

Faculté des bioingénieurs

Impacts de la biodiversité ligneuse en forêt sur le fonctionnement des écosystèmes aquatiques connectés

Auteur	Juliette Piraux
Promoteur	Quentin Ponette
Lecteurs	Thierry Hance Mathieu Jonard

Année académique 2022 - 2023

Mémoire de fin d'études présenté en vue de l'obtention du
diplôme de Bioingénieur en Sciences et technologies de
l'environnement

REMERCIEMENTS

Je remercie mon promoteur Quentin Ponette pour l'intérêt porté à mon mémoire, à ses conseils et encouragements.

Je remercie mes lecteurs, Thierry Hance et Mathieu Jonard.

Je remercie particulièrement Karine, mais aussi Claudine et Hélène pour leur aide et leurs nombreux conseils. Je remercie aussi Olivier et tous les autres techniciens des sciences forestières qui m'ont aidée dans ce travail.

Enfin, je remercie ma famille et mes amis pour leur soutien et leurs conseils dans ce travail et tout le long de mon parcours étudiant.

TABLE DES MATIÈRES

REMERCIEMENTS	I
TABLE DES MATIÈRES	II
TABLE DES ANNEXES	V
TABLE DES FIGURES	VI
TABLE DES TABLEAUX	VIII
LISTE DES ACRONYMES	IX
CHAPITRE 1 INTRODUCTION	1
1.1 CONTEXTE	1
1.2 OBJECTIFS	2
CHAPITRE 2 ÉTAT DE L'ART	3
2.1 LA DÉCOMPOSITION DE LA MATIÈRE ORGANIQUE	3
2.1.1 Les facteurs régulant la décomposition	4
2.1.2 Les interactions entre les facteurs	9
2.2 BIODIVERSITÉ ET FONCTIONNEMENT DE L'ÉCOSYSTÈME	10
2.2.1 Le réseau TreeDivNet	11
2.2.2 Les résultats de la recherche sur la BEF	12
2.3 DENDROTELMES	15
2.3.1 Description générale	15
2.3.2 La faune spécialisée des dendrotelmes	16
2.3.3 L'impact de la gestion	17
2.3.4 Les systèmes aquatiques et la décomposition de la litière	18
2.3.5 La chimie de l'eau	21

2.3.6	La modélisation des dendrotelmes	23
2.4	QUESTIONS DE RECHERCHE ET HYPOTHÈSES	24
CHAPITRE 3	MATÉRIELS ET MÉTHODES	26
3.1	L'EXPÉRIENCE FORBIO	26
3.1.1	Milieu physique	27
3.1.2	Dispositif expérimental	29
3.2	CONFECTION ET INSTALLATION DES MICROCOSMES	31
3.2.1	Microcosmes	31
3.2.2	Gradient de diversité	32
3.2.3	Sachets de litière	33
3.2.4	Mise en place et maintenance	34
3.3	CARACTÉRISATION DES ARBRES CIBLES ET DE LEUR ENVIRONNEMENT	35
3.3.1	Arbres cibles	35
3.3.2	Environnement	36
3.4	CARACTÉRISATION DES MICROCOSMES	37
3.4.1	Collecte des sachets et détermination de la perte de masse	37
3.4.2	Paramètres limnologiques	38
3.4.3	Composition des invertébrés	40
3.5	ANALYSES ET TRAITEMENTS DE DONNÉES	41
3.5.1	Perte de masse de la litière	41
3.5.2	Limnologie et environnement	43
3.5.3	Communauté des macroorganismes	44
CHAPITRE 4	RÉSULTATS	45
4.1	PERTE DE MASSE DES LITIÈRES FOLIAIRES	45
4.1.1	Effet taille de maille	45
4.1.2	Effet composition	46
4.1.3	Effet groupe fonctionnel	48
4.1.4	Effet mélange	49

4.2	LIMNOLOGIE ET DÉTRITUS	51
4.2.1	Corrélations entre variables	51
4.2.2	Analyse en composante principale	52
4.2.3	Relation entre composition chimique et type de peuplement	54
4.3	BIOLOGIE	56
4.3.1	Distribution des effectifs selon les groupes	56
4.3.2	NMDS	57
4.3.3	Abondance et caractéristiques du peuplement	58
CHAPITRE 5 DISCUSSION		60
CHAPITRE 6 CONCLUSION		64
BIBLIOGRAPHIE		65
ANNEXES		79

TABLE DES ANNEXES

Annexe 1 : Parcelles et microcosmes à niveau de richesse de 1 du site FORBIO Gedinne.....	79
Annexe 2 : Parcelles et microcosmes à niveau de richesse de 4 du site FORBIO Gedinne.....	79
Annexe 3 : Moyennes des pertes de masse de litière en fonction de la composition spécifique utilisées dans la prédiction de la perte de masse des litières mélangées	80
Annexe 4 : Boîtes moustaches et tests t de la différence entre les valeurs observées et attendues de pertes de masse de la litière des peuplements mélangés	80
Annexe 5 : Tableau des corrélations des variables physico-chimiques, environnementales et de perte de masse de la litière	81
Annexe 6 : Tableau des corrélations des variables physico-chimiques, environnementales et de perte de masse de la litière	82
Annexe 7 : Résultats des tests de comparaison de la moyenne par la méthode de Benjamini et Hochberg de l'effet de la composition spécifique sur la perte de masse de la litière	83
Annexe 8 : Statistiques de l'ouverture du couvert forestier dans les différents peuplements de l'expérience	84

TABLE DES FIGURES

Figure 1 : Facteurs influençant la décomposition de la litière foliaire (adapté de (Berg & McClaugherty, 2020; Chamier, 1987; Desie et al., 2023; García-Palacios et al., 2013; Joly et al., 2017; Setiawan et al., 2016; Sierra et al., 2015))	4
Figure 2 : Évolution de la durée de décomposition de la litière en fonction du rapport C/N (Ponette, 2010) (adapté de (Hättenschwiler, 2005))	6
Figure 3 : Évolution de la vitesse de décomposition de la litière en fonction du rapport lignine/N (Ponette, 2010) (adapté de (Melillo et al., 1982))	7
Figure 4 : Effets potentiels du mélange sur la performance de l'écosystème (Verheyen & Branquart, 2010)	10
Figure 5 : Réseau TreeDivNet à travers cinq écorégions © TreeDivNet	12
Figure 6 : Dendrotelme (Bütler et al., 2020)	15
Figure 7 : Premier modèle conceptuel de la décomposition de la litière dans les cours d'eau proposé par Cummins et Peterson (1974) (Gessner et al., 1999)	19
Figure 8 : Produits issus de la décomposition de la litière dans les cours d'eau (Gessner et al., 1999)	20
Figure 9 : Sites et parcelles du projet FORBIO © FORBIO-UCLouvain	27
Figure 10 : Sous-sites et parcelles du site FORBIO de Gedinne © FORBIO-UCLouvain	30
Figure 11 : Exemple de parcelle à trois espèces du site FORBIO de Gedinne © FORBIO-UCLouvain	31
Figure 12 : Microcosme	31
Figure 13 : Parcelles utilisées dans l'expérience microcosmes à FORBIO Gedinne	32
Figure 14 : Litières et sachets utilisés dans l'expérience microcosme FORBIO Gedinne	33
Figure 15 : Perte de masse de la litière (%) en fonction de la taille de la maille	45
Figure 16 : Perte de masse de la litière en fonction de la composition spécifique de la litière et du peuplement	46
Figure 17 : Perte de masse de la litière en fonction de la composition spécifique de la litière en peuplements purs	47
Figure 18 : Perte de masse de la litière en fonction de la proportion de résineux dans la litière initiale	48
Figure 19 : Perte de masse de la litière (%) en fonction du niveau de richesse du peuplement	49

Figure 20 : Corrélations entre paramètres physico-chimiques de l'eau, l'environnement et la perte de masse de la litière des microcosmes	51
Figure 21 : Position des variables physico-chimiques des microcosmes dans les dimensions 1 et 2 de l'ACP.....	53
Figure 22 : Position des microcosmes dans les dimensions 1 et 2 de l'ACP des variables physico-chimiques.....	53
Figure 23 : Fréquence d'observation des macroorganismes des microcosmes	56
Figure 24 : NMDS de la matrice des distances (Bray-Curtis) des individus observés dans les microcosmes	57
Figure 25 : Résultats des modèles linéaires généralisés expliquant l'abondance des macroorganismes en fonction de la composition spécifique	59

TABLE DES TABLEAUX

Tableau 1 : Caractéristiques des sites FORBIO (Verheyen et al., 2013)	28
Tableau 2 : Traits fonctionnels des espèces du site FORBIO de Gedinne (Verheyen et al., 2013)	29
Tableau 3 : Variance de la perte de masse de la litière associée à la maille, l'espèce et l'interaction de la maille et l'espèce, résultats du test ANOVA Type II.....	45
Tableau 4 : Effet de la composition spécifique du peuplement sur la perte de masse de la litière, résultats du test ANOVA Type II	46
Tableau 5 : Effets de la composition spécifique sur la perte de masse des litières en peuplements mélangés, résultats du test ANOVA Type II.....	47
Tableau 6 : Effets de la composition spécifique sur la perte de masse des litières en peuplements purs, résultats du test ANOVA Type II.....	47
Tableau 7 : Effet de la proportion de résineux sur la perte de masse de la litière	48
Tableau 8 : Effet de la richesse du peuplement sur la perte de masse de la litière, résultats du test ANOVA Type II.....	49
Tableau 9 : Tests t à un échantillon de la différence entre les valeurs observées et attendues de la perte de masse de la litière des peuplements mélangés.....	50
Tableau 10 : Modèle linéaire mixte de l'effet de la proportion de résineux et du niveau de richesse des peuplements sur les coordonnées des individus	55
Tableau 11 : Résultats des modèles linéaires généralisés expliquant l'abondance des macroorganismes en fonction de la composition spécifique, du niveau de richesse et de la proportion de résineux	58

LISTE DES ACRONYMES

BEF – Biodiversité et fonctionnement de l'écosystème

MOD – Matière organique dissoute

COD – Carbone organique dissout

MOPF – Matière organique particulaire fine

MOP – Matière organique particulaire

Anammox – Oxydation anaérobie de l'ammonium

FORBIO – Forest biodiversity and ecosystem functioning

BELSPO – Politique scientifique fédérale belge

IRM – Institut royal météorologique de Belgique

ANOVA – Analyse de la variance

ACP – Analyse en composante principale

NMDS – Positionnement multidimensionnel non métrique

CWM - Community weighted mean

Chapitre 1 INTRODUCTION

1.1 CONTEXTE

Lorsque l'on se promène en forêt, il est commun de retrouver de petites cavités d'eau à la jonction des branches d'un arbre. Nul ne se serait douté que ces cavités soient habitées par une abondance de microorganismes et quelques macroorganismes spécialisés. Et pourtant, le travail d'une centaine d'années de recherches s'intéresse à ces cavités, communément appelées « dendrotelmes » (dendron = arbre, telma = mare). Ces années de recherches ont pu élucider la façon dont ces microhabitats fonctionnent d'un point de vue écologique. Elles ont permis également de comprendre un peu mieux comment l'empreinte de l'homme influence ces habitats. Ce mémoire s'inscrit d'ailleurs dans cette lignée d'articles portant sur l'impact de la gestion forestière sur les dendrotelmes.

Un sujet très récent de la recherche forestière s'est attaché à évaluer l'impact de la diversité fonctionnelle et de la richesse ligneuse sur la productivité, la résilience et le processus de décomposition lié au recyclage des nutriments. Des réseaux étudiant ces effets à large échelle se sont construits, tel est le cas du plus grand réseau d'expérience sur la biodiversité, TreeDivNet. Si la recherche a permis d'affirmer que la diversité ligneuse améliore la productivité et la résilience, elle est plus contrastée sur le sujet de la décomposition. D'autre part, ces recherches se sont toujours concentrées sur un écosystème bien défini dans l'espace. Qu'en est-il d'effets de la diversité sur un écosystème à ses limites ? Comment cela influence-t-il la décomposition, les paramètres physico-chimiques et la communauté des macroorganismes ? Cet écosystème c'est bien celui des dendrotelmes, introduits plus tôt. C'est un écosystème aquatique (temporaire) imbriqué dans un écosystème terrestre.

1.2 OBJECTIFS

L'objectif principal de ce travail est de quantifier l'impact de la diversité ligneuse, en termes de richesse et de composition spécifique sur le fonctionnement des dendrotelmes.

Pour répondre à cette question, 80 dispositifs censés modéliser les dendrotelmes ont été fixés sur des arbres dans dix types de peuplements de l'expérience belge sur le fonctionnement de l'écosystème et la biodiversité (FORBIO) à Gedinne du 30 mai 2022 au 1^{er} septembre 2022. Ces peuplements comprenaient une ou quatre espèces parmi le hêtre, le chêne, l'érable, le mélèze et le douglas. Les dispositifs ont été remplis d'eau de pluie. Deux sachets contenant de la litière foliaire des espèces présentes dans le peuplement ainsi qu'un bâton permettant aux macroinvertébrés d'y accéder y ont été rajoutés. Les dispositifs ont été laissés à leur propre évolution pendant toute la durée de l'expérience. Des mesures prises sur le terrain et en laboratoire s'en sont suivies et ont été analysées pour répondre à la problématique principale.

Ce travail est structuré en six chapitres. À la suite de cette courte introduction, le second chapitre présente une analyse de la recherche concernant la décomposition, l'étude de la biodiversité et du fonctionnement de l'écosystème. Les dendrotelmes y sont également présentés. La section se termine par la présentation des hypothèses liées à la problématique. Le chapitre trois présente l'expérience qui a été menée, les mesures qui ont été prises. Il présente également la façon avec laquelle les mesures ont été traitées pour répondre à la problématique. Les résultats des analyses sont présentés dans le quatrième chapitre. Ils sont interprétés et mis en relation les uns avec les autres dans la discussion au chapitre cinq. La conclusion est formulée au sixième chapitre.

Chapitre 2 ÉTAT DE L'ART

2.1 LA DÉCOMPOSITION DE LA MATIÈRE ORGANIQUE

La composition élémentaire de la matière organique comprend du C, H, O, N, P, S, des alcalins et alcalino-terreux (K, Na, Ca, Mg,...) et des métaux (Al, Mn, Zn, Fe,...) (Blume et al., 2016). Toutes les parties de l'arbre sont faites de polysaccharides (cellulose, hémicellulose, pectine, amidon), de lignine, de protéines et d'autres composés azotés (ADN), de lipides (cutine) et de tannins et d'autres polyphénols, mais en quantités différentes (Blume et al., 2016).

La litière aérienne composée de feuilles chez les angiospermes ou d'aiguilles chez les gymnospermes tombe de l'arbre et est alors transformée par le processus de décomposition.

La décomposition est définie par des mécanismes physiques, chimiques et biologiques.

La fragmentation physique de la matière organique est contrôlée par des cycles de conditions abiotiques changeantes (Berg & McClaugherty, 2020). Les transformations chimiques comprennent des processus d'oxydation et de condensation (Berg & McClaugherty, 2020). Les facteurs biologiques incluent l'ingestion et la digestion, ainsi que l'activité enzymatique extracellulaire (Berg & McClaugherty, 2020).

La décomposition est en majorité contrôlée par des microorganismes et se fait sous des réactions de métabolisme aérobiques (Berg & McClaugherty, 2020). Les microorganismes libèrent du CO₂ par la respiration.

Les transformations de la matière organique qui ont lieu durant le processus de décomposition ne sont pas toujours liées de manière linéaire à la perte de masse de la litière (Berg & McClaugherty, 2020).

La décomposition dans le sol peut être définie par deux catégories de processus qui surviennent de manière simultanée. La première concerne la minéralisation et l'humification de la lignine, de la cellulose et des autres composés de la litière par une succession de microorganismes. La deuxième concerne la lixiviation des composés solubles le long du profil de sol où le carbone et l'azote sont progressivement minéralisés ou immobilisés (Coûteaux et al., 1995).

La décomposition de la litière est le processus principal de circulation de la matière et de transformation d'énergie dans les écosystèmes terrestres (Desie et al., 2023 ; Zhao et al., 2022). En conséquence, elle influence la productivité de la plante, la fertilité du sol, la composition des communautés d'espèces et le stockage du carbone dans le sol (Berg & McClaugherty, 2020 ; Bradford et al., 2016; Mun & Lee, 2020). Des réseaux trophiques dépendent et sont construits sur le processus de décomposition (Berg & McClaugherty, 2020). La décomposition de la litière dans le sol fait donc l'objet de nombreuses recherches dans l'étude du fonctionnement des écosystèmes.

2.1.1 Les facteurs régulant la décomposition

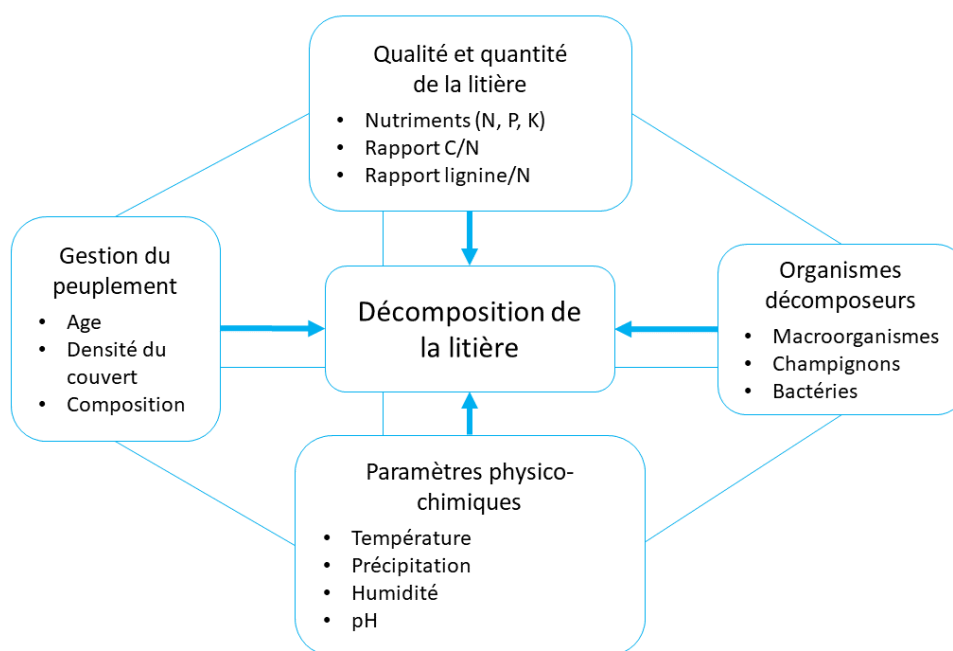


Figure 1 : Facteurs influençant la décomposition de la litière foliaire (adapté de (Berg & McClaugherty, 2020; Chamier, 1987; Desie et al., 2023; García-Palacios et al., 2013; Joly et al., 2017; Setiawan et al., 2016; Sierra et al., 2015))

De manière générale, la dégradation de la litière est contrôlée par son environnement physico-chimique, par la qualité de la litière et par la composition de la communauté des décomposeurs (Aerts, 1997; Hättenschwiler et al., 2005; Setiawan et al., 2016). L'importance de ces différents facteurs a été comparée dans plusieurs études.

Le climat et les décomposeurs

Pendant longtemps, le climat a été considéré comme le facteur le plus important, à large échelle, influençant la décomposition de la litière (Bradford et al., 2016; Fanin et al., 2020).

Ceci vient probablement du fait que dans des conditions d'humidité et de température optimale, le processus de décomposition n'est pas limité par l'énergie ou les nutriments (Fanin et al., 2020). Le taux d'humidité intervient également dans la capacité à lixivier les composés solubles. Une plus grande humidité augmente la lixiviation de ces composés dans le sol et accélère alors cette étape du processus de décomposition dans le sol (Fanin et al., 2020).

Cela peut être également dû au fait que des conditions de température et d'humidité élevées stimulent l'activité des microorganismes et des macroorganismes (García-Palacios et al., 2013; Sierra et al., 2015; Wall et al., 2008).

Des températures négatives limitent l'activité des microorganismes du sol (Sierra et al., 2015). De la même manière, la sécheresse tend à diminuer l'activité microbienne et particulièrement celles des bactéries (Cruz-Paredes et al., 2021).

Les macroorganismes jouent également un rôle dans la décomposition (Prather et al., 2013). Il a été observé à large échelle que les macroorganismes du sol augmentent le taux de décomposition dans les climats tropicaux et tempérés (García-Palacios et al., 2013; Wall et al., 2008). Par contre, elle a des effets neutres dans des conditions de température et d'humidité qui limitent l'activité biologique (García-Palacios et al., 2013 ; Wall et al., 2008).

Le travail de Bradford et al. (2016) remet en question l'importance relative du climat par rapport à d'autres facteurs. Les analyses des résultats des précédentes études n'auraient pas pris en compte les facteurs locaux (Bradford et al., 2016). Ceci a survécu par erreur le rôle du climat dans la décomposition, à l'échelle globale (Bradford et al., 2016).

La qualité de la litière

Après de nombreuses études sur l'influence du climat, un nouveau paradigme émerge au sein de la communauté scientifique. À l'échelle globale, la qualité de la litière est alors considérée comme le facteur le plus important régulant directement la décomposition de la litière, en forêt, comme dans les cours d'eau (Cornwell et al., 2008; Fanin et al., 2020; Parton et al., 2007; D. Zhang et al., 2008; M. Zhang et al., 2019).

La qualité de la litière est souvent définie par son taux de nutriments, son taux de carbone soluble et son taux de lignine (Fanin et al., 2020). Généralement, de la litière à faible rapport C/N et lignine/N accélère l'activité microbienne et se décompose plus rapidement (Figure 2 ; Figure 3) (Setiawan et al., 2016). Il s'agit de litière dite « de haute qualité ».

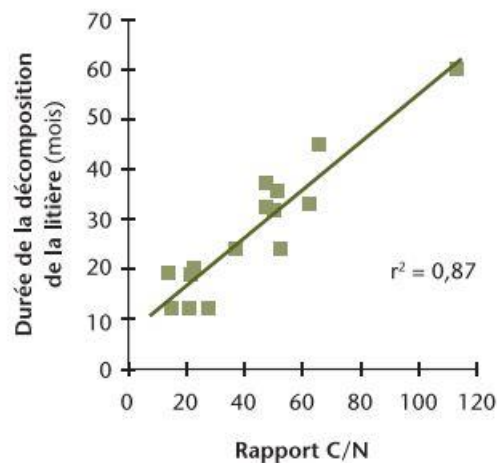


Figure 2 : Évolution de la durée de décomposition de la litière en fonction du rapport C/N (Ponette, 2010) (adapté de (Hättenschwiler, 2005))

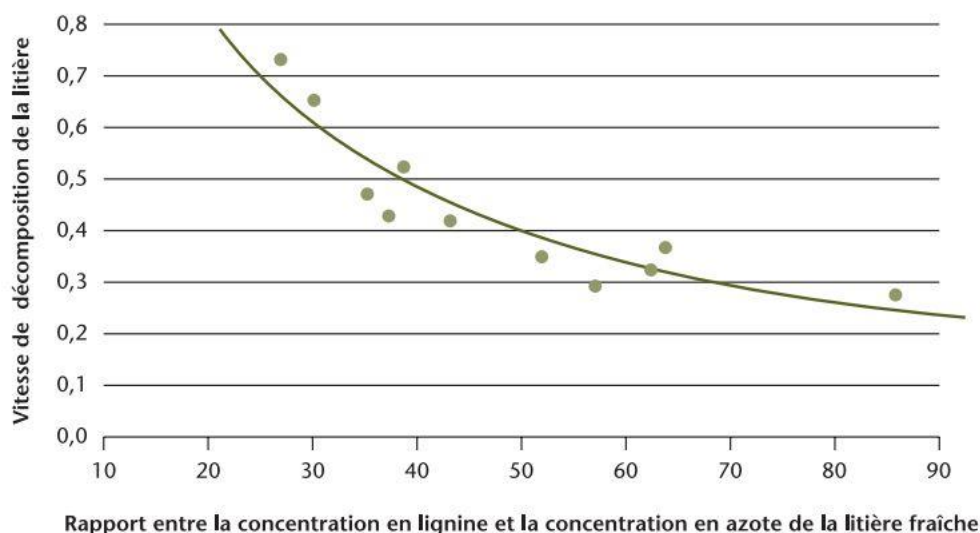


Figure 3 : Évolution de la vitesse de décomposition de la litière en fonction du rapport lignine/N (Ponette, 2010) (adapté de (Melillo et al., 1982))

À grande échelle, la qualité de la litière expliquerait 70,2 % de la variation de la décomposition de la litière (D. Zhang et al., 2008). D'autre part, la minéralisation de l'azote est contrôlée par sa concentration initiale dans les tissus, indépendamment du climat, de conditions édaphiques ou de la composition de la communauté microbienne (Liao et al., 2022; Parton et al., 2007).

L'identité de l'arbre, l'espèce et le génome font varier la qualité de la litière (Berg & McClaugherty, 2020; Cornwell et al., 2008; Hättenschwiler, 2005). Ainsi, le taux de lignine est plus élevé chez les gymnospermes que chez les angiospermes. Par contre, le taux d'azote est plus élevé chez les angiospermes que chez les gymnospermes. On peut dire que les gymnospermes ont aussi une qualité de litière moindre par rapport aux angiospermes (Desie et al., 2023). D'autre part, on remarque généralement que le hêtre commun (*Fagus sylvatica*) se décompose plus lentement que le chêne sessile (*Quercus petraea*) et l'érable sycomore (*Acer pseudoplatanus*) (Cortez, 1998; Cotrufo et al., 1998; Hättenschwiler, 2005; Rehschuh et al., 2021). Cela peut être dû à son contenu généralement plus élevé en lignine qui est plus difficilement décomposable. Il s'agit de généralités, car la composition chimique de la litière peut également varier au sein d'une même espèce (Hättenschwiler, 2005).

