

# Bois pourri et santé des forêts : exemple du mélange épicéa (*Picea abies* (L.) Karst.) et mélèze (*Larix decidua* Mill.) en forêt subalpine de Sainte-Foy-Tarentaise (Savoie)

Nicolas Bernier<sup>1\*</sup>, Jean-Yves Trosset<sup>2</sup>

1. Muséum national d'histoire naturelle, département Adaptations du vivant, F-91800, Brunoy, France

2. SupBiotech, Bio Information Research Laboratory, F-94800 Villejuif, France

\*Auteur correspondant : bernier@mnhn.fr

ORCID : 0000-0001-7340-8646

### Bois pourri et santé des forêts : exemple du mélange épicéa (*Picea abies* (L.) Karst.) et mélèze (*Larix decidua* Mill.) en forêt subalpine de Sainte-Foy-Tarentaise (Savoie)

La coexistence du mélèze et de l'épicéa est interrogée à la lumière des multiples pressions que subissent les forêts subalpines. L'hypothèse énoncée par cette étude est que l'impact de la durée d'ensoleillement, de la végétation concurrente et de la forme d'humus (les trois composantes majeures de la niche de régénération) s'exerce à l'échelle du mètre. Cette étude démontre le rôle important du bois pourri dans la régénération forestière, contrariant ainsi la vision d'une forêt s'écroulant sous l'accumulation de sa nécromasse (phase de « sénescence »). Notre rapport aux forêts doit donc se nourrir d'un dilemme qui interroge l'impact réel de l'exportation de bois sur la santé de cet écosystème.

### Rotten wood and forest health: the spruce (*Picea abies* [L.] Karst.) / larch (*Larix decidua* Mill.) mixture in the subalpine forest of Sainte-Foy-Tarentaise (Savoie) – a case study

The coexistence of larch and spruce is questioned in the light of the multiple pressures to which subalpine forests are subjected. The hypothesis of this study is that the effects of sunlight duration, competing vegetation, and humus form (the three main components of the regeneration niche) are exerted at the meter scale. This study demonstrates the important role of decayed wood in forest regeneration, thus contradicting the vision of a forest collapsing under the accumulation of its necromass (the “senescence” phase). Our relationship with forests must therefore be nourished by a dilemma that questions the real impact of wood export on the health of this ecosystem.

### Messages clés :

- Sénescence et régénération sont interdépendants. Ils sont le reflet de la santé de la forêt.
- Le bois mort au sol n'est que « la partie émergée de l'iceberg ». L'essentiel est incorporé à l'humus.
- Il faut ajouter la santé aux quatre fonctions forestières déjà reconnues, qui sont : la production, la protection, la récréation, la conservation.

**Mots clés :** régénération, humus, lumière, bois mort, subalpin

### Highlights:

- Senescence and regeneration are interdependent. They reflect forest health.
- Dead wood on the ground is only the “tip of the iceberg”. The most part is incorporated into humus.
- Health is to be added to the four already acknowledged functions of forests, i.e. production, protection, recreation, and conservation.

**Keywords:** regeneration, humus, light, dead wood, subalpine

Citation de l'article : Bernier, N. et Trosset, J.-Y. (2024). Bois pourri et santé des forêts : exemple du mélange épicéa (*Picea abies* (L.) Karst.) et mélèze (*Larix decidua* Mill.) en forêt subalpine de Sainte-Foy-Tarentaise (Savoie). *Revue forestière française*, 75(2), 101-113. <https://doi.org/10.20870/revforfr.2024.8152>



Licence Creative Commons  
Attribution - 4.0 International (CC BY 4.0)

**B**ien souvent, nous réduisons la santé des écosystèmes forestiers à la santé des arbres, qui plus est, nous la réduisons aux quelques espèces d'arbres adultes qui dominent la canopée. Pourtant, un écosystème forestier est bien plus que le destin individuel de tel ou tel « prince » de la forêt. Ainsi, il est fort utile de se demander réellement : qu'est-ce qu'une forêt en « bonne santé », si ce n'est pas une collection d'arbres tous en bonne santé ? Un premier élément de réponse pourrait évoquer une cause démographique. En effet, contrairement au lieu commun, si on associe une forêt en bonne santé à une forêt ancienne, équilibrée démographiquement, alors la proportion d'arbres arrivant à un grand âge et « en bonne santé » est vraiment très faible. Un deuxième élément de réponse pourrait être qu'il s'agit d'une question de biodiversité. Plus un écosystème forestier est diversifié et plus il pourrait être considéré comme sain. Mais alors, de quelle biodiversité parle-t-on ? Du nombre d'espèces d'arbres qui composent la canopée ? D'une diversité de formes de vie ? D'une diversité de niches écologiques ? Nous pourrions également parler de stabilité ou mieux encore de résilience. La résilience est la capacité d'un écosystème à récupérer d'une perturbation et à se maintenir dans un état comparable à l'état initial. Nous ne pouvons pas vraiment parler de stabilité ou de retour à un état identique car en la matière la quête d'immuabilité est vaine. Nous voyons bien intuitivement que si l'on réduit la forêt à ses arbres, fût-ce en cherchant à faire la promotion de la diversité de sa strate arborée, l'écosystème forestier dans son ensemble risque d'être réduit aux acquêts de la production de bois. En réalité, une définition de la santé d'un écosystème forestier tient plutôt en sa capacité à maintenir ou augmenter le nombre de ses composants dans toutes leurs diversités d'espèces et d'interactions (Garrigue *et al.*, 2021 ; Morel et Chollet, 2021). Cette définition est donc très loin des contingences physiologiques individuelles ou même d'une espèce donnée. Elle est très loin également des notions de maladie et autres facteurs de mortalité. Par contre, sous-jacente à la notion de capacité à se maintenir dans sa complexité et diversité, la santé d'une forêt implique de manière évidente la notion de régénération.

