
- Zorn, M.I., Van Gestel, C.A.M., Morrien, E., Wagenaar, M., Eijsackers, H., 2008. Flooding responses of three earthworm species, *Allolobophora chlorotica*, *Aporrectodea caliginosa* and *Lumbricus rubellus*, in a laboratory-controlled environment. *Soil Biol. Biochem.* 40, 587–593.

Carbon dynamics in topsoil and in subsoil may be controlled by different regulatory mechanisms

CLÉMENTINE SALOMÉ^{*1}, NAOISE NUNAN^{*}, VALÉRIE POUTEAU^{*}, THOMAS Z. LERCH[†] and CLAIRE CHENU^{*}

^{*}Laboratoire BioEMCo, CNRS/AgroParisTech/INRA, UMR 7618, Bâtiment EGER, Aile B, Campus AgroParisTech, F-78850 Thiverval-Grignon, France, [†]AgroParisTech, EGC, UMR 1091, Bâtiment EGER, Aile B, Campus AgroParisTech, F-78850 Thiverval-Grignon, France

Abstract

It is estimated that in excess of 50% of the soil carbon stock is found in the subsoil (below 20–30 cm). Despite this very few studies have paid attention to the subsoil. Although surface and subsurface horizons differ in pedological, environmental and physicochemical features, which are all likely to affect the mechanisms and biological actors involved, models of carbon dynamics tend to assume that the underlying processes are identical in all horizons, but with lower gross fluxes in the subsurface. The aim of this study was to test this assumption by analysing factors governing organic matter decomposition in topsoil (from depths of 5–10 cm) and subsoil (from depths of 80–100 cm). To this end, we established incubations that lasted 51 days, in which factors that were thought to control organic matter mineralization were altered: oxygen concentration, soil structure and the energetic and nutritional status. At the end of the incubation period, the microbial biomass was measured and the community level physiological profiles established. The mineralization per unit organic carbon proved to be as important in the subsoil as it was in surface samples, in spite of lower carbon contents and different catabolic profiles. Differences in the treatment effects indicated that the controls on C dynamics were different in topsoil and subsoil: disrupting the structure of the subsoil caused a 75% increase in mineralization while the surface samples remained unaffected. On the other hand, a significant priming affect was found in the topsoil but not in the subsoil samples. Spatial heterogeneity in carbon content, respiration and microbial communities was greater in subsoil than in topsoil at the field scale. These data suggest greater attention should be paid to the subsoil if global C dynamics is to be fully understood.

Keywords: ^{13}C , C dynamics, microbial community structure, stable isotopes, subsoil

Received 8 December 2008 and accepted 11 January 2009

Introduction

The effect of global warming on carbon turnover in subsoil may have important consequences for the organic carbon stock held in soils as >50% of the total soil organic carbon is stored in the subsoil (Batjes, 1996). Carbon turnover models that explicitly describe the subsoil tend to assume that the underlying mechanisms

that control C dynamics are the same in both topsoil and subsoil (e.g. Lomander *et al.*, 1998b; Jenkinson & Coleman, 2008). In these models the equations describing carbon mineralization are the same for topsoil and subsoil but are either parameterised differently or a factor affecting the rate of decomposition is introduced for subsoil layers (Jenkinson & Coleman, 2008). In essence, subsoil is treated merely as a 'less concentrated' topsoil. The corollary of this assumption is that both compartments will respond in the same way to changes in conditions or external perturbations, the only difference being the intensity of the response. Although based on many observations of decreasing microbial biomass and activity with depth (e.g. Taylor

Correspondence: Naoise Nunan, tel. +33 1 30 81 59 58, fax +33 1 30 81 54 97, e-mail: nunan@grignon.inra.fr

¹Present address: Laboratoire Sol & Végétation, Université de Neuchâtel, Rue Emile-Argand 11, Case postale 158, CH-2009 Neuchâtel, Switzerland.

et al., 2002), this description of C dynamics in subsoil may not be accurate.

The few comparative studies of C dynamics in topsoil and subsoil suggest that there may very well be significant differences between the two. Fierer *et al.* (2003) showed that a subsurface soil was more susceptible to nutrient inputs and temperature increases but less so to moderate drought than its surface counterpart. The temperature effect they detected corroborated that found by Lomander *et al.* (1998a). On the other hand, several studies have found that subsurface soil was less responsive to temperature increases than that of the upper horizons (Winkler *et al.*, 1996; MacDonald *et al.*, 1999). A range of different explanations have been given for the different behaviours of topsoil and subsoil, the most frequently cited of which is that substrate quality decreases with depth, meaning that the organic matter at depth is less biodegradable than the organic matter in topsoil. Other explanations put forward are that there are differences in microbial community structure or that the nature of organic C interactions with the physical matrix varies with depth. A recent study has provided some corroboratory evidence for the first explanation. It showed that a supply of fresh plant-derived carbon to the subsoil stimulated the microbial degradation of ancient buried organic matter, estimated to be as much as 2500 years old, suggesting that subsoil organic matter was in fact recalcitrant (Fontaine *et al.*, 2007). The stimulation of soil organic matter by addition of fresh organic matter is a phenomenon known as the 'priming effect' (Bingemam *et al.*, 1953).

A number of studies have remarked upon the fact that microbial biomass or activity in subsurface soil is considerably more variable than in surface soil (Lomander *et al.*, 1998a; Tessier *et al.*, 1998; Nunan *et al.*, 2002; LaMontagne *et al.*, 2003). These observations suggest that microbial 'hot-spots' contribute more to the overall functioning of subsurface soil than of surface soil and that the spatial relationship between organic matter and microbial communities may be an important factor in subsoil C dynamics.

There is sufficient evidence to suggest that the factors controlling C dynamics in topsoil and subsoil may be different and yet, with the notable exception of the study by Fierer *et al.* (2003), this possibility has not really been considered or investigated.

The aim of the work presented here was to test the hypothesis that the factors controlling C dynamics in topsoil and subsoil are different. This was achieved by comparing the effects of a range of treatments on the mineralization of soil organic matter in topsoil and in subsoil. The treatments represented many of the mechanisms believed to regulate C dynamics in soil, namely, O₂ availability, substrate accessibility and nu-

tritional and energetic limitations. Drought was not tested as this is not a usual occurrence at the study site.

