



**HAL**  
open science

# Le rôle des ongulés dans la décomposition de la litière en forêt tempérée de plaine

Eva Maston

► **To cite this version:**

Eva Maston. Le rôle des ongulés dans la décomposition de la litière en forêt tempérée de plaine. Sciences de l'environnement. 2024. hal-04747560

**HAL Id: hal-04747560**

**<https://hal.inrae.fr/hal-04747560v1>**

Submitted on 22 Oct 2024

**HAL** is a multi-disciplinary open access archive for the deposit and dissemination of scientific research documents, whether they are published or not. The documents may come from teaching and research institutions in France or abroad, or from public or private research centers.

L'archive ouverte pluridisciplinaire **HAL**, est destinée au dépôt et à la diffusion de documents scientifiques de niveau recherche, publiés ou non, émanant des établissements d'enseignement et de recherche français ou étrangers, des laboratoires publics ou privés.



Distributed under a Creative Commons Attribution - NonCommercial - NoDerivatives 4.0 International License



Ministère de l'Agriculture, de l'Agroalimentaire et de la Forêt

**ECOLE NATIONALE SUPERIEURE des SCIENCES AGRONOMIQUES  
de BORDEAUX AQUITAINE**

1, cours du Général de Gaulle - CS 40201 – 33175 GRADIGNAN cedex

**Rapport de pré-spécialisation**

**Le rôle des ongulés dans la décomposition de la  
litière en forêt tempérée de plaine**

Maston Eva

Organisme : INRAE, Unité EFNO

Adresse : Domaine des Barres, 45290 Nogent-sur-Vernisson

Maître de stage : Nathalie KORBOULEWSKY

Tutrice : Stéphanie JALABERT

Dates de stage : 21 mai au 23 août 2024

## Remerciements

Je souhaite exprimer ma gratitude à toutes les personnes qui ont contribué à la réalisation de ce stage, et en particulier à Madame Nathalie Korboulewsky pour son accompagnement en tant que maître de stage. Je tiens également à remercier la doctorante Claire Populus, qui m'a permis de participer à son projet de thèse. Toutes deux ont répondu à mes questions avec patience et bienveillance, me permettant d'approfondir mes connaissances dans le domaine de la gestion forestière et de l'analyse scientifique.

Je remercie également ma tutrice référente, Madame Stéphanie Jalabert, pour son aide dans le choix de mon stage et pour son soutien continu, notamment dans l'amélioration de mes compétences rédactionnelles.

J'ai aussi eu la chance de participer à une campagne de terrain avec Madame Nathalie Korboulewsky, Claire Populus, Camille Viguié et Aviva Kara. Ces journées sur le terrain, à la fois enrichissantes et éprouvantes, ont été des moments forts que j'ai beaucoup appréciés.

Je tiens également à remercier chaleureusement toute l'équipe de l'unité Écosystèmes Forestiers pour leur accueil. Les déjeuners partagés, les séances de badminton et d'ultimate, ainsi que les ateliers botaniques, ont été de supers moments de détente et de bonne humeur.

Un grand merci à mes deux collègues stagiaires, Marie et Léa, avec qui j'ai travaillé dans un Open Space durant trois mois et demi. Nous avons partagé de très bons moments. Également merci à mon amie et colocataire Manon pour son accueil et son aide avec le logiciel R.

Enfin, je remercie mes autres colocataires, les autres stagiaires et les doctorants présents sur le site. Nos repas, soirées et week-ends ensemble ont été des moments conviviaux qui ont rendu cette expérience encore plus mémorable.

## Résumé

### Le rôle des ongulés dans la décomposition de la litière en forêt tempérée de plaine

Maston Eva

---

La décomposition de la litière détermine la disponibilité en éléments minéraux nécessaires à la croissance des plantes dans le sol. Les ongulés peuvent influencer ce processus par leur piétinement et leurs déjections, tout en modifiant la composition des espèces dans la litière et les communautés de décomposeurs. Une litière est jugée de bonne qualité lorsque sa minéralisation est rapide. Si les ongulés dégradent la qualité de la litière en forêts boréales, leur impact en forêts tempérées est encore mal connu. C'est pourquoi, au sein de l'unité Écosystèmes Forestiers de l'INRAE, une thèse se penche sur cette question.

Sur sept placettes de chênes sessiles, un protocole basé sur le Tea Bag Index a été appliqué. Des sachets de thé vert et de rooibos ont été enfouis dans des enclos sans ongulés et en exclos avec ongulés. Les masses résiduelles mesurées après 3 mois ont permis de calculer le taux de décomposition du rooibos (*kTBI*) et un facteur de stabilité (*S*) pour le thé vert. D'autres sachets de thés récoltés après 6 mois ont servi à estimer le taux de décomposition des thés (*kOlson*) ainsi que le temps nécessaire à la décomposition de 50 % du thé vert. Les résultats n'ont pas révélé d'effets significatifs des ongulés sur la décomposition de la litière, suggérant que la variabilité inter-parcellaire joue un rôle plus important que la présence ou l'absence d'ongulés. Pour appuyer cette hypothèse, des analyses en composantes principales (ACP) ont été réalisées sur les données climatiques, floristiques et pédologiques de chaque placette. Ces données comprennent deux mesures relevées sur le terrain : la surface terrière et le recouvrement en sol nu au-dessus des points d'échantillonnage. Les ACP ont finalement révélé que la variabilité stationnelle des placettes prend le pas sur la modalité enclos/exclos. De plus, des facteurs comme l'évapotranspiration potentielle, le type d'humus et le recouvrement en charmes semblent étroitement liés à la vitesse de décomposition de la litière.

A terme, des études complémentaires et un suivi des densités d'ongulés par placette serviront à identifier le pool d'éléments nutritifs disponibles pour les communautés végétales forestières.

---

**Mots-clés :** décomposition, litière, ongulés, Tea Bag Index, forêt tempérée

## Abstract

### The role of ungulates in litter decomposition in lowland temperate forest

Maston Eva

---

The decomposition of litter determines the availability of mineral elements necessary for plant growth in the soil. Ungulates influence this process through their trampling and droppings, while modifying the species composition of the litter and decomposer communities. Litter is considered to be of good quality when it is rapidly mineralized. While ungulates degrade the quality of litter in boreal forests, their impact in temperate forests is still poorly understood. This is why the INRAE Forest Ecosystems unit is conducting a thesis on this issue.

A protocol based on the Tea Bag Index was applied to seven plots of sessile oak. Green tea and rooibos bags were buried in paddocks without ungulates and in enclosures with ungulates. The residual masses measured after 3 months were used to calculate the decomposition rate for rooibos (*kTBI*) and a stability factor (*S*) for green tea. Other tea bags harvested after 6 months were used to estimate the rate of decomposition of the teas (*kOlson*) and the time required for 50% of the green tea to decompose. The results showed no significant effect of ungulates on litter decomposition, suggesting that inter-plot variability plays a more important role than the presence or absence of ungulates. To support this hypothesis, principal component analyses (PCA) were carried out on the climatic, floristic and soil data for each plot. These data included two measurements taken in the field: basal area and bare soil cover above the sampling points. The PCAs finally revealed that the station variability of the plots takes precedence over the enclosure/enclosure modality. In addition, factors such as potential evapotranspiration, humus type and hornbeam cover appear to be closely linked to the rate of litter decomposition.

In the longer term, further studies and monitoring of ungulate densities per plot will be used to identify the pool of nutrients available to forest plant communities.

---

**Keywords :** decomposition, litter, ungulates, Tea Bag Index, temperate forest

# Sommaire

Liste des illustrations	
Liste des abréviations	
Introduction .....	1
I) Contexte.....	1
1. Notions sur la décomposition de la litière .....	1
2. Le rôle des ongulés dans la décomposition de la litière .....	3
II) Matériel et méthodes .....	7
1. Protocole.....	7
2. Traitement des données .....	10
2.1. Analyse de la modalité enclos-exclos .....	10
2.2. Analyse de la différence stationnelle des placettes .....	12
2.3. Analyse du lien entre variables environnementales et perte de masse des litières ....	13
III) Résultats.....	13
1. Etude de l'influence de l'herbivorie sur la décomposition de la litière.....	13
1.1. Etude cinétique de la décomposition du thé.....	13
1.2. Effet de l'enclos, de l'exclusion des herbivores, sur les masses sèches restantes de thé.....	14
1.3. Comparaison des <i>kOlson</i> selon la modalité enclos-exclos à l'échelle placette.....	14
1.4. Etude du <i>kTBI</i> du rooibos et du facteur de stabilité <i>S</i> du thé vert au bout de 3 mois de décomposition selon la modalité enclos-exclos .....	15
1.5. Résumé des effets observés.....	15
2. Etude de l'effet aléatoire placette .....	16
3. Analyse du lien entre les masses de thé restantes et les facteurs environnementaux .....	19
IV) Discussion.....	20
1. Une décomposition lente des Tea-bags.....	20
2. Effet des ongulés sur la décomposition de la litière .....	21
3. Facteurs expliquant un effet des ongulés non significatif .....	21
4. Suggestions pour aller plus loin dans l'analyse.....	22
4.1. Critique du protocole .....	22
4.2. Analyses supplémentaires possibles .....	23
Conclusion.....	24
Glossaire.....	25
Bibliographie.....	26
Annexes .....	29

## Liste des illustrations

Figure 1 : Modèle de Hénin-Dupuis, cycle simplifié de la décomposition de la MO dans le sol (cours de P. Barbieri 2022) .....	2
Figure 2 : Principaux facteurs contrôlant le processus de décomposition à différentes échelles (d'après Ponette 2010) .....	3
Figure 3 : Mécanismes contrôlant le processus de décomposition de la litière en présence d'ongulés, d'après Korboulewsky N. Mârell A. 2022 .....	5
Figure 4 : Position des placettes RENECOFOR sélectionnées, extrait de la thèse de Claire Populus ....	7
Figure 5 : Plan d'échantillonnage d'une placette RENECOFOR, extrait du protocole de la thèse de Claire Populus .....	8
Figure 6 : Disposition des thés à chaque point d'échantillonnage, photos prises par Claire Populus ....	9
Figure 7 : Outils nécessaires à la mesure de masse, photos prises par Eva Maston.....	10
Figure 8 : Suivi de la décomposition du thé vert et du rooibos dans le sol (données de toutes les placettes exceptée CHS 81, $n_{\text{vert}} = 82$ , $n_{\text{rooibos}} = 86$ ) .....	13
Figure 9 : Résultats de l'ACP climatique permettant une première sélection de variables .....	16
Figure 10 : Résultats de l'ACP sur le sol permettant une sélection de variables .....	17
Figure 11: Résultats de l'ACP floristique permettant une sélection de variables .....	17
Figure 12 : Cercle des corrélations selon les dimensions 1 et 2 (les valeurs de cos inférieures à 0,5 ne sont pas représentées) .....	18
Figure 13 : Graphique des individus ( $n = 112$ ) répartis selon la placette (à gauche) et selon l'herbivorie (à droite avec 1 l'exclus et 0 l'enclos).....	18
Figure 14 : Classification ascendante hiérarchique des placettes (les distances sont annotées en gris)	19
Figure 15 : Régressions linéaires des moyennes de masses de thé restantes en fonction de facteurs environnementaux (R1 : rooibos à 3 mois ; R2 : rooibos à 6 mois ; V1 : thé vert à 3 mois ; V2 : thé vert à 6 mois), $n = 7$ par régression linéaire .....	20
Tableau 1 : Synthèse des caractéristiques des placettes, d'après les données de l'ONF (TSF correspond au taillis sous futaie : mélange de semis et de régénération par taillis) .....	8
Tableaux 2 : Détails de la significativité des tests par placette pour le thé vert (tableau du dessus) et pour le rooibos (tableau en-dessous).....	15
Annexe 1 : Comparaison de la masse sèche restante de thé vert et de rooibos en enclos et en exclos après 3 et 6 mois de décomposition .....	29
Annexe 2 : Détail par placette de la masse sèche restante de thé vert ( $n = 91$ ) et de rooibos ( $n = 89$ ) à 3 mois de décomposition, INT correspond à l'enclos et EXT à l'exclus .....	30
Annexe 3 : Détail par placette de la masse sèche restante de thé vert ( $n = 84$ ) et de rooibos ( $n = 89$ ) à 6 mois de décomposition, INT correspond à l'enclos et EXT à l'exclus .....	31
Annexe 4 : Comparaison des $k_{\text{Olson}}$ du thé vert et du rooibos en enclos et en exclos, $n_{\text{vert}} = 14$ , $n_{\text{rooibos}} = 14$ , CHS 81 est incluse dans les données.....	32
Annexe 5 : Comparaison des $k_{\text{TBI}}$ du rooibos en enclos et en exclos ( $n = 101$ ), CHS 81 est incluse dans les données .....	33
Annexe 6 : Comparaison des facteurs de stabilité S en enclos et en exclos par placette ( $n = 106$ ), CHS 81 est incluse dans les données .....	34
Annexe 7 : Equation des régressions linéaires de la figure 16 liant la masse restante de thés à l'ETP, au recouvrement de Carpinus et au type d'humus, R1 : rooibos à 3 mois ; R2 : rooibos à 6 mois ; V1 : thé vert à 3 mois ; V2 : thé vert à 6 mois .....	34
Annexe 8 : Missions supplémentaires (hors sujet de stage).....	35

## Liste des abréviations

ACP : Analyse en composantes principales  
CAH : Classification ascendante hiérarchique  
CHS : Identifiant des placettes de chênes sessiles  
ETP : Evapotranspiration potentielle  
INRAE : Institut national de recherche pour l'agriculture, l'alimentation et l'environnement  
MO : Matière organique  
ONF : Office National des Forêts  
RENECOFOR : Réseau National de suivi à long terme des Écosystèmes Forestiers  
SAFRAN : Système d'Analyse Fournissant des Renseignements Adaptés à la Nivologie  
TBI : Tea Bag Index  
TSF : Taillis sous futaie  
Unité EFNO : Unité de recherche Ecosystèmes Forestiers

### Facteurs climatiques utiles du modèle SAFRAN :

DRAINQ\_Q : Drainage (cumul quotidien 06-06 UTC) (mm et dixièmes)  
ECOULEMENT\_Q : Ecoulement à la base du manteau neigeux (mm et dixièmes)  
ETP\_Q : Evapotranspiration potentielle (formule de Penman-Monteith) (mm et dixièmes)  
HTEURNEIGE\_Q : Epaisseur du manteau neigeux (moyenne quotidienne 06-06 UTC) (m)  
HTEURNEIGEX\_Q : Epaisseur du manteau neigeux maximum au cours de la journée (m)  
PRENEI\_Q : Précipitations solides (cumul quotidien 06-06 UTC) (mm et dixièmes)  
PRELIQ\_Q : Précipitations liquides (cumul quotidien 06-06 UTC) (mm et dixièmes)  
RESR\_NEIGE\_Q : Equivalent en eau du manteau neigeux (moyenne quotidienne 06-06 UTC) (mm et dixièmes)  
SNOW\_FRAC\_Q : Fraction de maille recouverte par la neige (moyenne quotidienne 06-06 UTC) (%)  
SSI\_Q : Rayonnement visible (cumul quotidien) (J/cm<sup>2</sup>)  
SWI\_Q : Indice d'humidité des sols (moyenne quotidienne 06-06 UTC) (%)  
T\_Q : Température moyenne quotidienne (°C et dixièmes)  
TSUP\_H\_Q : Température maximale des 24 températures horaires (°C et dixièmes)

## Introduction

Au cours des 40 dernières années, les populations d'ongulés sauvages ont connu une croissance exponentielle, or leur impact sur l'écosystème forestier est multiple. Ils jouent un rôle essentiel dans l'équilibre des écosystèmes forestiers (Hobbs 1996; Bardgett et Wardle, 2003) et leur présence revêt également une importance pour la chasse, rendant indispensable leur prise en compte dans la gestion des forêts tempérées de plaine (ONF 2024).

L'unité de recherche Écosystèmes Forestiers (EFNO), affiliée à l'Institut national de recherche pour l'agriculture, l'alimentation et l'environnement (INRAE) du Centre-Val de Loire, mène des travaux principalement sur les écosystèmes forestiers de plaine. L'unité étudie la capacité d'adaptation des forêts face aux changements climatiques et le rôle qu'y jouent les grands herbivores. Elle vise à soutenir les gestionnaires et décideurs dans l'élaboration de modes de gestion durables qui concilient production de bois et conservation des sols et de la biodiversité. Une thèse portant sur l'impact des grands herbivores, démarrée à l'automne 2023 au sein de l'unité EFNO, s'inscrit dans cette démarche. Elle est intitulée "Impact des grands herbivores et du mélange d'essences sur la stœchiométrie des écosystèmes forestiers de plaine" et sa réalisation est aujourd'hui financée par l'Office National des Forêts (ONF). Elle fait également partie intégrante du projet de recherche OSCAR qui s'intéresse aux cycles de nutriments dans nos écosystèmes, et notamment au cycle du carbone.

L'action des ongulés sur les semis et jeunes pousses peut freiner la régénération des essences. L'abrutissement, les frottis et l'écorçage représentent des défis pour les agents de l'ONF responsables du maintien des populations forestières. Les ongulés sauvages influencent non seulement l'état de santé des arbres, mais aussi la fertilité des sols. Le dépôt d'urine et de fèces impacte directement le taux d'éléments nutritifs dans le sol mais d'autres processus indirects ont également un impact. Les ongulés vont par exemple se nourrir des espèces les plus appétentes dans le sous-bois et cela va conditionner la composition de la litière au sol. Ils ont ainsi des répercussions sur les taux de nutriments assimilables dans la litière et leur vitesse de minéralisation.

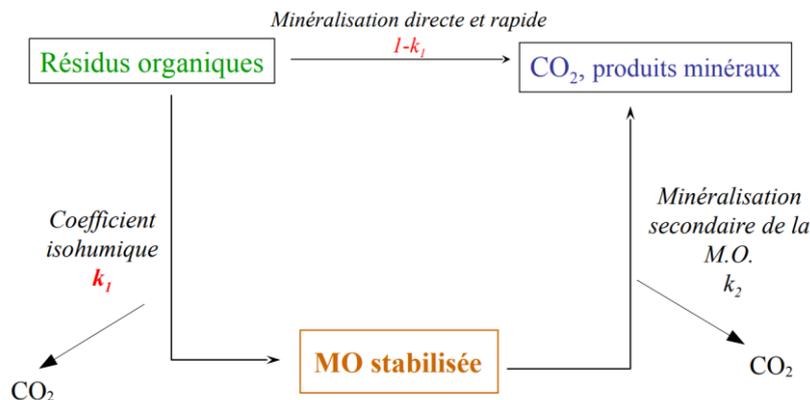
Dans les prairies nord-américaines où vivent les bisons, ainsi qu'en Afrique, dans le Serengeti, les ongulés sauvages stimulent la repousse végétale et maintiennent une qualité nutritionnelle élevée des litières en prairies. En revanche, dans d'autres environnements forestiers comme la forêt boréale, l'herbivorie sélective des élans empêche la régénération végétale, ne laissant subsister que des espèces riches en éléments récalcitrants. Par conséquent, la décomposition de la litière y est plus lente (Hobbs 1996). Finalement, les effets de l'herbivorie varient en fonction de la région géographique et peuvent même être diamétralement opposés. Dans les forêts tempérées, les impacts de l'herbivorie sur la qualité des sols et de la litière restent mal compris, ce qui soulève la problématique suivante : Quelle est l'influence des ongulés sur la décomposition de la litière en forêt tempérée de plaine ?