En parlant de régénération forestière, on peut considérer que la santé d'un écosystème est liée à la bonne représentation des niches de régénération de toutes les espèces qui le composent. Pour de nombreuses plantes, les niches écologiques et les niches de régénération ne divergent pas trop. C'est le cas notamment de la plupart des espèces de petite taille dont les juvéniles ont des besoins assez proches de ceux des adultes. Il n'en est pas de même pour les arbres qui opèrent un changement d'échelle considérable depuis la plantule jusqu'à l'adulte (Ponge *et al.*, 1998). Comme les niches écologiques et les niches de régénération ne sont pas confondues pour une espèce donnée, la santé de l'écosystème forestier dépend

donc de sa capacité à faire cohabiter les deux ensembles, autrement dit de permettre une cohabitation harmonieuse entre l'accueil des jeunes et le maintien des anciens.

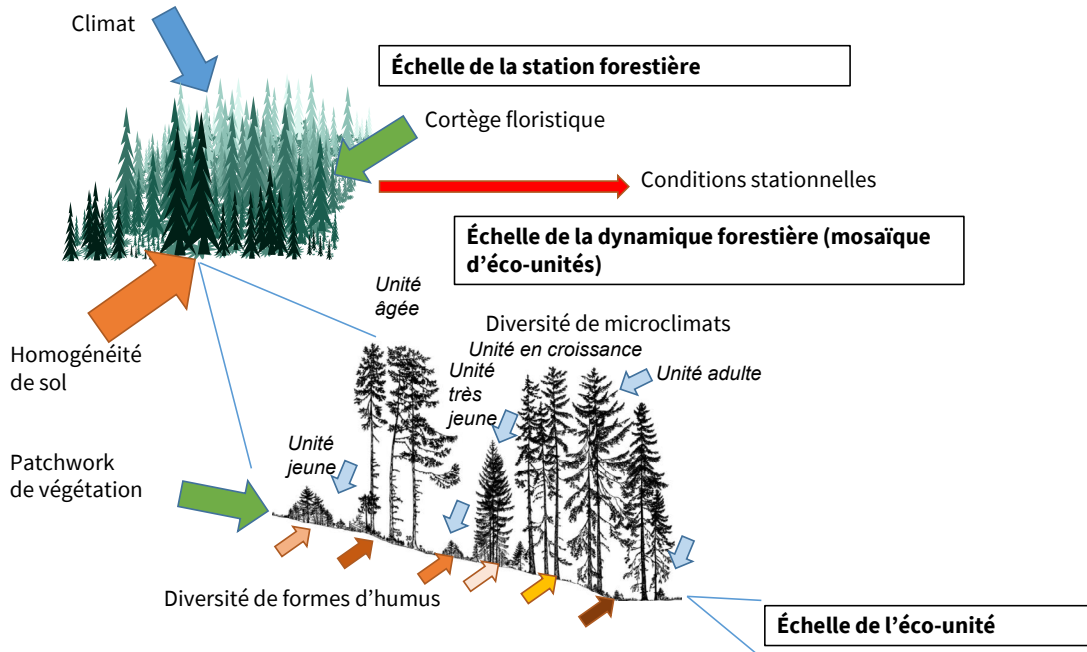
Même restreinte à une seule espèce, la niche de régénération est un espace multidimensionnel (Ponge *et al.*, 1998). On peut notamment citer le facteur lumière, l'activité biologique des humus, aussi, qui préparera le « lit de germination », les conditions physico-chimiques du sol, les interactions avec les autres végétaux via des aspects purement physiques (ombrage) ou biochimiques (allélopathie, compétition nutritionnelle), etc. Tous ces facteurs permettent de délimiter autant d'espaces que l'on réduit en général aux deux axes  $x$  et  $y$  d'une cartographie. Parmi les nombreuses possibilités d'interactions, nous pouvons citer l'additivité, la neutralisation ou la compensation, l'éviction, l'activation par seuil... Ainsi, par exemple, Ponge *et al.* (1994) supposaient une organisation graduée des facteurs limitant la régénération de l'épicéa avec l'altitude. À basse altitude, la lumière serait le principal facteur limitant, étant donné l'absence d'autres contraintes, notamment celles liées au fonctionnement biologique des humus. Puis, à moyenne altitude (limite entre le montagnard et le subalpin), le renouvellement de l'humus étant ralenti, c'est ce dernier qui dicterait les possibilités de régénération forestière. Dans ce cas, la lumière ne serait que marginalement limitante, et seulement dans les quelques situations où il y aurait des levées de restriction au niveau de l'humus.