Materials and methods

Soil, sampling and sample preparation

Samples were collected from the 'Closeaux' field experiment in the INRA research centre in Versailles, France. The field experiment is a wheat-maize (C3-C4) chronosequence that was established in 1992. Thirty-two research plots of 15 m × 6.4 m each were put in place on a wheat field that had been cropped to C3 plants for a period of at least 50 years previously. Each year until 2001, three (four in 1993) randomly-selected plots were sown to maize (*Zea mays* L.), the others remaining under winter wheat (*Triticum aestivum* L.). Four control plots remained under wheat throughout the experiment. The soil is classified as a Eutric Cambisol. There is some lateral variability however, and more clay illuviation has been observed in places, although not at our sampling site. When this occurs the soil can be described as a Luvisol. The topsoil and subsoil characteristics are presented in Table 1. During the sample preparation slight differences in the colour of a number of the subsoil samples were noted. The subsoil samples were principally brown but a number were reddish. The red samples were randomly distributed among treatments. However, the colour was recorded (as either brown or red) and the colour code served as a factor in subsequent statistical analyses. After the incubation a textural analysis was carried out on the two colour groups which indicated the two groups could also be distinguished by the coarse sand content. Their characteristics are also presented in Table 1. Sampling was carried out in March 2007 by collecting 30 undisturbed cores (diameter: 4.5 cm) to a depth of 1 m from three plots that had been sown to maize for 10 years. Samples were stored at 5 °C until use within a fortnight.

Thirty undisturbed subsamples, 5 cm in height, were excised from the 1 m cores, one subsample per core, at a depth equivalent of between 80 and 100 cm. These were the subsoil samples. Twenty-one topsoil samples were obtained in the same manner from the 5–10 cm depth equivalent of the soil cores. These depths were selected because previous analyses indicated that the presence of calcium carbonate was negligible (Rasse *et al.*, 2006). Before commencing the incubations subsamples were tested for the presence of calcium carbonate by addition of 1 M HCl to soil that was directly adjacent to the excised subsamples. No effervescence was detected. Three subsamples of each soil type were used to deter-

Table 1 Characteristics of topsoil (depth: 5–10 cm) and subsoil (depth: 80–100 cm) samples

Variable	Topsoil	Subsoil		
		All	Red	Brown
C (mg g ⁻¹ soil)	12.56 (0.8)	3.39 (1.09)	1.92 (0.34)	4.01 (0.5)
N (mg g ⁻¹ soil)	1.23	0.43 (0.12)	0.26 (0.03)	0.50 (0.06)
C/N	10.82	7.94 (0.59)	7.76 (1.04)	8.02 (0.29)
$\delta^{13}\text{C}$	-24.5	-25.6 (0.6)	-24.9 (0.3)	-25.8 (0.5)
Biomass ($\mu\text{g g}^{-1}$ soil)	121.3 (37.9)	28.8 (12.3)	24.1 (8.4)	30.7 (13.3)
Clay (g kg ⁻¹ soil)	174 (8)	232 (38)	229 (19)	234 (57)
Fine silt (g kg ⁻¹ soil)	208 (7)	222 (39)	212 (39)	232 (44)
Coarse silt (g kg ⁻¹ soil)	322 (25)	245 (67)	213 (87)	277 (23)
Fine sand (g kg ⁻¹ soil)	242 (32)	146 (76)	96 (74)	196 (35)
Coarse sand (g kg ⁻¹ soil)	52 (2)	156 (108)	250 (6)	61 (49)
pH	6.8 (0.2)	7.4 (0.3)	7.6 (0.3)	7.3 (0.2)
CEC	12 (0.3)	11.4 (2.0)	10.3 (1.1)	12.5 (2.3)

Subsoil samples were further divided into two colour-coded classes. Values in brackets are standard deviation.

mine the water content at pF 2.7 which was the desired pF for the incubations.

Incubations

Three potential controls of C dynamics were tested in subsoil samples by measuring their effect on CO₂ production kinetics during a 51-day incubation in a 2 × 2 × 2 factorial design (Fig. S1). The potential controls tested were the physical separation of substrate and micro-organisms, low O₂ concentrations and organic matter recalcitrance. Topsoil samples were subjected to the same treatments, with the difference that the low O₂ treatment was only applied to structured, unamended samples (Fig. S1). The other combinations of treatments that included low O₂ levels were omitted for the topsoil samples because it was felt that O₂ deprivation was unlikely to be as important a factor in topsoil C dynamics.

The spatial segregation of substrate and micro-organisms was tested by comparing sieved (<1 mm) and undisturbed samples. In the low oxygen treatment the atmosphere was flushed with reconstituted CO₂-free air composed of N₂ (95%) and O₂ (5%). Other samples were flushed with reconstituted air with 19% O₂ and 81% N₂. Oxygen levels of 5% were based on a previous report that stated that these were the prevalent O₂ levels in a similar, though slightly more hydromorphic, soil (Sierra & Renault, 1998). Recalcitrant organic matter was considered to be organic matter that did not contain sufficient energy for microbial decomposition to proceed (Fontaine *et al.*, 2007), i.e. that the energetic return on energy invested by micro-organisms to produce the enzymes necessary for degradation was not sufficient to justify the investment. In order to test the hypothesis

that the recalcitrance of organic C increases with depth a treatment in which labile substrate in the form of ¹³C-labelled fructose ($\delta^{13}\text{C} = 4355$; 13.3 μg fructose C mg⁻¹ soil C) was added and the amount of soil organic C mineralized during the incubation determined (Hamer & Marschner, 2005). Soil organic C mineralization was calculated using the following equation:

$$C_{\text{SOC}} = C_{\text{measured}} \times \left(\frac{\delta^{13}\text{C}_{\text{measured}} - \delta^{13}\text{C}_{\text{fructose}}}{\delta^{13}\text{C}_{\text{SOC}} - \delta^{13}\text{C}_{\text{fructose}}} \right), \quad (1)$$

where $\delta^{13}\text{C}_{\text{measured}}$ is the isotopic signature of the respired C, C_{measured} is the amount of total C respired, $\delta^{13}\text{C}_{\text{SOC}}$ is the isotopic signature of the soil organic C, C_{SOC} is the amount of soil C respired, $\delta^{13}\text{C}_{\text{fructose}}$ is the isotopic signature of the fructose C added to the samples. An underlying assumption of this equation is that the isotopic signatures of the fructose and soil organic C are homogeneous. While this was true for the fructose solution, it was not so for the soil organic carbon. The heterogeneous isotopic signature arose because samples were taken from a wheat–maize chronosequence. As a result, the soil organic C was made up of wheat C (C3; $\delta^{13}\text{C} = -27.6$) and of maize C (C4; $\delta^{13}\text{C} = -12.5$). This means that the isotopic signature of the soil organic C may not have reflected the isotopic signature of the C that was mineralized. Therefore, the average $\delta^{13}\text{C}$ CO₂- C_{measured} of the control samples was used as a proxy for $\delta^{13}\text{C}_{\text{SOC}}$ as this was considered to be closer to the $\delta^{13}\text{C}$ of the organic C mineralized in the fructose amended samples.