## I) Contexte

### 1. Notions sur la décomposition de la litière

La litière est définie par la matière organique (MO) morte qui se trouve au sol en forêt. Elle est composée de retombées organiques telles que les feuilles des arbres mais aussi de la matière morte au sol comme les racines ou encore la pédofaune (Jabiol et al. 2007).

La décomposition de la litière est un processus physico-chimique qui consiste en une perte de masse. Deux voies de décomposition existent : la minéralisation et l'humification. La minéralisation primaire désigne la transformation relativement rapide de la matière organique en éléments minéraux. Ils serviront à la croissance des espèces végétales environnantes. L'humification est la conversion de la MO en humus c'est-à-dire en matière organique stockée dans le sol après avoir été en partie décomposée. Elle sera progressivement minéralisée plus tard : c'est la minéralisation secondaire (Figure 1).



*Figure 1 : Modèle de Hénin-Dupuis, cycle simplifié de la décomposition de la MO dans le sol (cours de P. Barbieri 2022)*

Ce sont les détritivores et les décomposeurs qui sont responsables de la décomposition de la matière au sol. Tout d'abord, les détritivores fragmentent la matière morte en petits morceaux. Puis les décomposeurs convertissent les morceaux de matière organique en composés inorganiques tels que le phosphate, l'ammonium, l'eau ou le dioxyde de carbone (Aerts 2006). Les détritivores et décomposeurs sont principalement des bactéries, des champignons et des protistes. D'autres organismes de la pédofaune comme les microarthropodes ou les lombrics facilitent aussi la décomposition en aérant le sol par des galeries par exemple (Coûteaux, Bottner, Berg 1995). L'oxygène est de fait une ressource nécessaire aux décomposeurs aérobies (Ramirez et al. 2021). L'abondance et l'efficacité des décomposeurs régulent donc la vitesse de décomposition de la litière.

La qualité de la litière est un autre élément important à prendre en compte dans le processus de décomposition. Elle est de meilleure qualité lorsqu'elle contient une grande quantité d'éléments nutritifs comme l'azote. Le terme de qualité de la litière désigne aussi la facilité de ses éléments à se minéraliser (Coûteaux, Bottner, Berg 1995). Plus la litière va se minéraliser rapidement, plus elle est de bonne qualité. Cette caractéristique de la litière dépend de ses constituants plus ou moins récalcitrants. Les composés solubles et l'azote vont participer à l'amélioration de sa qualité alors que les cycles aromatiques et composés carbonés (lignine, tanin...) vont la diminuer (Figure 2 et Coûteaux, Bottner, Berg 1995). Le ratio C/N est un bon indicateur de décomposition, il représente le rapport massique de carbone sur l'azote. Plus le ratio est élevé, moins la minéralisation de la litière sera rapide puisque les chaînes carbonées sont difficiles à décomposer.

Le climat joue aussi un rôle majeur dans la décomposition de la MO. L'humidité contrôle les ressources en eau et en minéraux disponibles pour les communautés microbiennes et fongiques dans le sol. De même, une température élevée favorise l'activité des détritivores et

décomposeurs. Cependant, une température trop élevée réduit l'humidité du sol et induit une sécheresse et un manque de nutriments pour la pédofaune (Barbe 2017).

Ainsi, la décomposition de la litière est contrôlée par trois facteurs principaux : le climat, sa qualité et la nature et l'abondance des organismes décomposeurs (Coûteaux, Bottner, Berg 1995 ; Figure 3 d'après Ponette 2010).

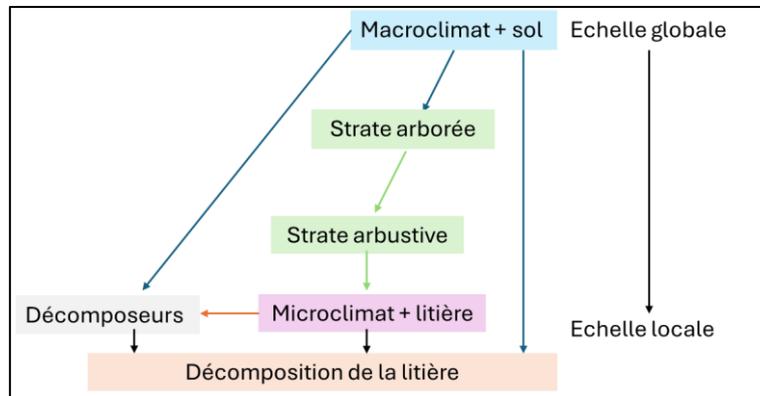


Figure 2 : Principaux facteurs contrôlant le processus de décomposition à différentes échelles (d'après Ponette 2010)

## 2. Le rôle des ongulés dans la décomposition de la litière

Depuis des décennies, le nombre d'ongulés augmente dans les forêts domaniales. Plus de 50 % des surfaces forestières publiques sont désormais en déséquilibre forêt-ongulés en raison de la surabondance des ongulés sauvages (ONF 2024). Le terme « ongulés » se réfère aux mammifères herbivores dotés de sabots regroupant en forêt de plaine les sangliers (*Sus scrofa*), les cerfs élaphe (*Cervus elaphus*) et les chevreuils (*Capreolus capreolus*) principalement (ONF 2024; CNRTL 2012). Ils provoquent de nombreux dégâts sur les essences forestières, tels que le déterrement des jeunes pousses, la consommation des fruits, des bourgeons et des feuilles, ainsi que l'écorçage et le frottis. A forte densité, ces dommages compromettent la régénération des peuplements forestiers, ce qui constitue un enjeu crucial dans un contexte de dérèglement climatique où la préservation de la diversité de nos forêts est essentielle (ONF 2024). Les ongulés restent néanmoins une source de revenu cynégétique importante. Mettre en place une gestion raisonnée de ces herbivores est donc indispensable pour satisfaire les besoins économiques de la chasse et de la production de bois mais aussi pour des nécessités environnementales de préservation des forêts.

Les ongulés sont une espèce ingénieur qui participe au bon fonctionnement de l'écosystème. Ils régulent bon nombre de mécanismes (densité des essences forestières, ouverture du sous-bois à la lumière...) et ils influencent notamment la qualité de litière et l'efficacité des décomposeurs (Hobbs 1996).

L'urine et les fèces contiennent des minéraux facilement assimilables par les communautés végétales. De plus, les déjections des herbivores accélèrent le processus de décomposition de la litière par l'apport de biomasse qui stimule l'activité des décomposeurs. La minéralisation du carbone et de l'azote se retrouve par conséquent, elle aussi, stimulée (Bardgett, Wardle 2003). Ce processus biologique d'accélération de la minéralisation a une importance relative selon le milieu. Les déjections sont particulièrement influentes dans les prairies fertiles lorsque l'abondance en herbivores est élevée car dans ces milieux, il n'y a que peu de litière au sol.

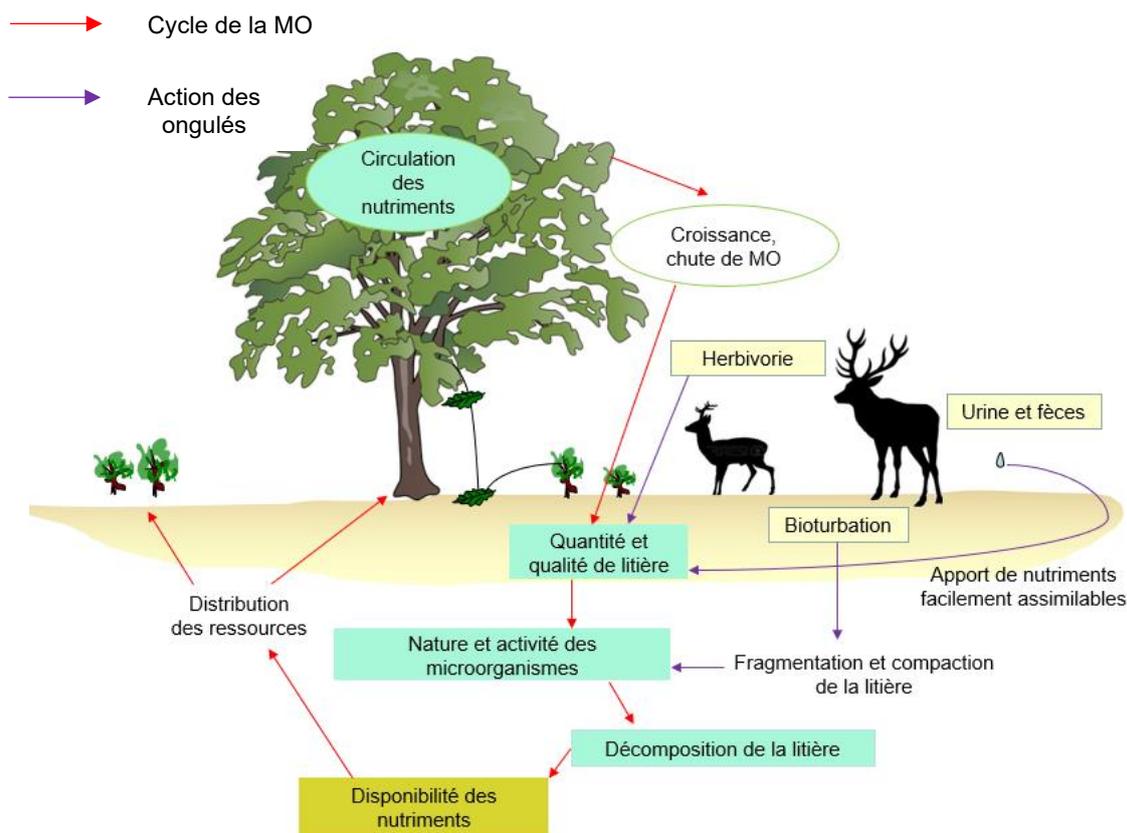
Dans d'autres contextes, l'effet des déjections est moindre par rapport à d'autres mécanismes induits par les ongulés. Les urines et excréments ne suffisent donc pas à conclure sur l'existence d'un effet systématiquement positif des ongulés sur la décomposition de la litière (Bardgett, Wardle 2003; Hobbs 1996).

Le piétinement par les ongulés augmente la compaction du sol dans le sous-bois (Ramirez et al. 2021). Cela réduit la porosité du sol et donc moins d'oxygène y entre. Ainsi, les ressources pour les invertébrés décomposeurs sont limitées et les taux de décomposition de litière finissent par diminuer (Ramirez et al. 2021).

La couverture végétale du sous-bois change avec l'action des ongulés. Une hypothèse souvent soulevée se base sur la sélection des espèces broutées. Les ongulés vont se nourrir des espèces les plus appétentes du sous-étage, c'est-à-dire des espèces faciles à digérer et riches en azote. Ils vont par exemple préférer les feuillus aux conifères et aux bryophytes (Chollet et al. 2021; Hobbs 1996). Les espèces retrouvées dans la litière sont alors essentiellement des espèces peu appétentes et difficiles à décomposer, d'où l'augmentation de la masse de carbone dans la litière. Selon cette hypothèse, l'abrutissement sélectif mène finalement à une baisse de la qualité de la litière et à un changement du processus de décomposition (Chollet et al. 2021).

Les grands herbivores ont un impact sur les détritivores et décomposeurs du sol. L'abrutissement sélectif peut entraîner une faible qualité de litière qui entraîne, elle-même, une augmentation du nombre de mycorhizes. Le ratio bactéries/champignons diminue au profit des champignons lorsque les taux de calcium et de magnésium diminuent dans la litière (Prescott 2010). La prolifération des mycorhizes serait donc stimulée en présence d'ongulés (Chollet et al. 2021). Ce changement dans la communauté de décomposeurs provoque une augmentation de l'humification au détriment de la minéralisation (Prescott 2010). De plus, les exsudats racinaires des arbustes stimulent l'activité bactérienne mais l'herbivorie réduit le nombre d'arbustes (Chollet et al. 2021). Les ongulés ralentiraient ainsi l'activité des décomposeurs et par conséquent, le processus de décomposition.

Comme montré ci-dessus, les ongulés sauvages impactent le processus de décomposition soit directement par leurs déjections et leur piétinement soit indirectement, en influençant les espèces du sous-bois et les communautés de décomposeurs (Figure 4). Tous ces mécanismes sont à relativiser car ils ont plus ou moins d'impact selon les écosystèmes. La fertilité du sol, la densité des herbivores mais aussi la proportion de végétaux consommée va différer selon le milieu. L'influence des ongulés sur la décomposition ne sera donc pas la même (Olofsson, Oksanen 2002).



*Figure 3 : Mécanismes contrôlant le processus de décomposition de la litière en présence d'ongulés, d'après Korboulewsky N. Mårell A. 2022*

L'effet des ongulés dépend également de la capacité de réponse des espèces végétales à l'herbivorie. Les espèces à croissance rapide, dotées d'une grande capacité d'absorption des nutriments, se décomposent rapidement après leur mort. Leurs nutriments sont alors rapidement disponibles (Olofsson, Oksanen 2002). Cela permet aux plantes de produire davantage de biomasse, illustrant un effet bénéfique de l'herbivorie (Hobbs 1996). Ainsi, dans les prairies très fertiles, l'herbivorie des feuilles favorise une redistribution des nutriments vers ces dernières. Ce phénomène a été observé dans de nombreux écosystèmes, conformément à l'hypothèse de « grazing optimization hypothesis » (Hobbs 1996).

Finalement, dans les prairies africaines ainsi qu'en Amérique du Nord où les terres sont fertiles, l'herbivorie a un effet positif sur la croissance des populations végétales. La minéralisation y est rapide. Au contraire, dans les forêts boréales, la croissance des végétaux est ralentie par l'abrutissement des élans : la minéralisation et l'absorption des nutriments par les plantes y sont lentes (Hobbs 1996; Bardgett, Wardle 2003). En forêt tempérée, l'effet de l'herbivorie sur la décomposition ne montre pour l'instant aucun consensus. Nous n'avons que peu de connaissances sur l'herbivorie dans ces milieux, c'est pourquoi il convient de poser la problématique suivante : quelle est l'influence des ongulés sur la décomposition de la litière en forêt tempérée de plaine ?

Cette problématique a fait l'objet de mon stage au sein de l'INRAE qui est un centre de recherche français dont les missions incluent la préservation des ressources naturelles et de la biodiversité à l'échelle nationale. L'unité de recherche Écosystèmes Forestiers (EFNO), située à Nogent-sur-Vernisson dans le Loiret, appartient à l'INRAE Centre-Val-De-Loire. Cette unité

se consacre tout particulièrement à l'accompagnement des gestionnaires forestiers dans l'adaptation de leurs plans de gestion face aux changements actuels. La surabondance des ongulés et leurs impacts en forêt font partie des enjeux récents traités par l'unité EFNO. C'est donc dans le cadre d'une thèse intitulée "Impact des grands herbivores et du mélange d'essences sur la stœchiométrie des écosystèmes forestiers de plaine" que l'impact des ongulés sur la décomposition de la litière en forêt tempérée de plaine est étudiée. La thèse est réalisée par Claire Populus sous la direction de Nathalie Korboulewsky et Anders Mårell. Elle s'inscrit dans le projet de recherche OSCAR qui s'intéresse aux cycles des nutriments dans les différents écosystèmes.

Au vue des conditions pédoclimatiques et des espèces végétales présentes en climat tempéré, on suppose qu'il existe un ralentissement de la décomposition de la litière en présence des herbivores. Cette hypothèse repose majoritairement sur le changement de qualité de litière en présence des ongulés.

Afin de valider ou au contraire de réfuter notre hypothèse, une expérimentation de décomposition a été mise en place dans diverses placettes éparpillées en France. Une zone ouverte aux ongulés et une zone clôturée sans accès aux ongulés ont été comparées. La méthode la plus classique d'étude de la décomposition est le suivi de la perte de masse des litières locales en sachet dit méthode des litter-bag (McClaugherty et al. 1985), mais qui demande beaucoup de préparation et doit se poursuivre généralement sur au moins une année. Plus récemment, pour étudier le processus de décomposition dans des environnements divers, parfois à travers le monde, la méthode du Tea Bag Index (*Teabag Index* 2024) est mise en œuvre. Cette méthode repose sur l'utilisation de sachets de thé à composition standardisée, permettant ainsi d'éliminer le « home-field advantage », c'est-à-dire l'adaptation des décomposeurs à la litière locale (Olofsson, Oksanen 2002). En effet, cette adaptation pourrait masquer l'effet des herbivores sur la décomposition. Les sachets de thé ont deux autres avantages. Premièrement, cette expérience a été répétée un grand nombre de fois au niveau mondial, la base de données est donc importante et elle nous permettra de comparer nos valeurs avec ce qui a déjà été effectué. Deuxièmement, deux types de thé peuvent être utilisés : le thé vert et le rooibos. Ces types de thé permettent d'évaluer différents aspects de la décomposition comme nous le montrerons plus tard car les facteurs environnementaux les impactent différemment (Fanin et al. 2020). Cette technique présente l'avantage d'être facile, peu coûteuse et rapide. C'est cette méthode qui a été choisie.

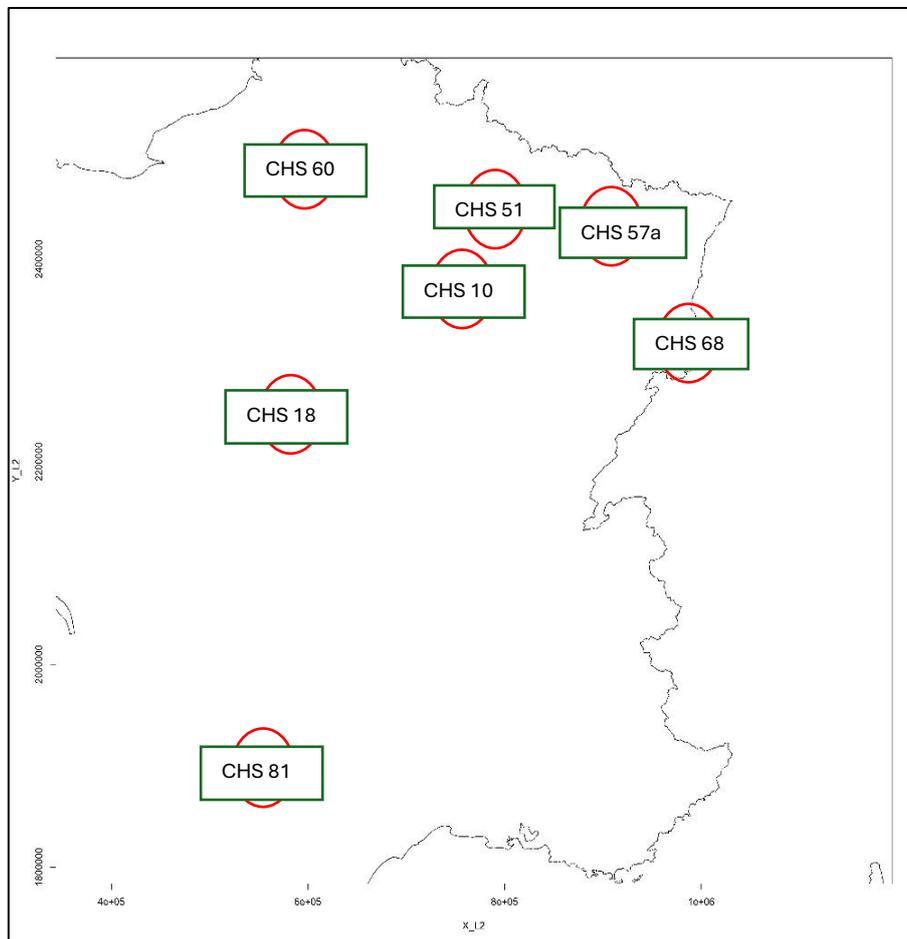
D'autres méthodes d'analyse de décomposition existent comme un traçage isotopique ou encore des mesures en laboratoire du carbone et de l'azote dans la litière (Prescott et al. 2017; Maillard 2019) mais ces mesures sont plus coûteuses. Il existe aussi des indicateurs de qualité de sol comme ceux provenant de la méthode Biofunctool mais ces indicateurs sont au nombre de 12. De nombreuses expériences sont alors à mettre en place et cela prend du temps (Thoumazeau et al. 2019).