La gestion du peuplement

Considérer l'impact de certains facteurs à large échelle, tels que le climat, simplifie le modèle et renvoie une version erronée de ce qui se passe à des échelles plus petites (Bradford et al., 2014). Il faut considérer l'environnement direct de la décomposition de la litière.

La composition spécifique, l'âge du peuplement et sa densité influencent notamment les paramètres physico-chimiques et la qualité de la litière, ce qui impacte également la décomposition de la litière (Desie et al., 2023).

L'identité de l'arbre intervient dans les caractéristiques du microclimat, de la disponibilité de l'eau et du recyclage des nutriments (Augusto et al., 2015). Les conifères ont un feuillage dense et interceptent davantage d'eau de pluie (Farley et al., 2005). Ceci résulte en des sols plus secs en surface (Desie et al., 2023; Farley et al., 2005). La dynamique de la perte de la litière est également différente entre les gymnospermes et les angiospermes. Les gymnospermes produisent de la litière aérienne sous forme d'aiguilles qui se font emporter moins loin par le vent que les larges feuilles des angiospermes (Rothe et al., 2002).

Les facteurs responsables de la décomposition peuvent également changer selon l'âge du peuplement (Desie et al., 2023 ; Trogisch et al., 2016). Suivant l'âge du peuplement, la structure de la canopée, la qualité de la litière et sa quantité varie et impacte le processus de décomposition (Trogisch et al., 2016). D'autre part, dans les jeunes peuplements, les communautés des microorganismes et des invertébrés dans le sol n'ont pas encore eu le temps de s'adapter à leur environnement et à la qualité de la litière environnante (Desie et al., 2023). Des différences à ce niveau peuvent s'effacer entre espèces pour les jeunes peuplements.

Les caractéristiques chimiques du milieu de décomposition

Le pH influence la décomposition dans les cours d'eau. Dans les cours d'eau, la vitesse de décomposition est plus élevée dans des milieux à pH plus élevé que des pH très acides (<5,5) (Chamier, 1987).

Dans le sol, le pH influence également la dynamique de la matière organique et la communauté des microorganismes (Berg & McClaugherty, 2020).

La structure du sol impacte également la rétention du carbone. Un sol contenant beaucoup d'argiles retient mieux le carbone (Berg & McLaugherty, 2020).

2.1.2 Les interactions entre les facteurs

À l'image du processus de décomposition, les facteurs qui le régulent sont également complexes et peuvent interagir entre eux (Berg & McLaugherty, 2020).

Avec la qualité de la litière

Les facteurs responsables de la décomposition peuvent changer en fonction de la qualité de la litière (Bradford et al., 2016). Ainsi, une litière de haute qualité est contrôlée davantage par des facteurs de température et d'humidité alors que la litière de basse qualité est contrôlée davantage par la disponibilité d'azote (Fanin et al., 2020).

Avec l'identité de l'arbre et son âge

D'autre part, il y a une relation entre l'identité de l'arbre et son âge avec la décomposition de la litière. Plus un couvert composé en majorité par des gymnospermes vieillit, plus il y a une faible décomposition de la litière (Desie et al., 2023). Les effets bénéfiques, tels qu'un bon pouvoir tampon sur la température et la bonne rétention d'humidité, sur la décomposition procurée par les jeunes couverts de gymnospermes ont tendance à s'effacer avec le temps (Desie et al., 2023; Petraglia et al., 2019; S. Zhang et al., 2022). Au fur et à mesure du temps, la composition chimique du sol va avoir tendance à changer. Il y aura une acidification du sol et une modification de la disponibilité des nutriments et de la communauté microbienne (Coûteaux et al., 1995; Desie et al., 2023).

Selon l'état d'avancement de la décomposition

Enfin, les facteurs qui contrôlent la décomposition de la litière peuvent dépendre de l'état d'avancement du processus en lui-même (Berg & McLaugherty, 2020).

Des différences dans la composition chimique de la litière peuvent avoir lieu entre litières structurellement différentes, aux dernières étapes de sa décomposition, en raison de l'activité des organismes décomposeurs (Wickings et al., 2012). En effet, la succession des communautés des microorganismes et des nématodes responsables de la décomposition change tout au long du

processus de décomposition (Voříšková & Baldrian, 2013 ; Wang et al., 2004). L'utilisation de sachets de litières à mailles de tailles différentes permet d'évaluer le rôle de différents microorganismes et invertébrés sur la décomposition, mais efface aussi une partie des connaissances sur la diversité et la succession de ces communautés au cours du temps (García-Palacios et al., 2016; Gessner et al., 1999).

De la même façon, l'importance du climat à l'échelle locale sur la décomposition est à même de changer selon l'étape du processus (García-Palacios et al., 2016). Les facteurs biotiques peuvent avoir un impact relativement plus important que les changements abiotiques au début de la décomposition et cette tendance peut s'inverser à mesure que la décomposition avance (García-Palacios et al., 2016).

2.2 BIODIVERSITÉ ET FONCTIONNEMENT DE L'ÉCOSYSTÈME

Les effets de la diversité sur le fonctionnement des écosystèmes peuvent être définis par la contribution qui ne peut pas être expliquée simplement par l'addition des contributions relatives des espèces. Ces effets peuvent être synergiques ou antagonistes. Un effet synergique amène à de meilleures performances de l'écosystème (ex. en termes de production de biomasse), alors qu'un effet antagoniste conduit à une réduction des performances de l'écosystème (Figure 4). Ils peuvent être expliqués par l'effet de complémentarité ou par l'effet de sélection. (Gessner et al., 2010)

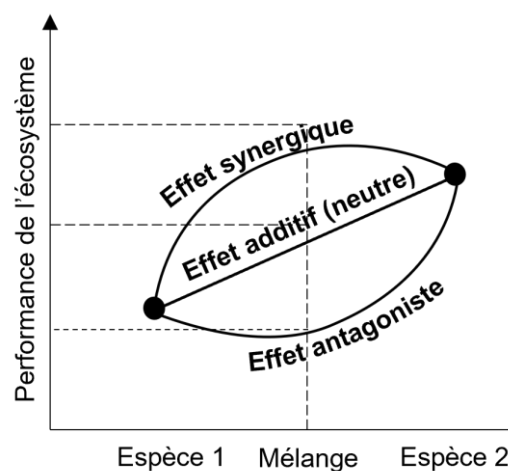


Figure 4 : Effets potentiels du mélange sur la performance de l'écosystème (Verheyen & Branquart, 2010)

La complémentarité regroupe l'ensemble des différences entre espèces, groupes fonctionnels ou génotypes qui peuvent augmenter le fonctionnement de l'écosystème (Barry et al., 2019). Ils sont expliqués par trois aspects qui différencient les espèces (Barry et al., 2019) :

- (1) La différenciation des niches qui se traduit par la répartition des ressources en nutriments, de l'espace, et la phénologie ;
- (2) La capacité à modifier son environnement pour faire bénéficier les effets à d'autres espèces, appelée la facilitation abiotique ;
- (3) Les interactions avec d'autres niveaux trophiques par rétroaction biotique.

La répartition des ressources, la facilitation abiotique et la rétroaction biotique constituent les origines des effets de la complémentarité (Barry et al., 2019).

L'effet de sélection se traduit par une contribution inégale des espèces à un processus du fonctionnement de l'écosystème. Il résulte de l'effet d'échantillonnage des cultures mélangées et reflète l'effet de la dominance des espèces au sein d'un mélange (Fox, 2005). En peuplement mélangé, il y a de plus grandes chances qu'une espèce soit dominante et résulterait en une altération de la productivité de l'écosystème (Fargione et al., 2007; Loreau & Hector, 2001).

Suite au constat de perte de biodiversité à l'échelle mondiale, de nombreuses recherches se sont concentrées sur l'impact de la biodiversité dans les forêts sur le fonctionnement de l'écosystème (Millennium Ecosystem Assessment, 2005 ; Verheyen & Branquart, 2010).

2.2.1 Le réseau TreeDivNet

À partir des années 2000, des expériences, dont l'environnement biotique et abiotique est contrôlé, ont émergé. Ces expériences se sont alliées pour construire le plus grand réseau international d'expériences sur la diversité forestière, appelé « TreeDivNet ».

L'objectif du réseau TreeDivNet est d'étudier la relation entre la diversité ligneuse et le fonctionnement de l'écosystème à travers plusieurs biomes et de transmettre ses connaissances à la gestion et la politique forestière. Les variables étudiées à travers ce réseau sont la richesse spécifique, la diversité fonctionnelle, la diversité génétique, la diversité phylogénétique et l'homogénéité.

Aujourd'hui le réseau compte 29 expériences réparties sur 51 sites et les régions boréales, tempérées, méditerranéennes, tropicales et subtropicales du globe (Figure 5). Au total, 1 239 576 arbres ont été plantés sur 859 ha. Cela fait de TreeDivNet le plus grand réseau mondial d'expériences sur la biodiversité.



Figure 5 : Réseau TreeDivNet à travers cinq écorégions © TreeDivNet

2.2.2 Les résultats de la recherche sur la BEF

L'ensemble des recherches sur la relation entre la biodiversité et le fonctionnement de l'écosystème (BEF) a permis une expansion et une meilleure compréhension de la théorie de l'écologie et de la gestion des écosystèmes (Duffy et al., 2017; Hooper et al., 2012; Scherer-Lorenzen et al., 2022). Aujourd'hui, les recherches sur la BEF se multiplient en réaction à la pression des changements globaux menaçant les écosystèmes.

Plus d'une vingtaine d'années de recherche ont permis d'affirmer que la diversité des espèces conduit à des écosystèmes plus productifs en termes de biomasse, et plus stables face aux perturbations abiotiques et biotiques (Tilman et al., 2014). Les peuplements mélangés abritent une plus grande biodiversité (Messier et al., 2022). Ils offrent une plus large variété de fonctions et de services écosystémiques (Messier et al., 2022).

Les effets de la biodiversité se retrouvent à travers l'ensemble de la chaîne trophique (Gessner et al., 2010; Handa et al., 2014).

La diversité accrue des microorganismes et macroorganismes décomposeurs montre constamment un taux de décomposition plus élevé que ce soit dans le sol que dans les cours d'eau (Srivastava et al., 2009).

À l'inverse, l'impact de la diversité des arbres sur la décomposition de la litière est contrasté, avec des effets synergiques, additifs et antagonistes, que ce soit dans les écosystèmes terrestres et aquatiques (Desie et al., 2023; Gessner et al., 2010; Hättenschwiler et al., 2005; Hooper et al., 2005).

Hooper et al. (2005) constatent que le processus de décomposition dans le sol semble être davantage influencé par les caractéristiques fonctionnelles de l'espèce dominante du peuplement que par le nombre d'espèces présentes. Ainsi la décomposition est plus influencée par la composition chimique de la litière ou par la phénologie de l'espèce que par la diversité, ce qui rejoint le constat global de l'importance de la qualité de la litière évoquée précédemment (Hooper et al., 2005).

Joly et al. (2017) rejoignent les propos de Hooper et al. (2005). Dans le cas où des effets non additifs de la diversité sur la décomposition de la litière sont observés, ceux-ci sont corrélés à la composition spécifique, plutôt que par le nombre d'espèces (Joly et al., 2017). La richesse spécifique a expliqué une faible variation positive de la perte de masse de la cellulose contrairement au bois. Ce constat est confirmé à l'échelle intercontinentale par Desie et al. (2023). La richesse spécifique des peuplements a expliqué moins d'un pourcent de la variation de la perte de masse de la litière (Desie et al., 2023).

Par contre, Joly et al. (2017) ont observé que les paramètres du microclimat tels que la densité de la canopée et le taux de précipitation par degrés-jour avec la proportion d'arbres sempervirents dans le peuplement étaient plus importants pour expliquer leur modèle sur la décomposition du bois et de la cellulose. Joly et al. (2017) concluent donc que la diversité des espèces ligneuses modifie indirectement la décomposition par la modification de l'environnement. D'autant plus, les paramètres de microclimat seraient plus important que le macroclimat à l'échelle continentale de l'Europe (Joly et al., 2017).

Desie et al. (2023) rajoutent que l'identité du peuplement influence la décomposition de la litière aérienne, et particulièrement celle de moins bonne qualité. Un peuplement mélangé composé d'espèces aux impacts sur leur environnement contrasté (angiospermes, gymnospermes) accélère la décomposition de litière de moins bonne qualité (Desie et al., 2023).

La diversité ligneuse influence également la communauté des décomposeurs (Joly et al., 2017). En plus de réagir à la proportion des traits fonctionnels au sein d'un mélange, les décomposeurs peuvent répondre aux différences des traits fonctionnels (Joly et al., 2017). Joly et al. (2017) ont constaté que la CWM (Community weighted mean) et l'hétérogénéité des traits fonctionnels ont expliqué 27 % de la variation de la perte de masse de la cellulose. Cela rejoint également le constat précédent de Hooper et al. (2005) concernant l'importance des caractéristiques fonctionnelles de l'espèce dominante dans la composition du peuplement.

2.3 DENDROTELMES

Au sein de la forêt, différents milieux peuvent coexister. L'un de ces milieux fait l'objet de ce mémoire et regroupe les cavités d'eau aussi appelées « dendrotelmes ».

2.3.1 Description générale



Figure 6 : Dendrotelme (Bütler et al., 2020)

Des cavités se forment à la naissance de branches d'arbres ou à la jonction de plusieurs réitérations du tronc au bois compact et dur. L'eau ruisselle le long du tronc et remplit ces cavités (Dajoz, 2007). Ces cavités, alors appelées « dendrotelmes », font partie de l'un des 47 types de dendromicrohabitats définis par Larrieu et al. en 2018 (Bütler et al., 2020; Larrieu et al., 2018). Le terme dendrotelme vient du grec ancien, de « déndron » signifiant « arbre » et de « telma » signifiant « mare ».

Peu à peu, la matière organique se mélange à l'eau qui s'accumule dans les dendrotelmes. Périodiquement, l'eau s'évapore et recharge le milieu. Contrairement au système sol-plante, les dendrotelmes n'ont pas d'écoulement vers le bas. Ceci crée des environnements particuliers, où seuls certains organismes spécialisés se développent.

Les dendrotelmes se retrouvent communément en Europe de l'Est dans les peuplements de feuillus. Ils sont particulièrement liés au hêtre (Bütler et al., 2020; Larrieu et al., 2012). Le hêtre est

plus à même de former des fourches, propices à la formation de ces microhabitats (Kitching, 1971). D'autres essences telles que le tilleul, le marronnier et le chêne sont aussi favorables à leur formation (Dajoz, 2007). Les résineux et l'orme forment très rarement des dendrotelmes (Dajoz, 2007; Larrieu et al., 2012).

Les dendrotelmes sont aussi très fréquents dans les régions tropicales, chez les Bromeliaceae (Kitching, 1971; Ladino et al., 2019).

L'ouverture des dendrotelmes peut atteindre une dizaine de centimètres jusqu'à 70 cm de diamètre (Kitching, 1971). Les dendrotelmes se développent à toutes les hauteurs de l'arbre, du sol jusqu'au-delà de 12 mètres de hauteur (Kitching, 1971).

Ces habitats temporaires peuvent servir d'abri, de source de nourriture, d'eau ou de lieu de reproduction à d'autres espèces parmi les animaux (oiseaux, mammifères, arachnides, amphibiens, insectes) les végétaux (bryophytes) ou les champignons dans les régions tempérées (Kirsch et al., 2021; Kitching, 1971; Larrieu et al., 2018; Reber et al., 2015). Dans les forêts matures, ils représentent d'importantes sources d'eau, particulièrement dans les forêts où sont absentes d'autres masses d'eau stagnante (Kitching, 1971).

2.3.2 La faune spécialisée des dendrotelmes

Les cavités de manière générale sont surtout utilisées par des larves ou des pupes qui peuvent ensuite se disperser à travers la forêt (Gossner et al., 2016; Kitching, 1971). Les organismes se nourrissent des débris qui se sont accumulés dans les dendrotelmes. La communauté des invertébrés vivants dans les dendrotelmes est de petite taille, probablement en raison de la distance de dispersion limitée que leur offrent ces habitats (Petermann et al., 2016).

Les espèces observées dans les dendrotelmes peuvent être classées en trois groupes selon leur niveau d'association avec les dendrotelmes (Kitching, 1971). Le premier groupe est appelé « Dendrolimnetobionte » et inclut les espèces spécifiques des dendrotelmes. Le deuxième groupe est appelé « Dendrolimnetophile » et considère toutes les espèces qui recherchent les dendrotelmes, mais de manière non exclusive. Le dernier groupe est appelé « Dendrolimnetoxène », il fait référence à tous les organismes qui se retrouvent dans ces habitats par accident et qui ne se retrouvent pas systématiquement dans les communautés. (Dajoz, 2007; Kitching, 1971)

Une étude menée dans deux sites expérimentaux du « Biodiversity Exploratories Project » au sud et dans la région centrale de l'Allemagne recense 37 espèces d'invertébrés faisant partie des dendrolimnetobiontes et des dendrolimnetophiles dans 199 dendrotelmes (Gossner et al., 2016). Une espèce d'invertébré faisait partie de l'ordre des Coléoptères, les 36 autres faisaient partie de l'ordre des Diptères. Ils s'agissaient de microphages suspensivores, de détritivores de détritus fin, de macrosaprophages et de prédateurs facultatifs (Gossner et al., 2016). (Gossner et al., 2016)

Il y a aussi une grande abondance d'individus dendrolimnetoxènes. Parmi les 48 006 invertébrés retrouvés dans les 199 dendrotelmes dans l'étude de Gossner (2016), 41 146 invertébrés étaient des dendrolimnetoxènes. Parmi ces invertébrés, des Oribates, des Dermaptères, des Acariens, des Collembolles, des Diplopodes, des Gastéropodes, des Isopodes et des Oligochètes ont été observés avec des différences selon la hauteur du dendrotelme et selon le site expérimental. Le diamètre du dendrotelme, la nature de son fond et la hauteur à laquelle il se situe dans l'arbre sont déterminants pour la faune hébergée (Reber et al., 2015).

2.3.3 L'impact de la gestion

L'abondance et la richesse des communautés d'invertébrés vivants dans les dendrotelmes dépendent de la quantité de litière foliaire et des détritus, leur taille et les propriétés de l'eau (Gossner et al., 2016; C. Paradise, 2004; C. J. Paradise, 2000; C. J. Paradise & Kuhn, 1999; Petermann & Gossner, 2022; Yee & Juliano, 2007). La qualité des apports de la matière organique a été peu étudiée (Petermann & Gossner, 2022).

Les intervalles de précipitation et le réchauffement de la température semblent également être responsables de la structure des communautés vivants dans les dendrotelmes (Bernabé et al., 2018; Ptatscheck & Traunspurger, 2015).

D'autre part, puisque la distance de dispersion des dendrotelmes est limitée, le développement futur des larves qui y émergent dépend de leur environnement extérieur (Kitching, 1971). Ils ont besoin d'un environnement propice pour leurs besoins d'alimentation (Kitching, 1971).

Les communautés vivant dans les dendrotelmes dépendent donc de la structure de la forêt par l'intermédiaire de la gestion qui y est entretenue (Gossner et al., 2016; Petermann et al., 2016).

Les effets de la gestion peuvent être directs ou indirects. Les effets directs de la gestion peuvent être une plus modification de la densité d'arbres et des tailles de couronnes, des arbres d'âges plus ou moins homogènes, une plus faible diversité des arbres (Petermann et al., 2016). Les effets indirects de la gestion comprennent une altération des niveaux de lumière, de plus grandes perturbations et des changements dans les communautés de plantes et d'animaux (Petermann et al., 2016).

Tous ces effets de la gestion intensive de la forêt diminuent l'abondance et la richesse spécifique, modifient la composition de la communauté d'insectes, la chimie de l'eau et le contenu en détritiques (Gossner et al., 2016; Petermann et al., 2016).

La présence de l'homme a toutefois un impact positif sur le taux de formation des dendrotelmes. Le taux de formation des dendrotelmes augmente dans des forêts gérées en comparaison aux forêts non gérées d'une centaine d'années (Courbaud et al., 2022; Larrieu et al., 2012). En effet, les dendrotelmes se forment souvent suite à la coupe d'une tige jumelle, nécessitant alors une certaine présence de l'homme.

Les dendrotelmes apparaissent pour la première fois sur un arbre quand il est de petite taille. La probabilité qu'un dendrotelme se forme diminue avec le diamètre à hauteur de poitrine (Courbaud et al., 2022). Les arbres de petites tailles sont aussi plus sensibles aux perturbations et aux stress qui sont responsables de la formation de cavités (Courbaud et al., 2022).

2.3.4 Les systèmes aquatiques et la décomposition de la litière

Comme tout écosystème aquatique, l'entrée de la litière est primordiale pour maintenir son fonctionnement (Scherer-Lorenzen et al., 2022). La principale source d'énergie des communautés vivant dans les dendrotelmes provient des feuilles en décomposition (Bütler et al., 2020). L'azote est particulièrement limitant pour le développement des larves d'insecte (Dajoz, 2007).

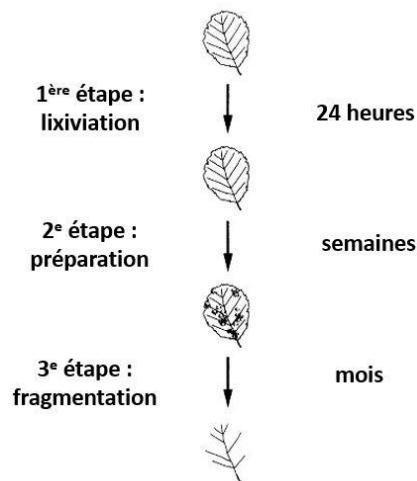


Figure 7 : Premier modèle conceptuel de la décomposition de la litière dans les cours d'eau proposé par Cummins et Peterson (1974) (Gessner et al., 1999)

En 1974, Cummins et Petersen proposent un premier modèle conceptuel de la décomposition de la litière dans les cours d'eau (Figure 7). Celui-ci considérait trois étapes définies temporellement : la lixiviation, la préparation, et la fragmentation.

Ce modèle a été critiqué par Gessner et al. (1999). Les auteurs avaient relevé trois caractéristiques problématiques de ce modèle. D'abord, le fait de considérer des étapes bien définies dans le temps était biaisé. Les étapes peuvent avoir lieu de manière simultanée (Gessner et al., 1999). D'autre part, le rôle clé de la décomposition était attribué aux détritivores. L'étape de traitement était considérée comme une préparation de la litière pour permettre aux détritivores de la fragmenter. Cette étape a été introduite par le constat que les détritivores ont une plus grande croissance dans des litières qui ont eu une bonne « préparation » microbienne (Graça, 2001). Toutefois, les microorganismes jouent un rôle dans la décomposition et devraient être considérés de manière plus directe dans le modèle (Gessner et al., 1999). Enfin, le modèle s'est focalisé exclusivement sur la perte de masse (Gessner et al., 1999). Les fractions organiques et inorganiques ont été ignorées (Gessner et al., 1999).

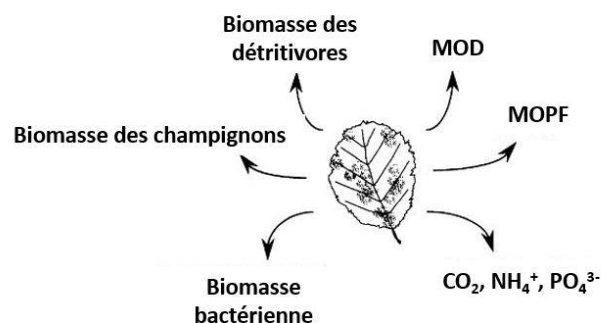


Figure 8 : Produits issus de la décomposition de la litière dans les cours d'eau (Gessner et al., 1999)

Gessner et al (1999) proposent alors un modèle qui se concentre sur les facteurs régulant de la décomposition et sur les produits issus de la décomposition.

Le nouveau modèle considère six voies principales (Figure 8).

Ainsi, l'étape de lixiviation peut être assimilée à la production de matière organique dissoute (MOD). La MOD représente la fraction de la matière organique en dessous de $0,45 \mu\text{m}$. La MOD comprend le carbone organique dissout (COD) et d'autres éléments dissous présents dans la matière organique telle que l'hydrogène, l'azote et l'oxygène notamment. On considère que le COD représente 50 % de la matière organique dissoute (Moody & Worrall, 2017). Il est constitué de virus, d'une petite fraction de bactéries, d'acide humique, d'acide fulvique et de composés simples tels que les glucides, les lipides et d'autres carbohydrates (Pinheiro et al., 2021). Il émerge de la lixiviation de la litière foliaire dans les cours d'eau (Abril et al., 2016).

L'étape de traitement se retrouve dans l'établissement de la biomasse bactérienne et des champignons. Au lieu de considérer uniquement la préparation de la litière par les microorganismes pour les détritivores, la biomasse microbienne est prise en compte à part entière dans le nouveau modèle. Les microorganismes peuvent aussi provoquer une perte de masse de la litière.

Enfin, l'étape de fragmentation se retrouve dans la fraction de la matière organique particulaire fine (MOPF) qui peut provenir de l'action des détritivores, des cellules de la feuille libérées par les pectinases microbiennes, des conidies des hyphomycètes aquatiques, des bactéries isolées et des fragments d'hyphes (Gessner et al., 1999). Il s'agit de la matière organique d'une taille située au-delà de la fraction de $45 \mu\text{m}$ et jusqu'à 1 mm .

Le fait que les microorganismes et les macroorganismes contribuent à la décomposition illustre aussi l'existence de relations de facilitation entre les deux communautés. Au lieu d'avoir leur activité séparée dans le temps, les deux communautés agissent de manière simultanée (Gessner et al., 1999). Ceci donne l'opportunité d'interactions entre les deux communautés (Bernabé et al., 2018; Gessner et al., 1999).

2.3.5 La chimie de l'eau

Les paramètres chimiques des dendrotelmes sont largement différents des autres milieux aquatiques d'eau douce.