Bernier et Ponge (1994) ont démontré que les contraintes de cohabitation entre niche écologique et niche de régénération conduisent à une relative dissociation spatiale des cohortes en fonction de l'âge, d'où la structuration de la forêt en une mosaïque spatio-temporelle (figure 1). Il n'en reste pas moins vrai que la niche de régénération correspond à la somme (ou moyenne) de différents comportements individuels. Ce n'est donc qu'au niveau individuel que la niche réalisée peut être réellement détournée. L'hypothèse de travail de notre étude est que les conditions moyennes régissant dans une unité forestière (éco-unité *sensu* Oldeman, 1990) en régénération ne préjugent aucunement du niveau de variabilité individuelle. Autrement dit, ce n'est qu'au niveau individuel qu'il est réellement possible de définir une niche de régénération réalisée. La coexistence du mélèze (*Larix decidua* Mill.) et de l'épicéa (*Picea abies* (L.) Karst.) est un enjeu sylvicole important. D'une part, l'épicéa se retrouve fragilisé par le réchauffement climatique et les sécheresses à répétition qui lui sont associées. D'autre part, le mélèze est généralement connu comme essence pionnière et de nombreux mélézins sont réputés impossibles à conserver sur le long terme (Dubourdieu et Doumeret, 1977 ; Bourcet, 1984 ; Schulze *et al.*, 2007). La coexistence des deux espèces peut sans doute être interrogée avec profit sous l'angle de la niche de régénération.

**Figure 1** | Schéma des différentes échelles d'étude : hypothèses et objectif

L'échelle intra éco-unité est supposée être le siège d'une grande diversité de microclimats et d'humus. L'objectif est donc d'aborder les interactions climats/humus/végétation à l'échelle du jeune arbre afin de distinguer les niches de régénération de l'épicéa et du mélèze.

© Nicolas Bernier (MNHN)



## LA FORÊT DU GRAND FOLLIE

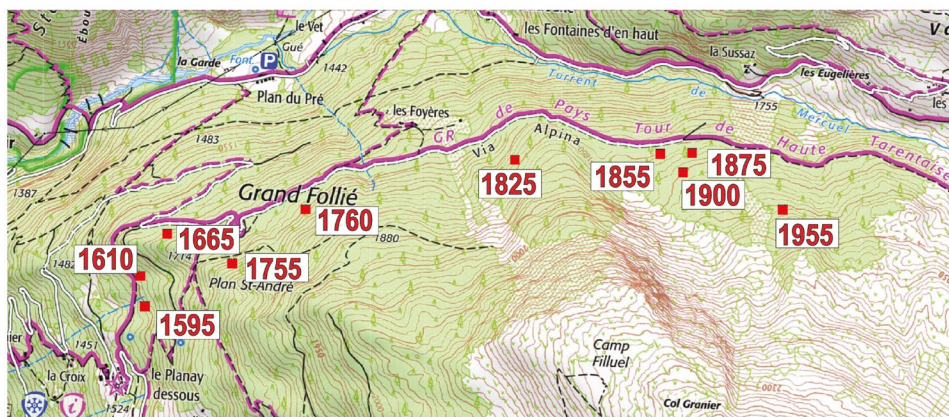
La forêt du Grand Follie (Savoie, Sainte-Foy-Tarentaise – coordonnées : 45,6°N 6,9°E) s'étend entre 1300 et 2100 m d'altitude sur une surface de 404 hectares (figure 2). Elle se développe sur une pente de 55 %, orientée nord-nord-ouest (Talbot, 2022). La forêt est installée sur un colluvion de rochers de toutes dimensions, relativement stabilisé, provenant d'une roche mère acide composée de schistes du houiller. La station météorologique la plus proche

(2 km au sud-ouest [Association Infoclimat, 2023]) indique une température moyenne annuelle de 7,6 °C à 1582 m et une moyenne annuelle de précipitations de 713 mm bien réparties sur l'année.