Les sachets de thé ont été déposés sur les placettes en décembre 2023 par la doctorante. Elle a récolté la moitié des thés après 3 mois de décomposition dans le sol. Lors de mon stage, j'ai personnellement mesuré les masses de ces thés pour réaliser des analyses statistiques. Puis, j'ai été sur le terrain pour récupérer les sachets de thé enfouis depuis 6 mois. J'ai également participé à la mesure de la surface terrière le long des transects. J'ai ensuite pesé les thés recueillis après 6 mois de décomposition pour mes analyses statistiques. Le traitement des données a été effectué sur le logiciel R et sur Excel.

## II) Matériel et méthodes

### 1. Protocole

Pour déterminer l'effet des ongulés sur la perte de masse des litières, une étude de la décomposition du thé dans le sol de placettes forestières a été réalisée. Les placettes sélectionnées font partie du dispositif expérimental RENECOFOR de l'ONF. Elles présentent l'avantage de disposer d'enclos installés depuis 27 ans, isolant une surface d'un demi-hectare du reste de la placette, empêchant ainsi l'accès des ongulés. Les placettes CHS de RENECOFOR ont été spécifiquement choisies pour cette étude car elles ont toutes pour essence principale le chêne sessile. Cette espèce est classique des forêts tempérées en plus d'être l'essence principale en France (IGN 2022). Parmi les placettes CHS, 7 seulement ont été retenues pour l'expérimentation du thé, en raison de la nette différence visuelle dans la quantité de végétation entre l'enclos et l'exclos (Figure 5 et tableau 1).



*Figure 4 : Position des placettes RENECOFOR sélectionnées, extrait de la thèse de Claire Populus*

Tableau 1 : Synthèse des caractéristiques des placettes, d'après les données de l'ONF (TSF correspond au taillis sous futaie : mélange de semis et de régénération par taillis)

Placette	Département	Surface (m2)	Essence principale	Type de peuplement	Age moyen en 1995	Type de sol	Texture	Type d'humus
CHS10	Aube	4970	Quercus petraea	Futaie régulière	83	LUVISOL - REDOXISOL dégradé	LA	Moder et dysmoder
CHS18	Cher	4953	Quercus petraea	Futaie régulière	78	LUVISOL TYPIQUE rédoxique	A	Oligomull
CHS51	Marne	4935	Quercus petraea	TSF strict	139	PODZOSOL OCRIQUE	LA	Moder
CHS57a	Moselle	5054	Quercus petraea	Futaie régulière	85	BRUNISOL OLIGOSATURE rédoxique, luvique	SA	Mésomull
CHS60	Oise	4900	Quercus petraea	Futaie régulière	60	PODZOSOL OCRIQUE et PLANOSOL typique	AS	Moder et oligomull
CHS68	Haut Rhin	5096	Quercus petraea	TSF en conversion	137	BRUNISOL OLIGOSATURE	AS	Eumull
CHS81	Tarn	4998	Quercus petraea	Futaie régulière	98	BRUNISOL OLIGOSATURE et NEOLUVISOL	LA	Mésomull et oligomull

Les placettes RENECOFOR suivent toutes une même logique de disposition. Chaque placette possède une clôture de forme rectangulaire ou carrée. A 5 m de la clôture et parallèlement à celle-ci, il y a 4 bandes floristiques en enclos et 4 bandes floristiques en exclos, chacune mesurant 2 m de large sur 50 m de long. Un transect de 50 m est établi à 2 m des bandes floristiques, en direction opposée au grillage, avec deux points de dépôt de thés placés respectivement à 20 m et 40 m du début du transect (Figure 6).

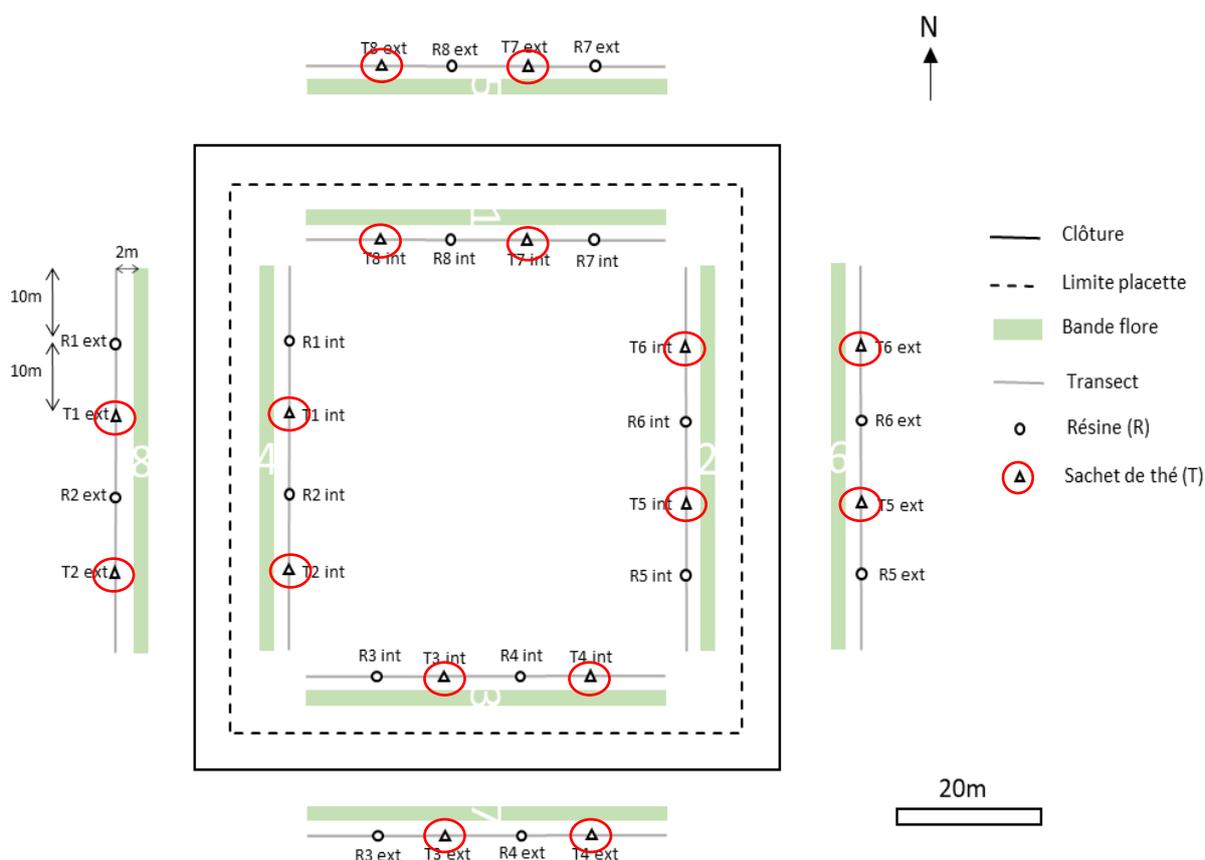


Figure 5 : Plan d'échantillonnage d'une placette RENECOFOR, extrait du protocole de la thèse de Claire Populus

Deux types de thé sont utilisés : le thé vert Ceylan et le rooibos. Ces deux thés possèdent des propriétés distinctes, permettant d'analyser différents aspects de la décomposition. En raison d'une plus forte teneur en éléments récalcitrants, le rooibos se décompose plus lentement que le thé vert. Le suivi de la masse restante de thé dans le sol au cours de sa décomposition, aussi appelé Tea Bag Index (TBI), est à l'origine réalisé avec des sachets de la marque Lipton (Keuskamp et al. 2013). Cependant, les thés qui ont été déposés sur les placettes RENECOFOR sont de la marque Alter Eco car les produits Lipton ne sont pas purs et contiennent des arômes. Pour se rapprocher le plus possible des conditions naturelles de décomposition de la litière, des thés sans additifs ont été sélectionnés. De plus, dans une démarche écologique, des thés issus de l'agriculture biologique ont été privilégiés.

Étant donné que le nylon ne se décompose pas dans le sol, chaque thé en sachet a été placé dans un sac en nylon appelé organza (Figure 7). L'organza permet de récupérer uniquement le thé et son sachet en décomposition, sans trop de terre, après plusieurs mois d'enfouissement. Ainsi, en décembre 2023, à chacun des points d'échantillonnage entourés en rouge sur la figure 6, 4 sachets de thé ont été enterrés : 2 sachets de thé vert et 2 de rooibos (Figure 7). 64 sachets ont donc été enfouis par placette à une profondeur de 5 cm dans le sol à l'aide de planteurs à bulbe. Poser les sachets de thé en profondeur a permis de modéliser la décomposition de la litière car les organismes décomposeurs sont toujours présents à 5 cm. L'enfouissement des sachets de thé a aussi permis de limiter leur perte dus aux sangliers et aux aléas climatiques. Bien que la décomposition soit plus rapide lorsque le thé est enfoui dans le sol, la cinétique de décomposition reste la même en profondeur et en surface. De plus, notre expérience a été réalisée sur une période courte et il a été prouvé qu'en un an, les écarts entre les quantités de carbone dans la litière placée en surface et celle enfouie à une profondeur de 5 à 10 cm restent minimales (Prescott et al. 2017).

Identifiant écrit sur chaque étiquette de thé :

T1 : point de thé numéro 1, etc

R1 : rooibos relevé à 3 mois

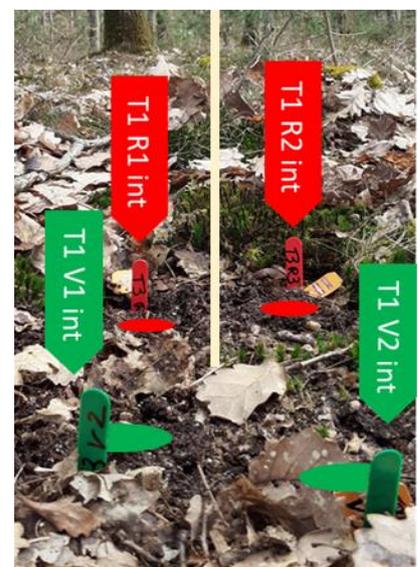
V1 : thé vert relevé à 3 mois

R2 : rooibos relevé à 6 mois

V2 : thé vert relevé à 6 mois

Int : point de thé placé à l'intérieur de la clôture

Ext : point de thé placé à l'extérieur de la clôture

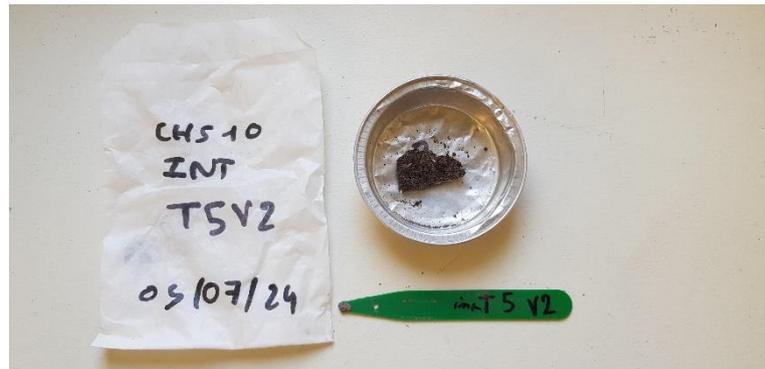


*Figure 6 : Disposition des thés à chaque point d'échantillonnage, photos prises par Claire Populus*

Les récoltes se sont déroulées en mars et juillet 2024. Seule une pelle à main suffisait à déterrer les échantillons. Le temps d'incubation était donc de 3 et 6 mois. Pour des raisons

logistiques, sur la placette CHS81, les échantillons sont restés plus longtemps : 5 et 8 mois. C'est la raison pour laquelle, CHS81 a été inclus dans le traitement des données uniquement lorsque la durée d'incubation était prise en compte dans les calculs.

Une fois récoltés, les thés ont été placés pendant deux jours dans une étuve à 65°C, puis la masse sèche restante a été mesurée à l'aide d'une balance de précision (au millième de gramme près) (Figure 8).



*Figure 7 : Outils nécessaires à la mesure de masse, photos prises par Eva Maston*

Par ailleurs, une série de 10 mesures a été effectuée sur des sachets secs et neufs de thé vert et de rooibos, sans étiquette ni ficelle. Ces mesures ont permis de calculer une moyenne représentant la masse sèche initiale pour chaque type de thé. Des masses initiales de 1,7 g pour le thé vert et de 2 g pour le rooibos sont obtenues. La cinétique de décomposition de chacun des deux types de thé a pu être étudiée et les différences de masses en enclos-exclos ont également été analysées.

## 2. Traitement des données

Après incubation, les masses supérieures aux masses initiales ont été supprimées du jeu de données. De même, les masses aberrantes venant d'organzas troués ont été retirées ainsi que les échantillons trop terreux. Le fouissage des sangliers a aussi causé la disparition de nombreux sachets et donc une baisse du nombre de données. Au final, nous avons 89 données de thé vert et 91 de rooibos à 3 mois de décomposition pour les traitements statistiques. 84 données de thé vert et 89 de rooibos sont gardées à 6 mois de décomposition.

### 2.1. Analyse de la modalité enclos-exclos

L'analyse des différences de masses en enclos-exclos à 3 et 6 mois a été mise en œuvre grâce à des modèles mixtes (lmer) avec pour variable aléatoire la placette. Lorsque les hypothèses de normalité des résidus et d'homoscédasticité n'étaient pas respectées, un test de Kruskal-Wallis était mis en place. Ces tests donnent des informations sur la décomposition à un instant bien défini. Néanmoins, pour analyser le processus de décomposition sur la durée, le

facteur de décomposition  $k$  a été déterminé selon la formule d'Olson (Olson 1963). Le modèle exponentiel nls a été nécessaire à la détermination de ce facteur :

$$M(t) = M_0 e^{-kt}$$

où  $M(t)$  représente la masse restante de thé,  $M_0$  la masse initiale et  $t$  le nombre de jours d'enfouissement. A l'échelle d'une placette, une valeur de  $k_{Olson}$  a été calculée par modalité d'herbivorie et par type de thé. Nous avons finalement 4 valeurs de  $k_{Olson}$  par placette. A partir des  $k_{Olson}$ , il est possible de calculer la DL50, c'est-à-dire le nombre de jours nécessaires pour que le thé se décompose à 50%. Cette DL50 est déterminée uniquement pour le thé vert car il est à un stade avancé de décomposition à 6 mois d'enfouissement contrairement au rooibos.

La formule d'Olson a été développée pour tout type de litière et toute durée d'incubation. Dans le cadre de la méthode des TeaBags, un facteur de décomposition dit  $kTBI$  a été proposé par Keuskamp et al (2013) comparant la décomposition des deux types de thé. Le  $kTBI$  repose sur la différence de temps de décomposition entre les fractions ligneuses et insolubles et les fractions facilement décomposables :

$$M(t) = a e^{-k_1 t} + (1-a) e^{-k_2 t} \quad (1)$$

Où  $M(t)$  représente la proportion de masse restante de thé au bout de  $t$  jours,  $a$  correspond à la fraction de thé labile,  $k_1$  au taux de décomposition de la partie labile et  $k_2$  au taux de décomposition de la partie récalcitrante. Sur des périodes de décomposition courtes,  $k_2$  est considéré comme égal à 0 :

$$M(t) = a e^{-kTBI^* t} + (1-a) \quad (2)$$

Puisque la décomposition du thé vert ralentit rapidement à partir de 1 à 2 mois (Keuskamp et al. 2013), la partie labile du thé vert  $a_g$  peut être calculée de la façon suivante :

$$a_g = 1 - (M_g(t) / M_g(0)) \quad (3)$$

où  $M_g(t)$  est la masse restante de thé vert au bout de  $t$  jours et  $M_g(0)$  est la masse initiale de thé vert. Une partie de la fraction facilement décomposable du thé vert se stabilise dans le temps, cette part stabilisée  $S$  est calculée en divisant  $a_g$  par la fraction hydrolysable de thé vert ( $H_g$ ) :

$$S = 1 - (a_g / H_g) \quad (4)$$

où  $H_g$  est une constante égale à 0,842 pour le thé vert (Keuskamp et al. 2013).  $S$  est supposé ne dépendre que des facteurs environnementaux, c'est pourquoi il est utilisé dans le calcul de la partie labile du rooibos  $a_r$ :

$$a_r = H_r (1 - S) \quad (5)$$

où  $H_r$  est une constante représentant la fraction hydrolysable du rooibos. Elle est égale à 0,552 (Keuskamp et al. 2013). Finalement, en remplaçant le paramètre  $a$  par  $a_r$  dans l'équation (2), le taux de décomposition  $kTBI$  peut être déterminé (Sarneel et al. 2024). Les facteurs  $kTBI$  et  $S$  ont été calculés individuellement pour chaque sachet de thé. Nous avons 101 données pour le  $kTBI$  et 106 pour le  $S$ .

## 2.2. Analyse de la différence stationnelle des placettes

Dans l'optique de mieux comprendre les facteurs aléatoires liés à la placette, une Analyse en Composantes Principales (ACP) a été appliquée aux variables susceptibles de discriminer les placettes entre elles. Les variables pour cette ACP globale ont été choisies à partir de trois autres ACP portant sur le climat, le sol et la flore. Les variables ont été normalisées pour toutes les ACP.

Les données climatiques des placettes ont été extraites de la base de données SAFRAN, un Système d'Analyse Fournissant des Renseignements Adaptés à la Nivologie (Météo-France 2024). Le système estime plusieurs variables climatiques par interpolation des données issues des stations de MétéoFrance. Les variables climatiques sont obtenues selon une maille carrée de 8 km. Les données numériques ont été cumulées ou moyennées selon leur nature sur la période du 1<sup>er</sup> septembre 2023 au 23 juillet 2024. Cet intervalle de temps correspond aux deux mois précédents la pose des thés et à la période de décomposition des thés dans le sol. En effet, le climat avant l'enfouissement des thés a pu influencer leur décomposition. A ces données, nous avons ajouté le nombre de jours de pluie durant cette période.