Oxygène dissous

Les dendrotelmes sont des milieux aquatiques caractérisés par une faible oxygénation de l'eau, donnant alors des conditions plutôt anoxiques (Schmidl et al., 2008). Ce paramètre limite la décomposition de la litière par les hyphomycètes (Medeiros et al., 2009).

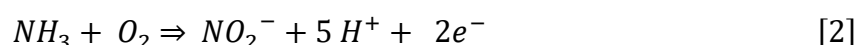
La disponibilité en oxygène dépend également de la température. La température détermine la capacité à transporter l'oxygène (Kitching, 2000). Elle est également liée à la décomposition et à la productivité des microorganismes qui sont en compétition pour l'oxygène (section 2.1.1 ; (Kitching, 2000)).

Formes minérales de l'azote

L'azote organique de la matière organique est transformé en ammoniac par des microorganismes en conditions anaérobies et aérobies. Le pool d'ammoniac peut également être approvisionné par l'excrétion d'ammoniac des macroinvertébrés.

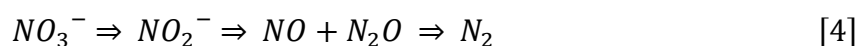
Les microorganismes sont responsables de l'ensemble des transformations de l'azote.

En conditions aérobies, l'ammoniac est oxydé en nitrate par une série de réactions (Équation 2 ; Équation 3).



L'oxygène est consommé pour nitrifier l'azote de la matière organique. Sans réoxygénation du milieu, l'oxygène devient limitant pour la production de nitrates et de nitrites.

Les nitrates et les nitrites sont eux aussi limitants pour la nitrification et pour l'oxydation anaérobie de l'ammonium (anammox). Peu de nitrate est disponible pour sa réduction par dénitrification (Équation 4) comme peu de nitrite est disponible pour son oxydation par anammox (Équation 5).



Une étude menée sur 50 dendrotelmes au sud de l'Allemagne met en évidence de hautes teneurs en nitrates et en ammonium dans les dendrotelmes comparés aux autres milieux aquatiques d'eau douce (Schmidl et al., 2008). Les valeurs moyennes étaient de 8,74 mg/l pour le nitrate et de 5,40 mg/l pour l'ammonium. C'est également le cas d'une autre étude sur 50 dendrotelmes au centre de l'Allemagne qui trouve des valeurs de 22,6 mg/l de nitrate et 4,68 mg/l pour l'ammonium (Gossner et al., 2016). Cela met en évidence le caractère eutrophique et extrêmement concentré de ces milieux.

pH

Le taux d'acidité des dendrotelmes est plutôt variable, allant d'acide à légèrement basique (Kitching, 2000). C'est ce qui a été observé dans les études des 50 dendrotelmes au sud et au centre de l'Allemagne (Gossner et al., 2016; Schmidl et al., 2008). L'eau de la majorité des dendrotelmes avait des valeurs de pH comprises entre 6,5 et 7,0 et une médiane de 6,3 respectivement. La gamme complète des valeurs de pH allait de 4,65 à 7,57 et de 4,10 à 8,50 respectivement.

Cette variabilité peut être expliquée par la réaction du pH aux changements provoqués par la dilution lors de précipitations, par le ruissellement le long des tiges des arbres qui emporte des minéraux avec l'eau, par l'apport de litière et par l'activité du biote qui y vit (Kitching, 2000). La source d'acidité de l'eau peut provenir également des dépôts atmosphériques par l'eau de pluie et par l'eau ruisselant le long des tiges d'arbres (C. J. Paradise & Dunson, 1998). Le pH des dendrotelmes dans les régions les plus exposées aux dépôts atmosphériques est plus acide (C. J. Paradise & Dunson, 1998).

Autres anions

Les taux de phosphates dans l'étude des 50 dendrotelmes d'Allemagne étaient également plus élevés que dans les autres milieux d'eaux douces (Schmidl et al., 2008). Ils peuvent provenir des sécrétions des invertébrés ou d'autres organismes.

Les sulfates et les chlorures dans les dendrotelmes trouvent leur origine dans les dépôts atmosphériques.

2.3.6 La modélisation des dendrotelmes

Les dendrotelmes peuvent être imités sous forme d'un dispositif appelé « microcosme », un récipient rempli d'eau attaché à un arbre.

Ce type de dispositif a d'abord été critiqué par Stephen R. Carpenter dans son article « Microcosm Experiments have Limited Relevance for Community and Ecosystem Ecology » (Carpenter, 1996). Selon l'auteur, le choix de la durée et de l'échelle des expériences de microcosmes déforme ou écarte des caractéristiques importantes des communautés et des écosystèmes. Certains organismes ou processus s'y déroulent tellement rapidement qu'ils peuvent atteindre des taux irréalistes (Carpenter, 1996). Les microcosmes ne permettraient pas de vérifier des effets de manière quantitative. Le fait de choisir une taille de microcosme et une durée d'expérience exclut par défaut certains systèmes écologiques représentatifs des dendrotelmes.

Strivastava et al (2004) publient un article sur l'utilité des microcosmes naturels pour la recherche sur l'écologie. Ils rejoignent les propos de Carpenter sur la notion de quantification des effets testés. Selon eux, les microcosmes artificiels ne permettent pas de vérifier l'importance des effets testés, mais bien leur occurrence.

L'un des avantages des microcosmes est la petite taille de tels dispositifs qui peuvent alors être répliqués à grande échelle. Cela peut expliquer pourquoi ils ont déjà été largement utilisés dans la compréhension des fondamentaux de l'écologie et pourquoi ils se retrouvent utiles dans l'évaluation des problèmes écologiques globaux (Abril et al., 2016; Benton et al., 2007; Schädler et al., 2005). Ils ont également déjà été utilisés pour tester les effets de changements et de choix de gestion (Petermann et al., 2016).

2.4 QUESTIONS DE RECHERCHE ET HYPOTHÈSES

La théorie de l'écologie suggère qu'un changement de biodiversité dans un écosystème peut se propager à travers ses limites pour influencer le fonctionnement d'autres écosystèmes (Scherer-Lorenzen et al., 2022).

Pourtant, les recherches sur l'effet de la biodiversité sur les écosystèmes se sont souvent concentrées sur des écosystèmes isolés, sans considérer les écosystèmes couplés (Gessner et al., 2010 ; Scherer-Lorenzen et al., 2022).

De la même manière, la recherche sur les dendrotelmes s'est surtout concentrée sur la diversité des décomposeurs, la formation et l'occurrence de ces habitats, en lien avec la gestion des forêts (Petermann & Gossner, 2022).

La question de recherche de ce mémoire est alors « Quels sont les effets d'un changement de richesse et de composition à l'échelle du peuplement et de l'arbre sur le fonctionnement des dendrotelmes ? ».

Pour répondre à cela, une expérience de modélisation des dendrotelmes a été menée entre le 30 mai 2022 et le 2 septembre 2022. Des microcosmes contenant de la litière représentative des peuplements ont été placés dans des peuplements purs et mélangés avec quatre espèces, chaque niveau de richesse comprenant cinq compositions spécifiques différentes. Six hypothèses sont alors formulées.

Hypothèse 1 : La décomposition est due aux activités concertées des macroorganismes et des microorganismes des microcosmes. L'impact des macroorganismes sera évalué en comparant la perte de masse dans des sachets de mailles différentes. Il y aura une plus grande perte de masse dans les sachets de litière à maille grossière en comparaison aux sachets de litière à maille fine.

Hypothèse 2 : La perte de masse de la litière est influencée par la qualité de la litière. Elle sera expliquée par la composition spécifique de la litière. Cet effet sera quantifié par un modèle linéaire de la perte de masse de la litière en fonction de la composition spécifique de la litière des peuplements purs et mélangés.

Hypothèse 3 : Il y aura une plus grande décomposition chez les feuillus que chez les résineux dans les cultures pures. La proportion plus grande de résineux dans le mélange de la litière diminuera la décomposition de la litière. Cet effet sera mesuré par un modèle linéaire de la perte de masse de la litière en fonction de la proportion de masse initiale de résineux dans la litière.

Hypothèse 4 : La décomposition est influencée par la richesse dans les microcosmes. En moyenne, la décomposition est supérieure dans les peuplements mélangés par rapport aux monocultures. Cela sera mesuré par un modèle linéaire de la perte de masse de la litière expliqué par le type de peuplement (mélangé ou pur). Par ailleurs, le mélange d'espèces peut donner lieu à des effets non additifs. Ils seront mesurés par une comparaison entre la perte de masse des litières prédite et observée des litières des peuplements mélangés à partir de la perte de masse des litières en peuplement pur de chaque espèce présente dans le mélange.

Hypothèse 5 : Les paramètres limnologiques de l'eau des microcosmes seront dépendant des paramètres de la litière et du peuplement. Ils dépendront de la composition spécifique de la litière et du peuplement, du type de peuplement (mélangé ou pur) et de la proportion de résineux dans la litière. Ces effets seront mesurés par un modèle linéaire reliant les coordonnées des individus sur les deux premiers axes d'une analyse en composante principale (ACP) des paramètres limnologiques, à ces différents effets. Pour recouper les résultats de la perte de masse, Gessner et.al (1999) proposent aussi de les comparer aux produits des transformations de la litière (Figure 8). Ils seront donc comparés dans un tableau de corrélations.

Hypothèse 6 : La composition spécifique de la litière et du peuplement, le type de peuplement et la proportion de résineux dans la litière impactent l'abondance des macroinvertébrés des microcosmes. Les macroorganismes seront comptés à la fin de l'expérience de modélisation des dendrotelmes dans les peuplements purs et mélangés. Les effets de la composition spécifique, du type de peuplement et de la proportion de résineux seront évalués par des modèles linéaires expliquant l'abondance. Il est attendu que l'abondance de macroorganismes diminue lorsque la proportion de résineux augmente, comme ce qui a été observé tant en laboratoire que sur le terrain (Graça, 2001).

Chapitre 3 MATÉRIELS ET MÉTHODES

L'origine de ce mémoire vient d'une initiative conjointe du réseau TreeDivNet et MICROcosm.

Des microcosmes imitant des dendrotelmes ont été disposés sur des arbres au sein d'une expérience étudiant l'impact de la richesse et de la diversité fonctionnelle.

Le protocole mis en place suit celui proposé par cette initiative conjointe. Elle est coordonnée par Gustavo Romero de l'Université d'État de Campinas (UNICAMP) et par Martin Gossner à l'Institut Fédéral de recherches sur la forêt, la neige et le paysage WSL.

3.1 L'EXPÉRIENCE FORBIO

Le site choisi pour étudier l'impact de la diversité ligneuse sur le fonctionnement et la biodiversité des dendrotelmes était situé à Gedinne, sur l'un des trois sites de l'expérience « FOREst BIODiversity and ecosystem functioning » (FORBIO).

L'expérience FORBIO s'inscrit dans le réseau international d'expériences sur la biodiversité TreeDivNet, avec les 28 autres expériences du réseau.

FORBIO est un projet Cluster financé par BELSPO (Politique scientifique fédérale) entre 2009 et 2012 en Belgique. Ses deux objectifs principaux sont d'apporter des connaissances sur les bénéfices et les inconvénients des peuplements en culture pure et mélangée et de participer à la recherche de l'impact de la diversité des arbres sur le fonctionnement de l'écosystème (Verheyen et al., 2010).

En cela, elle vise à tester trois hypothèses générales (Verheyen et al., 2013) :

1. Le fonctionnement de l'écosystème augmente avec la diversité. La force de cette augmentation dépend de la fonction considérée.

2. Davantage d'espèces sont requises pour optimiser plusieurs fonctions simultanées.
3. Au sein de toutes les fonctions de l'écosystème, l'effet de complémentarité est plus important que l'effet de sélection. Ceci est d'autant plus marqué dans des environnements stressés.

3.1.1 Milieu physique

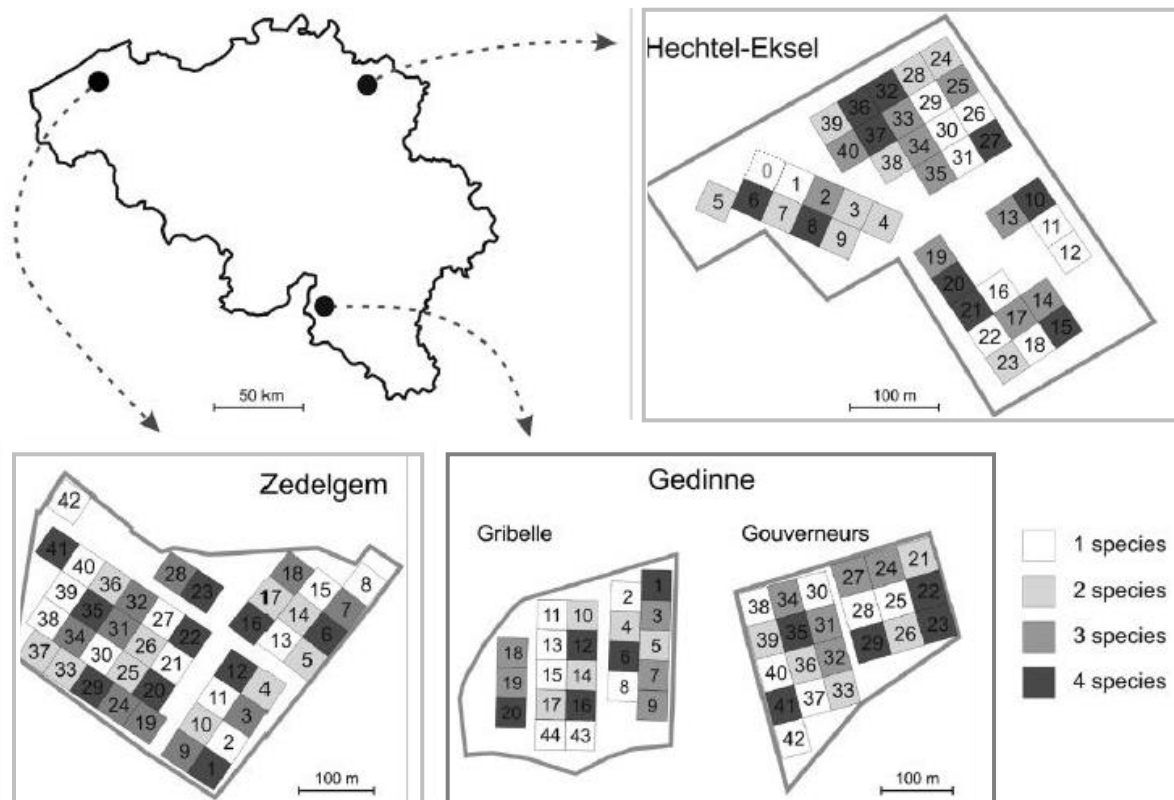


Figure 9 : Sites et parcelles du projet FORBIO © FORBIO-UCLouvain

L'expérience FORBIO est répartie sur trois sites aux propriétés abiotiques et au passé contrastés (Figure 9 ; Tableau 1) (Verheyen et al., 2013).

Les sites se trouvent à Zedelgem, à Hechtel-Eksel en Région flamande et à Gedinne, en Région wallonne.

Zedelgem se situe à proximité de la mer du Nord et est conditionné par un climat plutôt doux. Hechtel-Eksel est localisé au nord-est de la Belgique, en Campine. Gedinne se situe au sud de la Belgique et fait partie de l'écorégion des Ardennes et de la région biogéographique continentale.

En comparaison avec les deux autres sites, à Zedelgem et Heckel-Eksel, Gedinne est conditionné par un climat plus froid et plus pluvieux, ce qui le rend moins favorable à la croissance des arbres (Verheyen et al., 2013).

Tableau 1 : Caractéristiques des sites FORBIO (Verheyen et al., 2013)

Gr : Gribelle ; Go : Gouverneurs ; P : taux de précipitation ; TAM : température annuelle moyenne ; Tf : température moyenne du mois le plus froid ; Tc : température moyenne du mois le plus chaud

Site	Zedelgem	Hechtel-Eksel	Gedinne
Coordonnées	51° 9' N 3° 7' E	51° 10' N 5° 19' E	49° 60' N 4° 59' E (Gr) 49° 59' N 4° 59' E (Go)
Climat	P : 687 mm TAM : 9,4 °C Tf (Jan) : 2,9 °C Tc (Aoû) : 16,3°C	P : 799 mm TAM : 9,0 °C Tf (Jan) : 1,4 °C Tc (Jul) : 16,7°C	P : 1021 mm TAM : 6,9 °C Tf (Jan) : -1,0 °C Tc (Jul) : 14,4°C
Surface	9,5 ha	8 ha	2 * 4,5 ha
Altitude	11-16 m	55-56 m	367-376 m (Gr) 421-426 m (Go)
Type de sol	Sables secs (Zbh / Podzol) à sables limoneux modérément humides (SdP/Gleysol)	Sables secs sur graviers (tZbg / Podzol)	Limons peu caillouteux à drainage favorable (Gbb/Cambisol)
Utilisation du sol précédente	Agriculture (cultures arables)	Plantation de pins depuis 1908	Plantation d'épicéas installée en 1920 coupée à blanc en 2005 Forêt de feuillus avant 1920

Le site de Gedinne est lui-même divisé en deux sous-sites de 4,5 ha (Figure 9). L'un constitue la réplique de l'autre. Le sous-site nommé « Gouverneurs » est séparé par 2 km au sud du sous-site nommé « Gribelle ». La superficie totale du peuplement de Gedinne s'élève à neuf hectares.

L'altitude de Gouverneurs s'élève à 424 m. Gribelle se situe 47 m plus bas (Verheyen et al., 2013).

En ce qui concerne leurs caractéristiques édaphiques, le sol des deux sous-sites est composé de limons caillouteux et à drainage favorable (Gbb – sol limono-caillouteux, à drainage favorable et horizon B structural selon la Carte Numérique des Sols de Wallonie). Le sol est classé comme cambisol selon la classification américaine des sols (Verheyen et al., 2013).

La fraction caillouteuse émane de l'altération de la roche mère faite de schiste et de grès (Verheyen et al., 2013). Quant aux limons, ils proviennent des loess éoliens déposés et mélangés au substrat (Verheyen et al., 2013).

3.1.2 Dispositif expérimental

Cinq espèces d'arbre ont été choisies sur chaque site FORBIO.

Les cinq essences forestières présentes sur le site de Gedinne sont le hêtre commun (*Fagus sylvatica*), le chêne sessile (*Quercus petraea*), l'érable sycomore (*Acer pseudoplatanus*), le mélèze hybride (*Larix x eurolepis*), et le douglas (*Pseudotsuga menziesii*).

Ces espèces ont été sélectionnées selon leur capacité à s'adapter aux conditions des stations, à leur importance économique dans la gestion forestière belge, et selon leur complémentarité physiologique de sorte à maximiser la diversité des traits fonctionnels parmi le pool (Verheyen et al., 2013; Verheyen & Branquart, 2010).

Les traits fonctionnels comprenaient la phénologie des feuilles, le niveau de besoin en lumière des jeunes arbres, la forme de la couronne, le type de système racinaire, la hauteur maximale de l'arbre, l'accroissement maximal moyen sur une année et le rapport C/N de la litière (Tableau 2).

Tableau 2 : Traits fonctionnels des espèces du site FORBIO de Gedinne (Verheyen et al., 2013)

Décid : décidu ; Semp : sempervirent ; - : faible ; +- : intermédiaire ; + : élevé ; ++ : très élevé ; Symp – L : croissance sympodiale à couronne large ; Monop : croissance monopodiale ; Fascic : fasciculaire ; Pivot : pivotant

Espèces	Phénologie des feuilles	Besoin en lumière des jeunes arbres	Forme de la couronne	Système racinaire	Hauteur maximale de l'arbre	Accroissement maximal moyen annuel (m ³ ha ⁻¹ an ⁻¹)	C/N de la litière
<i>F.sylvatica</i>	Décid	-	Symp - L	Fascic	++	+	55,9
<i>Q.petraea</i>	Décid	+	Symp - L	Pivot	+	+-	37,7
<i>A.pseudoplatanus</i>	Décid	+-	Symp - L	Fascic	+	+-	49,1
<i>L.x eurolepis</i>	Décid	++	Monop	Fascic	++	+-	64,9
<i>P.menziesii</i>	Semp	+-	Monop	Fascic	++	++	72,0

À partir des cinq espèces sélectionnées, quatre niveaux de richesse ont été établis, reprenant 1, 2, 3 et 4 espèces différentes. Pour chaque niveau de richesse, 5 compositions différentes ont été constituées (Figure 10).

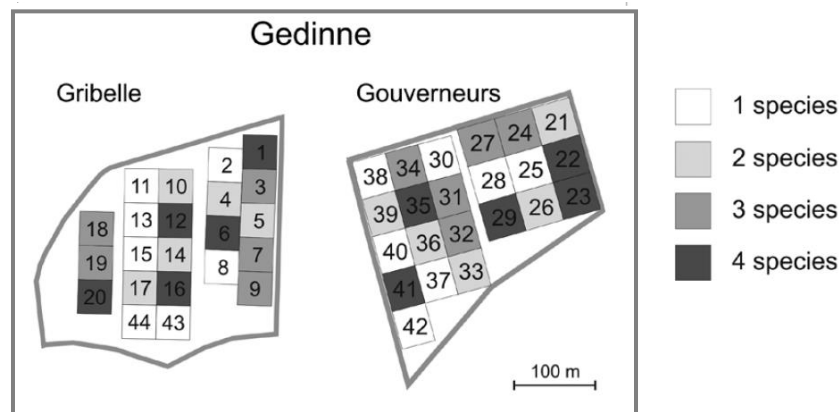


Figure 10 : Sous-sites et parcelles du site FORBIO de Gedinne © FORBIO-UCLouvain

Le site de Gedinne est constitué de 44 parcelles dont 40 parcelles correspondant aux 4 niveaux de richesse croisés aux 5 niveaux de composition spécifique et dupliqués sur deux blocs (Gribelle, Gouverneurs ; Figure 10). Les 4 parcelles additionnelles correspondent à deux monocultures de hêtre de deux provenances différentes, également répliquées dans les deux blocs. Trente-et-une parcelles ont une surface de 42 x 42 m et 784 arbres à l'exception de 13 parcelles qui ont une surface 42 x 37,5 m et 700 arbres.

Étant donné que l'expérience FORBIO a été établie à partir de 2009, les plantations sont actuellement encore jeunes. Les peuplements du site de Gedinne étaient âgés de 12 ans durant l'expérience. Les 44 parcelles ont été plantées durant le mois d'avril et de mai 2010.

Les arbres ont été plantés suivant une grille de 1,50 x 1,50 m, comme les deux autres sites. La densité des peuplements dans chaque parcelle est de 4 444 arbres par hectare. Cette densité a été choisie pour permettre aux interactions inter-arbres de se développer suffisamment rapidement, sans s'éloigner trop fortement des densités pratiquées dans le cadre de la gestion forestière (Verheyen et al., 2013). Initialement, le site de FORBIO-Gedinne comprenait un total de 33 404 arbres.

Les arbres ont été arrangés en petits clusters de 3 x 3 arbres de la même espèce. Cela a été choisi pour favoriser le maintien du mélange en limitant l'impact des interactions interspécifiques (Verheyen et al., 2013).

Dans les parcelles à deux espèces, les clusters ont été arrangés selon une grille en damier.

Dans les parcelles à trois et quatre espèces, les clusters ont été arrangés aléatoirement (Figure 11). Les clusters les plus aux extrémités de la parcelle ne sont pas toujours formés par 3 x 3 arbres (Figure 11).

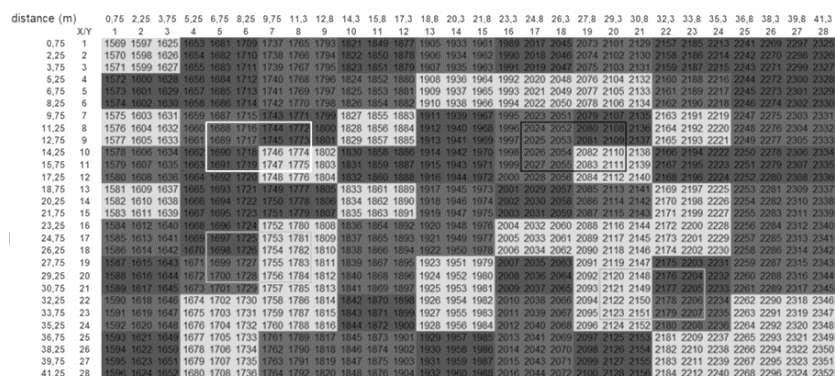


Figure 11 : Exemple de parcelle à trois espèces du site FORBIO de Gedinne © FORBIO-UCLouvain

3.2 CONFECTION ET INSTALLATION DES MICROCOSMES

Les dendrotelmes ont été modélisés par des microcosmes. Ils ont été placés sur des parcelles en monoculture et des parcelles à quatre espèces. Le processus étudié pour quantifier le fonctionnement des microcosmes est la décomposition de la litière.

3.2.1 Microcosmes

Les dendrotelmes ont été modélisés par un dispositif appelé « microcosme » (Figure 12). Les microcosmes étaient constitués d'un contenant en polypropylène d'une hauteur de 14 cm et d'une ouverture de 11 cm. Ils ont été recouverts de papier collant noir pour empêcher la lumière de le traverser et ainsi mimer la cavité d'un arbre.



Figure 12 :
Microcosme

Deux trous ont été percés dans la partie supérieure pour passer l'attache à l'arbre. Deux trous supplémentaires ont été percés à 800 ml de hauteur de sorte à maintenir le volume d'eau à un maximum de 800 ml.

Une paire de baguettes en bois a été ajoutée à chaque microcosme pour permettre aux invertébrés d'y accéder. Chaque microcosme contenait deux sachets de litière forestière provenant des essences présentes dans le dispositif.

Au total, 80 arbres portaient un microcosme.

3.2.2 Gradient de diversité

Dans l'objectif de comparer le fonctionnement et la biodiversité des dendrotelmes selon la diversité ligneuse, seules les parcelles ayant une richesse spécifique d'un et de quatre ont été choisies.