An additional treatment in which undisturbed samples were incubated at ambient O₂ levels, without fructose but with a mineral nutrient amendment, consisting of a solution of N (100 $\mu\text{g g}^{-1}$ soil as NH₄NO₃) and of P (6 $\mu\text{g g}^{-1}$ soil as K₂HPO₄), was also imposed

(Fig. S1). All treatments were carried out in triplicate. Organic C mineralization was expressed as a percentage of soil organic C.

The incubations were carried out at 20 °C, in the dark and at a water content of 0.19 g g⁻¹ soil (dry weight equivalent) which corresponded to a pF of approximately 2.7. Before the incubation, the samples were allowed to dry to the desired water content (they were close to saturation at the time of sampling). The samples that were amended with fructose or mineral nutrients were allowed to dry slightly more and were brought to the desired water content by addition of approximately 1 mL of the appropriate solution.

Samples were placed on sample holders in 1 L air-tight jars with spring-lock catches. Jars were sealed with rubber gaskets covered with a thin film of silicon gel and a glass lid fitted with a septum for headspace sampling. The wide opening of the jars allowed us to incubate undisturbed cores. Water (20 mL) was placed at the bottom of the jars to ensure that the atmosphere was moist and that the soil did not dry during the incubation.

At the end of the incubation the microbial biomass and community level physiological profiles (CLPP) of each sample were determined.

Analytical

Soil respiration. The jars' headspace was sampled on days 1, 3, 7, 15, 30 and 51 of the incubation. The CO₂ content was determined by gas chromatography (3000 Micro GC, Agilent, Massy, France) and the $\delta^{13}\text{C}$ of the headspace CO₂ by gas chromatography coupled to an Isochrome III isotope ratio mass spectrometer (Micromass-GVI Optima, Isoprime Ltd, Manchester, UK).

Microbial measurements. Microbial biomass was determined by fumigation-extraction (Vance *et al.*, 1987). CLPP were constructed using Biolog[®] Ecoplates (Biolog Inc., Hayward, CA, USA). Soil dilutions (150 μL) were inoculated into each of the microplate wells. The microplates were incubated at 20 °C for 7 days and colour development (carbon utilization) was measured as absorbance at 590 nm (A_{590}) every 24 h from day 3 onwards using a microplate reader (Xenius, Safas SA, Monaco). The 'single-point reading' approach was adopted because the inoculum density was not standardized before microplate inoculation (Garland *et al.*, 2001).

Statistical analysis

Treatment effects on C mineralization and biomass C and their interactions were determined by residual error maximum likelihood (REML) in order to account for the effect of the different textural classes found in

the subsoil. An additional factor identifying coarse sand and fine sand samples was used as a fixed effect in the analysis in order to remove the variability due to the differences in texture. REML was used for this rather than ANOVA because the different textural classes resulted in an unbalanced design. The dimensionality of the CLPP data was reduced by principal components analysis and REML was also used to test the significance of differences among principal component (PA) score means. Significant differences in isotopic signature of CO₂-C on successive sampling dates were determined by repeated measurements analysis of variance. Statistical analyses were carried out using GENSTAT 7th Edition (VSN International Ltd, Hemel Hempstead, UK).

Results

Organic carbon mineralization

The total C content of the topsoil was approximately four times that of the subsoil samples (Table 1). Topsoil N content was three times the N content of subsoil, meaning that the topsoil C/N ratio was higher than that of the subsoil (Table 1). The subsoil samples could be divided into two groups based on the sample colour (brown or red) and on the coarse and fine sand contents (Table 1). When the subsoil samples were grouped accordingly, significant differences ($P < 0.01$) in the C and N contents were identified, with the brown samples containing more than twice the C and N of the red samples. The amounts of C mineralized per gram of soil were significantly higher in topsoil than in subsoil in all treatments (data not shown) but, when calculated as a proportion of total organic C, there were no significant differences (Fig. 1). The range of values observed in the subsoil (0.6–6.2% soil organic C) was greater than that found for the topsoil samples (1.6–5.1% organic C). When subsoil samples were grouped into colour classes, significant differences were apparent: C mineralization was significantly higher ($P < 0.01$) in the subsoil samples of the red group than in the topsoil or the other subsoil samples, between which there was no significant difference.

The treatment effects were somewhat different, depending on the sample origin. Sieving significantly ($P < 0.001$) increased subsoil C mineralization by 75% but had no effect on topsoil samples (Figs 2 and 3). Fructose amendments caused a significant priming effect ($P < 0.01$) in both undisturbed and disturbed topsoil samples but had no effect on the respiration of soil organic C in subsoil samples (Figs 2 and 3). The low O₂ treatments did not affect CO₂ emissions from either surface samples (data not shown) or subsurface samples (Fig. 3). The nutrient treatment did not affect C

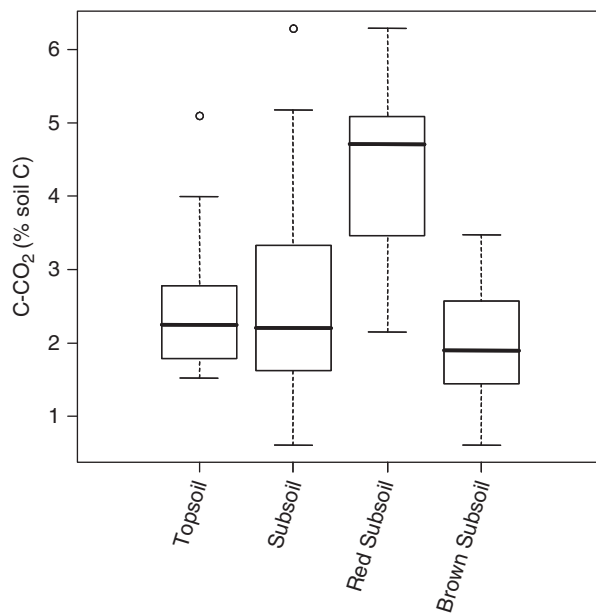


Fig. 1 Box plots showing the amount of soil C respired as a percentage of total soil C for topsoil ($n = 18$) and subsoil ($n = 27$) samples and for red and brown subsoil samples, regardless of treatment. Treatments are not distinguished in order to provide a clear overview of differences among soil types. Treatment effects are shown in subsequent figures. The box represents the median, upper and lower quartiles while the whiskers show the smallest and largest observations. The points above the whiskers may be considered as outliers, but were not in this case.