La deuxième ACP portait sur la composition du sol et les données de peuplement notamment en terme d'espèces forestières. Les données concernant la topographie, la chimie, la texture du sol et l'âge moyen de la population principale ont été fournies par le réseau RENECOFOR. L'indice pour caractériser l'humus a été attribué selon le classement de Ponge, 2016. Les indices élevés correspondent au humus de type mor et les plus faibles au type eumull. Pour toutes les variables citées précédemment, une seule valeur par placette était disponible. La distinction entre enclos et exclos n'était donc pas possible.

La surface terrière, elle, a été réalisée à l'échelle de la placette en différenciant l'enclos de l'exclos. Un inventaire du sous-bois sur 2 m de large et 50 m de long a été réalisé au niveau des bandes floristiques. Le diamètre des tiges a été relevé à hauteur de poitrine, ce qui a permis de déterminer le recouvrement du sous-bois par espèce. De même, le nombre d'arbres avec un diamètre supérieur à 5 cm, a été recensé sur une surface de 50 sur 10 m comprenant la bande flore. Le diamètre et l'espèce de ces arbres ont été enregistrés, permettant ainsi d'estimer la surface terrière dans l'enclos et l'exclos de chaque placette. Les arbres ont été comptés lorsque le milieu de leur tronc appartenait à la surface d'étude, les autres ont été écartés.

Pour l'ACP portant sur la flore du sous-bois, seules les strates herbacée et arbustive ainsi que les semis ont été sélectionnés. En 2021 et 2022, au niveau des bandes floristiques, les agents du réseau RENECOFOR ont attribué une fourchette de recouvrement en pourcent par genre (Archaux et al. 2010; ONF 2022). Pour l'analyse, la médiane de chaque fourchette de recouvrement a été retenue. Bien que les relevés aient été faits par bande floristique, les données ont été sommées selon la modalité enclos-exclos pour réaliser l'ACP à l'échelle de la placette. Les genres les plus rares ont été retirés de l'ACP afin qu'ils n'aient pas une trop grande influence sur les dimensions.

Finalement, une ACP générale a été réalisée, elle regroupe l'ensemble des variables sélectionnées lors des ACP précédentes. Les valeurs des variables de flore du sous-bois et celles relatives à la surface terrière ont été ajustées à l'échelle de la bande floristique tandis que les autres valeurs ont été conservées telles quelles. Cette ACP est à l'échelle des points d'échantillonnage de thé pour être à la plus grande échelle possible et pour intégrer le pourcentage de sol nu au-dessus des thés enfouis. Ensuite, une Classification Ascendante

Hiérarchique (CAH) a été réalisée pour regrouper ou distinguer les placettes en fonction de leurs similitudes et différences.

### 2.3. Analyse du lien entre variables environnementales et perte de masse des litières

Dans le but d'une analyse prospective, et non exhaustive, des liens entre les variables environnementales et la perte de masse des litières, nous avons établi des modèles linéaires (lm) sur MatLab. Un facteur climatique, une variable flore et un facteur sol ont été sélectionnés : il s'agit de l'ETP, du recouvrement par *Carpinus* et du type d'humus. L'ETP et *Carpinus* sont nettement ressortis dans l'ACP générale d'où leur sélection tandis que le type d'humus est connu pour son impact sur le temps de décomposition de la litière (Coûteaux, Bottner, Berg 1995).

## III) Résultats

### 1. Etude de l'influence de l'herbivorie sur la décomposition de la litière

#### 1.1. Etude cinétique de la décomposition du thé

La décomposition est une perte de masse au cours du temps. Pour suivre la décomposition du thé dans le sol, sa masse sèche est mesurée à 3 et 6 mois (Figure 9).

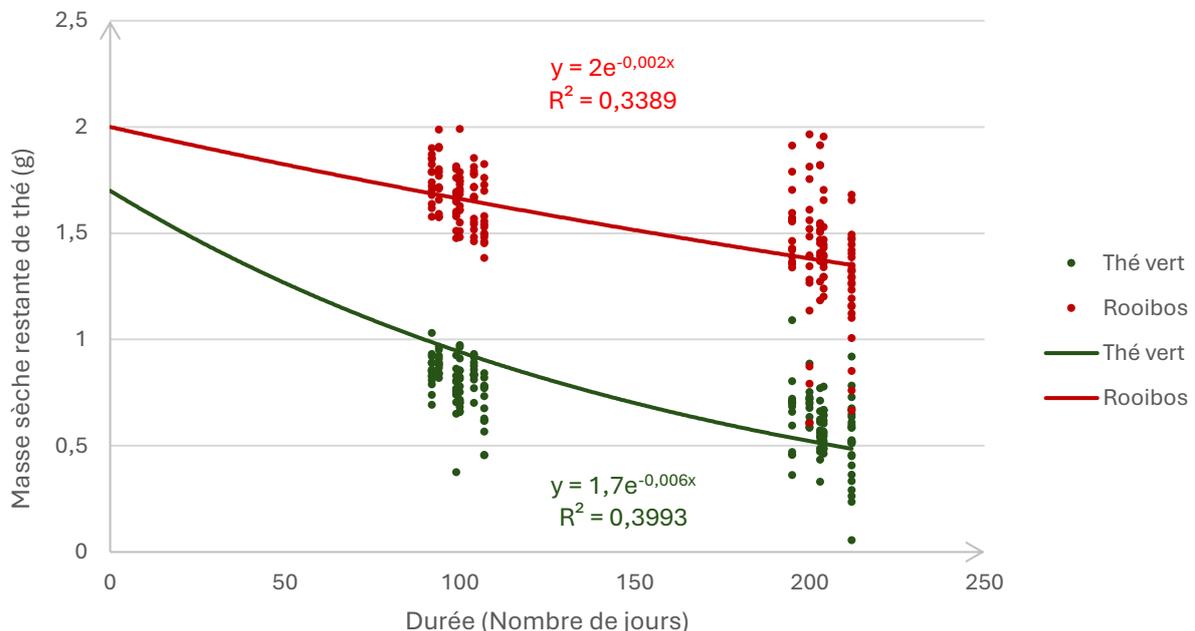


Figure 8 : Suivi de la décomposition du thé vert et du rooibos dans le sol (données de toutes les placettes exceptée CHS 81,  $n_{vert} = 82$ ,  $n_{rooibos} = 86$ )

Jusqu'à 3 mois, le thé vert a une décomposition dite rapide, suivi par une phase de ralentissement car la partie labile s'étant vite décomposée, il ne reste qu'une partie plus

récalcitrante (Figure 9). Concernant le rooibos, jusqu'à 6 mois, la décomposition reste dans la première phase et la phase de ralentissement n'a pas pu être observée (Figure 9). Les taux de décomposition qui apparaissent dans les modèles exponentiels sont différents entre les 2 thés : le taux de décomposition du thé vert ( $k_{Olson} = 0,006$ ) est 3 fois plus important que celui du rooibos ( $k_{Olson} = 0,002$ ).

## 1.2. Effet de l'enclos, de l'exclusion des herbivores, sur les masses sèches restantes de thé

Après 3 mois de décomposition, en moyenne  $47,03 \pm 0,98$  % de la masse initiale du thé vert subsiste en enclos, contre  $47,66 \pm 1,08$  % en exclos. Pour le rooibos,  $82,97 \pm 1,12$  % de la masse initiale reste en enclos, contre  $84,67 \pm 0,83$  % en exclos. Ces pourcentages moyens ne prennent pas en compte la placette CHS81.

Les masses de thé restantes après 3 mois d'incubation pourraient sembler plus faibles en enclos qu'en exclos selon les boxplots, surtout pour le rooibos (Annexe 1) mais les valeurs ne sont pas statistiquement différentes ( $p > 0,05$  ; Kruskal-Wallis).

Pour le thé vert après 3 mois, seule la placette CHS60 montre une différence significative entre l'enclos et l'exclos. La décomposition est plus importante en enclos ( $p < 0,05$ ; Kruskal-Wallis) (Annexe 2).

Concernant le rooibos après 3 mois, seule CHS68 présente une différence significative avec une masse restante plus élevée en exclos ( $p < 0,05$  ; Kruskal-Wallis) (Annexe 2).

Après 6 mois de décomposition, il reste en moyenne  $34,40 \pm 1,34$  % de la masse initiale du thé vert dans les enclos, contre  $34,57 \pm 1,51$  % dans les exclos. Pour le rooibos,  $69,04 \pm 1,52$  % de la masse initiale subsiste en enclos, contre  $70,47 \pm 2,45$  % en exclos. Ces valeurs moyennes excluent la placette CHS81.

Après 6 mois, l'effet de l'herbivorie sur la décomposition du thé vert et du rooibos n'est pas significatif. Les p-values obtenues avec le test de Kruskal-Wallis sont respectivement de 0,62 pour le thé vert et 0,43 pour le rooibos (Annexe 1).

En regardant plus finement à l'échelle placette, aucune tendance ne peut être mise en évidence pour le thé vert. Les différences de masse ne sont pas statistiquement différentes. Il en est de même pour le rooibos (Annexe 3).

En résumé, après 3 et 6 mois de décomposition, un effet aléatoire lié à la placette est marqué mais aucun effet significatif de l'herbivorie ne peut être établi.

## 1.3. Comparaison des $k_{Olson}$ selon la modalité enclos-exclos à l'échelle placette

Les différences de  $k_{Olson}$  et de DL50 entre enclos et exclos ne sont pas significatives selon le modèle lmer ( $p > 0,05$ ). Cependant, la médiane du  $k_{Olson}$  en enclos est très légèrement au-dessus de celle en exclos pour le thé vert (Annexe 4).

## 1.4. Etude du *kTBI* du rooibos et du facteur de stabilité *S* du thé vert au bout de 3 mois de décomposition selon la modalité enclos-exclos

Le taux de décomposition, calculé à partir de la méthode du Tea Bag Index, est généralement plus élevé en enclos. Le test de Kruskal-Wallis est marginalement significatif en incluant les données de CHS81 ( $p = 0,067$ ). La variabilité est tout de même plus importante en enclos (Annexe 5). En excluant les données de CHS81, dont les sachets de rooibos sont restés 5 mois dans le sol au lieu de 3, le test de Kruskal-Wallis n'est plus significatif ( $p = 0,197$ ).

On voit un effet très fort de la placette. Les *kTBI* sont plus grands en enclos pour 4 placettes (CHS18, CHS57a, CHS68 et CHS81) même si cette observation est significative seulement sur CHS68 et CHS81 ( $p < 0,05$ ; Kruskal-Wallis). Les taux de décomposition en enclos sur CHS10 et CHS51 sont proches de ceux en exclos. Enfin, sur CHS60, les *kTBI* semblent plus élevés en exclos bien que cette différence ne soit pas significative ( $p > 0,05$ ; Kruskal-Wallis) (Annexe 5).

Le facteur de stabilité *S* est supposé ne dépendre que des conditions environnementales. Les différences de valeurs de *S* ne sont majoritairement pas significatives entre enclos et exclos sauf pour 2 parcelles où *S* est plus faible en enclos (CHS 60  $p = 0,004$  ; CHS81  $p = 0,064$  ; Kruskal-Wallis) (Annexe 6). Une valeur *S* plus faible suggère que les ongulés influencent sensiblement les conditions environnementales locales.

## 1.5. Résumé des effets observés

Tableaux 2 : Détails de la significativité des tests par placette pour le thé vert (tableau du dessus) et pour le rooibos (tableau en-dessous)

Placette	Masse restante 3 mois	Masse restante 6 mois	<i>kTBI</i>	<i>S</i>	Effet herbivorie
CHS10	-	-	\	-	-
CHS18	-	-	\	-	-
CHS51	-	-	\	-	-
CHS57a	-	-	\	-	-
CHS60	++ ↗ $p = 0,004$	-	\	++ ↗ $p = 0,004$	?
CHS68	-	-	\	-	-
CHS81	\	\	\	o ↗ $p = 0,064$	?

**Légende**

- non significatif
- o marginalement significatif ( $p < 0,1$ )
- + significatif ( $p < 0,05$ )
- ++ très significatif ( $p < 0,01$ )
- ? effet possible mais non prouvé
- \ non analysé
- ↘ baisse de l'indice en exclos
- ↗ hausse de l'indice en exclos

Placette	Masse restante 3 mois	Masse restante 6 mois	<i>kTBI</i>	<i>S</i>	Effet herbivorie
CHS10	-	-	-	\	-
CHS18	-	-	-	\	-
CHS51	-	-	-	\	-
CHS57a	-	-	-	\	-
CHS60	-	-	-	\	-
CHS68	+ ↗ $p = 0,028$	-	+ ↘ $p = 0,048$	\	?
CHS81	\	\	+ ↘ $p = 0,028$	\	?

Au vue des différences de résultats entre les placettes, un effet aléatoire lié à leur variabilité stationnelle semble ressortir plus nettement que l'effet enclos-exclos.

## 2. Etude de l'effet aléatoire placette

Deux dimensions ont été retenues de l'ACP climatique. La dimension 1 représente 44% de la variance totale tandis que la dimension 2 représente 24,7% de la variance. La première dimension a permis de sélectionner les variables suivantes : l'équivalent en eau du manteau neigeux, l'ETP et les précipitations liquides. La deuxième dimension est principalement caractérisée par les températures et l'humidité du sol (elle-même corrélée au drainage). Ces deux variables ont donc été sélectionnées. Enfin, le rayonnement visible et le nombre de jours de pluie ont été retenus bien qu'ils n'apparaissent pas dans les dimensions principales de l'ACP car ils ont un impact sur la flore et le microclimat autour des sachets de thé (Figure 10).

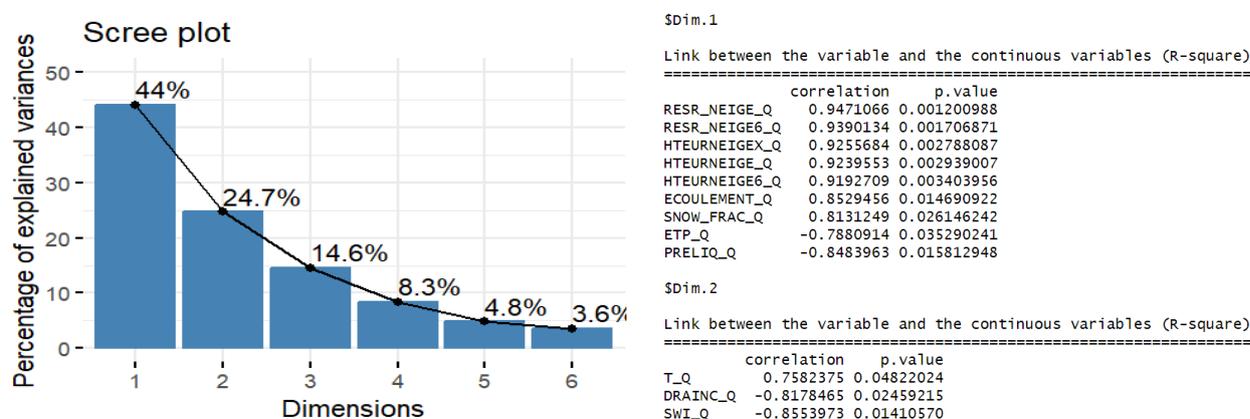
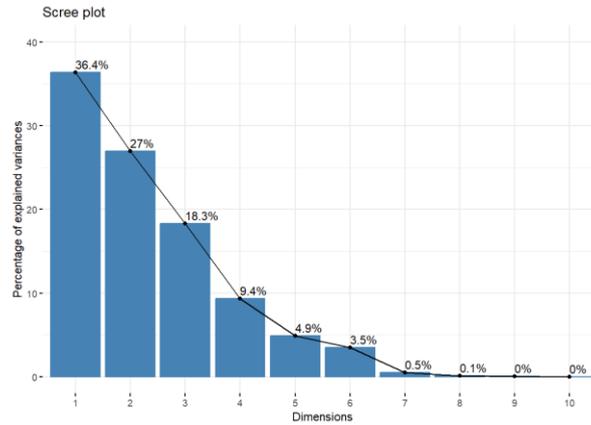


Figure 9 : Résultats de l'ACP climatique permettant une première sélection de variables

Concernant l'ACP analysant le sol et sa couverture végétale, deux dimensions ont été retenues. La dimension 1 représente 36,4% de la variance totale tandis que la dimension 2 représente 27% de la variance. La CEC (corrélée à la teneur en cations), les teneurs en limon, argile et sable ainsi que le pH mesuré au  $\text{CaCl}_2$  se distinguent en ce qui concerne la première dimension. Le nombre de tiges de chênes (corrélé à la surface terrière des chênes), la surface terrière totale et la teneur en phosphore ont aussi été sélectionnés car ils caractérisent la deuxième dimension. Par ailleurs, le type d'humus et le nombre de tiges de sous-bois ont été gardés. En effet, le type d'humus influe la décomposition de la litière (Coûteaux, Bottner, Berg 1995). Le nombre de tiges dans le sous-bois, en plus de la surface terrière totale et du nombre de tiges de chêne, permet d'avoir un aperçu de l'intégralité de la composition en espèces forestières sur les placettes (Figure 11).



\$Dim.1

\$Dim.2

Link between the variable and the continuous variables (R-square)

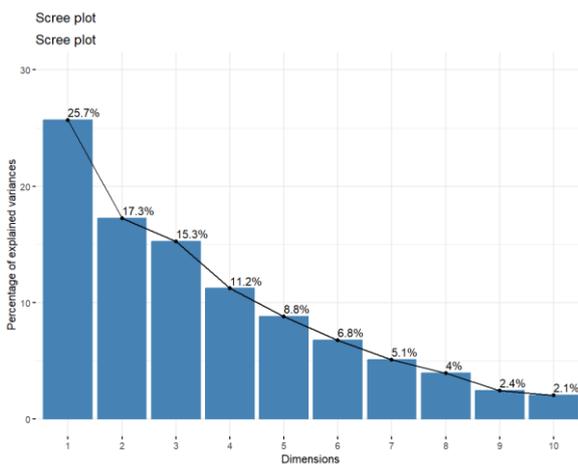
Link between the variable and the continuous variables (R-square)

	correlation	p.value
Al	0.9448795	3.593460e-07
CEC	0.9236947	2.413927e-06
Limon	0.9210943	2.934622e-06
Mg	0.8743845	4.304091e-05
Argile	0.7496535	2.021271e-03
K	0.6555188	1.092471e-02
H	0.6530972	1.132570e-02
Mn	-0.5330159	4.969231e-02
pH_CaCl2	-0.7215204	3.580753e-03
Sable	-0.9464948	3.016780e-07

	correlation	p.value
Surf_terr_chene	0.9208634	2.985001e-06
Nbr_tiges_chene	0.9150600	4.505812e-06
Surface_terr	0.7414319	2.406238e-03
Mvapp	0.7088796	4.533499e-03
Pente	0.6526770	1.139641e-02
pH_H2O	0.5526003	4.043072e-02
H	-0.6019529	2.274594e-02
K	-0.6173954	1.865058e-02
Ca	-0.6263537	1.654640e-02
Age_moy	-0.6520280	1.150630e-02
P	-0.7279504	3.160808e-03

Figure 10 : Résultats de l'ACP sur le sol permettant une sélection de variables

Deux dimensions ont été retenues pour l'ACP flore également. La dimension 1 représente 25,7% de la variance totale tandis que la dimension 2 représente 17,3% de la variance. La dimension 1 a permis de sélectionner les genres *Milium*, *Viola*, *Poa* et *Convallaria* tandis que *Festuca*, *Ruscus* et *Melampyrum* ont été sélectionnés à partir de la 2<sup>ème</sup> dimension. *Carpinus* se distingue dans les deux dimensions (Figure 12).