Le site expérimental est donc constitué de dix parcelles sur le sous-site de Gouverneurs et neuf parcelles sur le sous-site de Gribelle.

Niveau de richesse et de composition

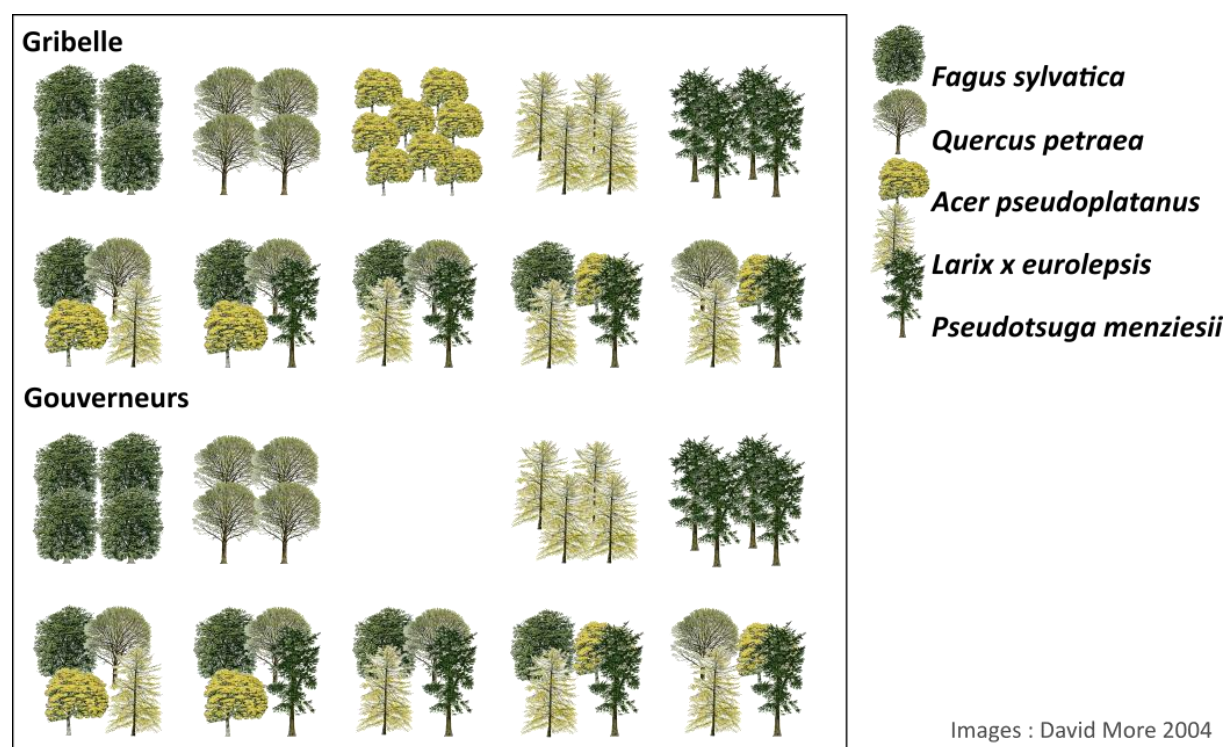


Figure 13 : Parcelles utilisées dans l'expérience microcosmes à FORBIO Gedinne

Neuf parcelles étaient en culture pure avec un niveau de richesse d'un. Il y avait une réplication de chaque espèce parmi le hêtre commun, le chêne sessile, le mélèze hybride et le douglas sur le second

sous-site. La monoculture d'érable n'a pas pu être répliquée sur le sous-site de Gribelle en raison d'un échec à la plantation.

Dix parcelles étaient en culture mélangée à quatre espèces avec un niveau de richesse de quatre. Sur chaque parcelle, une des cinq espèces était manquante. Chaque mélange a été répliqué sur chacun des deux sous-sites.

Sélection des arbres

Quatre arbres ont été sélectionnés dans chaque parcelle pour porter un microcosme, à raison d'un arbre de chaque espèce dans les parcelles mélangées.

Le choix des arbres porteurs de microcosmes a été fait de manière à ne pas disposer de microcosme en lisière de parcelle, ceci pour éviter une trop forte exposition au soleil.

3.2.3 Sachets de litière

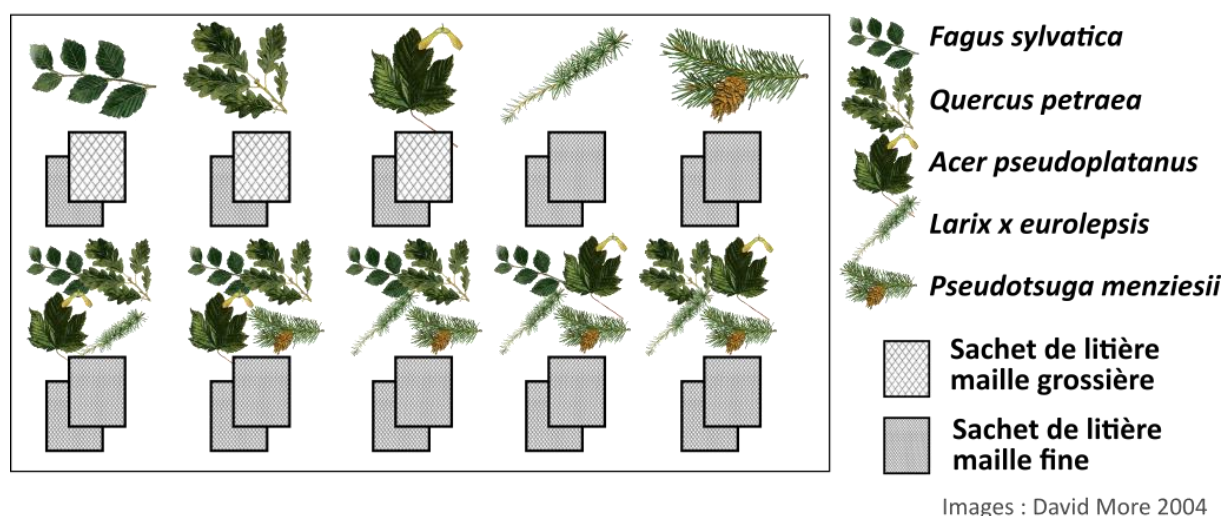


Figure 14 : Litières et sachets utilisés dans l'expérience microcosme FORBIO Gedinne

La litière foliaire utilisée dans les sachets a été récoltée dans les parcelles en culture pure. Les litières ont été récoltées entre août et novembre 2021. Les litières utilisées pour les sachets de Gouverneurs ont été toutes récoltées à Gouverneurs. Les litières utilisées à Gribelle ont été récoltées à Gribelle sauf la litière d'érable, qui a été récoltée à Gouverneurs.

Les feuilles ont été séchées à 60 °C pendant 48 heures. Elles ont ensuite été pesées pour introduire 1 g sec de litière foliaire dans chaque sachet.

Les sachets ont été faits à partir de filet de polyester. Le filet de polyester a été découpé pour suivre des dimensions de 8 x 6 cm pour chaque sachet.

Deux mailles de filet ont été utilisées. Un filet avait une maille de 1,45 mm et un autre filet avait une maille de 0,105 mm. Les différentes tailles de mailles ont été utilisées pour évaluer la perte de masse due aux microorganismes et aux invertébrés. Le filet à maille de 0,105 mm a été utilisé pour les sachets des litières de douglas et de mélèze pour éviter que les aiguilles ne sortent des sachets.

Seize sachets par composition différente ont été confectionnés (4 microcosmes/parcelle * 2 sachets/microcosmes * 2 répliqués).

Les sachets des cultures pures contenaient environ 1 g sec de litière foliaire de la seule espèce présente sur chaque parcelle. Pour les compositions pures de chêne, d'érable et de hêtre, huit sachets avaient une maille de 1,45 mm et les huit autres avaient une maille de 0,105 mm. Pour les compositions pures de mélèze et de douglas, les 16 sachets avaient uniquement une taille de maille de 0,105 mm.

Les sachets des cultures mélangées contenaient environ 0,25 g sec de litière de toutes les espèces présentes sur chaque parcelle. Pour toutes les compositions, les seize sachets avaient une maille de 0,105 mm.

3.2.4 Mise en place et maintenance

Les microcosmes ont été installés le 30 mai 2022. Cette date a été choisie, car c'est à partir de ce moment que le climat est le plus propice au développement des invertébrés. Les températures sont hautes et permettent le développement des larves.

Sur chaque parcelle, quatre microcosmes ont été attachés à quatre arbres à 1,50 mètre de hauteur, à l'exception d'une parcelle en culture pure d'érable, sur le sous-site de Gouverneurs qui comportait huit microcosmes.

Les microcosmes ont été positionnés vers l'ouest de sorte à pouvoir recevoir de l'ombre et de la lumière.

Ils ont ensuite été remplis par 800 ml d'eau de pluie collectée à Louvain-la-Neuve. Ce moment correspond au T_0 de l'expérience.

Le 26 juillet 2022, après 42 jours d'expérience, une visite du site expérimental a montré que 17 microcosmes manquaient leur sachet de litière ou leur bâton. Ils ont été remplacés dans les microcosmes à l'exception de deux sachets d'un peuplement mélangé de chêne, d'érable, de mélèze et de douglas, qui n'ont pas été retrouvés dans et alentour au microcosme.

L'eau des microcosmes s'était complètement évaporée dans 68 des 80 microcosmes. L'été 2022 a été plus chaud, sec et ensoleillé par rapport à la normale (IRM, 2022 b). L'IRM note que le mois de juillet 2022 est le 2^e mois le plus sec depuis le début des relevés à la station d'Uccle (IRM, 2022a). De juin à août 2022, le cumul de précipitation était compris entre 100 et 120 mm dans la région de Gedinne. Ceci représente entre 40 et 50 % de la normale saisonnière calculée sur la période de 1991 à 2020 (IRM, 2022 b).

Le 26 et le 29 août 2022, à 88 et 91 jours d'expérience, les microcosmes ont été remplis d'eau déminéralisée, en l'absence d'une réserve d'eau de pluie collectée sur le site.

3.3 CARACTÉRISATION DES ARBRES CIBLES ET DE LEUR ENVIRONNEMENT

3.3.1 Arbres cibles

Les arbres qui portaient des microcosmes faisaient tous partie des cinq espèces présentes à l'expérience FORBIO de Gedinne.

Le hêtre commun est indigène en Belgique, comme le chêne sessile et l'érable sycomore. C'est une espèce à croissance sympodiale. Il a une croissance tardive à vitesse moyenne (*Fichier écologique des essences*, 2021). Le hêtre est tolérant à l'ombrage. Il développe un couvert dense.

Le chêne sessile est la seule espèce avec un système racinaire de type pivotant parmi les quatre autres espèces sélectionnées. Il a un enracinement profond. Sa croissance est précoce et lente (*Fichier écologique des essences*, 2021). Il a une faible tolérance à l'ombrage. Il développe un couvert léger.

L'érable sycomore a une croissance précoce et rapide. L'érable sycomore est assez tolérant à l'ombrage. Il forme un couvert épais s'éclaircissant avec l'âge (*Fichier écologique des essences*, 2021).

Larix x eurolepsis est un hybride entre le mélèze d'Europe et le mélèze du Japon découvert en Écosse en 1900 (*Fichier écologique des essences*, 2021). Il est héliophile strict et ne tolère pas la concurrence latérale. Le mélèze hybride a une croissance juvénile, rapide et précoce (*Fichier écologique des essences*, 2021). Il forme un couvert léger, à feuilles caduques (*Fichier écologique des essences*, 2021).

Le Douglas vient d'Amérique du Nord et a été introduit en Belgique à la fin du 19^e siècle (*Fichier écologique des essences*, 2021; More & Koenig, 2006). Il a une croissance soutenue. Au stade juvénile, il est peu tolérant à l'ombrage et supporte un couvert supérieur léger uniquement pendant quelques années (*Fichier écologique des essences*, 2021).

Le diamètre à 1,30 m a été recensé sur un échantillon représentatif lors d'une campagne de mesure entre 2022 et 2023 au site FORBIO de Gedinne. Le diamètre moyen à 1,30 m était de 147 mm pour le mélèze, de 93 mm pour le douglas, de 69 mm pour le chêne, de 60 mm pour le hêtre et de 49 mm pour l'érable.

3.3.2 Environnement

L'ouverture de la canopée dans les quatre directions cardinales a été mesurée à 1,50 mètre de l'arbre portant le microcosme, à l'aide d'un densiomètre sphérique convexe mis à hauteur du microcosme. La mesure a été prise en comptant le nombre de carrés de « lumière » (sans couvert intercepté) ou d'« ombre » (avec couvert intercepté). Le nombre de carrés de lumière a été converti en nombre de carrés d'ombre en soustrayant le nombre de carrés d'ombre à 96 (le nombre total de carrés du densiomètre) (Équation 1).

$$Lumière [-] = 96 - Ombre \quad [1]$$

Ensuite, les valeurs de carrés de lumière ont été multipliées à 1,04 pour obtenir le pourcentage d'ouverture de la canopée (Équation 2).

$$Ouv_{canopée} [\%] = Lumière * 1,04 \quad [2]$$

La moyenne arithmétique des quatre valeurs a été calculée pour obtenir une valeur unique pour chaque microcosme.

3.4 CARACTÉRISATION DES MICROCOSMES

Les microcosmes ont été collectés après 95 jours d'expérience à Gribelle et après 96 jours d'expérience à Gouverneurs. L'expérience s'est terminée le 1^{er} septembre 2022 à Gribelle et 2 septembre 2022 à Gouverneurs.

3.4.1 Collecte des sachets et détermination de la perte de masse

Tous les sachets de litière ont été récupérés à l'exception des deux sachets manquants du peuplement mélangé de chêne d'érable, de mélèze et de douglas (section 3.2.4).

Les sachets de litière ont été conservés dans des sachets en papier. Ils ont été ensuite préséchés dans leur sachet en papier pour les conserver. Il a été supposé que la décomposition des détritiques s'est arrêtée.

Les sachets de litière ont été mis à l'étuve à 65 °C pendant 120 heures. Ils ont ensuite été déposés dans un dessiccateur avant d'être pesés avec une balance à quatre décimales.

La masse des sachets en plastique a été mesurée indirectement avant l'expérience et a été supposée comme constante pour retrouver le poids de la litière contenue dans les sachets (Équation 3 ; Équation 4). Toutes les masses du sachet et de la litière ont été mesurées avec une balance à quatre décimales. Les litières ont été pesées sans distinction des espèces dans les peuplements mélangés.

$$m_{sachet} [g] = m_{litière+sachet \text{ à } T_0} - m_{litière \text{ à } T_0} \quad [3]$$

$$m_{litière \text{ à } T_f} [g] = m_{litière+sachet \text{ à } T_f} - m_{sachet} \quad [4]$$

La perte de masse des détritiques (%) s'établit alors telle que l'équation suivante.

$$PM [\%] = \frac{m_0 - m_f}{m_0} * 100 \quad [5]$$

La notation m_0 représente la masse de litière avant l'expérience (T_0) après être passée à l'étuve à 60 °C pendant 48 heures et par le dessiccateur. Elle correspond à la différence entre la masse du sachet de litière et la masse du sachet en plastique. De la même façon, la notation m_f représente la masse de la litière à la fin de l'expérience (T_f) après être passée à l'étuve à 65 °C pendant 120 heures et par le dessiccateur.

Chaque sachet de litière a été caractérisé par sa proportion de résineux. Elle a été définie comme la proportion de masse sèche initiale de résineux par rapport à la masse sèche initiale de la litière totale du sachet.

$$Rési [\%] = \frac{m_{ores}}{m_0} * 100 \quad [6]$$

3.4.2 Paramètres limnologiques

Analyse chimique sur le site expérimental

Avant de collecter l'eau et les sachets des microcosmes, le taux d'oxygène dissous dans la solution a été mesuré sur le site à l'aide d'une sonde optique FDO 925. Cette mesure a été prise sur le site avant toute autre manipulation pour éviter la réoxygénation de l'eau.

Conservation

La solution restante de chaque microcosme a été transvasée dans un bidon en plastique HDPE d'un litre. Ces bidons avaient été pesés en amont avec une balance à deux décimales. Les 80 bidons avec la solution ont été conservés en chambre froide, à 4 °C.

Ultérieurement, d'autres mesures ont été prises en laboratoire pour chaque microcosme. Toutes les solutions ont été conservées dans les mêmes bidons en plastique HDPE dans la chambre froide à 4 °C après chaque manipulation.

Analyses chimiques en laboratoire

L'entièreté de la solution restante des microcosmes a été filtrée une fois à 500 µm, puis une seconde fois à 250 µm, avec des tamis métalliques.

Ensuite, un sous-échantillon homogène de 100 ml de la solution filtrée à 250 µm a été préparé avec un tube gradué.

Le sous-échantillon a alors été filtré deux fois à vide pour obtenir une solution filtrée à 0,45 µm. Il a d'abord été filtré à 8 µm pour ensuite être filtré à 0,45 µm. Les filtres utilisés étaient un filtre sans cendres Whatman 40 à 8 µm de porosité et un filtre à membrane de cellulose à 0,45 µm de porosité. Les deux filtrations ont été réalisées à l'aide d'une fiole à vide et d'un entonnoir Büchner.

La conductivité de la solution a été mesurée avec un conductimètre d'une sonde VWR C011. Cette mesure a été prise avant la mesure du pH pour éviter la contamination de la solution par les ions K^+ de la sonde.

La teneur en carbone organique dissous a été quantifiée par un analyseur TOC L à 0,1 ppm de précision.

La concentration en nitrates, de nitrites et d'ammonium ont été mesurés avec un chromatographe ionique de 0,01 ppm de précision.

La concentration en anions sulfates, chlorure et phosphates ont également été mesurés par chromatographie ionique.

Le protocole de base suggérait de mesurer le carbone organique chromophorique dissous. Il a été mesuré par l'absorbance à 350 nm à l'aide d'un spectrophotomètre UV-3100 PC. La longueur d'onde de 350 nm est largement utilisée pour mesurer le taux de carbone organique chromophorique dissous (Spencer et al., 2009). Une partie des échantillons n'a pas pu être mesurée, l'analyse d'absorbance a été réalisée sur 59 des 80 échantillons d'eau des microcosmes.

Quantité de détrit

Les dépôts des deux premières filtrations ont été pesés de sorte à déterminer la quantité de matière organique à deux fractions différentes.

La première filtration a été faite avec un tamis d'une maille de 500 μm . La matière organique d'une taille supérieure à 500 μm a été transférée sur un filtre sans cendres Whatman 41 disposé dans un entonnoir Büchner, au-dessus d'une fiole à vide.

La deuxième filtration a été faite avec un tamis d'une maille de 250 μm . La matière organique particulaire fine comprise entre 0,5 mm et 0,25 mm a également été transférée sur un filtre sans cendres Whatman 41 disposé dans un entonnoir Büchner, au-dessus d'une fiole à vide.

Les filtres ont été mis à l'étuve à 65 °C pendant 72 heures. Ils ont été mis dans un dessiccateur puis ils ont été pesés à l'aide d'une balance à quatre décimales.

Volume d'eau

La mesure du volume d'eau restant à la fin de l'expérience a été réalisée en pesant les bidons d'eau filtrée à 250 µm.

Les bidons ont été laissés à température ambiante pendant 24 heures pour que l'eau atteigne la masse volumique de 1 g/cm³. Les bidons avec l'eau ont été pesés à l'aide d'une balance à deux décimales.

La masse retenue suit la notation $m_{\text{bidon+eau}}$. La masse du bidon pesé avant la récolte des microcosmes suit la notation m_{bidon} .

En émettant l'hypothèse que l'eau est à 20 °C, sa masse volumique (ρ) vaut 1 g/cm³. Le volume d'eau final (V_f) suit l'équation suivante.

$$V_f[\text{ml}] = (m_{\text{bidon+eau}} - m_{\text{bidon}}) * \rho \quad [7]$$

3.4.3 Composition des invertébrés

Lors de la filtration de l'eau avec le tamis de 500 µm, les invertébrés ont été prélevés du tamis et conservés dans des pots remplis d'éthanol à 99 % dans la chambre froide à 4 °C.

Les invertébrés ont été observés à l'aide d'un stéréomicroscope modulaire Leica MZ6. Les organismes entiers ont été comptés et identifiés, sauf dans le cas où la partie restante de leur corps permettait de les identifier.

Les insectes non aquatiques ont été déterminés jusqu'à la famille en utilisant le livre « Clé d'identification des principales familles d'insectes d'Europe » (Mignon, 2021).

Les invertébrés aquatiques ont été identifiés à l'aide du livre « Macro-invertebraten en waterkwaliteit : determineersleutels voor zoetwatermacro-invertebraten en methoden ter bepaling van de waterkwaliteit » (Beyens et al., 1991).

3.5 ANALYSES ET TRAITEMENTS DE DONNÉES

Les données ont été encodées dans Excel. Elles ont été utilisées avec la version 4.2.1 de R dans Rstudio.

Tous les modèles utilisés dans les analyses étaient des modèles linéaires mixtes généralisés (Équation 8). Chaque modèle considérait la parcelle comme un effet aléatoire (u). Ils ont été réalisés avec le package lme4 de R.

$$y_i = \beta_0 + \beta_1 x_i + u_i + \epsilon_i \quad [8]$$

Des distributions normales ont été utilisées pour modéliser toutes les variables dépendantes à l'exception de l'abondance de macroorganismes qui a été modélisée par une distribution Gamma.

Les résidus des modèles ont été testés à la normalité des résultats par le test Shapiro-Wilks du package rstatix et à l'homogénéité de la variance par visualisation des valeurs résiduelles en fonction des valeurs ajustées.

Les analyses suivant les modèles linéaires mixtes généralisés ont été réalisées avec le package lmerTest de R.

3.5.1 Perte de masse de la litière

La perte de masse est considérée comme le processus traduisant la décomposition de la litière dans les microcosmes.

Deux échantillons ont été écartés des analyses en raison de leurs valeurs négatives de perte de masse jugée comme des valeurs aberrantes. Les deux valeurs appartenaient à un peuplement de hêtre et à un peuplement mélangé de chêne, d'érable, de mélèze et de douglas. Elles étaient de -5,74 % et de -26,08 % respectivement.

Le modèle testant l'hypothèse 1 de l'effet de la taille de la maille sur la perte de masse de la litière des monocultures feuillues incluait la composition spécifique du peuplement, la maille et l'interaction maille*peuplement.

Les moyennes des deux groupes (maille fine, maille grossière) ont ensuite été comparées avec un test ANOVA (analyse de la variance) de type II. Aucun test posthoc n'a été réalisé au vu des résultats.

Le modèle testant l'hypothèse 2 de l'effet de la composition spécifique sur la perte de masse de la litière incluait uniquement l'effet de composition spécifique sous forme de facteur qualitatif.

Dans un premier temps, toutes les compositions spécifiques ont été comparées dans un test ANOVA de type II. Étant donné qu'il y a dix niveaux de comparaisons, il est très probable qu'il y ait une erreur de type I lors des comparaisons deux à deux de la moyenne (Jafari & Ansari-Pour, 2019). Autrement dit, il est possible que parmi les différences observées, il y ait de faux positifs.

Pour éviter cela, les p-valeurs ont été ajustées par la méthode de Benjamini et Hochberg qui permet de découvrir les faux négatifs. Cette méthode contrôle le taux de fausses découvertes (False Discovery Rate) (Jafari & Ansari-Pour, 2019). Elle a été effectuée avec le package emmeans de R.

Ensuite, deux modèles ont été réalisés sur les données séparées des peuplements purs et des peuplements mélangés. Les modèles ont été soumis à un test ANOVA de type II, puis à un test post-hoc de comparaisons des moyennes avec la méthode d'ajustement des p-valeurs de Benjamini et Hochberg.

Le modèle testant l'hypothèse 3 de l'effet de la proportion de résineux dans le mélange sur la perte de masse de la litière incluait uniquement la proportion de résineux.

L'hypothèse 4 de l'effet du mélange sur la perte de masse de la litière a été testée dans un premier temps par un modèle linéaire incluant les effets du type de peuplement. Les moyennes des deux groupes (mélangé, pur) ont été comparées par un test ANOVA de Type II. Aucun test posthoc n'a été réalisé au vu des résultats.

Dans un deuxième temps, la nature des effets du mélange (effets additifs vs interactions [positives/négatives]) a été déterminée par le calcul de la perte de masse observée par rapport à la perte de masse attendue de la litière pour chacun des cinq mélanges.

La perte de masse de la litière attendue a été calculée en utilisant les moyennes de perte de masse pour chaque composition spécifique des peuplements purs.

La masse finale attendue de la litière mélangée ($m_{f,att}$) a été calculée à partir de la masse initiale de litière de chaque espèce du mélange ($m_{0,i}$) multipliée par la perte de masse moyenne de chaque espèce en peuplement pur (PM_i) (Équation 10). La perte de masse moyenne de chaque espèce a été calculée par une moyenne arithmétique de la perte de masse des 16 litières des sachets ($n = 16$ sauf pour le hêtre où $n = 15$) (Équation 9).

$$\overline{PM}_i [\%] = \frac{1}{n} * \sum_{i=1}^n PM_i \quad [9]$$

$$m_{f,att} [g] = \sum_{j=1}^4 m_{0,j} * \overline{PM}_j \quad [10]$$

La perte de masse attendue (PM_{att}) suivait alors l'équation 11.

$$PM_{att} [\%] = \frac{m_0 - m_{f,att}}{m_0} * 100 \quad [11]$$

La différence entre la perte de masse attendue par calcul et observée par pesée a été calculée pour chaque litière contenue dans les sachets des peuplements mélangés (Équation 12).

$$PM [\%] - PM_{att} [\%] \quad [12]$$

La normalité des distributions en fonction de chaque composition a été vérifiée par un test de Shapiro-Wilk. Ensuite un test de Student a été effectué par composition avec le package stats de R. Celui-ci a permis d'évaluer si la différence entre la perte de masse attendue et observée était nulle.