L'épicéa domine la forêt. La proportion de mélèze est variable et souvent importante dès le bas de la forêt. À l'étage montagnard se rajoute aussi une petite proportion

**Figure 2** | Carte topographique de la forêt du Grand Follie. Position des dix placettes d'échantillonnage le long du gradient altitudinal

© IGN



de sapin (*Abies alba* Mill.) et quelques feuillus dont l'érable sycomore (*Acer pseudoplatanus* L.) et surtout le sorbier des oiseleurs (*Sorbus aucuparia* L.). Cette dernière espèce est surtout présente dans tout l'étage subalpin.

La forêt, en grande partie communale, est gérée conformément aux préconisations régionales jusqu'à des altitudes de 1950 m par l'Office national des forêts (ONF). Les parcelles les plus élevées en altitude sont classées « hors-série de production ». Dans l'ensemble, l'exploitation consiste en une sélection de groupes d'arbres en bosquets de manière à amener la lumière au sol (futaie jardinée par parquets ou bosquets [ONF, communication personnelle]). Hors régime forestier, les arbres sont solidement enracinés et stabilisés par le colluvionnement. Les chablis sont rares, et lorsque la mort advient de manière naturelle, les arbres prennent alors la forme de chandelles.

## L'ÉCHANTILLONNAGE

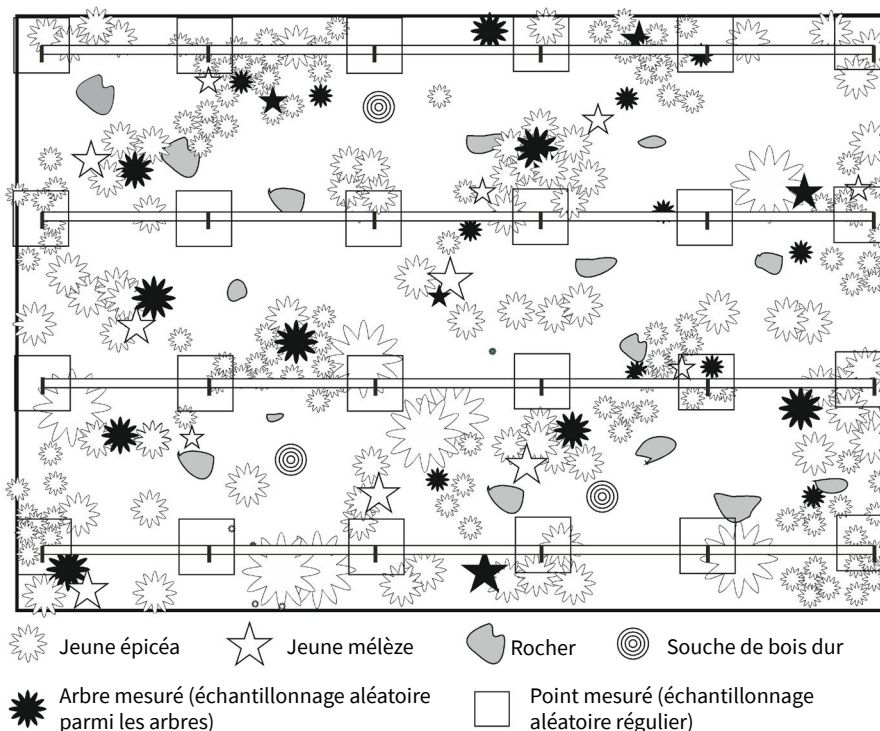
À l'aide du technicien de l'ONF affecté à la gestion de la forêt du Grand Follié, dix placettes ont été sélectionnées

en juin 2022, le long d'un gradient altitudinal ouest-est (figure 2). Les placettes ont été choisies de telle sorte que dans chacune d'elles soient rassemblés plus de 50 jeunes arbres (entre 10 cm et 3 m de haut) sur moins d'un quart d'hectare. Chaque placette fait l'objet d'une double stratégie d'échantillonnage. Le premier échantillonnage est réalisé selon un espacement régulier d'au moins 15 points de prélèvements et observations sur toute la placette. Il sert à établir la représentativité de chaque mesure indépendamment de toute régénération. Le deuxième échantillonnage est focalisé sur les jeunes arbres (30 jeunes choisis aléatoirement, indépendamment de l'espèce) de manière à mesurer très précisément les conditions de vie à l'échelle individuelle, avec comme contrainte que deux arbres échantillonnés ne partagent pas le même espace vital. Nous avons étudié au total 10 placettes, 306 jeunes arbres et 219 points régulièrement placés sur une grille (figure 3). Sur l'ensemble des 525 points, nous avons mesuré les durées d'ensoleillement en juin et septembre à l'aide d'un horizontoscope (Herzog Forsttechnik <sup>MD</sup>). Nous avons aussi caractérisé les humus en prélevant des colonnes de 25 cm<sup>2</sup> sur toute la profondeur de l'humus (jusqu'à atteindre le sol compact ou la roche mère) et la végétation au sol sur des surfaces d'1 m<sup>2</sup> environ. Pour les

**Figure 3** | Plan schématique d'une placette montrant la double stratégie d'échantillonnage

1. Stratégie aléatoire régulière représentative de la parcelle (trait sur un mètre ruban et carré blanc figurant les zones de relevé de végétation).
2. Stratégie aléatoire centrée sur les jeunes arbres (arbres en noir).