\$Dim.1

Link between the variable and the continuous variables (R-square)

	correlation	p.value
Milium	0.9178973	3.698065e-06
Viola	0.8883263	2.192459e-05
Poa	0.8869553	2.351763e-05
Convallaria	0.8319921	2.237454e-04
Mycelis	0.8305256	2.349309e-04
Hedera	0.8236342	2.937150e-04
Stellaria	0.7900960	7.723619e-04
Carpinus	0.7517457	1.931573e-03
Tilia	0.7370526	2.633723e-03
Veronica	0.7236828	3.434910e-03
Moehringia	0.6664233	9.252495e-03
Dactylis	0.6515502	1.158773e-02
Carex	0.5622006	3.638590e-02

\$Dim.2

Link between the variable and the continuous variables (R-square)

	correlation	p.value
Festuca	0.7864843	0.0008484266
Ruscus	0.7759592	0.0011048293
Melampyrum	0.7565400	0.0017379107
Teucrium	0.7561233	0.0017541018
Sorbus	0.7477175	0.0021071833
Deschampsia	0.7417303	0.0023913263
Carpinus	0.5357627	0.0483083731

Figure 11: Résultats de l'ACP floristique permettant une sélection de variables

Enfin, l'ACP générale à l'échelle des points d'échantillonnage est analysée. Les deux premières dimensions principales représentent 35,2% et 22,1% de la variance totale (Figure 13). La troisième dimension, elle, représente 13% de la variance mais elle n'a pas été retenue car elle n'apporte pas d'informations supplémentaires dans la différenciation des placettes.

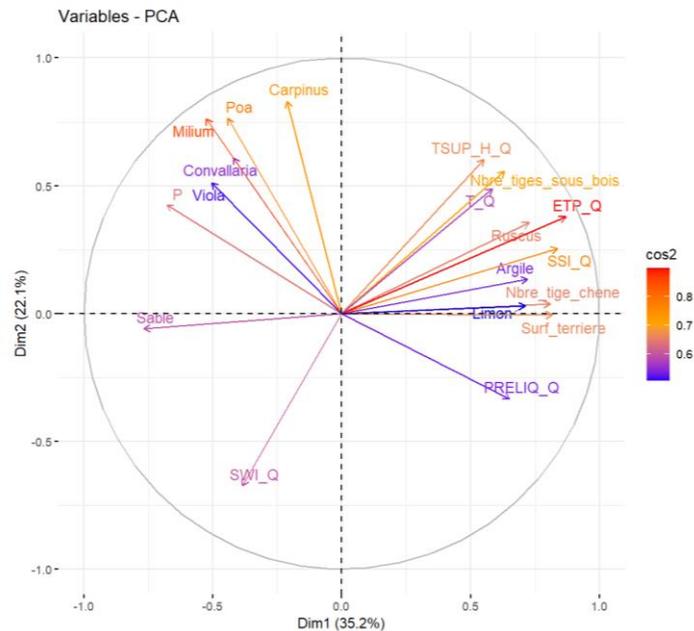


Figure 12 : Cercle des corrélations selon les dimensions 1 et 2 (les valeurs de cos inférieures à 0,5 ne sont pas représentées)

Les points de thé sont regroupés par placette et non pas par modalité enclos/exclos sur la figure 14. La situation géographique des placettes prend donc le pas sur les modalités d'herbivorie. Cependant, sur CHS81 et CHS57, il y a bien une distinction entre les individus en enclos et en exclos au sein d'une même placette.

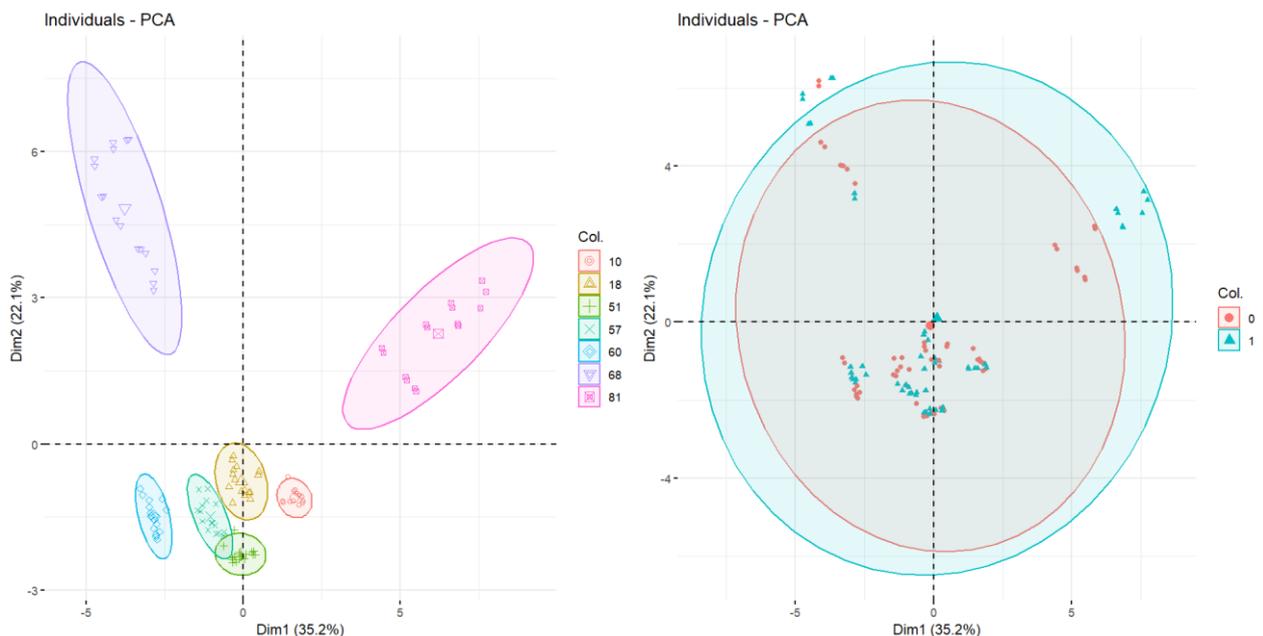


Figure 13 : Graphique des individus (n = 112) répartis selon la placette (à gauche) et selon l'herbivorie (à droite avec 1 l'exclos et 0 l'enclos)

La dimension 1 est principalement définie par l'ETP et par le rayonnement. La surface terrière et le nombre de chênes ressortent également. Enfin, la texture du sol caractérise aussi la dimension 1. La dimension 2, quant à elle, est caractérisée par la flore, et plus précisément par les genres *Carpinus*, *Milium* et *Poa*. La flore discrimine les placettes par sa présence ou son absence dans une placette. Le taux de recouvrement en lui-même n'a pas un fort impact (Figure 13).

La dimension 1 permet de faire une distinction de la placette CHS81 par rapport aux autres tandis que la placette CHS68 est éloignée des autres selon la dimension 2 (Figure 14).

La CAH permet de faire la distinction entre placettes. 3 groupes distincts se forment. CHS10 et CHS18 sont similaires tout comme CHS81 et CHS68. Le reste des placettes est regroupé dans un 3<sup>ème</sup> ensemble (Figure 15).

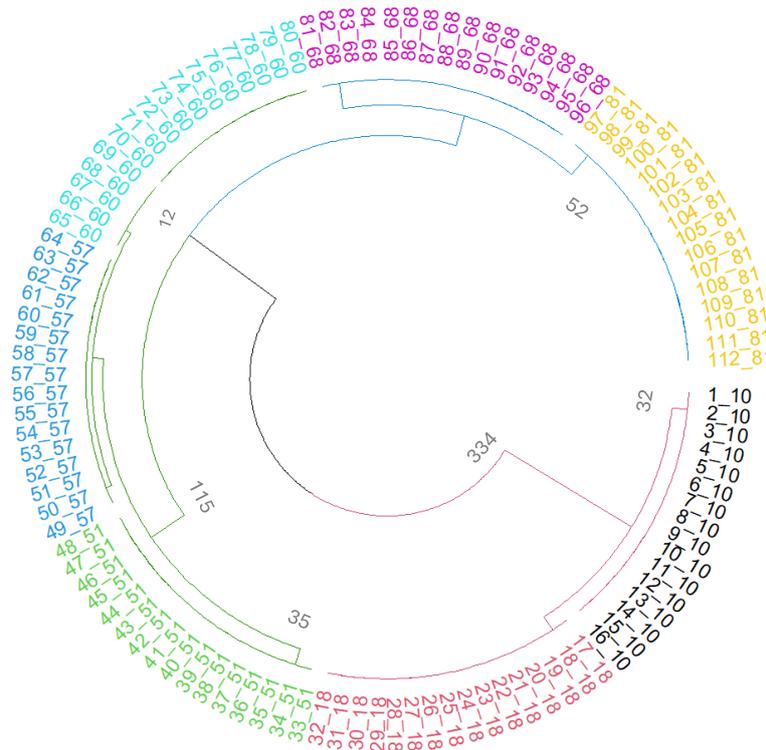


Figure 14 : Classification ascendante hiérarchique des placettes (les distances sont annotées en gris)

### 3. Analyse du lien entre les masses de thé restantes et les facteurs environnementaux

Les régressions linéaires montrent une influence potentielle de chacun des facteurs sélectionnés sur la décomposition du thé. Plus l'ETP augmente, plus la décomposition semble accélérée ( $r^2_{\text{adj}} = 0,9476$  ;  $p = 0,0028$ ). De même, plus le taux de recouvrement de *Carpinus* est important, plus la décomposition semble rapide ( $r^2_{\text{adj}} = 0,9655$  ;  $p = 0,0001$ ). Par ailleurs, le thé se décomposerait moins rapidement avec l'humus de type mor par rapport à l'humus de type eumull ( $r^2_{\text{adj}} = 0,9472$  ;  $p = 0,0033$ ) (Figure 16 et Annexe 7).

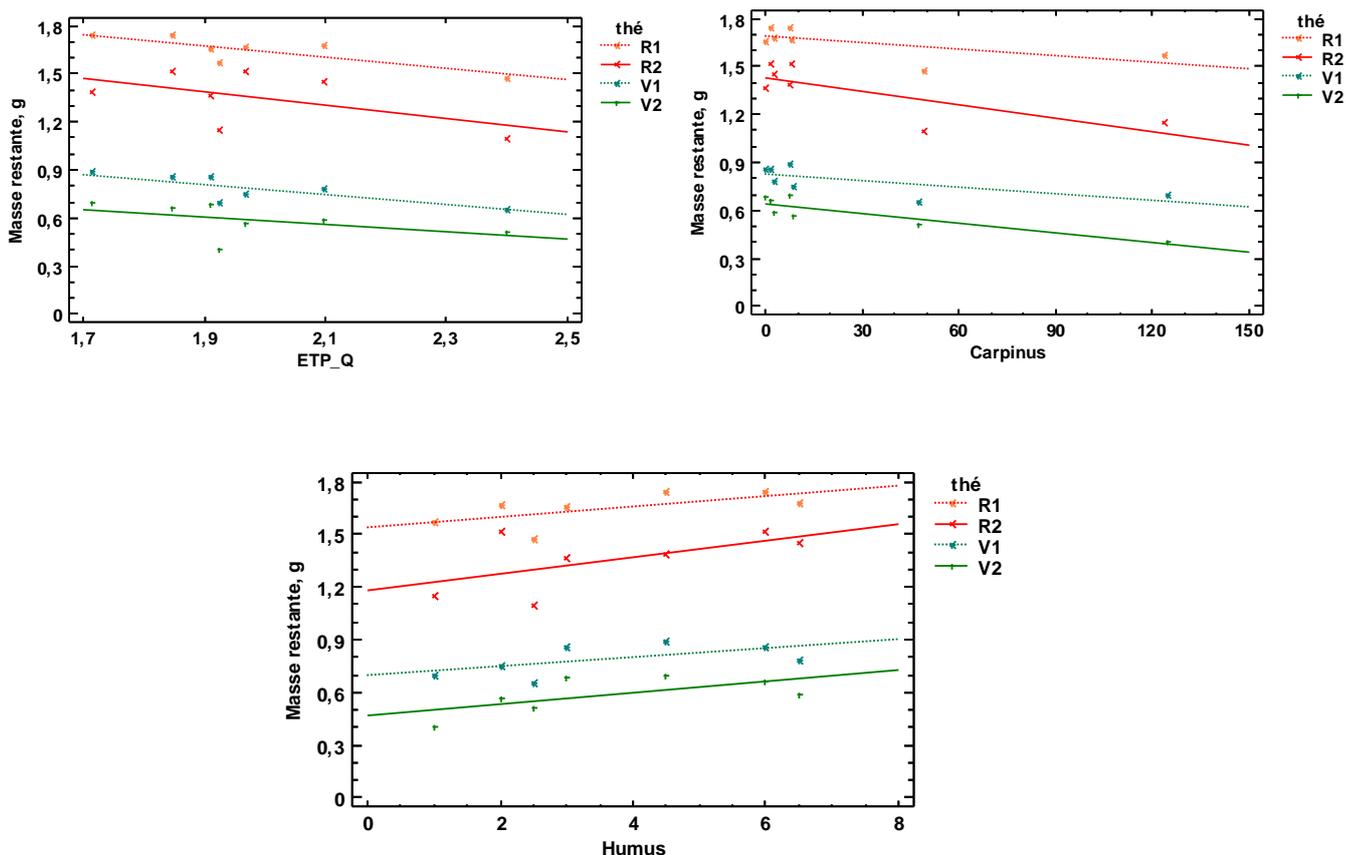


Figure 15 : Régressions linéaires des moyennes de masses de thé restantes en fonction de facteurs environnementaux (R1 : rooibos à 3 mois ; R2 : rooibos à 6 mois ; V1 : thé vert à 3 mois ; V2 : thé vert à 6 mois),  $n = 7$  par régression linéaire

## IV) Discussion

### 1. Une décomposition lente des Tea-bags

Si un effet de l'herbivorie sur la décomposition des litières en milieu tempéré n'a pas pu être démontré, c'est en partie parce que cet effet varie d'un écosystème à l'autre. Quand l'impact de l'herbivorie est clair en forêt boréale et dans les prairies fertiles (Hobbs 1996), cela devient plus complexe en milieu tempéré. Notre expérimentation a pour but d'acquérir des données sur les forêts de chênes en France en comparant des enclos sans ongulés depuis plus de 25 ans aux zones adjacentes avec des ongulés.

Selon les données de Keuskamp et al. (2013), après 100 jours d'incubation à 15°C, il reste entre 40 et 45 % de masse de thé vert. Pour le rooibos, dans des conditions similaires, les valeurs se situent autour de 75 à 80 % de masse restante. Nos résultats en climat tempéré correspondent à cet ordre de grandeur bien qu'ils soient légèrement plus élevés, cela peut s'expliquer car les thés ont été enterrés en hiver : l'incubation a probablement eu lieu à une température inférieure à 15°C. De fait, les taux de décomposition de la litière augmentent avec la température et a contrario, ils baissent lorsque la température est plus faible (Sarneel et al. 2024). Les  $kTBI$  calculés sont supposés être entre 0 et 0,030 pour être en accord avec les taux de décomposition

de litière attendus en climat tempéré (Keuskamp et al. 2013). Sarneel (2024), quant à lui, trouve des valeurs entre 0,008 et 0,012. Nos valeurs moyennes de *kTBI* sont de 0,008 en enclos et de 0,006 en exclos. Elles se situent dans une fourchette très basse sans explication évidente. Cela pourrait être lié au fait que la période de 90 jours d'incubation n'a pas été strictement respectée, avec un dépassement de cette durée sur toutes les placettes. Cependant, cet écart de temps était généralement faible (excepté sur CHS81) et il ne suffit donc pas à expliquer pleinement nos valeurs très basses de *kTBI*. Les facteurs de stabilité *S* calculés à partir des thés verts varient entre 0,055 et 0,536. En climat tempéré, l'intervalle attendu est plutôt situé entre 0,100 et 0,350 en croisant les valeurs de Keuskamp et al. (2013) et de Sarneel (2024). Finalement, nos valeurs sont pour la majorité cohérentes bien que le *kTBI* soit dans la fourchette basse et que le facteur *S* ait des valeurs très étendues.

## 2. Effet des ongulés sur la décomposition de la litière

Nos résultats ne montrent pas d'effet global des ongulés sur la décomposition des thés, ce qui indique que ces animaux n'influencent pas significativement et systématiquement les activités des organismes décomposeurs. En effet, en enterrant des thés identiques, exogènes au système, notre expérience étudie plus le potentiel de décomposition que le processus de décomposition des litières locales. La quantité et la qualité de la litière peut localement changer en fonction des retours au sol.

Toutefois, nous avons observé des effets sur certaines placettes, sans exactement pouvoir découpler de l'effet direct ou indirect des herbivores. Les résultats significatifs que nous avons obtenu concernaient les indicateurs à 3 mois de décomposition seulement. Si un effet des ongulés existe, il est donc accru en début de décomposition de litière. De plus, lorsque les *p*-values étaient significatives, elles démontraient toujours un plus grand taux de décomposition et un facteur de stabilité plus faible en enclos. La présence des ongulés en forêt tempérée ralentirait donc possiblement la décomposition de la litière.

L'article de Ramirez et al. (2021) démontre que la présence d'ongulés en forêt tempérée diminue la densité des jeunes pousses. L'épaisseur de la litière est réduite et la compaction du sol augmente, ce qui impacte négativement la diversité des invertébrés détritivores et décomposeurs. A l'opposé, l'apport de fèces et d'urine stimule la faune du sol et favorise la décomposition. Malgré tous ces impacts de l'herbivorie sur l'écosystème forestier, aucun lien entre ongulés et taux de décomposition de litière n'a pu être prouvé par Ramirez et al. (2021) tout comme dans notre expérience. Morgane Maillard (2019) montre de son côté que sur l'archipel Canadien de Haida Gwaii, les cervidés diminuent l'efficacité des invertébrés à décomposer les éléments carbonés. La décomposition de l'azote, elle, ne semble pas varier en présence de cervidés. Finalement, les mécanismes induits par les ongulés sont nombreux. Un effet général des ongulés sur la vitesse de décomposition de la litière est donc compliqué à déterminer. Selon la part de chacun des mécanismes et selon l'écosystème étudié, les effets peuvent être positifs, négatifs ou neutres (Bardgett, Wardle 2003).

## 3. Facteurs expliquant un effet des ongulés non significatif

Un temps d'exclusion des ongulés plus long aurait peut-être été préférable. Le temps de présence ou d'exclusion est important puisque selon cette durée, différents phénomènes sont

observés. Quand les cervidés étaient présents depuis moins de 35 ans, seuls les effets directs des urines, fèces et piétinements ont pu être démontrés par la thèse de Morgane Maillard (2019). Après plus de 70 ans de colonisation, les mécanismes indirects ont enfin montré un changement de végétation, de qualité de litière, de communauté procaryote dans le sol et de décomposition de litière (Maillard 2019). Le temps d'exclusion des ongulés est de 27 ans sur les placettes RENECOFOR, cela n'est peut-être pas optimal.