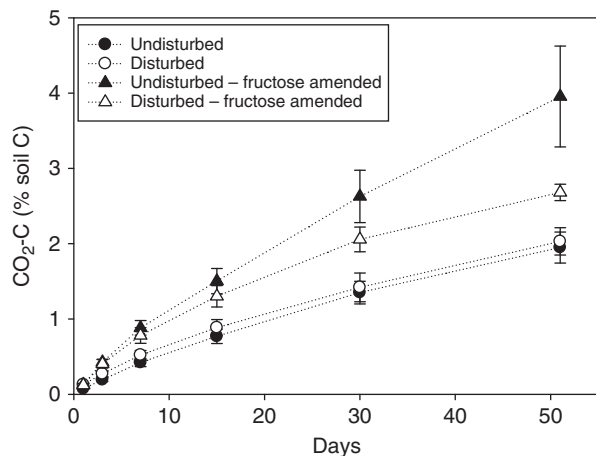


Fig. 2 Cumulative respiration of topsoil organic C. The difference in soil C respired in control (circles) and fructose amended (triangles) samples is the priming effect. There were three replicates per treatment. Bars are standard errors.

mineralization in topsoil or subsoil either (data not shown). It is pertinent to note at this point that the mean values presented in Fig. 3 may be slightly misleading if it is not born in mind that the red subsoil samples mineralized significantly more than the brown

subsoil samples, regardless of treatment, and that the red samples were randomly distributed among the treatments. Certain treatments contained several samples from the red group while others did not contain any resulting in apparent effects due to the significantly higher mineralization rates of the samples from the red group. An example of this is the apparent priming effect seen in Fig. 3c, where two of the fructose-amended samples were from the red group, while all of the unamended samples were from the brown group. Therefore, the analysis of the treatment effects had to account for this important unexpected effect. If the three panels of Fig. 3 are viewed together it can be seen that, regardless of the treatment combinations, sieved samples always mineralized more than their undisturbed counterparts (Fig. 3). This was not the case for any of the other treatments.

Significantly more ($P < 0.001$) fructose, as a percentage of the fructose added, was mineralized in the topsoil than in the subsoil samples (Fig. 4). The percentage of fructose mineralized ranged from 57% to 60% of the fructose added in the topsoil samples. The variability was much greater in the subsoil where between 14% and 73% of the added fructose was mineralized. The greater variability in the subsoil was due to the fact that the samples from the red group mineralized significantly more ($P < 0.01$) than the other samples and that the samples in the undisturbed, anaerobic treatment mineralized less ($P < 0.01$) than those in the other treatments. On the other hand, there was no treatment effect on fructose mineralization in the topsoil; both treatments mineralized 59% of the fructose added. There were also slight differences in mineralization kinetics of surface and subsurface samples. The topsoil samples mineralized the fructose more rapidly, reaching maximal, or near maximal, values after 1 day. The mineralization rate declined rapidly thereafter. In excess of 80% of the fructose mineralization occurred during the first 3 days. Fructose mineralization in subsoil samples increased dramatically to reach a peak on day 3 and declined more slowly thereafter. Between 50% and 70% fructose mineralization occurred during the first 3 days (Fig. 4).

It should be noted that the variability among replicates in the undisturbed, fructose-amended topsoil samples was much greater than that of the disturbed topsoil samples (Fig. 2). Variability among replicates of undisturbed treatments was always greater than that of disturbed treatments. This was not the case for subsurface samples. Here, the variability among replicates was generally more important than that of topsoil treatments and was primarily due to the presence of samples from the red colour group which mineralized significantly more than the other subsoil samples (Fig. 1).

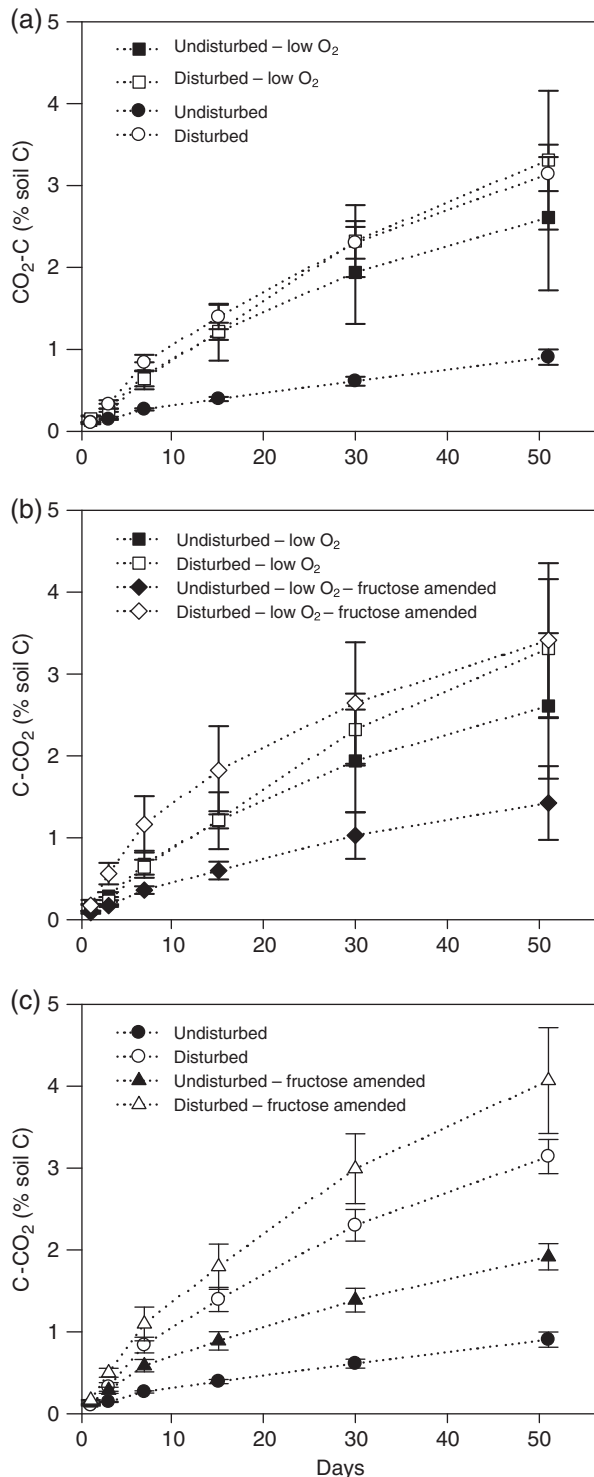


Fig. 3 Cumulative respiration of soil organic C in the subsoil. Disturbed samples (open symbols) respired more than their undisturbed counterparts (solid symbols) in all cases. There were three replicates per treatment. Bars are standard errors. Large standard errors are due to the presence of red samples. The apparent priming effect seen in (c) is due to the presence of a red sample amongst the fructose-amended soils.