© Nicolas Bernier (MNHN)



**Tableau 1** | Caractéristiques des différentes formes d’humus décrites

Profil d’humus	Profil 1	Profil 2	Profil 3	Profil 4	Profil 5	Profil 6	Profil 7
Couche 1	OL	OL	OL	OL	OL	OL	OL
Couche 2	OF	OF	OF	OF	OF	A1	(OF)
Couche 3	OH	OH	OH	OH/A1	A1	A1	
Couche 4	OH		A1			A1	
Incorporation organo-minérale	Aucune	Aucune	Faible*	Faible*	Forte**	Très forte***	Non visible
Forme d’humus	Série des Mor	Série des Moder	Série des Amphi (EumesoAmphi)	Série des Amphi (EuleptoAmphi)	Série desMull (DysMull)	Série des Mull (EuMull)	Humus jeune Série des humus Pionnier
Variante avec bois pourri	Série des LignoMor	Série des LignoModer	Série des LignoAmphi	Série des LignoAmphi	Série des LignoMull	Série des LignoMull	

\*,\*\*,\*\*\*: niveau d’activité des animaux fousseurs

points de la grille (entre les jeunes arbres), les mesures d’ensoleillement sont faites au niveau de la végétation basse, le prélèvement d’humus est réalisé sur le point précis de la grille et la végétation est caractérisée 50 cm tout autour. Lorsque le point tombe sur un rocher ou une souche dénuée de végétation ou d’humus, alors aucune mesure n’est faite ; le point est comptabilisé à part. Il en est de même si le point tombe sur un jeune arbre (régénération) afin que les deux plans d’échantillonnage ne soient pas redondants. Ainsi l’échantillonnage spatialement régulier permet de connaître les proportions occupées par les différentes situation (régénération, lande forestière, arbre adulte...). Pour chaque jeune arbre sélectionné (échantillonnage aléatoire parmi toutes les régénérations présentes sur une placette donnée), les mesures d’ensoleillement sont prises au plus près, au niveau de la plus grande densité de feuillage. L’humus est prélevé le plus près possible du tronc et la végétation est mesurée dans le périmètre formé par les plus longues branches (ou au plus dans un rayon de 50 cm). Pour chaque arbre, nous avons mesuré sa hauteur et estimé son âge en comptabilisant le nombre de modules de croissance annuels identifiés en recherchant les cicatrices laissées chaque année par les bourgeons. Le comptage est réalisé le long de l’axe principal et également sur la plus longue des branches latérales afin de pallier les accidents de croissance et notamment le problème des années sans croissance.

La croissance moyenne d’un individu est estimée par le rapport entre sa hauteur et son âge.

Les humus sont décrits et identifiés en suivant la clé développée par Zanella *et al.* (2018 et 2022, application TerHum iOS Android). Les formes d’humus rencontrées font partie de la série des Mull, Amphi, Moder et Mor (tableau 1). Cette série de formes d’humus résume la diminution progressive des densités d’organismes du sol réalisant un brassage vertical et une incorporation organo-minérale. Pour chaque humus étudié, nous avons identifié, qualifié et mesuré l’épaisseur de chaque couche. La présence de bois pourri en quantité notable est précisée en ajoutant le préfixe ligno- à la forme humus associée. Lorsque l’humus est constitué presque exclusivement de bois pourri (en général des souches), la forme d’humus est qualifiée de « bois pourri ».

## LES RÉSULTATS

En moyenne, un quart des surfaces des placettes est occupé par des jeunes arbres dont une grande majorité sont des épicéas (figure 4). Leur âge moyen par parcelle varie entre 11 et 35 ans pour des hauteurs moyennes comprises entre 73 et 145 cm. En moyenne, la croissance du mélèze

est plus forte que celle de l'épicéa (6,8 cm/an contre 5,1 cm/an, p-value < 0,001). Les analyses de variance (ANOVA) comparant les dix placettes montrent que les taux de croissance ne sont pas reliés avec le classement des placettes selon l'altitude (données non montrées). Les ANOVA identifient par contre les durées d'ensoleillement (regroupées par classe) comme déterminant majeur de la croissance des jeunes arbres, mais cette influence s'exerce différemment pour les deux essences (tableau 2). L'épicéa est plus sensible à l'ensoleillement de juin contrairement au mélèze dont la croissance est favorisée par l'ensoleillement de septembre. La croissance du mélèze peut aussi être associée à une plus forte luminosité diffuse des placettes (toute saisons confondues) étant donné le parcours rasant du soleil à cette saison. La croissance des arbres (mélèzes surtout) est inversement conjuguée à l'indice d'équitabilité de la végétation au sol (tableau 2). Le lien entre domination d'une espèce végétale et croissance des jeunes arbres peut être partiellement attribué à l'influence de la myrtille (*Vaccinium myrtillus* L.), espèce végétale la plus fréquente au sol. Si la présence de