Nous avons observé une grande variabilité stationnelle des placettes, qui peut masquer un effet faible de l'herbivorie. Les facteurs ETP et présence de charmes sont les principaux facteurs différenciant les parcelles.

Les placettes se distinguent par leur région géographique qui s'accompagne de macroclimats très différents. L'ETP est le principal facteur discriminant la placette CHS81 (Figures 13 et 14). Or une hausse des températures entraîne une augmentation de l'ETP (Monteith 1965) et stimule l'activité enzymatique (Coûteaux, Bottner, Berg 1995). Ainsi, il existe une relation linéaire entre la perte de masse de litière et l'évaporation cumulée (Figure 16 et McClaugherty et al. 1985). Il a d'ailleurs été montré que l'ETP est un bon indicateur de perte de masse pour les aiguilles de pin sylvestre (Coûteaux, Bottner, Berg 1995; Meentemeyer 1978). Enfin, la température et les précipitations sont connues pour être les principaux facteurs influençant la décomposition de la litière. La décomposition augmente avec les moyennes annuelles de température et de précipitations (Sarneel et al. 2024; Keuskamp et al. 2013).

Par ailleurs, nous avons pu montrer que la décomposition était moins efficace avec un humus de type mor (Figure 16). En effet, le type d'humus est un facteur important de la décomposition. Dans le cas où la température et l'humidité ne sont pas des facteurs limitants de la décomposition, c'est-à-dire en climat humide tropicale, alors ce sont le type d'humus et la qualité de litière qui contrôlent principalement la vitesse de décomposition de la litière (Coûteaux, Bottner, Berg 1995).

De plus, la variabilité entre placettes s'explique aussi par le recouvrement en terme d'essences. Les espèces qui composent la litière déterminent la qualité de celle-ci et leur capacité de décomposition (Ponette 2010). Selon notre étude (Figure 16), plus le recouvrement en charmes est important plus la décomposition serait efficace. Le recouvrement en charmes est le facteur principal différenciant CHS68 des autres placettes. Elle a en effet une surface terrière en charmes plus importante que les autres placettes.

Les populations d'ongulés varient en fonction des placettes. Mettre en relation nos résultats avec la densité d'ongulés de chaque placette aurait été intéressant pour les discriminer. Plus il y en a, plus leurs impacts sur l'écosystème sont visibles (Ramirez et al. 2021). Malheureusement, nous n'avons pas eu accès à cette information. Compte tenu de nos observations locales, nous savons juste que la parcelle CHS81 abrite une population assez dense d'ongulés, notamment des cerfs. C'est une raison supplémentaire qui pourrait expliquer un effet significatif des ongulés dans cette parcelle.

Nous avons vu que la variabilité inter-parcellaire était importante, et qu'elle explique plus les différences de décomposition que l'herbivorie.

## 4. Suggestions pour aller plus loin dans l'analyse

### 4.1. Critique du protocole

Puisque la variabilité stationnaire des placettes prend le pas sur la modalité enclos/exclos, des placettes aux conditions environnementales moins différentes auraient pu être sélectionnées. Cependant, faire ce choix ne permettrait pas de généraliser nos résultats à l'ensemble des forêts tempérées de France. Par ailleurs, les conditions locales, à l'intérieur des placettes, ont un fort impact sur la décomposition de la litière. Le microclimat et la composition de la litière impactent son efficacité de décomposition (Ponette 2010). L'effet de l'herbivorie pourrait ainsi être compliqué à démontrer sur des placettes similaires. Il est possible que le microclimat et la végétation aient relativement plus d'impact sur la décomposition que les ongulés. En d'autres mots, la variabilité intra-parcellaire peut possiblement prendre le pas sur l'effet de l'herbivorie. Il aurait été intéressant de prendre en compte la variabilité intra-parcellaire dans notre étude mais il est difficile d'acquérir des données sur de si petites surfaces, où les thés ont été enterrés. Toujours concernant les placettes, réaliser le protocole des Tea Bag en présence d'autres essences principales que le chêne sessile apporterait des informations complémentaires sur la décomposition en climat tempéré. C'est d'ailleurs ce qui est prévu pour la thèse de Claire Populus, des placettes de sapins vont être étudiées.

La méthode du Tea Bag Index présente, quant à elle, un inconvénient. Les sachets de thé ont une composition moléculaire différente des essences forestières de la placette. Le thé a donc une sensibilité aux organismes décomposeurs qui n'est pas celle des essences spécifiques à chaque placette. Utiliser des sacs de litière avec les espèces de la placette permettrait de quantifier la décomposition réelle de la litière. C'est ce que font Ramirez et al. (2021) et Morgane Maillard (2019) par exemple. Cependant, réaliser le protocole du Tea Bag Index permet de comparer nos valeurs à la base de données mondiale. Il permet aussi de standardiser la mesure de décomposition sur toutes les placettes bien qu'elles présentent des essences forestières distinctes. Coupler les deux mesures de décomposition, la mesure basée sur le Tea Bag Index et une autre mesure provenant de sacs de litières, permettrait d'avoir plus d'informations sur la décomposition de litière. En outre, si le budget et le temps sur le terrain le permettaient, il aurait été pertinent de suivre l'évolution de la masse restante de thé plus régulièrement, tous les mois par exemple. L'azote et le phosphate se minéralisent très rapidement, récolter les thés au bout de 3 mois ne permet donc pas de détecter des différences de décomposition pour ces molécules entre l'enclos et l'exclos (Ramirez et al. 2021). De plus, il est important de noter que les sachets de thé ramassés sont très souvent terreux. Pour avoir une masse de thé restante plus précise, il est possible de mettre des organzas vides dans le sol et de peser la terre qui y entre. La part de matériel terreux qui s'infiltré dans les sachets de thé pourrait alors être soustraite des masses de thé mesurées (Maillard 2019).

## 4.2. Analyses supplémentaires possibles

A taux de décomposition égaux en enclos et en exclos, des différences au niveau de la quantité et de la qualité de litière pourraient tout de même être analysées. Les retours au sol ne sont pas les mêmes avec et sans ongulés. Collecter de la litière, la trier et mesurer les masses par espèces forestières pourraient montrer des différences enclos-exclos. En effet, les ongulés réduisent l'épaisseur de litière par l'abroustissement mais également en mixant la litière et le sol avec leurs sabots (Hobbs 1996). La contribution des ongulés dans la décomposition de la litière pourrait donc être quantifiée par le tri de litière.

Une autre analyse possible concerne la distinction des facteurs environnementaux qui ont le plus d'impact sur la décomposition du thé. Pour cela, les p-values des modèles linéaires pour chaque facteur environnemental peuvent être analysées. Par manque de temps, les régressions linéaires de la figure 16 ne représentent que 3 facteurs. Une sélection automatique des facteurs par élimination progressive peut aussi être effectuée sur les variables environnementales. Dans cette approche, toutes les variables environnementales sont initialement incluses dans le modèle linéaire, puis elles sont retirées une à une, jusqu'à ce qu'il ne reste que celles ayant le plus fort impact sur la décomposition du thé. Une sélection automatique ascendante des facteurs peut aussi être réalisée. Cette méthode poursuit le même objectif que la sélection descendante, mais au lieu de commencer avec l'ensemble des facteurs, elle démarre sans aucune variable et les ajoute une à une. En faisant cela, il sera possible de distinguer les variables qui impactent majoritairement la décomposition du thé vert plutôt que le rooibos et vice versa.

## Conclusion

Les décomposeurs du sol jouent un rôle essentiel dans la transformation des nutriments de la litière en minéraux disponibles pour les plantes forestières. Une litière de bonne qualité, se minéralisant rapidement, assure un approvisionnement régulier en nutriments essentiels à la flore environnante. Notre étude, réalisée sur sept placettes de chênes sessiles, a examiné l'effet des ongulés sur la décomposition de la litière à l'aide du protocole Tea Bag Index. Malgré nos hypothèses initiales, aucun effet significatif des ongulés n'a été décelé. L'impact des ongulés, s'il en existe un, a probablement été masqué par l'impact d'autres facteurs environnementaux. La suite de nos analyses a effectivement mis en évidence l'influence marquée de facteurs tels que l'ETP, la surface terrière, la texture du sol et le type d'humus. Les relations entre ces variables et la décomposition de la litière semblent être linéaires dans certains cas comme pour l'ETP et le recouvrement de *Carpinus*.

Ces résultats soulignent la complexité des interactions dans les écosystèmes forestiers, où l'impact des ongulés peut être modulé par d'autres variables. À cet égard, d'autres recherches, telles que celles menées par Claire Populus sur les placettes RENECOFOR, apporteront des éclairages supplémentaires en examinant de près la stœchiométrie et la disponibilité en minéraux dans ces écosystèmes. Ces travaux contribueront à affiner les stratégies de gestion des ongulés, en tenant compte des interactions complexes entre la faune, la flore et les ressources minérales du sol. In fine, ces connaissances permettront d'adapter les plans de chasse et d'optimiser la régulation des populations d'ongulés tout en tenant compte de la variabilité environnementale des placettes.

## Glossaire

**Abroudir** : [En parlant des animaux] Brouter les jeunes pousses d'un arbre, d'un arbuste (CNRTL 2012).

**Bioturbation** : Remaniement de sols ou de sédiments aquatiques produit par les activités des organismes vivants présents dans ces milieux. La bioturbation est assurée par des organismes animaux tels que des lombrics et des vers de vase (JO 2017).

**Fouissage** (des sangliers) : [En parlant d'un animal, en partic. d'un animal fouisseur] Action de fouir, de creuser le sol (CNRTL 2012).

**Humus** : Colloïde organique du sol (de couleur foncée), relativement stable et résistant à l'action microbienne, provenant de la décomposition de la matière organique fraîche par l'action de bactéries ou d'autres organismes vivants (CNRTL 2012).

**Litière** : Résidus végétaux (feuilles et brindilles) encore inaltérés ou peu altérés qui couvrent le sol (d'apr. *Agric.* 1977) (CNRTL 2012).

**Ongulés** : *Animal, mammifère ongulé; un ongulé.* Mammifère dont la dernière phalange du doigt ou des doigts est enveloppée d'un sabot (CNRTL 2012).

**Protistes** : Être vivant unicellulaire, soit animal (protozoaire), soit végétal (*protophyte*)`` (Colas-Cab. 1968) (CNRTL 2012).

**Stœchiométrie** : Partie de la chimie qui mesure les proportions dans lesquelles des éléments chimiques produisent une réaction déterminée, ainsi que les quantités des substances résultant de toute réaction chimique (CNRTL 2012).

**Surface terrière d'un peuplement** (d'une parcelle) : surface cumulée des sections des troncs, à 1,3m de hauteur, ramenée à la surface du peuplement (Matte 2021).

## Bibliographie

- AERTS, R., 2006. The freezer defrosting: global warming and litter decomposition rates in cold biomes. *Journal of Ecology*. juillet 2006. Vol. 94, n° 4, pp. 713-724. DOI 10.1111/j.1365-2745.2006.01142.x.
- ARCHAUX ET AL., 2010. Méthodologie. In : *RENECOFOR: 10 ans de suivi de la végétation forestière - avancées méthodologiques et évolution temporelle de la flore 1994/95-2005 décembre 2009 [3e volume]*. Fontainebleau : Office national des forêts. pp. 11. ISBN 978-2-84207-339-8. 406
- BARANTAL, Sandra, 2011. *PhD Thesis - Diversité des litières et cycles biogéochimiques en forêt tropicale humide*. Montpellier : Université de Montpellier.
- BARBE, Lou, 2017. *Conséquences de l'assemblage des communautés végétales sur la décomposition de leur litière*. Université de Rennes.
- BARBIERI, Pietro, 2022. *Fonctionnement et conduite des systèmes de culture*. 2022.
- BARDGETT, Richard D. et WARDLE, David A., 2003. Herbivore-Mediated Linkages Between Aboveground and Belowground Communities. *Ecology*. 2003. Vol. 84, n° 9, pp. 2258-2268. DOI 10.1890/02-0274.
- CHOLLET, Simon, MAILLARD, Morgane, SCHÖRGHUBER, Juliane, GRAYSTON, Sue J. et MARTIN, Jean-Louis, 2021. Deer slow down litter decomposition by reducing litter quality in a temperate forest. *Ecology*. 2021. Vol. 102, n° 2, pp. e03235. DOI 10.1002/ecy.3235.
- CNRTL, 2012. Centre National de Ressources Textuelles et Lexicales. [en ligne]. 2012. [Consulté le 26 septembre 2024]. Disponible à l'adresse : <https://www.cnrtl.fr/definition/>
- COÛTEAUX, Marie-Madeleine, BOTTNER, Pierre et BERG, Björn, 1995. Litter decomposition, climate and litter quality. *Trends in Ecology & Evolution*. 1 février 1995. Vol. 10, n° 2, pp. 63-66. DOI 10.1016/S0169-5347(00)88978-8.
- FANIN, Nicolas, BEZAUD, Sophie, SARNEEL, Judith M., CECCHINI, Sébastien, NICOLAS, Manuel et AUGUSTO, Laurent, 2020. Relative Importance of Climate, Soil and Plant Functional Traits During the Early Decomposition Stage of Standardized Litter. *Ecosystems*. août 2020. Vol. 23, n° 5, pp. 1004-1018. DOI 10.1007/s10021-019-00452-z.
- HOBBS, N. Thompson, 1996. Modification of Ecosystems by Ungulates. *The Journal of Wildlife Management*. octobre 1996. Vol. 60, n° 4, pp. 695. DOI 10.2307/3802368.
- IGN, 2022. La diversité des peuplements forestiers - INVENTAIRE FORESTIER. [en ligne]. 2022. [Consulté le 22 septembre 2024]. Disponible à l'adresse : <https://inventaire-forestier.ign.fr/spip.php?rubrique78#nb1>
- JABIOL, BRÊTHES, PONGE, TOUTAIN et BRUN, 2007. Introduction. In : *L'humus sous toutes ses formes*. 2e éd. Nancy : École nationale du génie rural des eaux et des forêts. pp. 4-5. ISBN 978-2-85710-077-5. 631.417
- JO, 2017. Définition de Bioturbation. *Actu-Environnement* [en ligne]. 2017. [Consulté le 26 septembre 2024]. Disponible à l'adresse : [https://www.actu-environnement.com/ae/dictionnaire\\_environnement/definition/bioturbation.php4](https://www.actu-environnement.com/ae/dictionnaire_environnement/definition/bioturbation.php4)
- KEUSKAMP, Joost A., DINGEMANS, Bas J. J., LEHTINEN, Taru, SARNEEL, Judith M. et HEFTING, Mariet M., 2013. Tea Bag Index: a novel approach to collect uniform decomposition data

across ecosystems. *Methods in Ecology and Evolution*. 2013. Vol. 4, n° 11, pp. 1070-1075. DOI 10.1111/2041-210X.12097.

KORBOULEWSKY, Nathalie et MÅRELL, Anders, 2022. *Présentation de la thèse « Impact des grands herbivores et du mélange d'essences sur la stœchiométrie des écosystèmes forestiers de plaine »*. Orléans : Ecole doctorale Université d'Orléans.

MAILLARD, Morgane, 2019. *De l'abondance des cerfs aux propriétés du sol: Une étude de cas dans les forêts d'Haïda Gwaii*. Université de Montpellier.

MATTE, JL, 2021. *La surface terrière, une mesure rapide en forêt*. mars 2021. DRAAF Grand-Est.

MCCLAUGHERTY, C. A., PASTOR, John, ABER, J. D. et MELILLO, J. M., 1985. Forest Litter Decomposition in Relation to Soil Nitrogen Dynamics and Litter Quality. *Ecology*. 1985. Vol. 66, n° 1, pp. 266-275. DOI 10.2307/1941327.

MEENTEMEYER, Vernon, 1978. Macroclimate and Lignin Control of Litter Decomposition Rates. *Ecology*. 1978. Vol. 59, n° 3, pp. 465-472. DOI 10.2307/1936576.

MÉTÉO-FRANCE, 2024. Données changement climatique - SIM quotidienne - data.gouv.fr. [en ligne]. 2024. [Consulté le 22 septembre 2024]. Disponible à l'adresse : <https://www.data.gouv.fr/fr/datasets/donnees-changement-climatique-sim-quotidienne/>

MONTEITH, J. L., 1965. Evaporation and environment. *Symposia of the Society for Experimental Biology*. 1965. Vol. 19, pp. 205-234.

OLOFSSON, Johan et OKSANEN, Lauri, 2002. Role of litter decomposition for the increased primary production in areas heavily grazed by reindeer: a litterbag experiment. *Oikos*. 2002. Vol. 96, n° 3, pp. 507-515. DOI 10.1034/j.1600-0706.2002.960312.x.

OLSON, Jerry S., 1963. Energy Storage and the Balance of Producers and Decomposers in Ecological Systems. *Ecology*. avril 1963. Vol. 44, n° 2, pp. 322-331. DOI 10.2307/1932179.

ONF, 2022. *Inventaire RENECOFOR*. 2022.

ONF, 2024. Cerfs, chevreuils, sangliers... Trop d'ongulés nuit aux forêts. *Office national des forêts* [en ligne]. 2024. [Consulté le 23 septembre 2024]. Disponible à l'adresse : <https://www.onf.fr/vivre-la-foret/+221a::cerfs-chevreuils-sangliers-trop-dongules-nuit-aux-forets.html>

PONETTE, Quentin, 2010. Effets de la diversité des essences forestières sur la décomposition des litières et le cycle des éléments. . 2010.

PONGE, Jean-François, 2016. L'Humus Index: un outil pour le diagnostic écologique des sols forestiers. . 2016.

PRESCOTT, Cindy E., 2010. Litter decomposition: what controls it and how can we alter it to sequester more carbon in forest soils? *Biogeochemistry*. décembre 2010. Vol. 101, n° 1-3, pp. 133-149. DOI 10.1007/s10533-010-9439-0.

PRESCOTT, Cindy E., REID, Anya, WU, Shu Yao et NILSSON, Marie-Charlotte, 2017. Decomposition rates of surface and buried forest-floor material. *Canadian Journal of Forest Research*. août 2017. Vol. 47, n° 8, pp. 1140-1144. DOI 10.1139/cjfr-2016-0533.

RAMIREZ, J. Ignacio, JANSEN, Patrick A., DEN OUDEN, Jan, MOKTAN, Laxmi, HERDOIZA, Natalie et POORTER, Lourens, 2021. Above- and Below-ground Cascading Effects of Wild Ungulates

in Temperate Forests. *Ecosystems*. 1 janvier 2021. Vol. 24, n° 1, pp. 153-167. DOI 10.1007/s10021-020-00509-4.