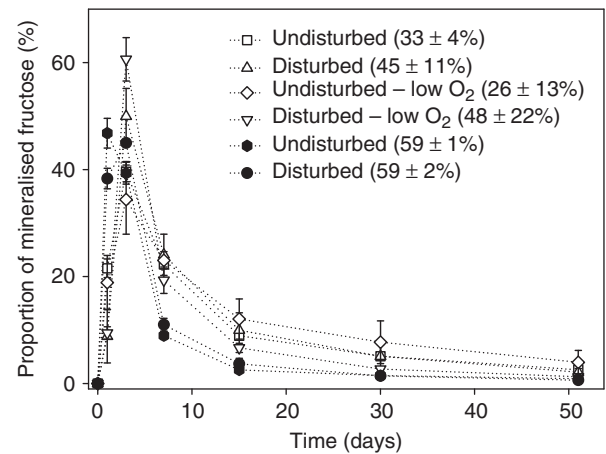


Fig. 4 Daily fructose mineralization, as a percentage of total fructose mineralised, in topsoil (black symbols) and subsoil (white symbols). There were three replicates per treatment. Bars are standard errors of the means. The percentage of added fructose mineralized in each treatment is indicated in brackets.

Isotopic signatures

There were also differences in the isotopic signature of the $\text{CO}_2\text{-C}$ evolved from topsoil and subsoil samples not amended with fructose during the incubation (Fig. 5). The isotopic signature of the topsoil $\text{CO}_2\text{-C}$ decreased slightly during the initial stages of the incubation and increased gradually thereafter. The decrease in isotopic signature was significant ($P < 0.05$) in the disturbed samples, while there was a significant increase ($P < 0.01$) for both undisturbed treatments (Fig. 5a). The isotopic signature of the $\text{CO}_2\text{-C}$ respired from the disturbed samples were significantly higher ($P < 0.05$). In the case of the subsoil, the isotopic signal of the undisturbed samples incubated at ambient O_2 levels was significantly different from the disturbed samples at ambient O_2 levels and the undisturbed low O_2 samples (Fig. 5b). Furthermore, with the exception of the undisturbed low- O_2 treatment, the isotopic signature decreased significantly ($P < 0.05$) from approximately -12.5 (the isotopic signature of maize C) to about -24.5 during the course of the incubation (Fig. 5b). The undisturbed low- O_2 treatment followed the same trend but the differences were not significant due to the high variability of measurements made on one of the sampling dates (Fig. 5b). Finally, the greater the respiration of the subsoil samples, the faster the isotopic signature evolved towards the signature of the soil organic matter.

Despite the tests indicating that there was no calcium carbonate at the site, the fact that the isotopic signature of the CO_2 released at the beginning of the incubation of one of the treatments was significantly higher than that of maize C (δ of -8% vs. -12.5%) casts doubt on the

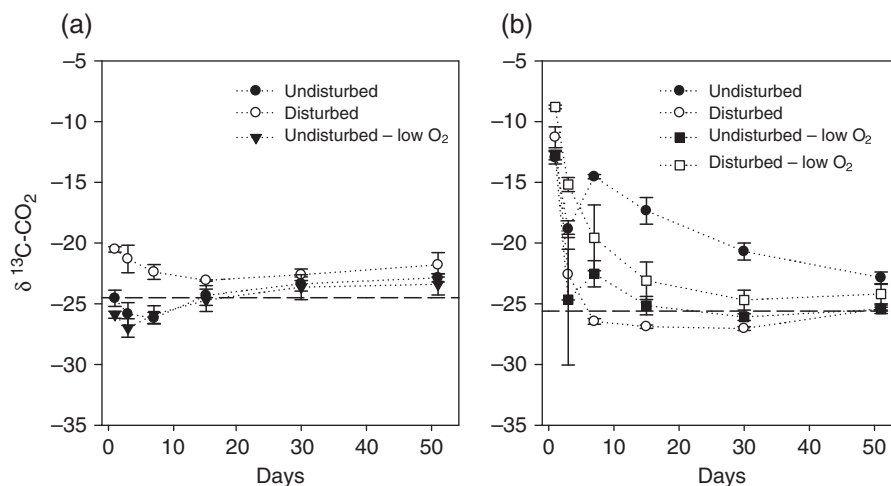


Fig. 5 $\delta^{13}\text{C}$ of CO_2 respired from topsoil (a) and subsoil (b). The isotopic signature of the soil organic matter is indicated by a dashed line (24.5 and 25.5 for topsoil and subsoil, respectively).

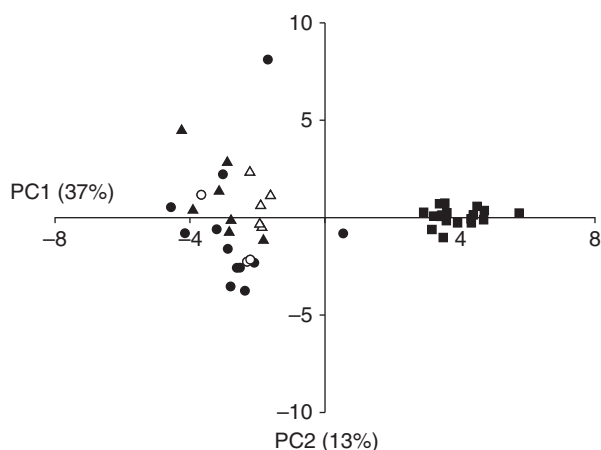


Fig. 6 Principal components scores for topsoil (■), undisturbed subsoil (●) and disturbed subsoil (▲) samples in the first two PCs of CLPP data. Subsoil samples were grouped into brown (solid symbols) and red samples (open symbols). Percentage of total variance accounted for by each PC is indicated in brackets. CLPP, community level physiological profiles; PC, principal component.