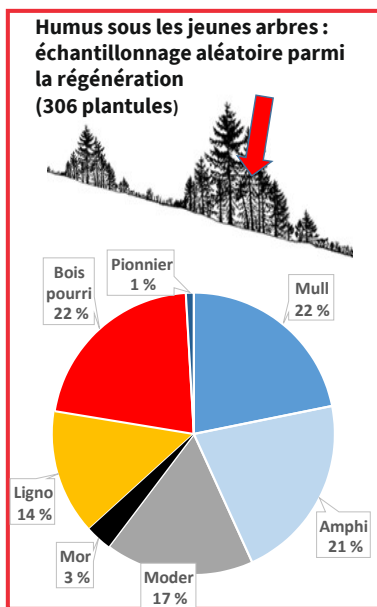
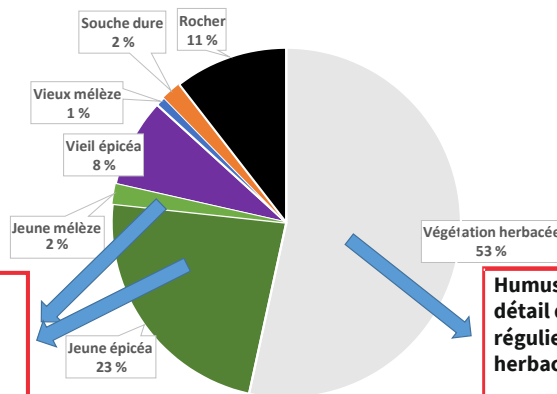
mousse est également associée aux taux de croissance des jeunes mélèzes, il est peu probable que ce résultat décrive un lien de causalité direct étant donné son caractère équivoque. Mousse et croissance des arbres sont probablement influencées par le regroupement des jeunes arbres en collectif serré qui crée à la fois une ombre au sol défavorisant le développement de la mousse et induisant également une diminution des vitesses de croissance moyenne des individus par le jeu de la concurrence (relations de dominance).

La figure 4 montre un fort contraste selon que l'humus est prélevé sous ou entre les jeunes arbres. La représentativité des humus de forme Mor et Moder est bien plus faible sous les jeunes arbres (3 et 17 % respectivement) que dans la végétation basse ou la régénération est absente (25 et 39 % respectivement). À l'opposé, il y a une très forte proportion d'humus Ligno et bois pourri sous régénération (14 et 22 % respectivement) comparée à la proportion de bois mort hors régénération (5 et 3 % respectivement). Il y a aussi une plus grande proportion d'humus de forme Mull sous régénération (22 %) qu'en sous-bois

Figure 4 | Structure moyenne toutes placettes confondues et répartition des formes d'humus sous et entre les arbres

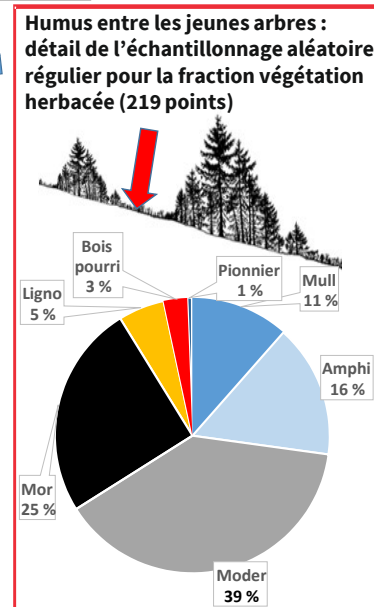
© Nicolas Bernier (MNHN)

Répartition moyenne des éléments structurant les placettes forestières (unités de végétation) définies selon un échantillonnage aléatoire régulier (219 points)



Test de Wilcoxon comparant les fréquences d'humus dans les deux situations encadrées en rouge :

HUMUS	$\mu_1$ entre les arbres	$\mu_2$ sous les arbres	$\mu_1 = \mu_2 ?$	Test de Wilcoxon (p-value)
Mull	6,43	5,43	OUI	0,5907
Amphi	8,74	5,32	OUI	0,4723
Moder	21,67	4,24	NON	0,0091
Mor	14,03	0,73	NON	0,0133
Ligno	1,26	3,57	NON	0,0323
Bois pourri	1,55	5,35	NON	0,01
Pionnier	0,33	0,22	OUI	0,6704



**Tableau 2** | Influence des facteurs écologiques sur les taux de croissance (cm/an) des deux espèces d'arbre (mélèzes et épicéas)

Le test ANOVA permet d'accepter l'hypothèse nulle de l'égalité des moyennes (test non-significatif = n. s.) ou de rejeter l'hypothèse nulle et stipuler ainsi l'influence d'un facteur écologique sur la croissance de chacune des deux espèces étudiées (M et E). Dans ce dernier cas, on calcule la moyenne de chaque groupe.