3.5.2 Limnologie et environnement

Pour comprendre l'interaction entre variables dans un plan, les corrélations de Spearman ont été calculées entre chaque variable. Ces variables comptent les mesures limnologiques (section 3.4.2), les variables environnementales (section 3.3.2), et la perte de masse de la litière. Elles ont été calculées avec le package stats et présentées avec le package PerformanceAnalytics de R. Les concentrations de NO_2^- et de PO_4^{3-} inférieures à la limite de détection de l'appareil de mesure ($< 0,2$ mg/L) ont été remplacées par des zéros pour les inclure dans le tableau des corrélations et dans l'analyse suivante.

Ensuite, les concentrations des variables de COD, O_2 dissous, NO_3^- , NO_2^- , NH_4^+ et PO_4^{3-} ont été converties en mg et en mg de N et de P respectivement. Les 21 valeurs manquantes d'absorbance ont été estimées par analyse en composante principale itérative avec le package missMDA de R

après avoir estimé le nombre dimensions nécessaires pour celle-ci par itération. La qualité de l'imputation est représentée à l'Annexe 6.

Ensuite, une ACP sur base des variables limnologiques a été effectuée avec le package FactoMineR et Factoshiny. Elle modélisait les 80 microcosmes et les 14 variables limnologiques.

Une valeur extrême a été détectée par l'analyse. Celle-ci contribuait à 89 % à la construction du plan. Elle a alors été retirée. Il s'agissait de l'unique microcosme d'un peuplement pur de hêtre contenant une valeur positive de PO_4^{3-} . L'ACP finale s'est donc opérée sur 79 microcosmes et les 13 variables limnologiques.

Les coordonnées de chaque microcosme sur l'axe 1 et sur l'axe 2 de l'ACP ont été utilisées pour évaluer l'influence de la composition spécifique, du type de peuplement (mélangé, pur) et de la proportion de résineux sur les caractéristiques physico-chimiques des microcosmes.

Les coordonnées de l'axe 1 ont été transformées en ajoutant 4,8 et en prenant la racine carrée des valeurs.

3.5.3 Communauté des macroorganismes

Dans un premier temps, les familles de macroorganismes observées ont été catégorisées selon leur association avec le dendrotelme, comme suggéré par Kitching (1971).

De manière à mieux représenter la structure des différentes familles de macroinvertébrés observées, celles-ci ont été illustrées avec un positionnement multidimensionnel non métrique (NMDS) à l'aide du package vegan de R.

Les données d'abondance ont été transformées en leur ajoutant 1 et en prenant leur racine carrée.

Pour répondre à l'hypothèse 6 et mettre en lien les communautés de macroorganismes avec les caractéristiques du peuplement, l'abondance a été modélisée par trois modèles linéaires. Un modèle a été réalisé pour tester les effets de la composition spécifique du peuplement (10 modalités), de la richesse du peuplement (pur vs mélangé ; 2 modalités) ou de la proportion de résineux.

Suivant les résultats, un test post-hoc de comparaisons des moyennes avec la méthode d'ajustement des p-valeurs de Benjamini et Hochberg a été réalisé.

Chapitre 4 RÉSULTATS

4.1 PERTE DE MASSE DES LITIÈRES FOLIAIRES

4.1.1 Effet taille de maille

La taille de la maille du sachet de litière n'a pas d'impact significatif sur la perte de masse de la litière ($F(2,39) = 3,63$, $p = 0,06$; Tableau 3).

Tableau 3 : Variance de la perte de masse de la litière associée à la maille, l'espèce et l'interaction de la maille et l'espèce, résultats du test ANOVA Type II

Variable réponse	Prédicteur	Numdf	Dendf	F	P
Perte de masse de la litière (%)	Maille	1	39	3,63	0,06
	Espèce	2	2	21,40	0,04
	Maille x Espèce	2	39	1,76	0,19

Bien que la médiane des valeurs de pertes de masse de litière est plus élevée pour les sachets à maille grossière (14,59 contre 12,82), la différence n'est pas significative (Tableau 3 ; Figure 15).

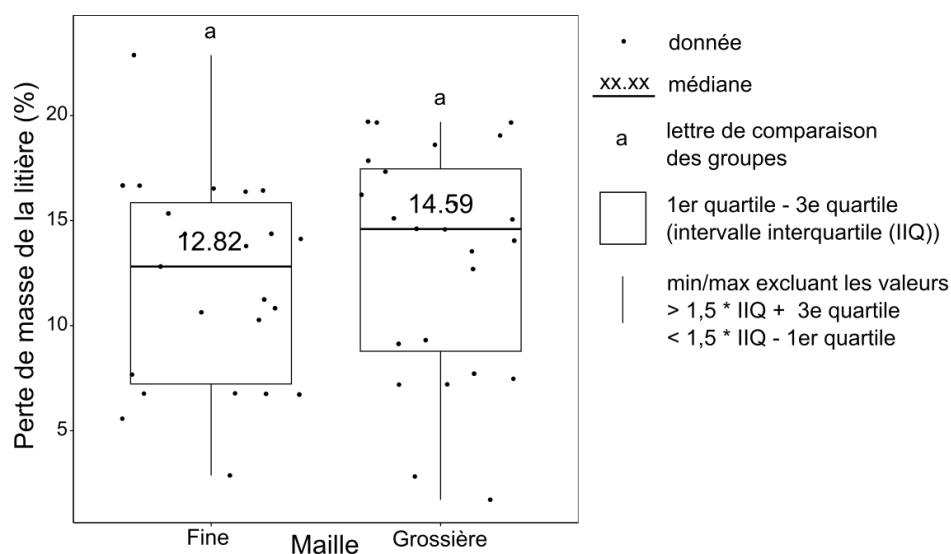


Figure 15 : Perte de masse de la litière (%) en fonction de la taille de la maille

4.1.2 Effet composition

La composition spécifique de la litière a un impact significatif sur la perte de masse de la litière ($F(9,9) = 4,31$, $p = 0,02$; Tableau 4).

Tableau 4 : Effet de la composition spécifique du peuplement sur la perte de masse de la litière, résultats du test ANOVA Type II

Variable réponse	Prédicteur	NumDF	DenDF	F	p
Perte de masse de la litière (%)	Composition spécifique	9	9	4,31	0,02

Les résultats des tests de comparaison de la moyenne par la méthode de Benjamini et Hochberg n'indiquent aucune différence entre les moyennes pour chaque comparaison (Annexe 7).

Certaines tendances semblent tout de même observables. La perte de masse de la litière des peuplements purs de chêne et d'érable semble plus élevée que la perte de masse des litières des autres peuplements purs et mélangés (Figure 16). La médiane des pertes de masses de la litière des peuplements de chêne et d'érable est de 14,83 % et 15,86 % respectivement contre des valeurs comprises entre 6,61 % et 11,55 % pour tous les autres peuplements (Figure 16).

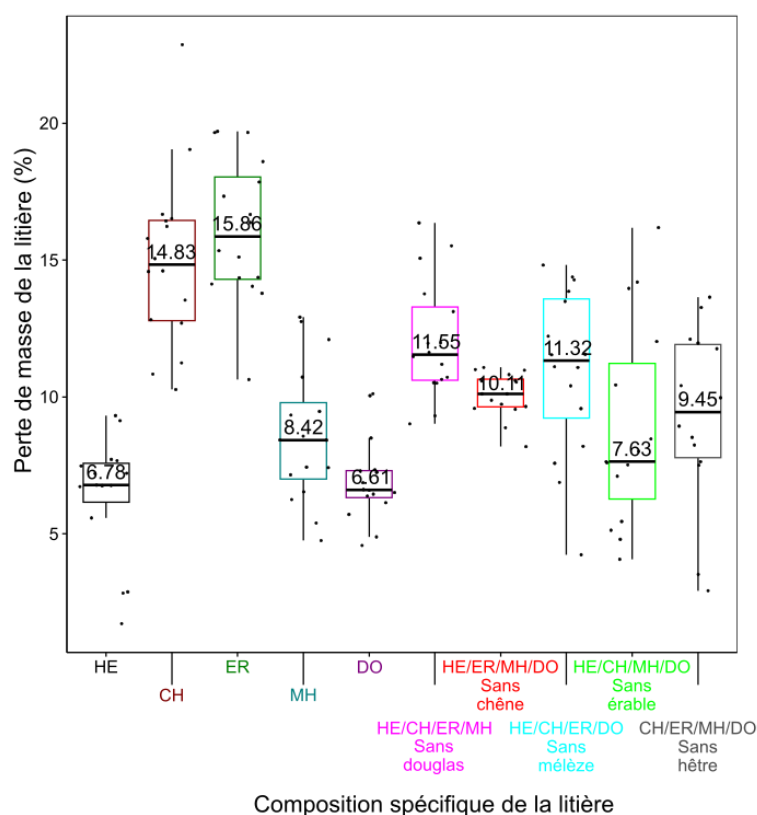


Figure 16 : Perte de masse de la litière en fonction de la composition spécifique de la litière et du peuplement

L'analyse ANOVA de type II montre que la composition spécifique n'est pas significative pour expliquer la perte de masse de la litière dans les peuplements mélangés ($F(4,5) = 0,60$, $p = 0,68$; Tableau 5).

Tableau 5 : Effets de la composition spécifique sur la perte de masse des litières en peuplements mélangés, résultats du test ANOVA Type II

Variable réponse	Prédicteur	NumDF	DenDF	F	p
Perte de masse de la litière (%)	Composition spécifique	4	5	0,60	0,68

La composition spécifique a un impact significatif sur la perte de masse de la litière dans les peuplements purs (Tableau 6).

Tableau 6 : Effets de la composition spécifique sur la perte de masse des litières en peuplements purs, résultats du test ANOVA Type II

Variable réponse	Prédicteur	NumDF	DenDF	F	p
Perte de masse de la litière (%)	Composition spécifique	4	3	22	0,01

La comparaison des moyennes par la méthode de Benjamini et Hochberg indique que la moyenne de perte de masse des peuplements de chêne et d'érable est significativement plus élevée que les peuplements purs de hêtre, de mélèze et de douglas (Figure 17).

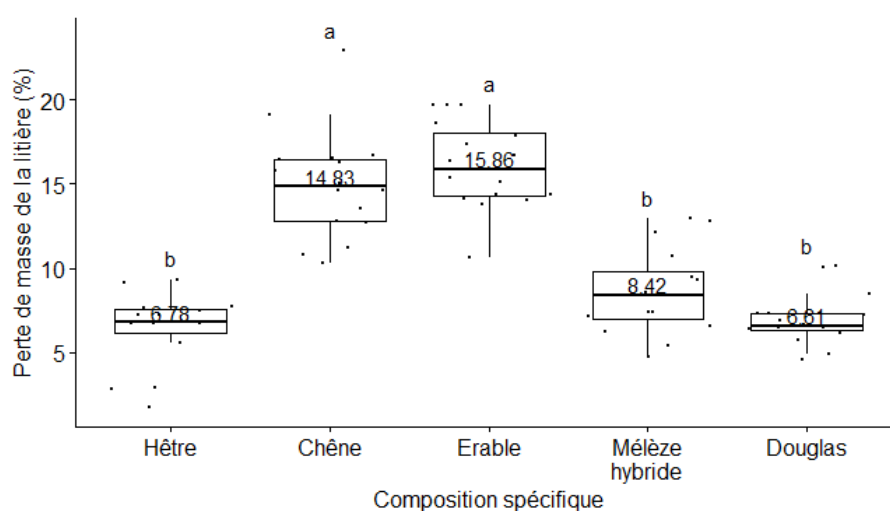


Figure 17 : Perte de masse de la litière en fonction de la composition spécifique de la litière en peuplements purs

4.1.3 Effet groupe fonctionnel

L'intervalle de confiance du modèle linéaire mixte indique que la proportion de résineux dans la litière est significative pour expliquer la variation de la perte de masse de la litière (Tableau 7). L'intervalle de confiance n'inclut pas 0.

Tableau 7 : Effet de la proportion de résineux sur la perte de masse de la litière

Variable réponse	Prédicteur	Estimate	SE	DF	95 % IC		t	p
					Inf.	Sup.		
Perte de masse de la litière (%)	(Intercept)	11,918	1,02	17	9,919	13,917	11,65	<0,001
	Proportion de résineux (%)	-0,042	0,02	17	-0,081	0,003	-2,27	0,04

L'équation de la droite de régression indique que pour une augmentation de 1 % de la proportion de résineux dans la litière, la litière perd 0,04 % de sa masse. Suivant la droite de régression, entre un peuplement à 100 % et à 0 % de résineux, la litière perd 4 % de moins de sa masse.

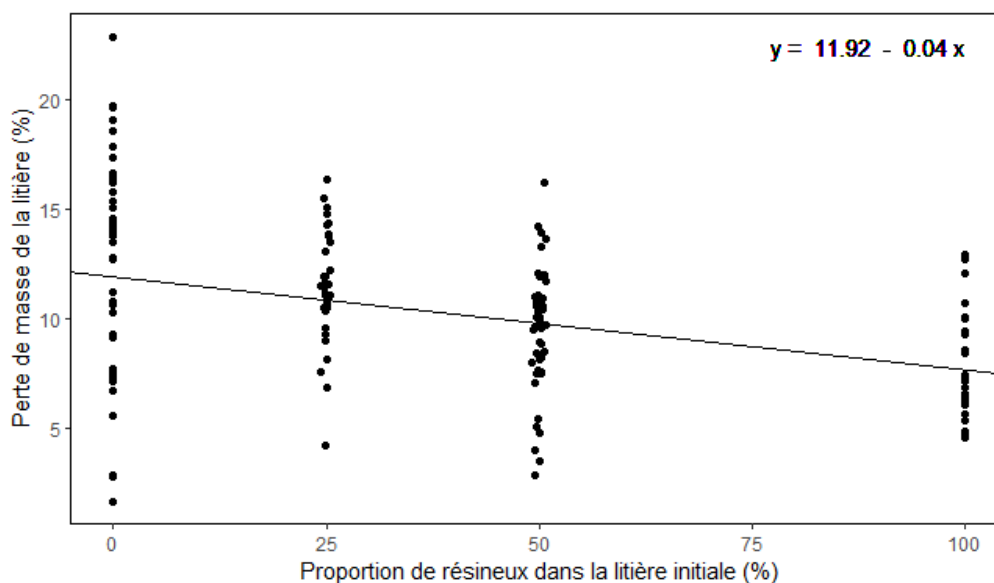


Figure 18 : Perte de masse de la litière en fonction de la proportion de résineux dans la litière initiale

4.1.4 Effet mélange

Modèle 1

Le niveau de richesse des peuplements n'a pas d'impact significatif sur la variance de la perte de masse de la litière ($F(1,17) = 0,02$, $p = 0,89$; Tableau 8).

Tableau 8 : Effet de la richesse du peuplement sur la perte de masse de la litière, résultats du test ANOVA Type II

Variable réponse	Prédicteur	DF	F	p
Perte de masse de la litière (%)	Monoculture	17	0,02	0,89

Bien que la médiane de la perte de masse de la litière associée aux peuplements mélangés est légèrement plus élevée (10,52 contre 9,34), les résultats du test ANOVA de Type II montrent qu'il n'y a pas de différence significative entre les peuplements mélangés et les peuplements purs (Tableau 8 ; Figure 19).

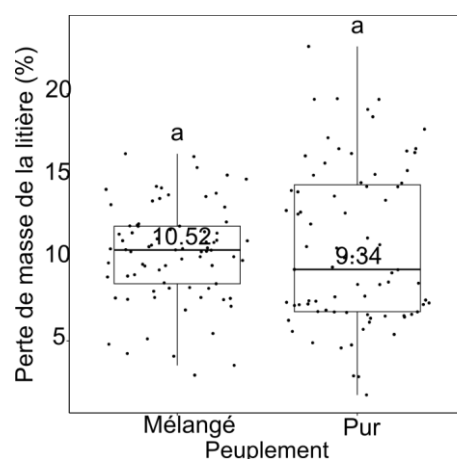


Figure 19 : Perte de masse de la litière (%) en fonction du niveau de richesse du peuplement

Modèle 2

Les résultats du test de Student indiquent que la perte de masse de la litière était plus grande dans les peuplements mélangés de chêne, d'érable, de mélèze et de douglas que ce qui était attendu sur base des monocultures correspondantes (Tableau 9).

D'autre part, la perte de masse de la litière des peuplements mélangés de hêtre, d'érable, de mélèze et de douglas est moindre par rapport à ce qui était prédit (Tableau 9).

L'hypothèse nulle ne peut pas être rejetée pour les autres peuplements ($p > 0,05$; Tableau 9).

Tableau 9 : Tests t à un échantillon de la différence entre les valeurs observées et attendues de la perte de masse de la litière des peuplements mélangés

Les moyennes utilisées dans le calcul de perte de masse attendue des litières mélangées se trouvent à l'Annexe 3. La distribution des résultats est présentée à l'Annexe 4.

Mélange	t	DF	p	IC à 95 %		Moyenne ($\pm$ SE)
				Inf.	Sup.	
HE/CH/ER/MH	-1,009	15	0,33	-1,66	-0,36	-0,55 ($\pm$ 0,54)
HE/ER/MH/DO	-2,799	15	0,01	-2,82	-2,78	-0,56 ($\pm$ 0,20)
HE/CH/ER/DO	0,196	15	0,85	-1,47	1,86	0,15 ($\pm$ 0,76)
HE/CH/MH/DO	0,394	14	0,70	-0,98	1,77	0,38 ($\pm$ 0,97)
CH/ER/MH/DO	2,645	13	0,02	2,61	2,68	2,33 ($\pm$ 0,88)

4.2 LIMNOLOGIE ET DÉTRITUS

4.2.1 Corrélations entre variables

Le tableau des corrélations de Spearman montre qu'il y a plusieurs corrélations linéaires entre les différents paramètres physico-chimiques, environnementaux et de la perte de masse de litière (Figure 20). L'entièreté du tableau est présentée à l'Annexe 5.

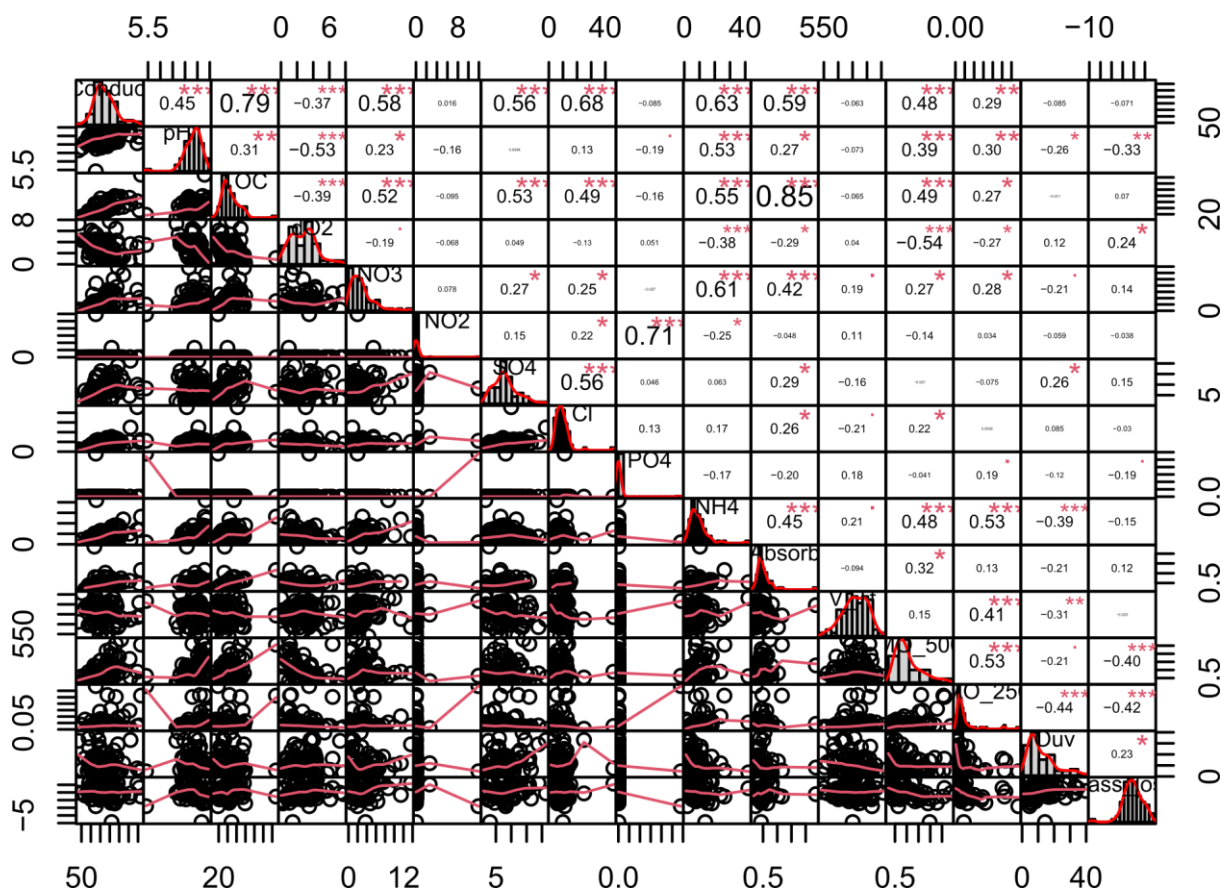


Figure 20 : Corrélations entre paramètres physico-chimiques de l'eau, l'environnement et la perte de masse de la litière des microcosmes. Dans l'ordre descendant de la diagonale : Conductivité, pH, COD, O₂ dissous, NO₃⁻, NO₂⁻, SO₄²⁻, Cl⁻, PO₄³⁻, NH₄⁺, absorbance (sans les valeurs estimées), volume à la fin de l'expérience, MOP supérieure à 0,5 mm, MOPF entre 0,5 et 0,25 mm, ouverture du couvercle, perte de masse de la litière moyenne des deux sachets de litière dans chaque microcosme. L'ouverture du couvercle selon la composition spécifique est présentée à l'Annexe 8.

Les valeurs de corrélation inférieures à 0,21 ont une p-valeur supérieure à 0,05.

Les variables quantifiant la fraction dissoute et particulaire du processus de décomposition sont liées entre-elles. La conductivité, le NH_4^+ , le NO_3^- , la MOP supérieure à 0,5 mm et entre 0,5 et 0,25 mm, l'absorbance et le COD sont marqués par des corrélations positives entre eux. Par contre, la décomposition physique de la litière introduite est peu liée à l'ensemble de ces variables à l'exception du pH et des fractions particulières de la MO qui diminuent à mesure qu'elle augmente.

Lorsque l'oxygène est consommé, la conductivité, l'ammonium, la fraction grossière de matière organique particulaire et le carbone organique dissous augmentent. La consommation d'oxygène entraîne la libération d'ions, la production d'ammonium, de la forme dissoute du carbone et particulières de la matière organique.

Plus le couvert du peuplement était ouvert, plus le volume à la fin de l'expérience et la fraction de plus fine de MOP était faible.

4.2.2 Analyse en composante principale

L'ACP a été construite à partir des variables d'oxygène dissous, de conductivité, de pH, de COD, de NH_4^+ , de NO_3^- , de NO_2^- , de SO_4^{2-} , de Cl^- , du volume à la fin de l'expérience, de la MOP au-dessus de 0,5 mm et entre 0,5 et 0,25 mm et de l'absorbance (dont une partie des valeurs a été estimée ; section 3.5.2) pour les 80 microcosmes.

Les deux premiers axes décrivent 47,59 % de la variabilité totale des 80 individus et des 13 variables physico-chimiques (Figure 21). Les résultats suivants sont décrits selon ces deux premiers axes.

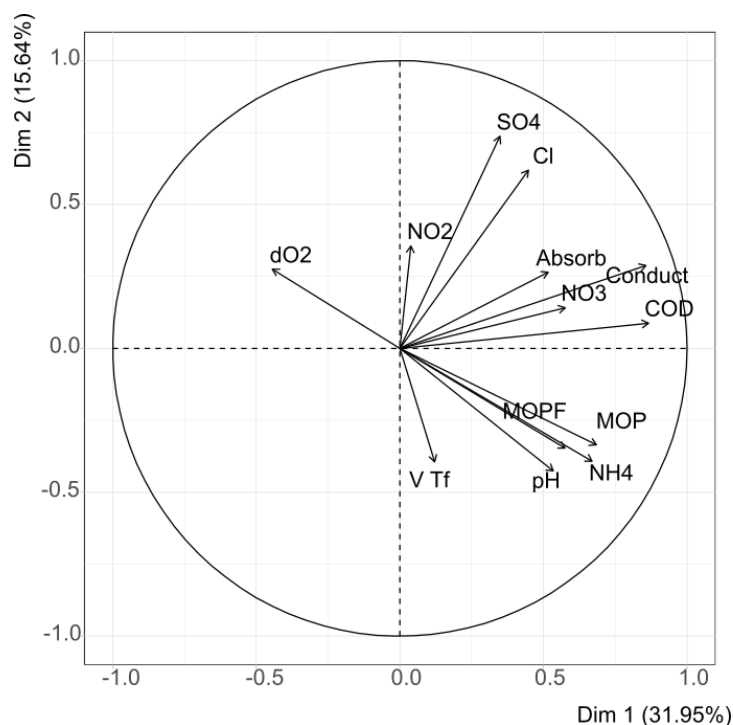


Figure 21 : Position des variables physico-chimiques des microcosmes dans les dimensions 1 et 2 de l'ACP.

V Tf : volume à la fin de l'expérience ; MOPF : MOP entre 0,5 et 0,25 mm ; MOP : MOP au-dessus de 0,5 mm ; Absorb : absorbance ; dO2 : oxygène dissous ; Conduct : conductivité

Les variables de conductivité, de COD, de SO_4^{2-} , de Cl^- , de NH_4^+ et de la MOP d'une taille supérieure à 0,5 mm sont les mieux représentées par le plan. Leurs contributions totales sur les deux axes sont respectivement de 21,77 %, 18,45 %, 29,63 %, 23,70 %, 18,35 %, 16,80 %. À elles six, elles contribuent à la construction de 64,35 % du plan formé par les deux axes.