SARNEEL, Judith M., HEFTING, Mariet M., SANDÉN, Taru, VAN DEN HOOGEN, Johan, ROUTH, Devin, ADHIKARI, Bhupendra S., ALATALO, Juha M., ALEKSANYAN, Alla, ALTHUIZEN, Inge H. J., ALSAFRAN, Mohammed H. S. A., ATKINS, Jeff W., AUGUSTO, Laurent, AURELA, Mika, AZAROV, Aleksej V., BARRIO, Isabel C., BEIER, Claus, BEJARANO, María D., BENHAM, Sue E., BERG, Björn, BEZLER, Nadezhda V., BJÖRNSDÓTTIR, Katrín, BOLINDER, Martin A., CARBOGNANI, Michele, CAZZOLLA GATTI, Roberto, CHELLI, Stefano, CHISTOTIN, Maxim V., CHRISTIANSEN, Casper T., COURTOIS, Pascal, CROWTHER, Thomas W., DECHOUM, Michele S., DJUKIC, Ika, DUDDIGAN, Sarah, EGERTON-WARBURTON, Louise M., FANIN, Nicolas, FANTAPPIÈ, Maria, FARES, Silvano, FERNANDES, Geraldo W., FILIPPOVA, Nina V., FLIESSBACH, Andreas, FUENTES, David, GODOY, Roberto, GRÜNWALD, Thomas, GUZMÁN, Gema, HAWES, Joseph E., HE, Yue, HERO, Jean-Marc, HESS, Laura L., HOGENDOORN, Katja, HØYE, Toke T., JANS, Wilma W. P., JÓNSDÓTTIR, Ingibjörg S., KELLER, Sabina, KEPFER-ROJAS, Sebastian, KUZ'MENKO, Natalya N., LARSEN, Klaus S., LAUDON, Hjalmar, LEMBRECHTS, Jonas J., LI, Junhui, LIMOUSIN, Jean-Marc, LUKIN, Sergey M., MARQUES, Renato, MARÍN, César, MCDANIEL, Marshall D., MEEK, Qi, MERZLAYA, Genrietta E., MICHELSEN, Anders, MONTAGNANI, Leonardo, MUELLER, Peter, MURUGAN, Rajasekaran, MYERS-SMITH, Isla H., NOLTE, Stefanie, OCHOA-HUESO, Raúl, OKAFOR, Bernard N., OKORKOV, Vladimir V., ONIPCHENKO, Vladimir G., OROZCO, María C., PARKHURST, Tina, PERES, Carlos A., PETIT BON, Matteo, PETRAGLIA, Alessandro, PINGEL, Martin, REBMANN, Corinna, SCHEFFERS, Brett R., SCHMIDT, Inger, SCHOLES, Mary C., SHEFFER, Efrat, SHEVTSOVA, Lyudmila K., SMITH, Stuart W., SOFO, Adriano, STEVENSON, Pablo R., STROUHALOVÁ, Barbora, SUNDSDAL, Anders, SÜHS, Rafael B., TAMENE, Gebretsadik, THOMAS, Haydn J. D., TOLUNAY, Duygu, TOMASELLI, Marcello, TRESCH, Simon, TUCKER, Dominique L., ULYSHEN, Michael D., VALDECANTOS, Alejandro, VANDVIK, Vigdis, VANGUELOVA, Elena I., VERHEYEN, Kris, WANG, Xuhui, YAHDJIAN, Laura, YUMASHEV, Xaris S. et KEUSKAMP, Joost A., 2024. Reading tea leaves worldwide: Decoupled drivers of initial litter decomposition mass-loss rate and stabilization. *Ecology Letters*. 2024. Vol. 27, n° 5, pp. e14415. DOI 10.1111/ele.14415.

Teabag Index, 2024. [en ligne]. [Consulté le 26 septembre 2024]. Disponible à l'adresse : <https://teabagindex.org/>

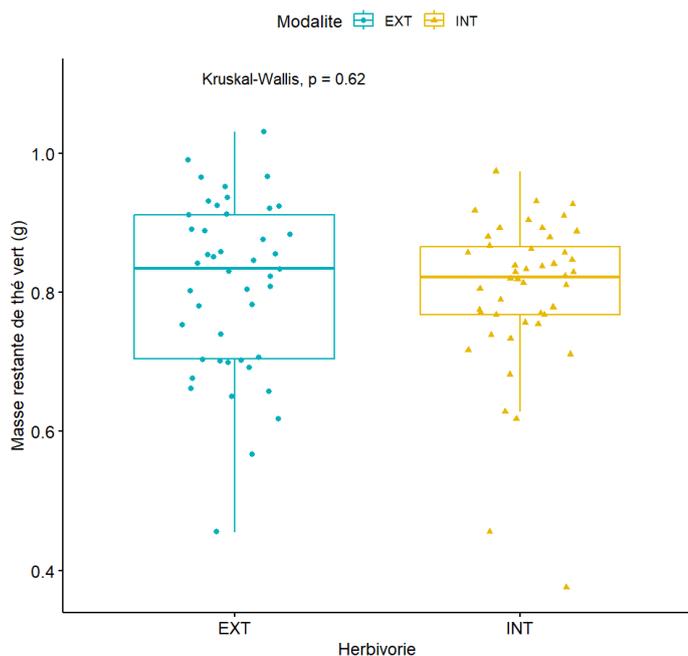
THOUMAZEAU ET AL., Alexis, 2019. Biofunctool®: a new framework to assess the impact of land management on soil quality. Part B: investigating the impact of land management of rubber plantations on soil quality with the Biofunctool® index. *Ecological Indicators*. 2019. Vol. 97, pp. 429-437. DOI 10.1016/j.ecolind.2018.10.028.

## Annexes

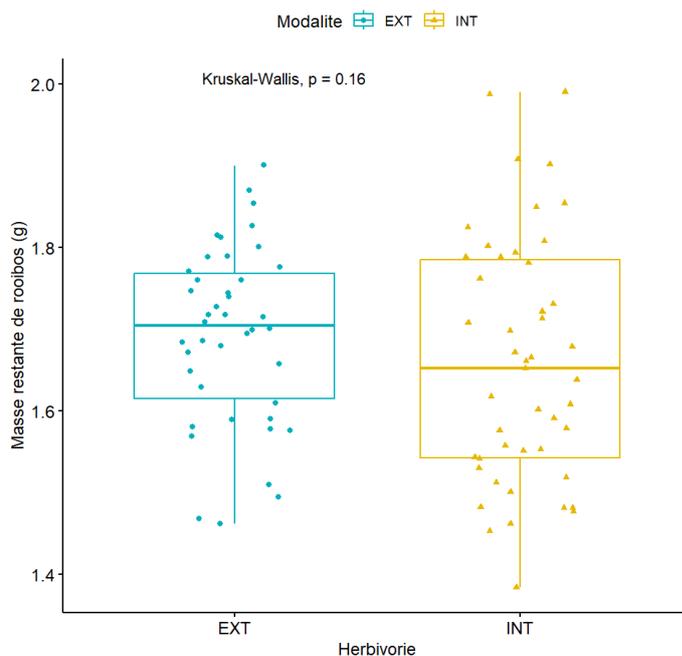
### Annexe 1 : Comparaison de la masse sèche restante de thé vert et de rooibos en enclos et en exclos après 3 et 6 mois de décomposition

(1) Après 3 mois de décomposition :  $n_{\text{vert}} = 91$ ,  $n_{\text{rooibos}} = 89$ , CHS 81 n'est pas incluse dans les données

Influence de l'herbivorie sur la masse de thé vert

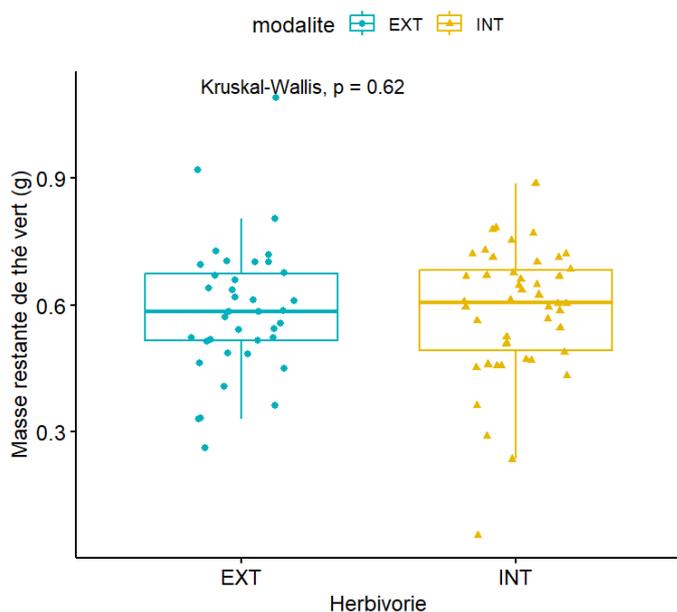


Influence de l'herbivorie sur la masse de rooibos

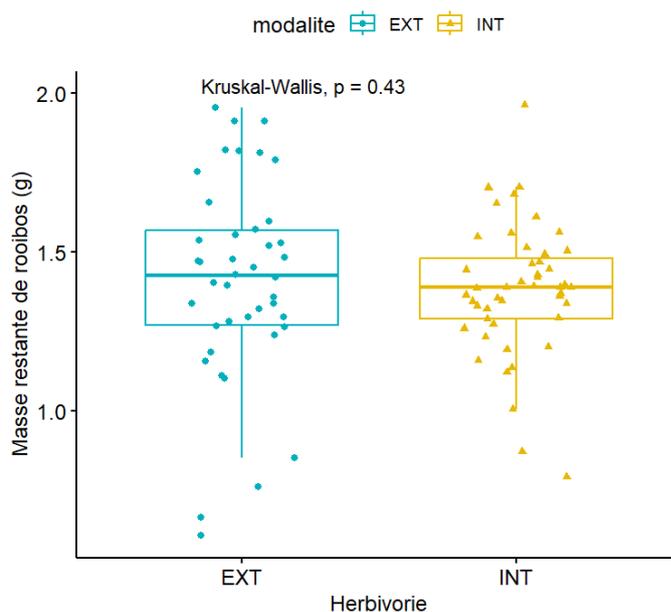


(2) Après 6 mois de décomposition :  $n_{\text{vert}} = 84$ ,  $n_{\text{rooibos}} = 89$ , CHS 81 n'est pas incluse dans les données

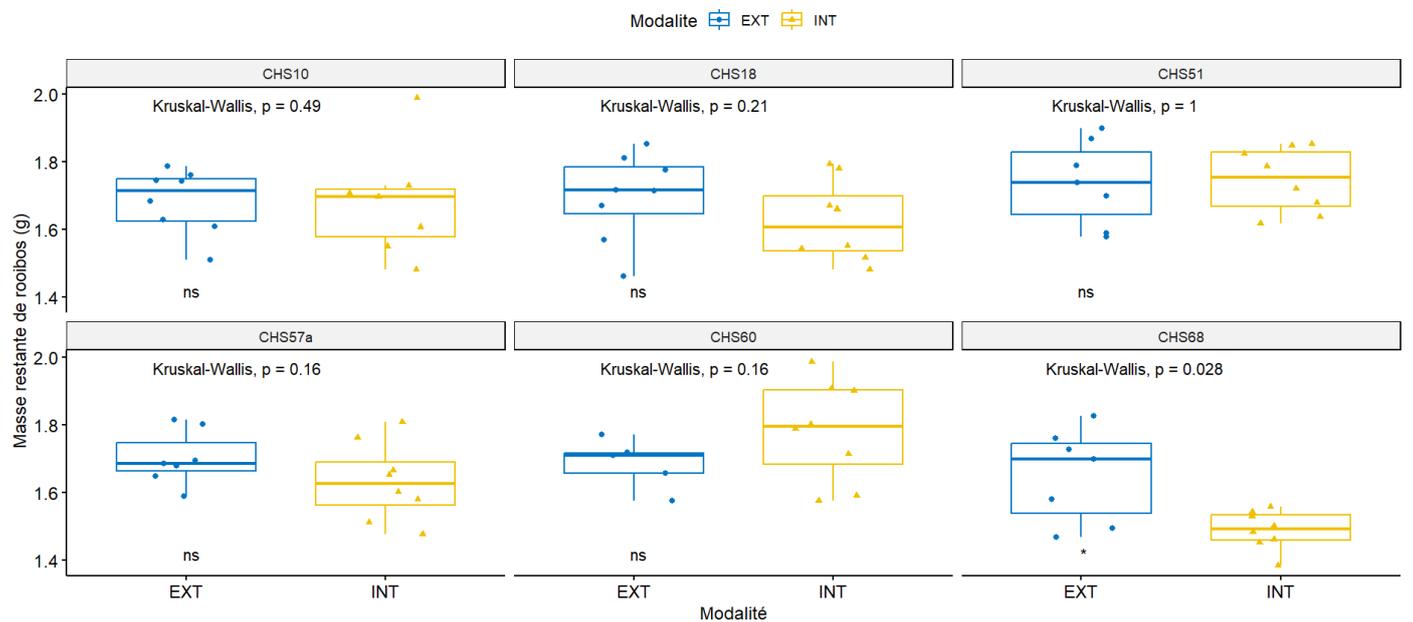
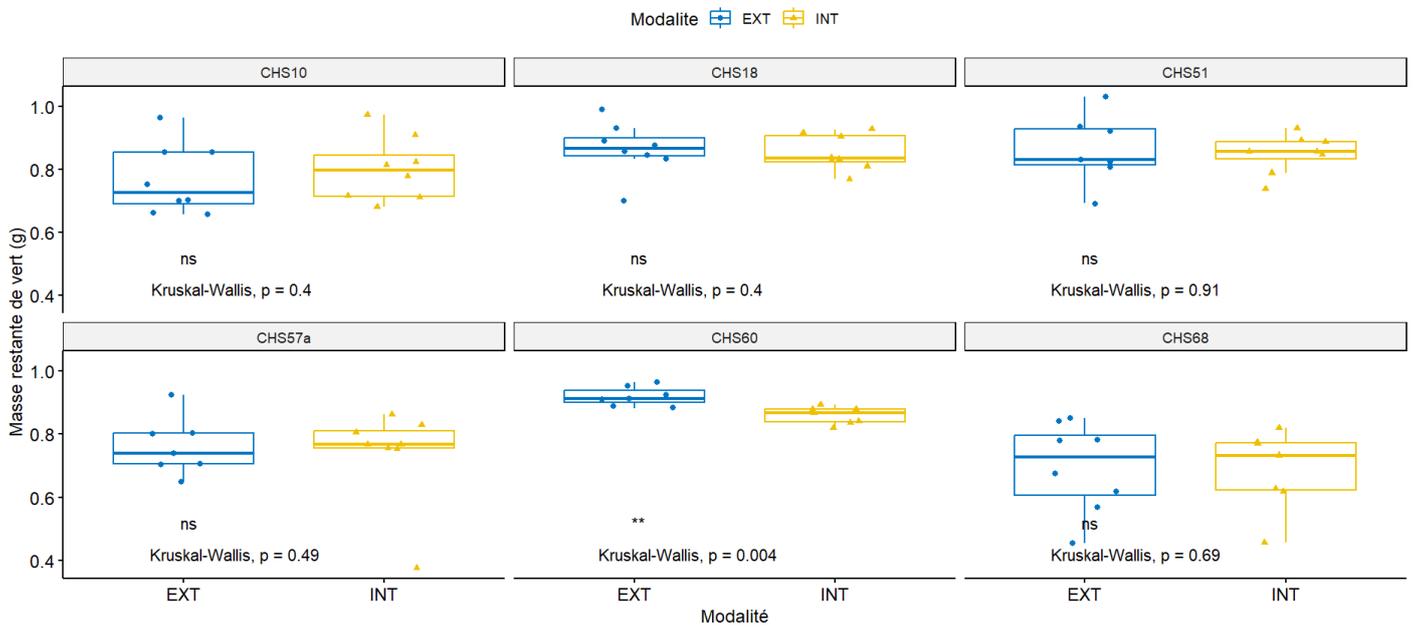
Influence de l'herbivorie sur la masse de thé vert



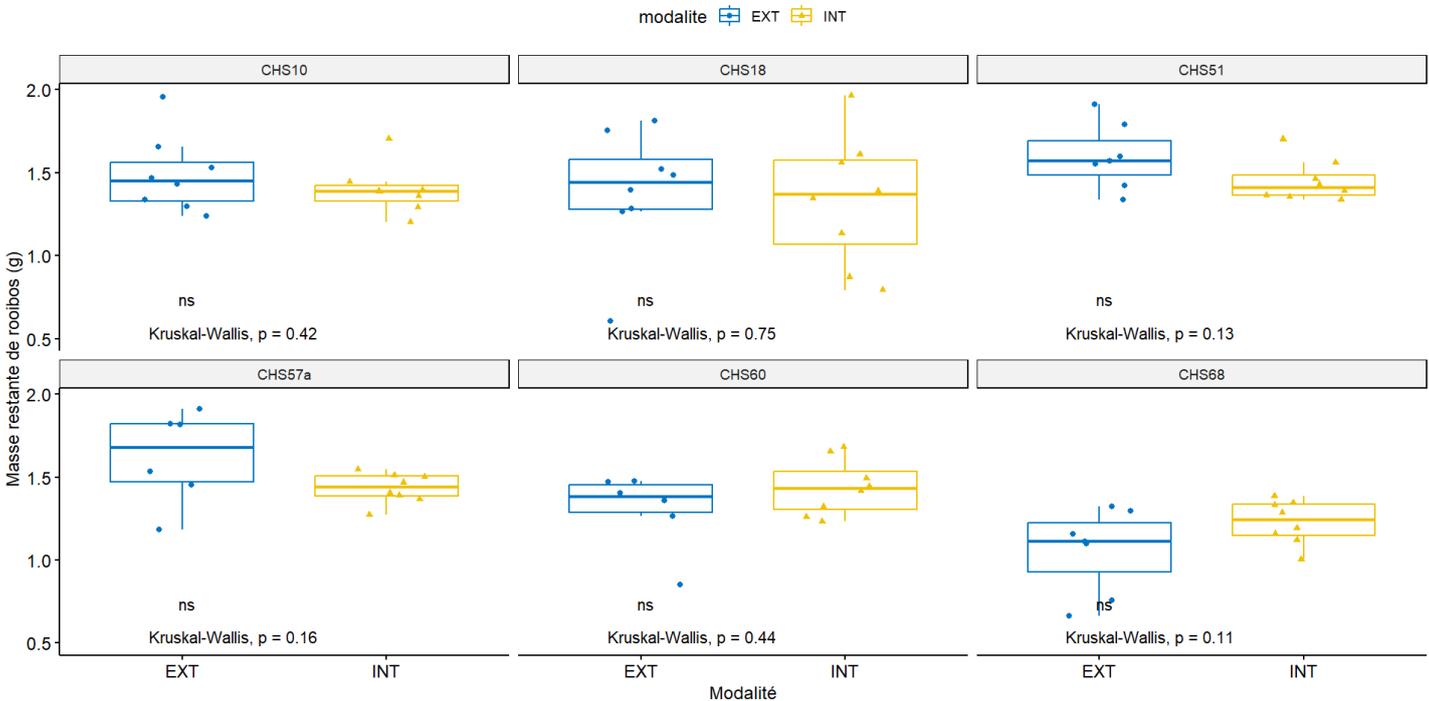
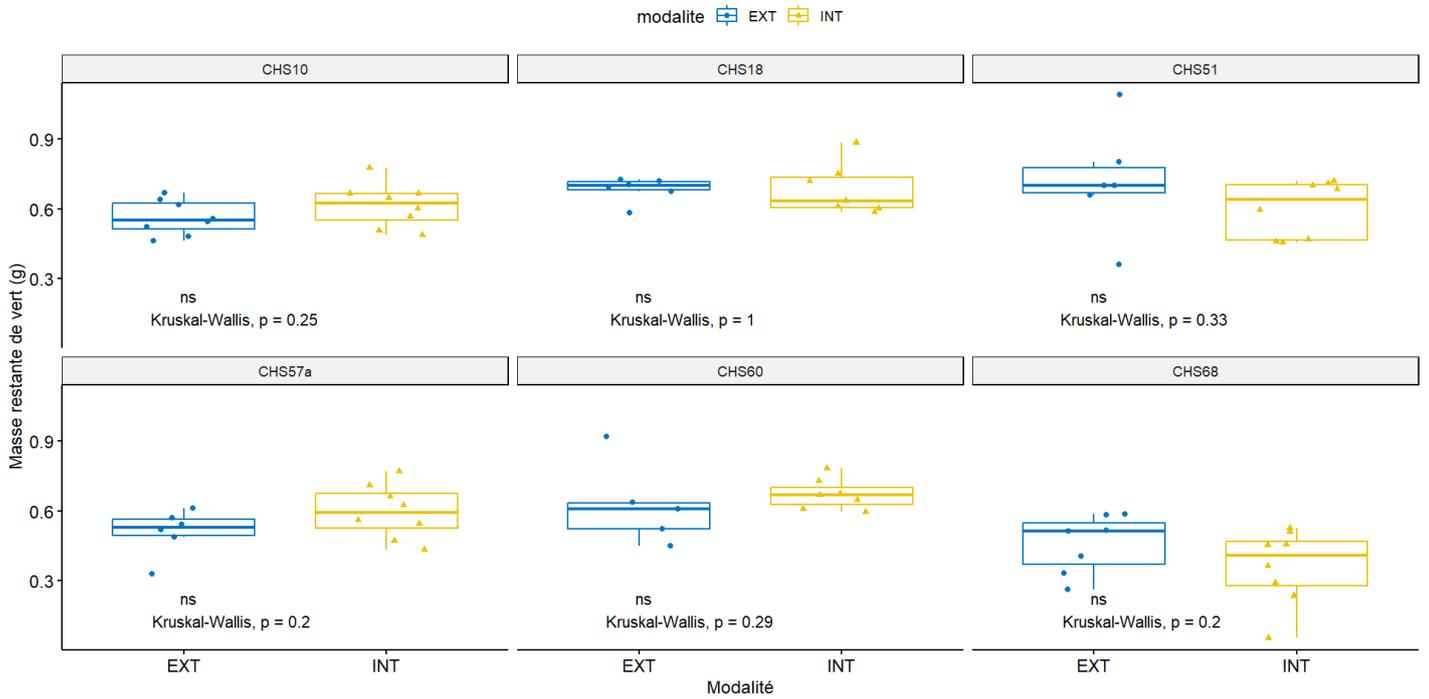
Influence de l'herbivorie sur la masse de rooibos