Espèce	Facteurs	Nombre de groupes	Épicéa				Mélèze				
<b>Forme d'humus</b>		11	F = 1,45 ; test n. s.				F = 0,54 ; test n. s.				
<b>Équitabilité végétale</b>			F = 4,23 ; p-value = 0,016 (*)				F = 7,7 ; p-value = 0,001 (**)				
Intervalle des groupes		3	[0-0,5[	[0,5-07[	[0,7-1[	[0-0,5[	[0,5-07[	[0,7-1[			
Taux moyen de croissance par groupes (cm/an)			5,17	4,74	4,22	7,54	7,76	4,76			
<b>Biodiversité végétale (Shannon)</b>			F = 0,84 ; test n. s.				F = 0,11 ; test n. s.				
Intervalle des groupes : [0-0,9[ ; [0,9-1,5[		2									
<b>Recouvrement végétal (%)</b>			F = 0,72 ; test n. s.				F = 11,2 ; p-value = 8E-06 (****)				
Intervalle des groupes		3					[0,25[	[25,50[	[50,75[	[75,100[	
Taux moyen de croissance par groupes (cm/an)							3,63	4,22	5,14	8,34	
<b>Ensoleillement juin</b>			F = 4,88 ; p-value = 0,003 (**)				F = 3,18 ; p-value = 0,031 (*)				
Intervalle des groupes		4	[0-4[	[4-6[	[6-8[	[8-16[	[0-4[	[4-6[	[6-8[	[8-16[	
Taux moyen de croissance par groupes (cm/an)			4,03	4,20	5,08	5,32	3,41	4,93	6,22	7,36	
<b>Ensoleillement septembre</b>			F = 1,8 ; test n. s.				F = 4,56 ; p-value = 0,006 (**)				
Intervalle des groupes		4					[0-1[	[1-2[	[2-4[	[4-16[	
Taux moyen de croissance par groupes (cm/an)							4,00	2,86	5,36	7,17	
<b>Recouvrement myrtille (%)</b>			F = 0,78 ; test n. s.				F = 3,33 ; p-value = 0,026 (*)				
Intervalle des groupes		4					[0,5[	[5,50[	[50,75[	[75,100[	
Taux moyen de croissance par groupes (cm/an)							5,91	4,86	7,27	8,21	
<b>Recouvrement mousse (%)</b>			F = 1,97 ; test n. s.				F = 5,66 ; p-value = 0,002 (**)				
Intervalle des groupes		4					[0,25[	[25,50[	[50,75[	[75,100[	
Taux moyen de croissance par groupes (cm/an)							6,65	5,33	3,22	7,47	

dépourvu de régénération (11 %). L'humus de forme Amphi confirme sa position intermédiaire entre le Mull et le Moder. Le diagramme suivant (figure 5) met en évidence que les niches de régénération de l'épicéa et du mélèze ont des caractéristiques très voisines. Les deux espèces sont donc en situation de forte concurrence. Tout au plus décèle-t-on une plus grande affinité des jeunes mélèzes pour les humus de forme Mull alors que les jeunes épicéas sont plus fréquents sur le bois pourri. Pour autant, une analyse discriminante pratiquée en séparant les jeunes arbres en quatre groupes (2 espèces x 2 classes de croissance) montre que les niches de régénération favorables à

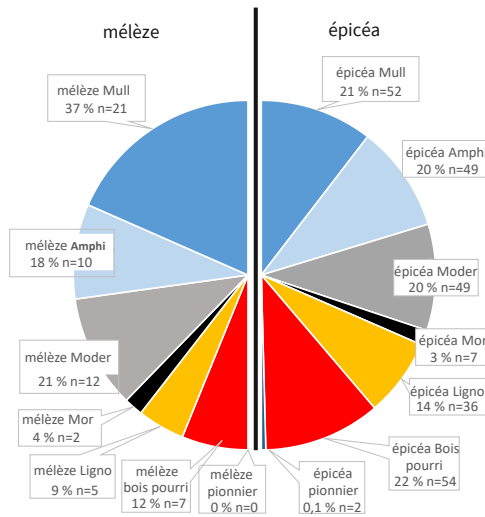
la croissance sont les mêmes pour l'épicéa et pour le mélèze (données non montrées).