tests. The release of CO_2 from carbonates can result in an overestimation of the mineralization of soil organic matter (Bertrand *et al.*, 2007). In order to estimate the likely impact of the presence of CO_2 of carbonate origin

isotopic signature of the carbonate-C was estimated at $\delta = -1 \pm 0.3\text{‰}$ by acidifying samples taken from layers known to contain calcium carbonate (Rasse *et al.*, 2006) in sealed glass jars that had been flushed with CO_2 -free air and measuring the signature of the CO_2 released. Differences among treatments, other than those amended with fructose, remained unaffected, i.e. the hierarchy and significance of differences were unchanged. In the case of the fructose amended samples, the isotopic signature of the CO_2 that originated from soil calcium carbonate or from the mineralization of native soil organic matter was masked by the presence of highly labelled fructose C in the CO_2 respired. Therefore, a number of different scenarios were considered. First of all, it was assumed that there were no carbonates in the fructose-amended samples. While this increased the apparent difference in soil organic C mineralization between amended and unamended samples, it did not lead to a significant priming effect. Subsequently, the range of isotopic signature profiles observed in the unamended samples was used to estimate the amount and kinetics of carbonate CO_2 released in fructose amended samples: either 10 or $25\text{ }\mu\text{g}$ carbonate-C released in 3, 15 or 51 days. The following equation was then used to estimate the amount of soil organic C mineralized:

$$C_{\text{SOC}} = \frac{(\delta^{13}\text{C}_{\text{measured}} - \delta^{13}\text{C}_{\text{fructose}}) \times C_{\text{measured}} - (\delta^{13}\text{C}_{\text{carb}} - \delta^{13}\text{C}_{\text{fructose}}) \times C_{\text{carb}}}{\delta^{13}\text{C}_{\text{SOC}} - \delta^{13}\text{C}_{\text{fructose}}} \quad (2)$$

on the treatment effects observed, it was assumed that the differences in isotopic signature between the CO_2 released from the soil and that of the soil organic matter were solely due to the contribution of carbonate-C. The

The scenarios in which the mineral C was released rapidly (in 3 or 15 days), as might be expected with the burst of microbial activity following the addition of fructose, resulted in periods of net immobilization of

atmospheric CO₂, which is not particularly plausible (Fig. S2). These calculations suggest that the presence of soil carbonates in the samples had a negligible effect on the results obtained and can therefore be ignored.

Microbial communities

There were significant effects of soil type ($P < 0.001$) and colour group ($P < 0.01$) on the first PC of the CLPP (Fig. 6). No treatment effects were seen in the topsoil samples. The CLPP for subsoil samples that had been disturbed were grouped together but their PC scores on the first and second PCs were not significantly different from those of other subsoil samples. Inspection of the loadings on the first PC revealed that topsoil microbial communities had a greater relative usage of polymers (tween 40, tween 80 and cyclodextrin), disaccharides (D-cellobiose and α -D-Lactose), L-phenylalanine and itaconic acid while microbial communities in the subsoil tended to use relatively more compounds commonly found in root exudates (L-serine, L-asparagine, 4-hydroxy benzoic acid), other organic acids (γ -hydroxybutyric acid, pyruvic acid methyl ester) and putrescine. The overall average well colour development (overall substrate usage of the communities) however, was an order of magnitude greater in the topsoil than in the subsoil (data not shown).

It is known that microorganisms that grow in Biolog microplates are not necessarily representative of the original community used to inoculate the microplates and that fast growing bacteria adapted to high substrate concentrations are responsible for much of the colour development (Smalla *et al.*, 1998). Nevertheless, the approach can reveal some aspects of communities' catabolic capacities (e.g. Nunan *et al.*, 2006) and has been used to distinguish different soils (e.g. Widmer *et al.*, 2001).

The microbial biomass was significantly higher ($P < 0.001$) in the topsoil than in the subsoil (Table 1). The fertilized subsoil samples had significantly ($P < 0.05$) less biomass than the other subsoil samples and the disturbed topsoil samples contained significantly ($P < 0.001$) more biomass than the undisturbed samples; though the difference was solely due to a large difference in the amended samples, the unamended treatments having virtually identical microbial biomass contents (data not shown). No other treatment effects were apparent, nor were there significant differences between red and brown subsoil samples (Table 1).

There were no differences in the amount of CO₂ mineralized per unit biomass C in the topsoil (3.4 $\mu\text{g CO}_2\text{-C } \mu\text{g}^{-1}$ biomass C) and in the subsoil (3.1 $\mu\text{g CO}_2\text{-C } \mu\text{g}^{-1}$ biomass C) during the incubation period. However, in the fructose amended samples, the amount of

fructose C mineralized per unit microbial biomass was significantly higher ($P < 0.001$) in the undisturbed topsoil samples (1.61 $\mu\text{g C } \mu\text{g}^{-1}$ C biomass) than in the undisturbed subsoil (0.65 $\mu\text{g C } \mu\text{g}^{-1}$ C biomass), disturbed subsoil (0.42 $\mu\text{g C } \mu\text{g}^{-1}$ C biomass) or the disturbed topsoil (0.6 $\mu\text{g C } \mu\text{g}^{-1}$ C biomass) samples.

Discussion

Factors controlling C dynamics in subsoil

Variations of respiration normalized for C content have been interpreted in the past as indicating variations of the decomposability of SOM, the two being positively related (Lomander *et al.*, 1998a; Mikan *et al.*, 2002; Fierer *et al.*, 2003). In this study the proportion of total C mineralized was either significantly higher in subsurface than in surface soil (in the case of samples from the red group) or there was no significant difference between the two, suggesting that the decomposability of the organic matter available to the resident communities did not decrease with depth but rather remained constant or increased, contrary to what has been found elsewhere (Lomander *et al.*, 1998a; Fierer *et al.*, 2003). CLPP indicated that a portion of the subsoil communities were adapted to preferentially use simple molecules of the type commonly found in root exudates such as amino and organic acids rather than more complex molecules. The isotopic signature of the CO₂-C released at the beginning of the incubation from subsoil samples was close to that of maize C, suggesting that recently added (via root exudation or root death) C was the primary source of substrate for microbial activity, providing further corroboratory evidence that relatively labile organic matter was mineralized. The stimulation of organic C mineralization in the subsoil after sieving was quite dramatic (Fig. 3), suggesting that the physical accessibility of the organic C to micro-organisms is a major control on C dynamics in this subsoil. Xiang *et al.* (2008), in a study of the respiratory responses of microbial communities to multiple wet/dry cycles, also concluded that physical processes, such as diffusion, were the primary limitations on organic matter decomposition in subsoil.

The lack of effect of nutrient amendment may be due to the fact that the site studied is a well-managed site that receives regular fertiliser treatment, meaning that microbial communities were not N or P limited. Low oxygen levels did not appear to significantly affect C mineralization either. This suggests that the level of oxygen (5%) was sufficiently high not to become limiting, at least for the duration of the incubation.