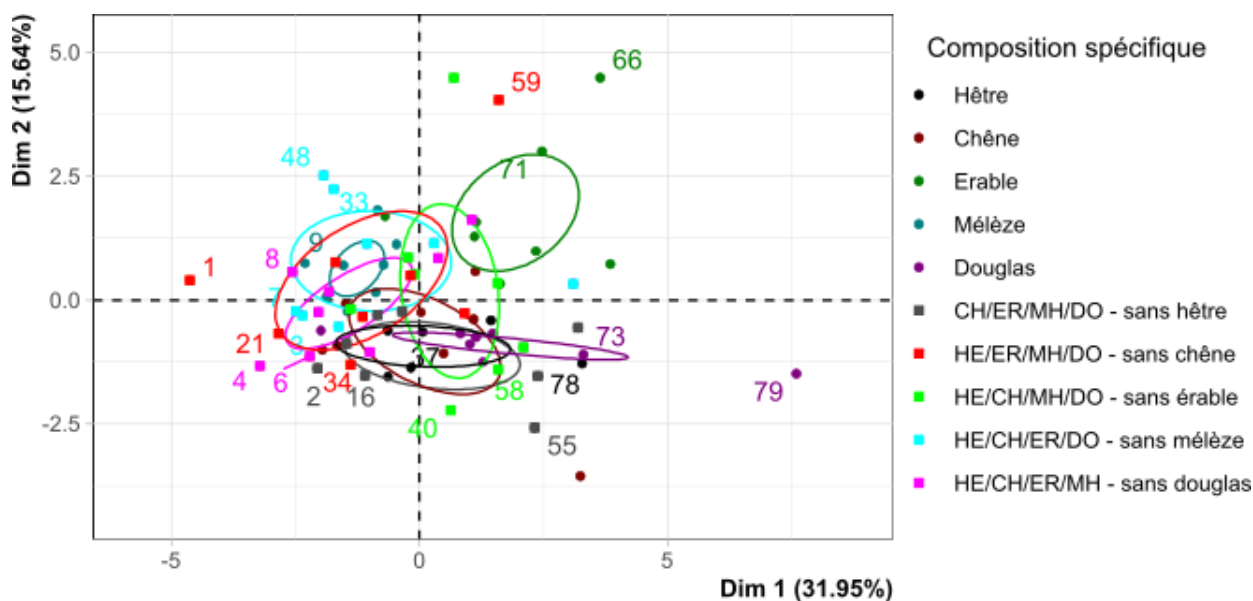


Figure 22 : Position des microcosmes dans les dimensions 1 et 2 de l'ACP des variables physico-chimiques.

Les valeurs numérotées correspondent aux valeurs dont le cos2 est supérieur à 0,55.

La composition spécifique des peuplements permet d'illustrer la distance entre les points. Les ellipses représentent l'intervalle de confiance à 95 % des points de la composition spécifique des peuplements positionnés dans l'ACP.

Le peuplement d'érables modélisé par l'ACP s'oppose à tous les autres peuplements sauf aux peuplements mélangés de hêtre, de chêne, de mélèze et de douglas. Deux microcosmes du peuplement d'érables partagent des valeurs élevées de Cl^- , de SO_4^{2-} , de conductivité, de NO_3^{2-} et d'absorbance à 350 nm (66, 71 ; Figure 22). Globalement, les microcosmes du peuplement d'érables ont des coordonnées positives sur l'axe de dimension 1 et sur l'axe de dimension 2.

Les peuplements purs de mélèzes modélisés par l'ACP se différencient des peuplements mélangés contenant du mélèze, et de tous les autres peuplements purs.

Les peuplements purs de hêtres, de douglas et les peuplements mélangés de chênes, d'érables, de mélèze et de douglas sont similaires sur le plan. Leur intervalle de confiance se chevauche dans l'ACP (Figure 22).

Deux microcosmes des peuplements purs de douglas ont de grandes quantités de MOP, de NH_4^+ , de pH, de conductivité, de COD et d'absorbance à 350 nm et de faibles valeurs d'oxygène dissous (73, 79 ; Figure 22).

Deux microcosmes des peuplements mélangés de hêtre, chêne, érable et douglas ont des valeurs élevées d'oxygène dissous et de faibles valeurs pour toutes les autres variables physico-chimiques (48, 33 ; Figure 22).

4.2.3 Relation entre composition chimique et type de peuplement

Le COD, la conductivité, la quantité de matière organique supérieure à 0,5 mm et le NH_4^+ contribuent le plus à la construction de l'axe de dimension 1. Leurs contributions sont de 18,07 %, 17,70 %, 11,28 % et 10,80 % respectivement. L'axe de dimension 1 résume donc majoritairement la position de ces variables.

Les teneurs SO_4^{2-} et en Cl^- contribuent le plus à la construction de l'axe de dimension 2. Leurs contributions sont respectivement de 26,70 % et de 18,88 %. L'axe de dimension 2 résume alors majoritairement la position de ces deux variables.

La p-valeur à 95 % du modèle linéaire mixte des coordonnées des individus sur l'axe de dimension 1 indique qu'aucun des paramètres du peuplement (proportion de résineux, composition spécifique, richesse) n'est significatif (Tableau 10). Les coordonnées des individus sur l'axe 2 de l'ACP n'ont pas pu être utilisées car aucun modèle ne respectait les hypothèses statistiques requises.

Tableau 10 : Modèle linéaire mixte de l'effet de la proportion de résineux et du niveau de richesse des peuplements sur les coordonnées des individus

Variable réponse	Prédicteur	Estimate	SE	DF	95 % IC		t	p
					Inf.	Sup.		
Coordonnées des individus sur la dimension 1 Modèle 1	(Intercept)	2,372	0,10	17	2,37	2,37	22,84	< 0,001
	Proportion de résineux (%)	0,000	0,00	18	-1,78	1,78	0,12	0,91
Modèle 2	(Intercept)	2,459	0,15	9	2,46	2,46	16,28	< 0,001
	Hêtre	-0,045	0,22	9	-1,70	-1,70	-0,20	0,84
	Chêne	-0,024	0,21	9	-1,81	-1,81	-0,11	0,91
	Érable	0,334	0,23	5	-0,07	-0,07	1,46	0,20
	Mélèze	-0,302	0,21	9	-0,68	-0,68	-1,41	0,19
	Douglas	0,291	0,21	9	-0,11	-0,11	1,36	0,21
	HE/ER/MH/DO	0,089	0,21	9	-1,26	-1,26	0,42	0,69
	HE/CH/MH/DO	-0,330	0,21	9	-0,64	-0,64	-1,54	0,16
	HE/CH/ER/DO	-0,262	0,21	9	-0,76	-0,76	-1,23	0,25
	HE/CH/ER/MH	-0,360	0,21	9	-0,61	-0,61	-1,69	0,13
Modèle 3	(Intercept)	2,287	0,09	18	2,29	2,29	26,61	< 0,001
	Monoculture	0,201	0,12	17	-0,04	0,45	1,61	0,13

4.3 BIOLOGIE

4.3.1 Distribution des effectifs selon les groupes

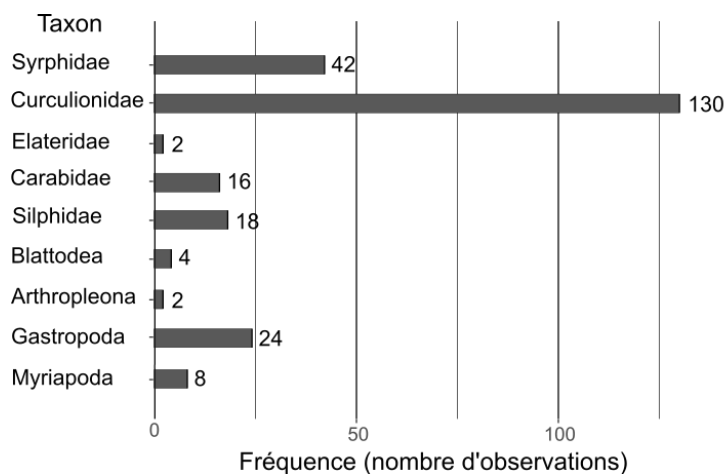


Figure 23 : Fréquence d'observation des macroorganismes des microcosmes

Au total, 246 individus ont été observés dans les 80 microcosmes. La famille des coléoptères Curculionidae a le plus grand nombre d'observations (Figure 23). Elle est suivie de la famille des syrphes qui compte 42 observations (Figure 23).

La majorité des individus observés sont des dendrolimnetoxènes. Ils font partie des coléoptères Curculionidae, Elateridae, Carabidae, Silphidae, des Blattodea, des collembolés Arthropleona, des Gastropoda et des Myriapoda.

Les 42 larves de syrphes observées font partie des dendrolimnetobiontes (Syrphidae ; Figure 23).

La proportion de dendrolimnetoxènes observée par rapport au nombre total d'individus est similaire à ce qui a été observé en milieu naturel. Elle est de 83 % contre 86 % dans l'étude de Gossner et.al (2016).

4.3.2 NMDS

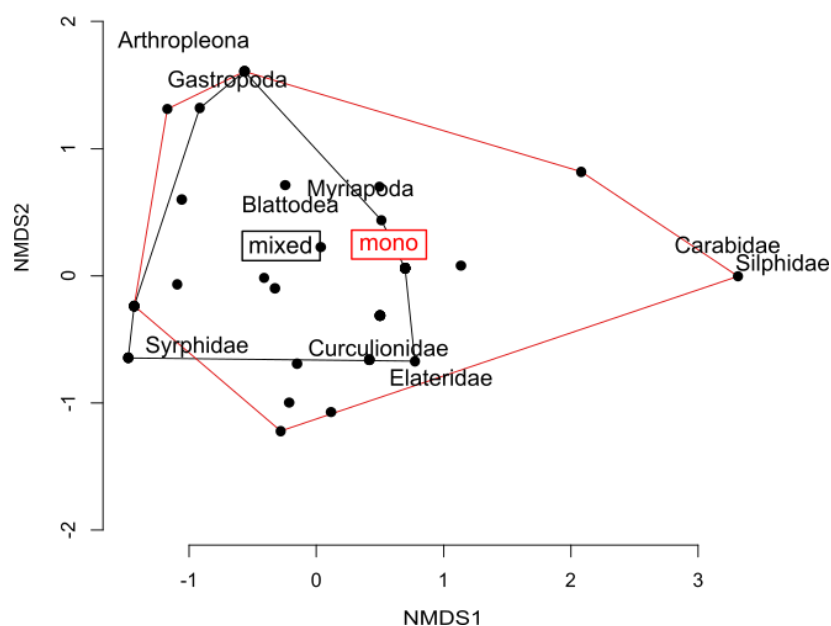


Figure 24 : NMDS de la matrice des distances (Bray-Curtis) des individus observés dans les microcosmes

L'analyse NMDS met en évidence que les communautés des prédateurs de la famille des Carabidae et les macrosaprophages Silphidae étaient uniquement présents dans les peuplements en monoculture.

Les points représentent les 50 microcosmes où il y avait au moins un individu, mais beaucoup de ces points se superposent, c'est pourquoi seuls 24 microcosmes sont distingués (Figure 24). Les 30 microcosmes n'ayant pas d'observation ne peuvent pas être représentés sur le plan et sont donc exclus.

4.3.3 Abondance et caractéristiques du peuplement

Tableau 11 : Résultats des modèles linéaires généralisés expliquant l'abondance des macroorganismes en fonction de la composition spécifique, du niveau de richesse et de la proportion de résineux

Les données utilisées dans cette analyse ont été transformées (section 3.5.3)

Variable réponse	Prédicteur	Estimate	SE	95 % IC		t	p
				INF.	SUP.		
Abondance Modèle 1	(Intercept)	0,368	0,10	0,37	0,37	3,65	< 0,001
	Chêne	0,262	0,14	0,13	0,39	1,84	0,07
	Érable	0,374	0,14	0,36	0,39	2,62	0,009
	Mélèze	-0,068	0,14	-1,31	1,18	-0,47	0,64
	Douglas	-0,050	0,14	-1,48	1,38	-0,35	0,73
	CH/ER/MH/DO	-0,011	0,14	-1,85	1,83	-0,07	0,94
	HE/ER/MH/DO	0,109	0,14	-0,76	0,98	0,76	0,45
	HE/CH/MH/DO	-0,116	0,14	-0,93	0,70	-0,81	0,42
	HE/CH/ER/DO	-0,116	0,14	-0,93	0,70	-0,81	0,42
	HE/CH/ER/MH	-0,234	0,14	-0,43	-0,04	-1,64	0,10

La composition spécifique du peuplement d'érables est significative pour expliquer l'abondance observée des macroorganismes ($p = 0,009$; Tableau 11). Son écart à la moyenne est significativement différent de 0 (95 % IC ; Tableau 11).

D'autre part, la composition spécifique de chêne est presque significative pour expliquer l'abondance des macroorganismes ($p = 0,07$; Tableau 11).

Le modèle incluant l'effet du niveau de richesse des peuplements et celui de la proportion de résineux dans la litière pour expliquer l'abondance des macroorganismes ne respectait pas les hypothèses. Ils ne sont pas présentés.

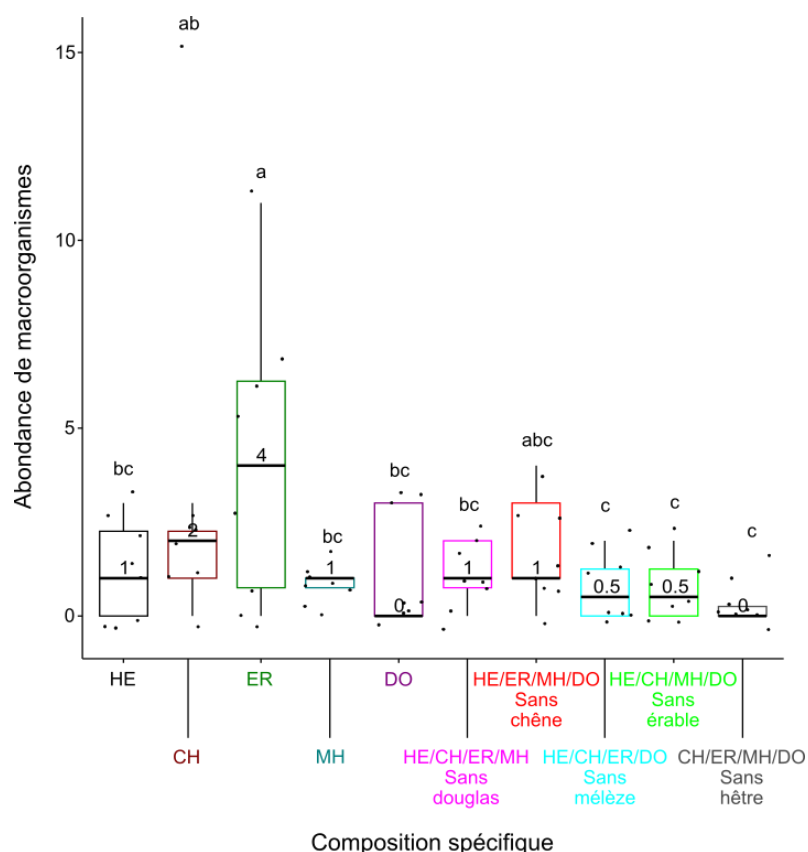


Figure 25 : Résultats des modèles linéaires généralisés expliquant l'abondance des macroorganismes en fonction de la composition spécifique. Les données utilisées dans l'analyse posthoc ont été transformées (section 3.5.3). Les données présentées dans la figure ne sont pas transformées.

Le test posthoc de la variabilité des moyennes montre que les microcosmes du peuplement pur d'érables ont une abondance de macroorganismes significativement plus élevée que dans la plupart des autres peuplements.

D'autre part, le peuplement d'érables, les peuplements de chênes et les peuplements mélangés sans chêne ne sont pas significativement différents selon leur abondance en macroorganismes (Figure 25).

L'abondance de macroorganismes dans les peuplements de chêne n'est pas significativement différente de ceux des peuplements purs de hêtre, de mélèze et de douglas et des peuplements mélangés sans douglas et sans chêne.

Enfin, la comparaison posthoc montre l'existence de deux groupes. Il y a d'un côté les peuplements dont l'abondance en macroorganismes dépasse les dix individus et de l'autre des peuplements où l'abondance ne dépasse pas les cinq individus.

Chapitre 5 DISCUSSION

H1 : L'importance des microorganismes

La perte de masse de la litière foliaire est principalement due à l'activité des microorganismes. Les analyses ont montré l'absence d'un effet de la taille de maille sur la perte de masse (Tableau 3 ; Figure 13). Cela veut dire que l'activité des macroorganismes n'est pas directement liée à la majorité de la dégradation physique de la litière introduite, même si son effet s'approche du seuil de signification ($p = 0,06$; Tableau 3). Il est possible que l'absence de l'activité significative des macroorganismes vienne de l'impact de la sécheresse lors de l'expérience. L'effet de la hausse de température diminue d'ailleurs les interactions facilitatives entre les micro- et les macroorganismes (Bernabé et al., 2018).

H2 : La qualité de la litière

La perte de masse de la litière foliaire dans les dendrotelmes dépend de la qualité de la litière, comme ce qui est constaté dans le sol et dans les cours d'eau (Tableau 4 ; Tableau 6 ; section 2.1.1). La litière de chêne et d'érable s'est décomposée plus rapidement que celle de hêtre, de mélèze et de douglas (Figure . Ces résultats rejoignent les propos de Cortez (1998) ; Cotrufo et al. (1998), Hättenschwiler (2005) et Rehschuh et al. (2021) (section 2.1.1). Par contre, aucune des compositions mélangées de la litière n'a montré de tendance.

H3 : La part des résineux dans la litière

La relation linéaire décroissante entre la proportion croissante de résineux dans la litière initiale et la perte de masse de la litière confirme que la litière des résineux est décomposée plus lentement que les feuillus (section 2.1.1). Ceci est confirmé également par la tendance observée dans la perte de masse de la litière en fonction de la composition spécifique dans les peuplements purs. Ces résultats suggèrent que l'effet des résineux est également présent dans les peuplements mélangés, même s'il n'a pas pu être observé dans le modèle linéaire de la composition spécifique. Toutefois,

l'effet des feuillus n'est pas constant, le hêtre a une décomposition similaire à celle des résineux (Figure 17). Le hêtre est une espèce de feuillus dont le C/N est plus élevé que les autres feuillus sélectionnés dans l'expérience (Tableau 2), mais également plutôt variable au sein même de l'espèce (Hättenschwiler, 2005). Les individus de hêtre commun présenté par Hättenschwiler (2005) ont une teneur en lignine qui varie de 25 à 50 %. Sachant que c'est l'une des molécules les plus difficilement décomposables dans la litière, cela explique pourquoi l'effet des feuillus n'est constant et doit être nuancé.

H4 : L'effet de richesse

Contrairement à ce qui était attendu, il n'y a pas d'effet significatif du niveau de richesse sur la perte de masse de la litière. Cela rejoint les propos de Hooper et al. (2005), Joly et al. (2017) et Desie et al. (2023). Par contre, des effets de richesse se retrouvent selon la composition spécifique des peuplements. Comme généralement observés, des effets non additifs et additifs ont été constatés (Tableau 9).

La litière foliaire s'est décomposée plus rapidement dans les mélanges de chêne, d'érable, de mélèze et de douglas qui ont une perte de masse supérieure par rapport à ce qui était prédit sur base des monocultures (Tableau 9). En d'autres termes, il semble que ce mélange ait un effet synergique sur la perte de masse observée de la litière. On retrouve également la combinaison de chêne et d'érable qui avaient une perte de masse significativement supérieure aux autres compositions spécifiques des peuplements purs. Cela semble montrer que même en présence de deux essences à décomposition plus lente (plus difficile), les effets du chêne et de l'érable amènent à une plus grande décomposition que ce qui était prédit. Il est également possible que ce soit la combinaison d'angiospermes et de gymnospermes dans le mélange qui amène à une plus grande décomposition comme ce que suggèrent Desie et al. (2023). Toutefois, les effets synergiques de ces peuplements ne sont pas assez forts pour observer une plus forte décomposition de la litière totale par rapport aux autres types de peuplements mélangés (Tableau 5)

Des effets antagonistes ont été observés dans les mélanges de hêtre, d'érable, de mélèze et de douglas (Tableau 9). L'absence de chêne dans le mélange (à décomposition élevée) semble diminuer significativement la perte de masse de la litière par rapport à ce qui était prédit. En peuplement pur, la litière de hêtre, de mélèze et de douglas a également des pertes de masse moindres par rapport aux autres feuillus. Il semble que mélangées, ces trois espèces ont un effet antagoniste sur la décomposition de la litière.

H5 : L'effet de la diversité sur la limnologie

La corrélation négative entre l'oxygène et l'ammonium ainsi que les nitrates indiquent que l'oxygène est bien consommé pour décomposer la matière organique, ce qui rejoint ce qui a été expliqué précédemment (section 2.3.5). Au fur et à mesure, l'oxygène est consommé par les microorganismes qui transforment les différentes formes d'azote.

L'absence de corrélation entre la forme dissoute du carbone organique et la décomposition physique de la litière introduite peut s'expliquer par la lixiviation de la litière foliaire, qui s'opère indépendamment de l'avancement de sa dégradation physique, comme expliqué par Gessner et al. (1999).

La faible corrélation entre les deux fractions d'azote inorganique et la perte de masse de la litière montre que ces deux variables ne mesurent pas uniquement la décomposition de la litière foliaire introduite. Il est possible que la fraction organique qui a été décomposée en nitrates provienne d'autres sources telles que les organismes vivants ou de la décomposition de MO provenant de l'extérieur du microcosme.

La corrélation entre l'ouverture du couvert et la perte de masse de la litière met en évidence les résultats obtenus des peuplements d'érables. En effet, les peuplements d'érable au couvert clairsemé ont une décomposition physique de la litière plus élevée que les autres peuplements (Figure 17 ; Annexe 8). D'autre part, le fait que la quantité de MO particulaire diminue dans les peuplements au couvert peu dense et à la décomposition physique de litière élevée laisse sous-entendre qu'il y a une consommation quelconque de ces fractions, soit (ou combiné à cela) qu'il y ait simplement une diminution de l'apport de détritux extérieur à celui provenant de la litière introduite.

L'ACP distingue les érables des autres peuplements par leur concentration plus élevée en Cl^- et en SO_4^{2-} , même si cela n'a pas pu être vérifié par un modèle linéaire des coordonnées de l'axe 2 en fonction de la composition spécifique. Cela confirme que les érables ont un couvert peu dense puisqu'ils permettent un dépôt plus important de ces anions.

La composition spécifique de la litière ne semble pas influencer les variables limnologiques de conductivité, des teneurs en NH_4^+ , COD et MOP grossière. Ces quatre variables résumées sur l'axe de première dimension de l'ACP n'ont pas été expliquées par la composition spécifique, ni par la

proportion de résineux, ni par la présence ou l'absence du mélange. Ces variables semblent varier d'un microcosme à l'autre, de façon aléatoire.

H6 : L'effet de la diversité sur l'abondance de macroorganismes

Même s'il y a des effets synergiques dans les peuplements mélangés de chêne, d'érable, de mélèze et de douglas, l'environnement des microcosmes n'était pas propice à l'accueil d'une abondance de macroorganismes. L'abondance médiane de ces peuplements se situe d'ailleurs à zéro (Figure 25).

Les effets de la décomposition de la litière plus importante dans les peuplements d'érables et de chênes semblent être bénéfiques pour l'abondance des macroorganismes. Les microcosmes du peuplement pur d'érables avaient une plus grande abondance de macroorganismes par rapport aux microcosmes des autres peuplements. L'abondance de macroorganismes dans les microcosmes des peuplements de chênes, dont la décomposition physique de la litière était également plus rapide, n'était pas significativement différente, mais proche de la significativité. Cela semble indiquer que la qualité de la litière est un critère important, tant pour sa décomposition physique que pour l'abondance des macroorganismes dans les dendrotelmes. Cela semble soutenir l'hypothèse du « plus d'individus » qui stipule qu'une grande productivité (par la décomposition de la litière introduite dans ce cas) entraîne une grande abondance d'individus, ce qui est soutenu par les travaux de Gossner et al. (2016) par l'effet positif de la quantité de détrit. Il est possible que les effets d'abondance accrue dans les peuplements purs de chêne et d'érable soient également associés à une plus grande richesse comme le suggèrent les résultats de l'analyse NMDS, même si cela n'a pas pu être vérifié.

La décomposition de la litière introduite n'est pas l'unique processus à participer à la productivité du microcosme. Les peuplements mélangés en absence de chêne, à décomposition plus lente que ce qui était attendu (Figure 16 ; Tableau 9), ont une abondance moyenne similaire à celle des chênes et des érables. Même si ces effets étaient antagonistes, les conditions (différentes de la limnologie et de la décomposition de la litière introduite) étaient telles qu'elles facilitent l'installation de plusieurs macroorganismes. Une autre possibilité est que les abondances soient trop réduites pour permettre une interprétation solide. Les abondances de macroorganismes de ces peuplements en absence de chêne n'ont pas dépassé cinq contrairement aux peuplements purs de chênes et d'érables (Figure 25). Même s'il y a probablement un autre facteur déterminant l'abondance de macroorganismes, la qualité de la litière est un facteur important.

Chapitre 6 CONCLUSION

Il y a un effet du mélange inconsistant sur la décomposition de la litière dans les microcosmes. Il s'est traduit par un effet antagoniste dans les peuplements en absence de chêne, composés de hêtre, d'érable, de mélèze et de douglas. Il s'est traduit par un effet synergique dans les peuplements en absence de hêtre, composés de chêne, d'érable, de mélèze et de douglas. Il y avait un effet additif dans les autres types de peuplements mélangés à quatre espèces parmi le hêtre, le chêne, l'érable, le mélèze et le douglas. D'autre part, plus il y a de résineux dans le mélange, moins la décomposition de la litière s'opère rapidement. La qualité de la litière reste le facteur le plus important de la décomposition de la litière.