*Annexe 2 : Détail par placette de la masse sèche restante de thé vert (n = 91) et de rooibos (n = 89) à 3 mois de décomposition, INT correspond à l'enclos et EXT à l'exclos*

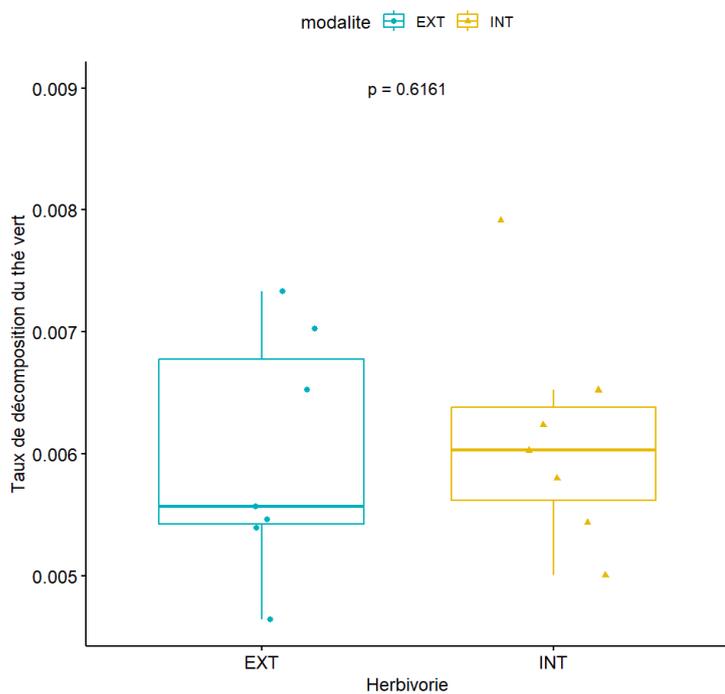


*Annexe 3 : Détail par placette de la masse sèche restante de thé vert (n = 84) et de rooibos (n = 89) à 6 mois de décomposition, INT correspond à l'enclos et EXT à l'exclos*

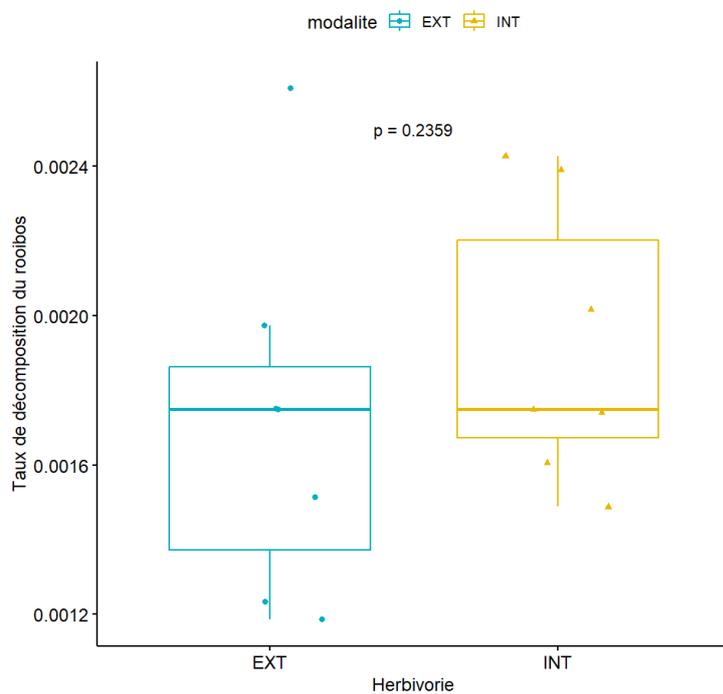


Annexe 4 : Comparaison des kOlson du thé vert et du rooibos en enclos et en exclos,  $n_{vert} = 14$ ,  $n_{rooibos} = 14$ , CHS 81 est incluse dans les données

Influence de l'herbivorie sur le kOlson du thé vert

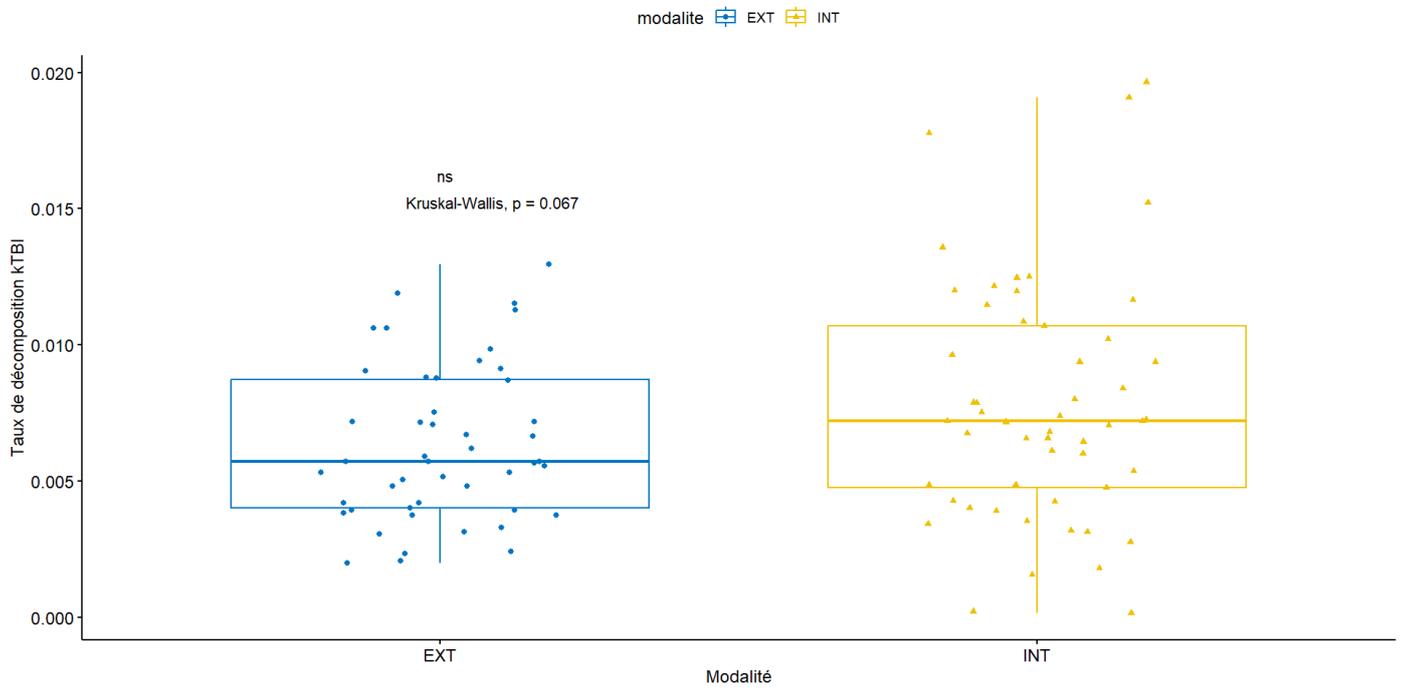


Influence de l'herbivorie sur le kOlson du rooibos

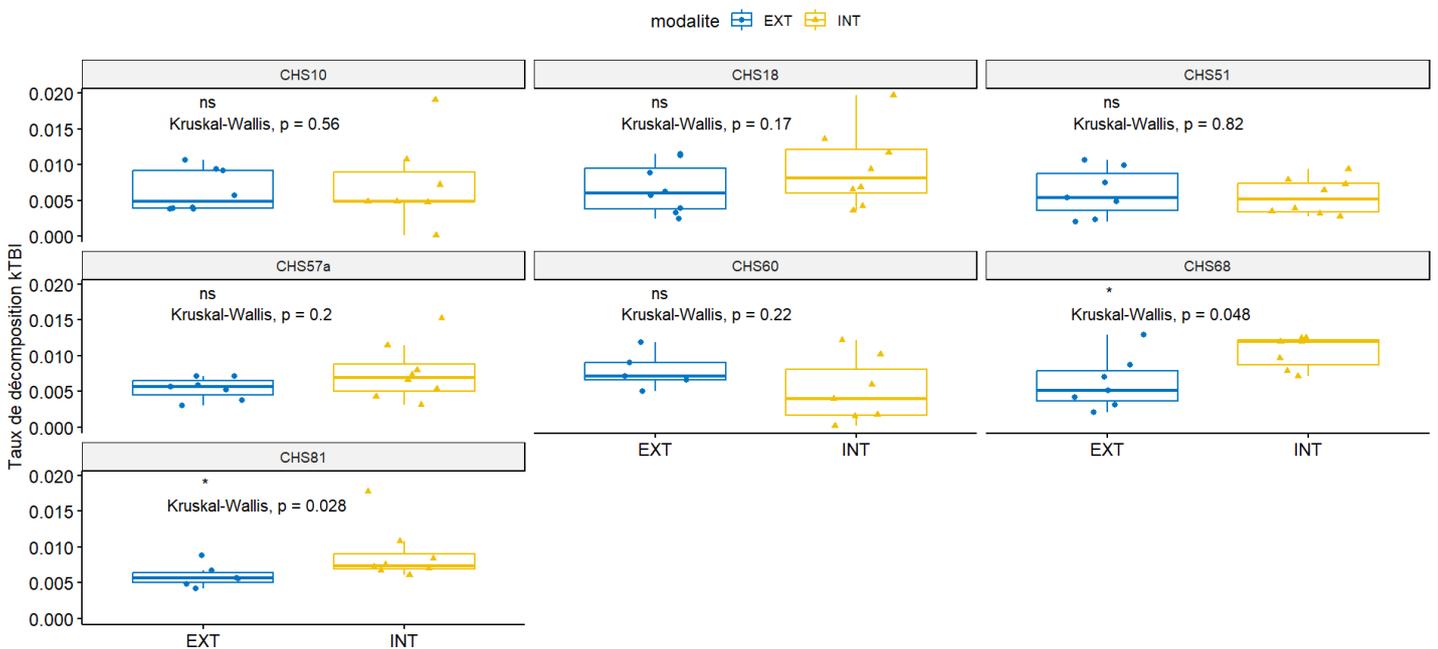


*Annexe 5 : Comparaison des kTBI du rooibos en enclos et en exclos (n = 101), CHS 81 est incluse dans les données*

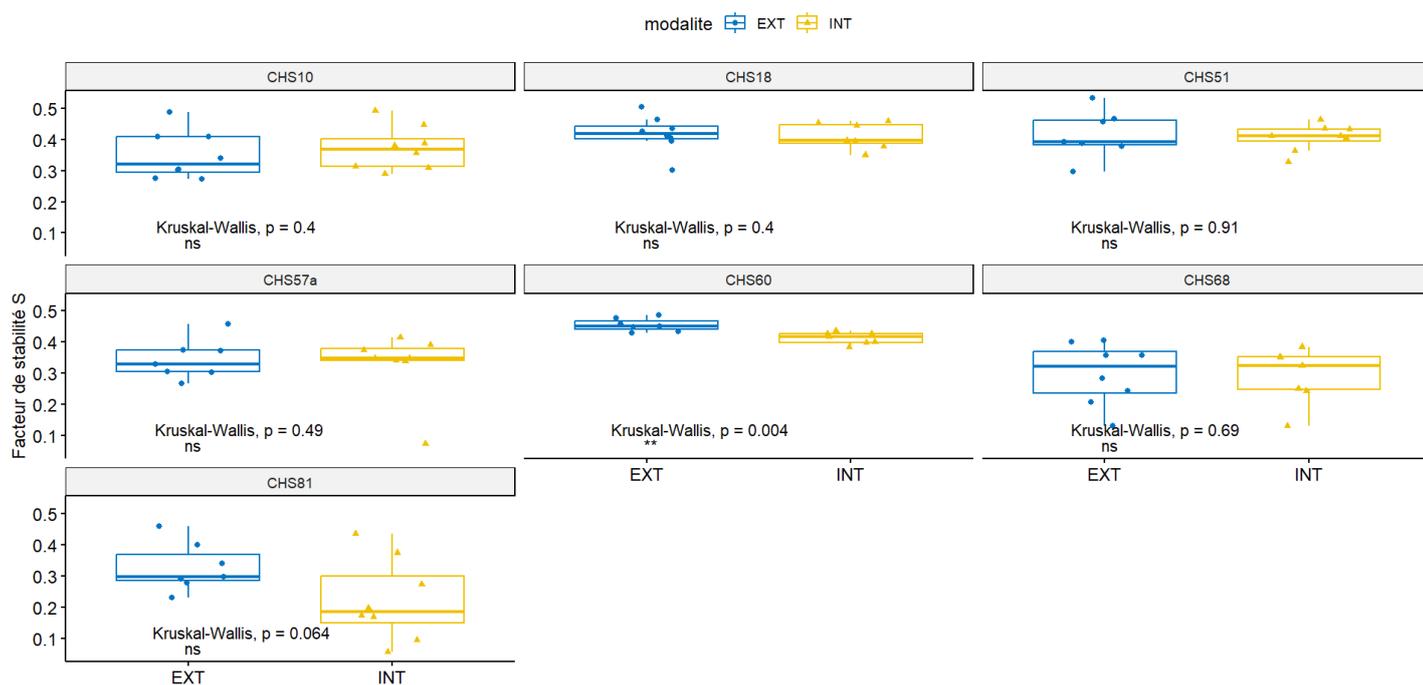
*(1) Comparaison générale*



*(2) Comparaison par placette*



Annexe 6 : Comparaison des facteurs de stabilité S en enclos et en exclos par placette (n = 106), CHS 81 est incluse dans les données



Annexe 7 : Equation des régressions linéaires de la figure 16 liant la masse restante de thés à l'ETP, au recouvrement de Carpinus et au type d'humus, R1 : rooibos à 3 mois ; R2 : rooibos à 6 mois ; V1 : thé vert à 3 mois ; V2 : thé vert à 6 mois

- Quand thé=R1:  $\text{masse\_restante,g} = 2,35345 - 0,356298 \cdot \text{ETP\_Q}$   
 Quand thé=R2 :  $\text{masse\_restante,g} = 2,16144 - 0,408172 \cdot \text{ETP\_Q}$   
 Quand thé=V1 :  $\text{masse\_restante,g} = 1,411801 - 0,3170614 \cdot \text{ETP\_Q}$   
 Quand thé=V2 :  $\text{masse\_restante,g} = 1,04588 - 0,232145 \cdot \text{ETP\_Q}$
- Quand thé=R1 :  $\text{masse\_restante,g} = 1,6863 - 0,00138834 \cdot \text{Carpinus}$   
 Quand thé=R2 :  $\text{masse\_restante,g} = 1,43163 - 0,00284162 \cdot \text{Carpinus}$   
 Quand thé=V1 :  $\text{masse\_restante,g} = 0,820899 - 0,0013390132 \cdot \text{Carpinus}$   
 Quand thé=V2 :  $\text{masse\_restante,g} = 0,6414 - 0,002004883 \cdot \text{Carpinus}$
- Quand thé=R1 :  $\text{masse\_restante,g} = 1,53855 + 0,030059 \cdot \text{Humus}$   
 Quand thé=R2 :  $\text{masse\_restante,g} = 1,17844 + 0,0480119 \cdot \text{Humus}$   
 Quand thé=V1 :  $\text{masse\_restante,g} = 0,691056 + 0,02553634 \cdot \text{Humus}$   
 Quand thé=V2 :  $\text{masse\_restante,g} = 0,47047 + 0,0317898 \cdot \text{Humus}$

Annexe 8 : Missions supplémentaires (hors sujet de stage)

**Travail en laboratoire :**

- Tri de litière par espèces forestières
- Utilisation d'un planimètre pour déterminer des surfaces foliaires
- Pesée de masses sèches
- Fabrication de collecteurs de litière

**3 semaines de terrain :**

Sur des placettes de chênes sessiles :

- Relevés de flore pour analyses chimiques
- Relevés de feuilles par espèce pour détermination de surface foliaire
- Mesures de surface terrière
- Mesures de hauteurs d'arbustes avec des perches adaptées
- Détermination de taux de recouvrement et prélèvement de flore par espèce dans des quadrats

Sur des placettes de sapins :

- Idem mais avec tracés des transects et positionnement de collecteurs de litière

**Participation en tant que spectatrice à un séminaire scientifique d'1 semaine**