The picture that emerges, then, is one in which subsoil organic C is in readily biodegradable forms,

but physically removed from degraders, rather than intrinsically recalcitrant, as suggested elsewhere (Fontaine *et al.*, 2007). The latter have argued that an additional energy source is necessary to prime microbial decomposition of recalcitrant subsoil C. The differences between the results obtained here and those of Fontaine *et al.* (2007) may be due to the rooting depth of the vegetation cover at the two sites, resulting in differences in the chemical form of organic matter inputs at depth. The greater rooting depth of the wheat–maize succession, compared with that of the grassland studied by Fontaine *et al.* (2007), might have resulted in greater inputs of labile root exudates into the subsoil at this site. However, Xiang *et al.* (2008) also conducted their study at a grassland site and concluded that subsoil organic matter was relatively labile. An alternative explanation therefore, might reside in the use of the substrate to prime decomposition. Fontaine *et al.* (2007) used cellulose whereas fructose was used here. Fungi are known to be important cellulolytic micro-organisms (Edwards *et al.*, 2008) and, through hyphal spread (Otten *et al.*, 2001), have a greater ability to explore the soil environment than bacteria. It may be that the addition of cellulose stimulated the growth of fungal hyphae through the soil, resulting in an increase in the rate of encounter between decomposers (fungi) and the soil organic matter. In this study fructose was used, which may not have stimulated fungal activity and growth to the same extent (Hobbie *et al.*, 2003), reducing their ability to bridge the distance between organic matter patches.

Topsoil vs. subsoil

The most striking finding of the study and the one with, potentially, the most far reaching consequences was that there were clear differences in the regulation of C cycling in the topsoil and subsoil at this particular site. The data suggest that contact between degraders and substrate or, at the very least, exoenzyme access to substrate was the main regulatory mechanism of C mineralization in the subsoil. The significant priming effect observed in the topsoil indicated that the supply of fresh organic matter was the most important limiting factor on C dynamics in the surface horizon. The consequences of such different regulatory mechanisms could be dramatic. For example, it is believed that one of the effects of elevated atmospheric CO₂ will be an increase in root exudation and therefore an increase in the supply of fresh organic matter (e.g. Philips *et al.*, 2006). Were this the case then an increase in topsoil organic matter turnover and decomposition might be expected, as has been found elsewhere (Carney *et al.*, 2007; Peralta & Wander, 2008). In the subsurface soil on the other hand, there is no reason to believe that this

would be the case, as no priming effect was observed. In fact, an increase in soil organic matter would be a likely scenario. Root exudates tend to be relatively small soluble molecules that have relatively high diffusion rates and so could diffuse away from the zones of microbial activity and not be degraded.

Microbial communities

CLPP indicated that the subsoil 'fast-growing' communities preferentially used simple molecules of the type usually found in root exudates such as amino and organic acids. The topsoil 'fast-growing' communities on the other hand, were adapted to using slightly more complex molecules such as polymers or disaccharides. Soil organic matter is probably composed of, among others, molecules that are more complex than root exudates. These data do not mean that subsoil microbial communities were better able to utilise simple molecules than topsoil communities, but rather that simple substrates accounted for a greater proportion of the average well colour development of subsoil samples than of topsoil samples. However, the average well colour development was an order of magnitude greater in the topsoil than in the subsoil, indicating that the overall activity was far higher in the topsoil. The microbial biomass in the topsoil was four times that in the subsoil and although mineralization per unit biomass was the same, overall, substrate usage was greater in the topsoil. The fructose mineralization kinetics confirms the ability of the topsoil communities to use simple substrates more rapidly than communities in the subsoil.

Natural isotopic signatures

The isotopic signature of the CO₂-C released at the beginning of the incubation from subsoil samples was close to that of maize C, suggesting that recently added C (via root exudation or root death) was a readily available source of substrate for microbial activity. As the incubation proceeded, the isotopic signature tended towards the signature of the soil organic matter, indicating that the maize derived substrate was exhausted and the microbial communities increased their use of the soil organic matter. The maize derived substrate was consumed more rapidly in the samples that respired more. The isotopic evidence is consistent with the scenario whereby the organic C available to the microbial communities in the subsoil was readily decomposable. The relative stability of the isotopic signature in the topsoil, at a value close to that of the soil organic matter, indicates that the contribution of fresh maize C to the mineralized C was lower than in the subsoil,

probably because much of the maize inputs would have been mineralized in the period between harvest (in October 2006) and the sampling date (March 2007). It should be noted that, at the beginning of the incubation, the isotopic ratio of the disturbed samples was significantly higher than those of the other treatments, indicating that this treatment caused the released of small quantities of maize C. However, the quantities were too small to significantly affect the total amount of C mineralized.

In conclusion, we suggest that modellers of soil C dynamics should be aware of the fact that the controls on dynamics in the topsoil and subsoil may be different, as this study suggests, and so may respond differently to future perturbations and changes. Contrary to the recent work on the stability of subsurface C (Fontaine *et al.*, 2007), this work does not suggest that C mineralization in subsurface soils is energy limited, but rather is limited by the physical separation of substrate and decomposer, as also suggested by Xiang *et al.* (2008). The spatial separation of decomposer and substrate appears to play a more important role in the subsoil. Were this to prove widespread, then agricultural practices that promote exudation of low molecular weight, soluble compounds might lead to an increase in C stocks in the subsoil through increases in diffusion of C away from decomposition hot spots. Practices that increase the ratio of exudates C to root C would then be of particular interest (Swinen *et al.*, 1995) as a greater proportion of the plants below ground C allocation would not be mineralized.

Acknowledgements

The authors wish to thank Gérard Bardoux for the isotopic analyses, two undergraduate students, Kevin Cazelles and Maximilien Castex, for their enthusiasm in the lab and three anonymous referees for their helpful remarks. The work was funded by the Agence Nationale de la Recherche under the 'ECCO – Ecosphère Continentale' Programme.