Le paramètre de la qualité de la litière semble déterminant dans l'abondance de macroorganismes même si les résultats indiquent qu'il y a d'autres effets sous-jacents.

Les effets du mélange n'ont pas été observés ni dans les paramètres physico-chimiques ni dans l'abondance de macroorganismes des microcosmes.

Les résultats de l'ensemble des analyses sous l'angle de la perte de masse de la litière, de la limnologie et de la biologie montrent que le peuplement pur d'érable, suivi des peuplements purs de chêne, comportait des microcosmes plus productifs, tant en termes de décomposition de la matière organique qu'en termes d'abondance de macroorganismes. Les résultats de l'abondance de macroorganismes dans des microcosmes à forte activité microbienne mettent en évidence l'importance du choix de l'essence forestière pour accroître ces communautés et favoriser leur développement.

BIBLIOGRAPHIE

- Abril, M., Muñoz, I., & Menéndez, M. (2016). Heterogeneity in leaf litter decomposition in a temporary Mediterranean stream during flow fragmentation. *Science of The Total Environment*, 553, 330-339. <https://doi.org/10.1016/j.scitotenv.2016.02.082>
- Aerts, R. (1997). Climate, Leaf Litter Chemistry and Leaf Litter Decomposition in Terrestrial Ecosystems : A Triangular Relationship. *Oikos*, 79(3), 439-449. <https://doi.org/10.2307/3546886>
- Augusto, L., De Schrijver, A., Vesterdal, L., Smolander, A., Prescott, C., & Ranger, J. (2015). Influences of evergreen gymnosperm and deciduous angiosperm tree species on the functioning of temperate and boreal forests : Spermatophytes and forest functioning. *Biological Reviews*, 90(2), 444-466. <https://doi.org/10.1111/brv.12119>
- Barry, K. E., Mommer, L., van Ruijven, J., Wirth, C., Wright, A. J., Bai, Y., Connolly, J., De Deyn, G. B., de Kroon, H., Isbell, F., Milcu, A., Roscher, C., Scherer-Lorenzen, M., Schmid, B., & Weigelt, A. (2019). The Future of Complementarity : Disentangling Causes from Consequences. *Trends in Ecology & Evolution*, 34(2), 167-180. <https://doi.org/10.1016/j.tree.2018.10.013>
- Benton, T. G., Solan, M., Travis, J. M. J., & Sait, S. M. (2007). Microcosm experiments can inform global ecological problems. *Trends in Ecology & Evolution*, 22(10), 516-521. <https://doi.org/10.1016/j.tree.2007.08.003>

- Berg, B., & McClaugherty, C. (2020). *Plant Litter: Decomposition, Humus Formation, Carbon Sequestration*. Springer International Publishing. <https://doi.org/10.1007/978-3-030-59631-6>
- Bernabé, T. N., de Omena, P. M., Santos, V. P. dos, de Siqueira, V. M., de Oliveira, V. M., & Romero, G. Q. (2018). Warming weakens facilitative interactions between decomposers and detritivores, and modifies freshwater ecosystem functioning. *Global Change Biology*, 24(7), 3170-3186. <https://doi.org/10.1111/gcb.14109>
- Beyens, J., Gardeniers, J., & De Pauw, N. (1991). *Macro-invertebraten en waterkwaliteit: Determineersleutels voor zoetwatermacro-invertebraten en methoden ter bepaling van de waterkwaliteit*. Stichting leefmilieu. <https://ils.bib.uclouvain.be/global/documents/1039867>
- Blume, H.-P., Brümmer, G. W., Fleige, H., Horn, R., Kandeler, E., Kögel-Knabner, I., Kretschmar, R., Stahr, K., & Wilke, B.-M. (2016). *Scheffer/Schachtschabel Soil Science*. Springer Berlin Heidelberg. <https://doi.org/10.1007/978-3-642-30942-7>
- Bradford, M. A., Berg, B., Maynard, D. S., Wieder, W. R., & Wood, S. A. (2016). Understanding the dominant controls on litter decomposition. *Journal of Ecology*, 104(1), 229-238. <https://doi.org/10.1111/1365-2745.12507>
- Bradford, M. A., Warren Ii, R. J., Baldrian, P., Crowther, T. W., Maynard, D. S., Oldfield, E. E., Wieder, W. R., Wood, S. A., & King, J. R. (2014). Climate fails to predict wood decomposition at regional scales. *Nature Climate Change*, 4(7), 625-630. <https://doi.org/10.1038/nclimate2251>
- Bütler, R., Lachat, T., Krumm, F., Kraus, D., & Larrieu, L. (2020). *Guide de poche des dendromicrohabitats. Description et seuils de grandeur pour leur inventaire*. Institut fédéral de recherches WSL.
- Carpenter, S. R. (1996). Microcosm Experiments have Limited Relevance for Community and Ecosystem Ecology. *Ecology*, 77(3), 677-680. <https://doi.org/10.2307/2265490>

- Chamier, A.-C. (1987). Effect of pH on microbial degradation of leaf litter in seven streams of the English Lake District. *Oecologia*, 71(4), 491-500. <https://doi.org/10.1007/BF00379287>
- Cornwell, W. K., Cornelissen, J. H. C., Amatangelo, K., Dorrepaal, E., Eviner, V. T., Godoy, O., Hobbie, S. E., Hoorens, B., Kurokawa, H., Pérez-Harguindeguy, N., Quested, H. M., Santiago, L. S., Wardle, D. A., Wright, I. J., Aerts, R., Allison, S. D., Van Bodegom, P., Brovkin, V., Chatain, A., ... Westoby, M. (2008). Plant species traits are the predominant control on litter decomposition rates within biomes worldwide. *Ecology Letters*, 11(10), 1065-1071. <https://doi.org/10.1111/j.1461-0248.2008.01219.x>
- Cortez, J. (1998). Field decomposition of leaf litters : Relationships between decomposition rates and soil moisture, soil temperature and earthworm activity. *Soil Biology and Biochemistry*, 30(6), 783-793. [https://doi.org/10.1016/S0038-0717\(97\)00163-6](https://doi.org/10.1016/S0038-0717(97)00163-6)
- Cotrufo, M. F., Briones, M. J. I., & Ineson, P. (1998). Elevated CO₂ affects field decomposition rate and palatability of tree leaf litter : Importance of changes in substrate quality. *Soil Biology and Biochemistry*, 30(12), 1565-1571. [https://doi.org/10.1016/S0038-0717\(98\)00032-7](https://doi.org/10.1016/S0038-0717(98)00032-7)
- Courbaud, B., Larrieu, L., Kozak, D., Kraus, D., Lachat, T., Ladet, S., Müller, J., Paillet, Y., Sagheb-Talebi, K., Schuck, A., Stillhard, J., Svoboda, M., & Zudin, S. (2022). Factors influencing the rate of formation of tree-related microhabitats and implications for biodiversity conservation and forest management. *Journal of Applied Ecology*, 59(2), 492-503. <https://doi.org/10.1111/1365-2664.14068>
- Coûteaux, M.-M., Bottner, P., & Berg, B. (1995). Litter decomposition, climate and litter quality. *Trends in Ecology & Evolution*, 10(2), 63-66. [https://doi.org/10.1016/S0169-5347\(00\)88978-8](https://doi.org/10.1016/S0169-5347(00)88978-8)
- Cruz-Paredes, C., Tájmél, D., & Rousk, J. (2021). Can moisture affect temperature dependences of microbial growth and respiration? *Soil Biology and Biochemistry*, 156, 108223. <https://doi.org/10.1016/j.soilbio.2021.108223>

- Dajoz, R. (2007). *Les insectes et la forêt : Rôle et diversité des insectes dans le milieu forestier* (2e éd). Éd. Tec & doc.
- Desie, E., Zuo, J., Verheyen, K., Djukic, I., Van Meerbeek, K., Auge, H., Barsoum, N., Baum, C., Bruelheide, H., Eisenhauer, N., Feldhaar, H., Ferlian, O., Gravel, D., Jactel, H., Schmidt, I. K., Kepfer-Rojas, S., Meredieu, C., Mereu, S., Messier, C., ... Muys, B. (2023). Disentangling drivers of litter decomposition in a multi-continent network of tree diversity experiments. *Science of The Total Environment*, 857, 159717. <https://doi.org/10.1016/j.scitotenv.2022.159717>
- Duffy, J. E., Godwin, C. M., & Cardinale, B. J. (2017). Biodiversity effects in the wild are common and as strong as key drivers of productivity. *Nature*, 549(7671), Article 7671. <https://doi.org/10.1038/nature23886>
- Fanin, N., Bezaud, S., Sarneel, J. M., Cecchini, S., Nicolas, M., & Augusto, L. (2020). Relative Importance of Climate, Soil and Plant Functional Traits During the Early Decomposition Stage of Standardized Litter. *Ecosystems*, 23(5), 1004-1018. <https://doi.org/10.1007/s10021-019-00452-z>
- Fargione, J., Tilman, D., Dybzinski, R., Lambers, J., Clark, C., Harpole, W., Knops, J., Reich, P., & Loreau, M. (2007). From selection to complementarity : Shifts in the causes of biodiversity-productivity relationships in a long-term biodiversity experiment. *Proceedings. Biological sciences / The Royal Society*, 274, 871-876. <https://doi.org/10.1098/rspb.2006.0351>
- Farley, K. A., Jobbágy, E. G., & Jackson, R. B. (2005). Effects of afforestation on water yield : A global synthesis with implications for policy. *Global Change Biology*, 11(10), 1565-1576. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2486.2005.01011.x>
- Fichier écologique des essences*. (2021). <https://www.fichierecologique.be/resources/FEE-complet.pdf>
- Fox, J. W. (2005). Interpreting the ‘selection effect’ of biodiversity on ecosystem function. *Ecology Letters*, 8(8), 846-856. <https://doi.org/10.1111/j.1461-0248.2005.00795.x>

- García-Palacios, P., Maestre, F. T., Kattge, J., & Wall, D. H. (2013). Climate and litter quality differently modulate the effects of soil fauna on litter decomposition across biomes. *Ecology Letters*, 16(8), 1045-1053. <https://doi.org/10.1111/ele.12137>
- García-Palacios, P., Shaw, E. A., Wall, D. H., & Hättenschwiler, S. (2016). Temporal dynamics of biotic and abiotic drivers of litter decomposition. *Ecology Letters*, 19(5), 554-563. <https://doi.org/10.1111/ele.12590>
- Gessner, M. O., Chauvet, E., & Dobson, M. (1999). A Perspective on Leaf Litter Breakdown in Streams. *Oikos*, 85(2), 377-384. <https://doi.org/10.2307/3546505>
- Gessner, M. O., Swan, C. M., Dang, C. K., McKie, B. G., Bardgett, R. D., Wall, D. H., & Hättenschwiler, S. (2010). Diversity meets decomposition. *Trends in Ecology & Evolution*, 25(6), 372-380. <https://doi.org/10.1016/j.tree.2010.01.010>
- Gossner, M. M., Lade, P., Rohland, A., Sichardt, N., Kahl, T., Bauhus, J., Weisser, W. W., & Petermann, J. S. (2016). Effects of management on aquatic tree-hole communities in temperate forests are mediated by detritus amount and water chemistry. *Journal of Animal Ecology*, 85(1), 213-226. <https://doi.org/10.1111/1365-2656.12437>
- Graça, M. A. S. (2001). The Role of Invertebrates on Leaf Litter Decomposition in Streams – a Review. *International Review of Hydrobiology*, 86(4-5), 383-393. [https://doi.org/10.1002/1522-2632\(200107\)86:4/5<383::AID-IROH383>3.0.CO;2-D](https://doi.org/10.1002/1522-2632(200107)86:4/5<383::AID-IROH383>3.0.CO;2-D)
- Handa, I. T., Aerts, R., Berendse, F., Berg, M. P., Bruder, A., Butenschoen, O., Chauvet, E., Gessner, M. O., Jabiol, J., Makkonen, M., McKie, B. G., Malmqvist, B., Peeters, E. T. H. M., Scheu, S., Schmid, B., van Ruijven, J., Vos, V. C. A., & Hättenschwiler, S. (2014). Consequences of biodiversity loss for litter decomposition across biomes. *Nature*, 509(7499), Article 7499. <https://doi.org/10.1038/nature13247>
- Hättenschwiler, S. (2005). *Effects of Tree Species Diversity on Litter Quality and Decomposition* (p. 149-164). https://doi.org/10.1007/3-540-26599-6_8

- Hättenschwiler, S., Tiunov, A. V., & Scheu, S. (2005). Biodiversity and Litter Decomposition in Terrestrial Ecosystems. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*, 36(1), 191-218.
<https://doi.org/10.1146/annurev.ecolsys.36.112904.151932>
- Hooper, D. U., Adair, E. C., Cardinale, B. J., Byrnes, J. E. K., Hungate, B. A., Matulich, K. L., Gonzalez, A., Duffy, J. E., Gamfeldt, L., & O'Connor, M. I. (2012). A global synthesis reveals biodiversity loss as a major driver of ecosystem change. *Nature*, 486(7401), Article 7401. <https://doi.org/10.1038/nature11118>
- Hooper, D. U., Chapin III, F. S., Ewel, J. J., Hector, A., Inchausti, P., Lavorel, S., Lawton, J. H., Lodge, D. M., Loreau, M., Naeem, S., Schmid, B., Setälä, H., Symstad, A. J., Vandermeer, J., & Wardle, D. A. (2005). Effects of Biodiversity on Ecosystem Functioning: A Consensus of Current Knowledge. *Ecological Monographs*, 75(1), 3-35.
<https://doi.org/10.1890/04-0922>
- IRM. (2022a). *Bilan climatique mensuel juillet 2022* (p. 1-10). Institut Royal Météorologique de Belgique.
https://www.meteo.be/resources/climatology/pdf/bilan_climatique_mensuel_202207.pdf
- IRM. (2022b). *Bilan climatique saisonnier été 2022* (p. 1-9). Institut Royal Météorologique de Belgique.
https://www.meteo.be/resources/climatology/pdf/bilan_climatique_saisonnier_2022_S3.pdf
- Jafari, M., & Ansari-Pour, N. (2019). Why, When and How to Adjust Your P Values? *Cell Journal (Yakhteh)*, 20(4), 604-607. <https://doi.org/10.22074/cellj.2019.5992>
- Joly, F.-X., Milcu, A., Scherer-Lorenzen, M., Jean, L.-K., Bussotti, F., Dawud, S. M., Müller, S., Pollastrini, M., Raulund-Rasmussen, K., Vesterdal, L., & Hättenschwiler, S. (2017). Tree species diversity affects decomposition through modified micro-environmental conditions

- across European forests. *New Phytologist*, 214(3), 1281-1293.
<https://doi.org/10.1111/nph.14452>
- Kirsch, J.-J., Sermon, J., Jonker, M., Asbeck, T., Gossner, M. M., Petermann, J. S., & Basile, M. (2021). The use of water-filled tree holes by vertebrates in temperate forests. *Wildlife Biology*, 2021(1), wlb.00786. <https://doi.org/10.2981/wlb.00786>
- Kitching, R. L. (1971). An Ecological Study of Water-Filled Tree-Holes and their Position in the Woodland Ecosystem. *Journal of Animal Ecology*, 40(2), 281-302.
<https://doi.org/10.2307/3247>
- Kitching, R. L. (2000). *Food Webs and Container Habitats: The Natural History and Ecology of Phytotelmata*. Cambridge University Press.
<http://ebookcentral.proquest.com/lib/uclouvainbe/detail.action?docID=201423>
- Ladino, G., Ospina-Bautista, F., Estévez Varón, J., Jerabkova, L., & Kratina, P. (2019). Ecosystem services provided by bromeliad plants : A systematic review. *Ecology and Evolution*, 9(12), 7360-7372. <https://doi.org/10.1002/ece3.5296>
- Larrieu, L., Cabanettes, A., & Delarue, A. (2012). Impact of silviculture on dead wood and on the distribution and frequency of tree microhabitats in montane beech-fir forests of the Pyrenees. *European Journal of Forest Research*, 131(3), 773-786.
<https://doi.org/10.1007/s10342-011-0551-z>
- Larrieu, L., Paillet, Y., Winter, S., Bütler, R., Kraus, D., Krumm, F., Lachat, T., Michel, A. K., Regnery, B., & Vandekerckhove, K. (2018). Tree related microhabitats in temperate and Mediterranean European forests : A hierarchical typology for inventory standardization. *Ecological Indicators*, 84, 194-207. <https://doi.org/10.1016/j.ecolind.2017.08.051>
- Liao, C., Long, C., Zhang, Q., & Cheng, X. (2022). Stronger effect of litter quality than micro-organisms on leaf and root litter C and N loss at different decomposition stages following

- a subtropical land use change. *Functional Ecology*, 36(4), 896-907.
<https://doi.org/10.1111/1365-2435.13999>
- Loreau, M., & Hector, A. (2001). Partitioning selection and complementarity in biodiversity experiments. *Nature*, 412(6842), Article 6842. <https://doi.org/10.1038/35083573>
- Medeiros, A. O., Pascoal, C., & Graça, M. a. S. (2009). Diversity and activity of aquatic fungi under low oxygen conditions. *Freshwater Biology*, 54(1), 142-149. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2427.2008.02101.x>
- Melillo, J. M., Aber, J. D., & Muratore, J. F. (1982). Nitrogen and Lignin Control of Hardwood Leaf Litter Decomposition Dynamics. *Ecology*, 63(3), 621-626.
<https://doi.org/10.2307/1936780>
- Messier, C., Bauhus, J., Sousa-Silva, R., Auge, H., Baeten, L., Barsoum, N., Bruelheide, H., Caldwell, B., Cavender-Bares, J., Dhiedt, E., Eisenhauer, N., Ganade, G., Gravel, D., Guillemot, J., Hall, J. S., Hector, A., Hérault, B., Jactel, H., Koricheva, J., ... Zemp, D. C. (2022). For the sake of resilience and multifunctionality, let's diversify planted forests! *Conservation Letters*, 15(1). <https://doi.org/10.1111/conl.12829>
- Mignon, J. (2021). *Clé d'identification des principales familles d'insectes d'Europe* (2e éd. rev. et corr.). Presses agronomiques de Gembloux.
<https://ils.bib.uclouvain.be/global/documents/2102683>
- Millennium Ecosystem Assessment (Éd.). (2005). *Ecosystems and human well-being: Synthesis*. Island Press.
- Moody, C. S., & Worrall, F. (2017). Modeling rates of DOC degradation using DOM composition and hydroclimatic variables. *Journal of Geophysical Research: Biogeosciences*, 122(5), 1175-1191.
<https://doi.org/10.1002/2016JG003493>
- More, D., & Koenig, O. (2006). *Guide Delachaux des arbres d'Europe : 1500 espèces décrites et illustrées*. Delachaux et Niestlé.

- Mun, S., & Lee, E. J. (2020). Litter decomposition rate and nutrient dynamics of giant ragweed (*Ambrosia trifida* L.) in the non-native habitat of South Korea. *Plant and Soil*, 449(1-2), 373-388. <https://doi.org/10.1007/s11104-020-04502-7>
- Paradise, C. (2004). Relationship of water and leaf litter variability to insects inhabiting treeholes. *Journal of The North American Benthological Society - J N AMER BENTHOL SOC*, 23, 793-805. [https://doi.org/10.1899/0887-3593\(2004\)023<0793:ROWALL>2.0.CO;2](https://doi.org/10.1899/0887-3593(2004)023<0793:ROWALL>2.0.CO;2)
- Paradise, C. J. (2000). Effects of pH and resources on a processing chain interaction in simulated treeholes. *Journal of Animal Ecology*, 69(4), 651-658. <https://doi.org/10.1046/j.1365-2656.2000.00423.x>
- Paradise, C. J., & Dunson, W. A. (1998). Relationship of atmospheric deposition to the water chemistry and biota of treehole habitats. *Environmental Toxicology and Chemistry*, 17(3), 362-368. <https://doi.org/10.1002/etc.5620170303>
- Paradise, C. J., & Kuhn, K. L. (1999). Interactive effects of pH and leaf litter on a shredder, the scirtid beetle, *Helodes pulchella*, inhabiting tree-holes. *Freshwater Biology*, 41(1), 43-49. <https://doi.org/10.1046/j.1365-2427.1999.00384.x>
- Parton, W., Silver, W. L., Burke, I. C., Grassens, L., Harmon, M. E., Currie, W. S., King, J. Y., Adair, E. C., Brandt, L. A., Hart, S. C., & Fasth, B. (2007). Global-Scale Similarities in Nitrogen Release Patterns During Long-Term Decomposition. *Science*, 315(5810), 361-364. <https://doi.org/10.1126/science.1134853>
- Petermann, J. S., & Gossner, M. M. (2022). Aquatic islands in the sky : 100 years of research on water-filled tree holes. *Ecology and Evolution*, 12(8), e9206. <https://doi.org/10.1002/ece3.9206>
- Petermann, J. S., Rohland, A., Sichardt, N., Lade, P., Guidetti, B., Weisser, W. W., & Gossner, M. M. (2016). Forest Management Intensity Affects Aquatic Communities in Artificial Tree Holes. *PLOS ONE*, 11(5), e0155549. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0155549>

- Petraglia, A., Cacciatori, C., Chelli, S., Fenu, G., Calderisi, G., Gargano, D., Abeli, T., Orsenigo, S., & Carbognani, M. (2019). Litter decomposition : Effects of temperature driven by soil moisture and vegetation type. *Plant and Soil*, 435(1), 187-200. <https://doi.org/10.1007/s11104-018-3889-x>
- Pinheiro, J. P. S., Windsor, F. M., Wilson, R. W., & Tyler, C. R. (2021). Global variation in freshwater physico-chemistry and its influence on chemical toxicity in aquatic wildlife. *Biological Reviews*, 96(4), 1528-1546. <https://doi.org/10.1111/brv.12711>
- Ponette, Q. (2010). Effets de la diversité des essences forestières sur la décomposition des litières et le cycle des éléments. *FORÊT WALLONNE*, 106, 33-42.
- Prather, C. M., Pelini, S. L., Laws, A., Rivest, E., Woltz, M., Bloch, C. P., Del Toro, I., Ho, C.-K., Kominoski, J., Newbold, T. A. S., Parsons, S., & Joern, A. (2013). Invertebrates, ecosystem services and climate change. *Biological Reviews*, 88(2), 327-348. <https://doi.org/10.1111/brv.12002>
- Ptatscheck, C., & Traunsperger, W. (2015). Meio- and Macrofaunal Communities in Artificial Water-Filled Tree Holes : Effects of Seasonality, Physical and Chemical Parameters, and Availability of Food Resources. *PLOS ONE*, 10(8), e0133447. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0133447>
- Reber, A., Larrieu, L., Schubert, M., & Bütler, R. (2015). *Guide de poche des dendro-microhabitats : Description des différents types de microhabitats liés aux arbres et des principales espèces qui y sont associées* [Report]. http://www.vd.ch/fileadmin/user_upload/themes/environnement/forets/fichiers_pdf/biodiv_rpt_12_15/Guide_de_poche_des_micr_2eme_editionL_qlte_opt.pdf
- Rehshuh, S., Jonard, M., Wiesmeier, M., Rennenberg, H., & Dannenmann, M. (2021). Impact of European Beech Forest Diversification on Soil Organic Carbon and Total Nitrogen

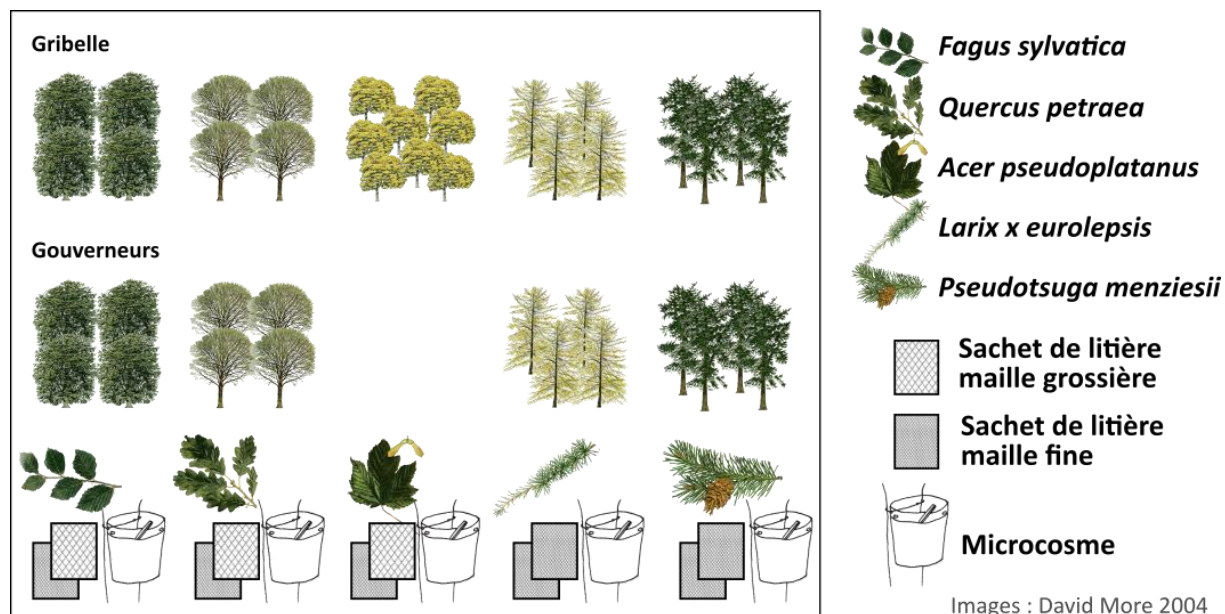
- Stocks—A Meta-Analysis. *Frontiers in Forests and Global Change*, 4. <https://www.frontiersin.org/articles/10.3389/ffgc.2021.606669>
- Rothe, A., Kreutzer, K., & Küchenhoff, H. (2002). Influence of tree species composition on soil and soil solution properties in two mixed spruce-beech stands with contrasting history in Southern Germany. *Plant and Soil*, 240(1), 47-56. <https://doi.org/10.1023/A:1015822620431>
- Schädler, M., Rottstock, T., & Brandl, R. (2005). Food web properties in aquatic microcosms with litter mixtures are predictable from component species. *Arch. Hydrobiol*, 163, 211-223. <https://doi.org/10.1127/0003-9136/2005/0163-0211>
- Scherer-Lorenzen, M., Gessner, M. O., Beisner, B. E., Messier, C., Paquette, A., Petermann, J. S., Soininen, J., & Nock, C. A. (2022). Pathways for cross-boundary effects of biodiversity on ecosystem functioning. *Trends in Ecology & Evolution*, 37(5), 454-467. <https://doi.org/10.1016/j.tree.2021.12.009>
- Schmidl, J., Sulzer, P., & Kitching, R. L. (2008). The insect assemblage in water filled tree-holes in a European temperate deciduous forest: Community composition reflects structural, trophic and physicochemical factors. *Hydrobiologia*, 598(1), 285-303. <https://doi.org/10.1007/s10750-007-9163-5>
- Setiawan, N. N., Vanhellemont, M., De Schrijver, A., Schelfhout, S., Baeten, L., & Verheyen, K. (2016). Mixing effects on litter decomposition rates in a young tree diversity experiment. *Acta Oecologica*, 70, 79-86. <https://doi.org/10.1016/j.actao.2015.12.003>
- Sierra, C. A., Trumbore, S. E., Davidson, E. A., Vicca, S., & Janssens, I. (2015). Sensitivity of decomposition rates of soil organic matter with respect to simultaneous changes in temperature and moisture. *Journal of Advances in Modeling Earth Systems*, 7(1), 335-356. <https://doi.org/10.1002/2014MS000358>

- Spencer, R. G. M., Aiken, G. R., Butler, K. D., Dornblaser, M. M., Striegl, R. G., & Hernes, P. J. (2009). Utilizing chromophoric dissolved organic matter measurements to derive export and reactivity of dissolved organic carbon exported to the Arctic Ocean : A case study of the Yukon River, Alaska. *Geophysical Research Letters*, 36(6), L06401. <https://doi.org/10.1029/2008GL036831>
- Srivastava, D. S., Cardinale, B. J., Downing, A. L., Duffy, J. E., Jouseau, C., Sankaran, M., & Wright, J. P. (2009). Diversity Has Stronger Top-Down than Bottom-Up Effects on Decomposition. *Ecology*, 90(4), 1073-1083.
- Tilman, D., Isbell, F., & Cowles, J. M. (2014). Biodiversity and Ecosystem Functioning. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*, 45(1), 471-493. <https://doi.org/10.1146/annurev-ecolsys-120213-091917>
- Trogisch, S., He, J.-S., Hector, A., & Scherer-Lorenzen, M. (2016). Impact of species diversity, stand age and environmental factors on leaf litter decomposition in subtropical forests in China. *Plant and Soil*, 400(1-2), 337-350. <https://doi.org/10.1007/s11104-015-2737-5>
- Verheyen, K., & Branquart, E. (2010). La recherche sur la biodiversité et le fonctionnement des écosystèmes forestiers. *FORÊT WALLONNE*, 106, 6-16.
- Verheyen, K., Carnol, M., Branquart, E., Aubinet, M., Ceunen, K., De Keersmaecker, L., Muys, B., Grégoire, J.-C., & Ponette, Q. (2010). *Assessment of the effects of tree species diversity on forest biodiversity and ecosystem functioning (FORBIO)* (Research Programme Science for a Sustainable Development, p. 5) [Final Report]. Belgian Science Policy. http://www.belspo.be/belspo/ssd/science/Reports/FORBIO_FinRep_ML.pdf
- Verheyen, K., Ceunen, K., Ampoorter, E., Baeten, L., Bosman, B., Branquart, E., Carnol, M., De Wandeler, H., Grégoire, J.-C., Lhoir, P., Muys, B., Setiawan, N. N., Vanhellemont, M., & Ponette, Q. (2013). Assessment of the functional role of tree diversity : The multi-site

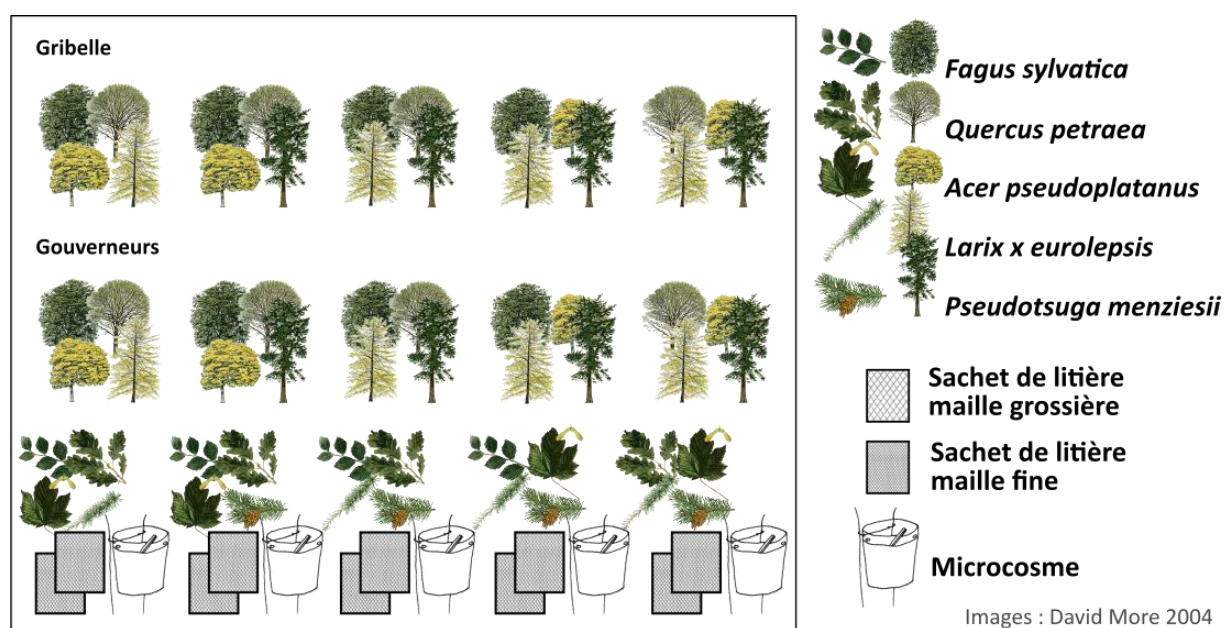
- FORBIO experiment. *Plant Ecology and Evolution*, 146(1), 26-35.
<https://doi.org/10.5091/plecevo.2013.803>
- Voříšková, J., & Baldrian, P. (2013). Fungal community on decomposing leaf litter undergoes rapid successional changes. *The ISME Journal*, 7(3), 477-486.
<https://doi.org/10.1038/ismej.2012.116>
- Wall, D. H., Bradford, M. A., St. John, M. G., Trofymow, J. A., Behan-Pelletier, V., Bignell, D. E., Dangerfield, J. M., Parton, W. J., Rusek, J., Voigt, W., Wolters, V., Gardel, H. Z., Ayuke, F. O., Bashford, R., Beljakova, O. I., Bohlen, P. J., Brauman, A., Flemming, S., Henschel, J. R., ... Zou, X. (2008). Global decomposition experiment shows soil animal impacts on decomposition are climate-dependent: SOIL FAUNA IMPACTS ON GLOBAL DECOMPOSITION. *Global Change Biology*, 14(11), 2661-2677.
<https://doi.org/10.1111/j.1365-2486.2008.01672.x>
- Wang, K.-H., McSorley, R., Marshall, A. J., & Gallaher, R. N. (2004). Nematode community changes associated with decomposition of *Crotalaria juncea* amendment in litterbags. *Applied Soil Ecology*, 27(1), 31-45. <https://doi.org/10.1016/j.apsoil.2004.03.006>
- Wickings, K., Grandy, A. S., Reed, S. C., & Cleveland, C. C. (2012). The origin of litter chemical complexity during decomposition. *Ecology Letters*, 15(10), 1180-1188.
<https://doi.org/10.1111/j.1461-0248.2012.01837.x>
- Yee, D. A., & Juliano, S. A. (2007). Abundance Matters : A Field Experiment Testing the More Individuals Hypothesis for Richness-Productivity Relationships. *Oecologia*, 153(1), 153-162.
- Zhang, D., Hui, D., Luo, Y., & Zhou, G. (2008). Rates of litter decomposition in terrestrial ecosystems : Global patterns and controlling factor. *Journal of Plant Ecology*, 1(2), 85-93.
<https://doi.org/10.1093/jpe/rtn002>

- Zhang, M., Cheng, X., Geng, Q., Shi, Z., Luo, Y., & Xu, X. (2019). Leaf litter traits predominantly control litter decomposition in streams worldwide. *Global Ecology and Biogeography*, 28(10), 1469-1486. <https://doi.org/10.1111/geb.12966>
- Zhang, S., Landuyt, D., Verheyen, K., & De Frenne, P. (2022). Tree species mixing can amplify microclimate offsets in young forest plantations. *Journal of Applied Ecology*, 59(6), 1428-1439. <https://doi.org/10.1111/1365-2664.14158>
- Zhao, Y.-Y., Li, Z.-T., Xu, T., & Lou, A. (2022). Leaf litter decomposition characteristics and controlling factors across two contrasting forest types. *Journal of Plant Ecology*, 15(6), 1285-1301. <https://doi.org/10.1093/jpe/rtac073>

ANNEXES



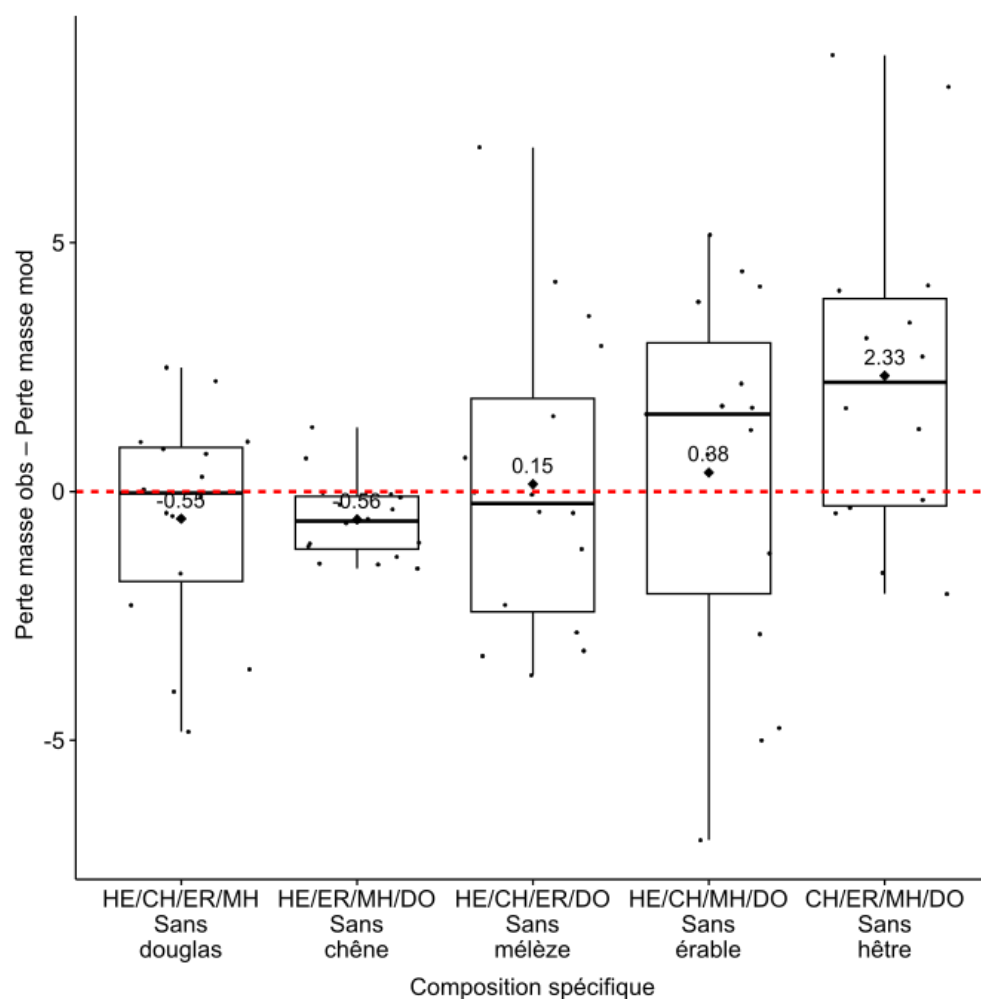
Annexe 1 : Parcelles et microcosmes à niveau de richesse de 1 du site FORBIO Gedinne



Annexe 2 : Parcelles et microcosmes à niveau de richesse de 4 du site FORBIO Gedinne

Annexe 3 : Moyennes des pertes de masse de litière en fonction de la composition spécifique utilisées dans la prédiction de la perte de masse des litières mélangées

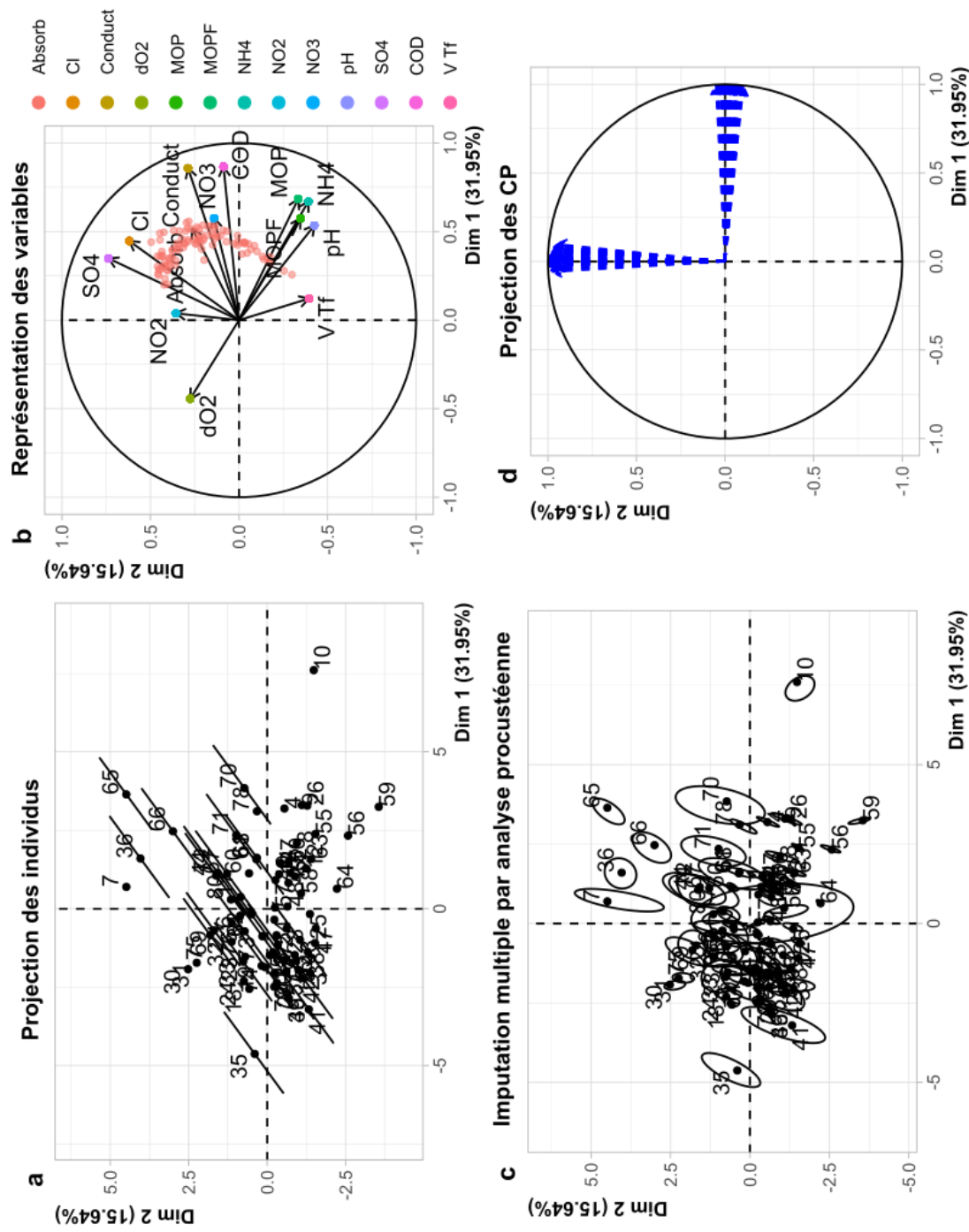
Litière	n	Moyenne [% perte] ($\pm$ SE)
Hêtre	15	6,38 ($\pm$ 2,24)
Chêne	16	14,95 ($\pm$ 3,20)
Érable	16	16,10 ($\pm$ 2,59)
Mélèze	16	8,60 ($\pm$ 2,50)
Douglas	16	6,95 ($\pm$ 1,54)



Annexe 4 : Boîtes moustaches et tests t de la différence entre les valeurs observées et attendues de pertes de masse de la litière des peuplements mélangés. Perte masse obs : perte de masse observée (%) ; Perte de masse mod : perte de masse attendue (%)

Annexe 5 : Tableau des corrélations des variables physico-chimiques, environnementales et de perte de masse de la litière

1	Oxygène dissous													
2	pH	-0,53												
3	Conductivité	-0,37	0,45											
4	Carbone organique dissous	-0,39	0,31	0,79										
5	Ammonium	-0,38	0,53	0,63	0,55									
6	Nitrate	-0,19	0,23	0,58	0,52	0,61								
7	Nitrite	-0,07	-0,16	0,02	-0,10	-0,25	0,08							
8	Sulfate	0,05	0,01	0,56	0,53	0,06	0,27	0,15						
9	Chlorure	-0,13	0,13	0,68	0,49	0,17	0,25	0,22	0,56					
10	Phosphate	0,05	-0,19	-0,09	-0,16	-0,17	-0,03	0,71	0,05	0,13				
11	MOP > 0,5 mm	-0,27	0,39	0,48	0,49	0,48	0,27	-0,14	-0,02	0,22	-0,04			
12	0,25 mm < MOPF < 0,5 mm	-0,54	0,30	0,29	0,27	0,53	0,28	0,03	-0,08	0,00	0,19	0,53		
13	Volume final	0,04	-0,07	-0,06	-0,07	0,21	0,19	0,11	-0,16	-0,21	0,18	0,15	0,41	
14	Ouverture du couvert	0,12	-0,26	-0,08	-0,01	-0,39	-0,21	-0,06	0,26	0,08	-0,12	-0,21	-0,44	-0,31
15	Perte de masse de la litière	0,24	-0,33	-0,07	0,07	-0,15	0,14	-0,04	0,15	-0,03	-0,19	-0,40	-0,42	-0,02
		1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13
														14
														15



Annexe 6 : Tableau des corrélations des variables physico-chimiques, environnementales et de perte de masse de la litière

a, b : qualité de la représentation des variables et des individus en considérant les axes fixés ; c, d : qualité de la représentation des variables et des individus en considérant les axes variant avec les valeurs estimées

Annexe 7 : Résultats des tests de comparaison de la moyenne par la méthode de Benjamini et Hochberg de l'effet de la composition spécifique sur la perte de masse de la litière

Groupe 1	Groupe 2	Estimate	SE	DF	t.ratio	p
Hêtre	Chêne	-8,52	1,98	9	-4,30	0,05
Hêtre	Érable	-9,67	2,35	8	-4,11	0,05
Hêtre	Mélèze	-2,17	1,98	9	-1,10	0,44
Hêtre	Douglas	-0,52	1,98	9	-0,26	0,82
Hêtre	HE/CH/ER/MH	-5,62	1,98	9	-2,84	0,09
Hêtre	HE/ER/MH/DO	-3,65	1,98	9	-1,84	0,23
Hêtre	HE/CH/ER/DO	-4,52	1,98	9	-2,28	0,15
Hêtre	HE/CH/MH/DO	-2,26	1,99	9	-1,14	0,43
Hêtre	CH/ER/MH/DO	-2,97	1,99	9	-1,49	0,32
Chêne	Érable	-1,15	2,35	8	-0,49	0,74
Chêne	Mélèze	6,35	1,97	9	3,22	0,08
Chêne	Douglas	8,00	1,97	9	4,05	0,05
Chêne	HE/CH/ER/MH	2,90	1,97	9	1,47	0,32
Chêne	HE/ER/MH/DO	4,87	1,97	9	2,47	0,12
Chêne	HE/CH/ER/DO	4,00	1,97	9	2,03	0,18
Chêne	HE/CH/MH/DO	6,26	1,98	9	3,16	0,08
Chêne	CH/ER/MH/DO	5,55	1,99	9	2,79	0,09
Érable	Mélèze	7,50	2,35	8	3,19	0,08
Érable	Douglas	9,15	2,35	8	3,90	0,05
Érable	HE/CH/ER/MH	4,05	2,35	8	1,73	0,25
Érable	HE/ER/MH/DO	6,02	2,35	8	2,57	0,12
Érable	HE/CH/ER/DO	5,15	2,35	8	2,19	0,17
Érable	HE/CH/MH/DO	7,41	2,35	8	3,15	0,08
Érable	CH/ER/MH/DO	6,70	2,36	8	2,84	0,09
Mélèze	Douglas	1,65	1,97	9	0,84	0,56
Mélèze	HE/CH/ER/MH	-3,45	1,97	9	-1,75	0,25
Mélèze	HE/ER/MH/DO	-1,48	1,97	9	-0,75	0,59
Mélèze	HE/CH/ER/DO	-2,35	1,97	9	-1,19	0,43
Mélèze	HE/CH/MH/DO	-0,09	1,98	9	-0,05	0,96
Mélèze	CH/ER/MH/DO	-0,80	1,99	9	-0,40	0,76
Douglas	HE/CH/ER/MH	-5,10	1,97	9	-2,58	0,11
Douglas	HE/ER/MH/DO	-3,13	1,97	9	-1,58	0,29
Douglas	HE/CH/ER/DO	-4,00	1,97	9	-2,03	0,18
Douglas	HE/CH/MH/DO	-1,74	1,98	9	-0,88	0,55
Douglas	CH/ER/MH/DO	-2,45	1,99	9	-1,23	0,41
HE/CH/ER/MH	HE/ER/MH/DO	1,97	1,97	9	1,00	0,49
HE/CH/ER/MH	HE/CH/ER/DO	1,10	1,97	9	0,56	0,70
HE/CH/ER/MH	HE/CH/MH/DO	3,35	1,98	9	1,69	0,25
HE/CH/ER/MH	CH/ER/MH/DO	2,64	1,99	9	1,33	0,37
HE/ER/MH/DO	HE/CH/ER/DO	-0,87	1,97	9	-0,44	0,75
HE/ER/MH/DO	HE/CH/MH/DO	1,38	1,98	9	0,70	0,61
HE/ER/MH/DO	CH/ER/MH/DO	0,67	1,99	9	0,34	0,78
HE/CH/ER/DO	HE/CH/MH/DO	2,26	1,98	9	1,14	0,43
HE/CH/ER/DO	CH/ER/MH/DO	1,55	1,99	9	0,78	0,59
HE/CH/MH/DO	CH/ER/MH/DO	-0,71	1,99	9	-0,36	0,78

Annexe 8 : Statistiques de l'ouverture du couvert forestier dans les différents peuplements de l'expérience

Composition spécifique	Moyenne ($\pm$ SE))	Min)	Max	Médiane
Hêtre	8 % ($\pm$ 9 %)	1 %	27 %	5 %
Chêne	7 % ($\pm$ 8 %)	3 %	27 %	5 %
Erable	17 % ($\pm$ 7 %)	7 %	29 %	17 %
Mélèze	11 % ($\pm$ 5 %)	6 %	19 %	11 %
Douglas	10 % ($\pm$ 5 %)	4 %	17 %	8 %
CH/ER/MH/DO	11 % ($\pm$ 7 %)	5 %	25 %	10 %
HE/ER/MH/DO	13 % ($\pm$ 13 %)	2 %	33 %	7 %
HE/CH/MH/DO	10 % ($\pm$ 5 %)	4 %	19 %	9 %
HE/CH/ER/DO	18 % ($\pm$ 16 %)	3 %	40 %	11 %
HE/CH/ER/MH	12 % ($\pm$ 6 %)	6 %	24 %	10 %

La théorie de l'écologie suggère qu'un changement de biodiversité dans un écosystème peut se propager au-delà de ses limites pour influencer le fonctionnement d'autres écosystèmes. Dans ce contexte, ce mémoire vise à comprendre comment la biodiversité ligneuse influence le fonctionnement des dendrotelmes, des cavités dans les arbres qui se remplissent d'eau et qui abritent plusieurs micro- et macroorganismes.

80 dispositifs remplis d'eau et de litière, appelés "microcosmes", ont été installés pendant trois mois (30/05-02/09/2022) dans dix peuplements forestiers en culture pure et mélangée de l'expérience FORBIO Gedinne. Les microcosmes ont ensuite été caractérisés en termes de décomposition des litières, de paramètres physico-chimiques, et d'abondance des macroorganismes.

Les résultats de la recherche montrent que la composition du peuplement influence la décomposition de la litière, avec des effets variés selon l'assortiment d'espèces dans les peuplements mélangés. La qualité de la litière semble être un paramètre déterminant. Les paramètres physico-chimiques et l'abondance des macroorganismes ne sont pas affectés par les peuplements mélangés. La qualité de la litière semble être un facteur important pour la décomposition et l'abondance de macroorganismes.

Cette étude enrichit la compréhension de l'impact de la diversité des arbres sur les dendrotelmes, révélant comment les compositions spécifiques influencent leur fonctionnement.