References

- Batjes NH (1996) Total carbon and nitrogen in the soils of the world. *European Journal of Soil Science*, **47**, 151–163.
- Bertrand I, Delfosse O, Mary B (2007) Carbon and nitrogen mineralization in acidic, limed and calcareous agricultural soils: apparent and actual effects. *Soil Biology and Biochemistry*, **39**, 276–288.
- Bingemam CW, Varner JE, Martin WP (1953) The effect of the addition of organic materials on the decomposition of an organic soil. *Soil Science Society America Proceedings*, **29**, 692–696.
- Carney KM, Hungate BA, Drake BG, Megonigal JP (2007) Altered soil microbial community at elevated CO₂ leads to loss of soil carbon. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, **104**, 4990–4995.
- Edwards IP, Upchurch RA, Zak DR (2008) Isolation of fungal cellobiohydrolase I genes from sporocarps and forest soils by PCR. *Applied and Environmental Microbiology*, **74**, 3481–3489.
- Fierer N, Allen AS, Schimel JP, Holden PA (2003) Controls on microbial CO₂ production: a comparison of surface and sub-surface soil horizons. *Global Change Biology*, **9**, 1322–1332.
- Fontaine S, Barot S, Barre P, Bdioui N, Mary B, Rumpel C (2007) Stability of organic carbon in deep soil layers controlled by fresh carbon supply. *Nature*, **450**, 277–280.
- Garland JL, Mills AL, Young JS (2001) Relative effectiveness of kinetic analysis vs single point readings for classifying environmental samples based on community-level physiological profiles (CLPP). *Soil Biology and Biochemistry*, **33**, 1059–1066.
- Hamer U, Marschner B (2005) Priming effects in different soil types induced by fructose, alanine, oxalic acid and catechol additions. *Soil Biology and Biochemistry*, **37**, 445–454.
- Hobbie EA, Watrud LS, Maggard S, Shiroyama T, Rygielwicz PT (2003) Carbohydrate use and assimilation by litter and soil fungi assessed by carbon isotopes and BIOLOG (R) assays. *Soil Biology and Biochemistry*, **35**, 303–311.
- Jenkinson DS, Coleman K (2008) The turnover of organic carbon in subsoils. Part 2. Modelling carbon turnover. *European Journal of Soil Science*, **59**, 400–413.
- LaMontagne MG, Schimel JP, Holden PA (2003) Comparison of subsurface and surface soil bacterial communities in California grassland as assessed by terminal restriction fragment length polymorphisms of PCR-amplified 16S rRNA genes. *Microbial Ecology*, **46**, 216–227.
- Lomander A, Katterer T, Andren O (1998a) Carbon dioxide evolution from top- and subsoil as affected by moisture and constant and fluctuating temperature. *Soil Biology and Biochemistry*, **30**, 2017–2022.
- Lomander A, Katterer T, Andren O (1998b) Modelling the effects of temperature and moisture on CO₂ evolution from top- and subsoil using a multi-compartment approach. *Soil Biology and Biochemistry*, **30**, 2023–2030.
- MacDonald NW, Randlett DL, Zak DR (1999) Soil warming and carbon loss from a lake states spodosol. *Soil Science Society of America Journal*, **63**, 211–218.
- Mikan CJ, Schimel JP, Doyle AP (2002) Temperature controls of microbial respiration in arctic tundra soils above and below freezing. *Soil Biology and Biochemistry*, **34**, 1785–1795.
- Nunan N, Singh B, Reid E *et al.* (2006) Sheep-urine-induced changes in soil microbial community structure. *FEMS Microbiology Ecology*, **56**, 310–320.
- Nunan N, Wu K, Young IM, Crawford JW, Ritz K (2002) *In situ* spatial patterns of soil bacterial populations, mapped at multiple scales, in an arable soil. *Microbial Ecology*, **44**, 296–305.
- Otten W, Hall D, Harris K, Ritz K, Young IM, Gilligan CA (2001) Soil physics, fungal epidemiology and the spread of *Rhizoctonia solani*. *New Phytologist*, **151**, 459–468.
- Peralta AL, Wander MM (2008) Soil organic matter dynamics under soybean exposed to elevated [CO₂]. *Plant and Soil*, **303**, 69–81.
- Philips DA, Fox TC, Six J (2006) Root exudation (net efflux of amino acids) may increase rhizodeposition under elevated CO₂. *Global Change Biology*, **12**, 561–567.

- Rasse DP, Mulder J, Moni C, Chenu C (2006) Carbon turnover kinetics with depth in a french loamy soil. *Soil Science Society of America Journal*, **70**, 2097–2105.
- Sierra J, Renault P (1998) Temporal pattern of oxygen concentration in a hydromorphic soil. *Soil Science Society of America Journal*, **62**, 1398–1405.
- Smalla K, Wachtendorf U, Heuer H, Liu W-T, Forney L (1998) Analysis of BIOLOG GN substrate utilization patterns by microbial communities. *Applied and Environmental Microbiology*, **64**, 1220–1225.
- Swinnen J, Vanveen JA, Merckx R (1995) Carbon fluxes in the rhizosphere of winter-wheat and spring barley with conventional vs integrated farming. *Soil Biology and Biochemistry*, **27**, 811–820.
- Taylor JP, Wilson B, Mills MS, Burns RG (2002) Comparison of microbial numbers and enzymatic activities in surface soils and subsoils using various techniques. *Soil Biology and Biochemistry*, **34**, 387–401.
- Tessier L, Gregorich EG, Topp E (1998) Spatial variability of soil microbial biomass measured by the fumigation extraction method, and K-EC as affected by depth and manure application. *Soil Biology and Biochemistry*, **30**, 1369–1377.
- Vance ED, Brookes PC, Jenkinson DS (1987) An extraction method for measuring soil microbial biomass C. *Soil Biology and Biochemistry*, **19**, 703–707.
- Widmer F, Fließbach A, Laczkó E, Schulze-Aurich J, Zeyer J (2001) Assessing soil biological characteristics: a comparison of bulk soil community DNA-, PLFA-, and Biolog™-analyses. *Soil Biology and Biochemistry*, **33**, 1029–1036.
- Winkler JP, Cherry RS, Schlesinger WH (1996) The Q(10) relationship of microbial respiration in a temperate forest soil. *Soil Biology and Biochemistry*, **28**, 1067–1072.
- Xiang SR, Doyle A, Holden PA, Schimel JP (2008) Drying and rewetting effects on C and N mineralization and microbial

activity in surface and subsurface California grassland soils. *Soil Biology and Biochemistry*, **40**, 2281–2289.

Supporting Information

Additional Supporting Information may be found in the online version of this article:

Figure S1. Graphical representation of the experimental design. A detailed description of the design is provide in the Materials and Methods.

Figure S2. Cumulative estimated mineralisation of soil organic C assuming $25 \mu\text{g g}^{-1}$ soil (black solid symbols) of carbonate-C or $10 \mu\text{g g}^{-1}$ soil (open symbols) released over a period of 3 (◆ or ◇), 15 (■ or □) or 51 (● or ○) days for undisturbed samples incubated with ambient O_2 . Assuming $25 \mu\text{g g}^{-1}$ soil of carbonate-C is released rapidly (3 days), C immobilisation lasted 7 days. If released over 15 days, C was mineralised, but then immobilised between days 7 and 15. If $10 \mu\text{g g}^{-1}$ soil were released rapidly (3 days) there was very little mineralisation during the first three days of the incubation. The rather unusual mineralisation curves suggest that either carbonate-C was not released or was released in rather small quantities. The mineralisation curves of the other treatments showed similar temporal changes. Estimated error bars are not presented because it is the form of the mineralisation curves that is of interest.

Please note: Wiley-Blackwell are not responsible for the content or functionality of any supporting materials supplied by the authors. Any queries (other than missing material) should be directed to the corresponding author for the article.