Il existe une forte relation entre fréquence du bois mort et abondance de la régénération (figure 6). Les deux placettes situées aux altitudes les plus basses font exception étant donné la fréquence élevée des humus de forme Mull, également favorable à la régénération. Dans les huit placettes restantes, les microsites avec bois mort étaient occupés à près de 100 % par des jeunes épicéas ou mélèzes. Nous pouvons en conclure que, mis à part les deux parcelles du bas, la niche de régénération « bois pourri » est dans l'ensemble très proche de la saturation (figure 6).

**Figure 5 |** Répartition des formes d’humus sous les épicéas et sous les mélèzes selon la forme d’humus (toutes placettes confondues)

Aucun des tests t réalisés pour comparer deux à deux les catégories d’humus n’est significatif.

© Nicolas Bernier (MNHN)



La proportion de régénération sur des humus de forme Mull est élevée dans les deux placettes de moins de 1600 m d’altitude et sur la placette située à 1760 m d’altitude (voisine de 50 %) où cette forme d’humus est fréquente ; elle est très faible sur les humus de la série des Moder/Mor. La situation des humus de forme Amphi est intermédiaire entre les Mull et les Moder/Mor.

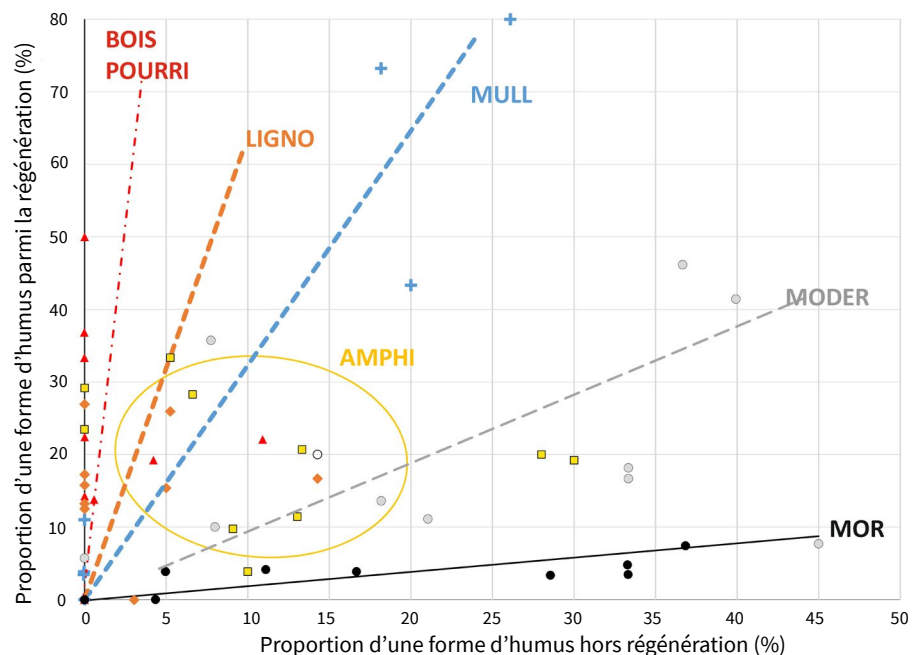
L’ANOVA ne décèle globalement pas de lien entre forme d’humus et croissance des jeunes arbres (tableau 2). Il n’y a pas non plus de relation entre la présence de bois pourri (pris dans son ensemble) et le taux de croissance des jeunes arbres (figure 7). Cependant, lorsque nous faisons une distinction entre le bois pourri intégré à l’humus (formes Ligno) et le bois pourri pris isolément (souches), nous trouvons un résultat paradoxal (figure 7). Intégré à l’humus, le bois pourri favorise la croissance des jeunes arbres comparé à un humus qui en est dépourvu. À l’inverse, la croissance des jeunes arbres est meilleure sur humus sans bois pourri que sur souche. Il est probable que dans ce dernier cas de figure, la période de forte croissance soit simplement retardée le temps que le jeune arbre puisse trouver à s’enraciner dans le sol.

Le diagramme suivant (figure 8) montre un lien entre l’épaisseur des humus et l’altitude. Cependant, sous les jeunes arbres, seules les couches « Ligno » ou « bois pourri » s’accroissent avec l’altitude contrairement aux situations sans régénération pour qui l’épaississement de l’humus est lié au développement de l’horizon OH principalement. De plus, l’absence de lien entre croissance des jeunes arbres et altitude d’une part et entre croissance des jeunes arbres et forme d’humus d’autre part (tableau 2, résultat des ANOVA), peut s’expliquer par le maintien d’un humus actif donc relativement mince sous les jeunes arbres depuis leur installation et ce indépendamment de l’altitude.

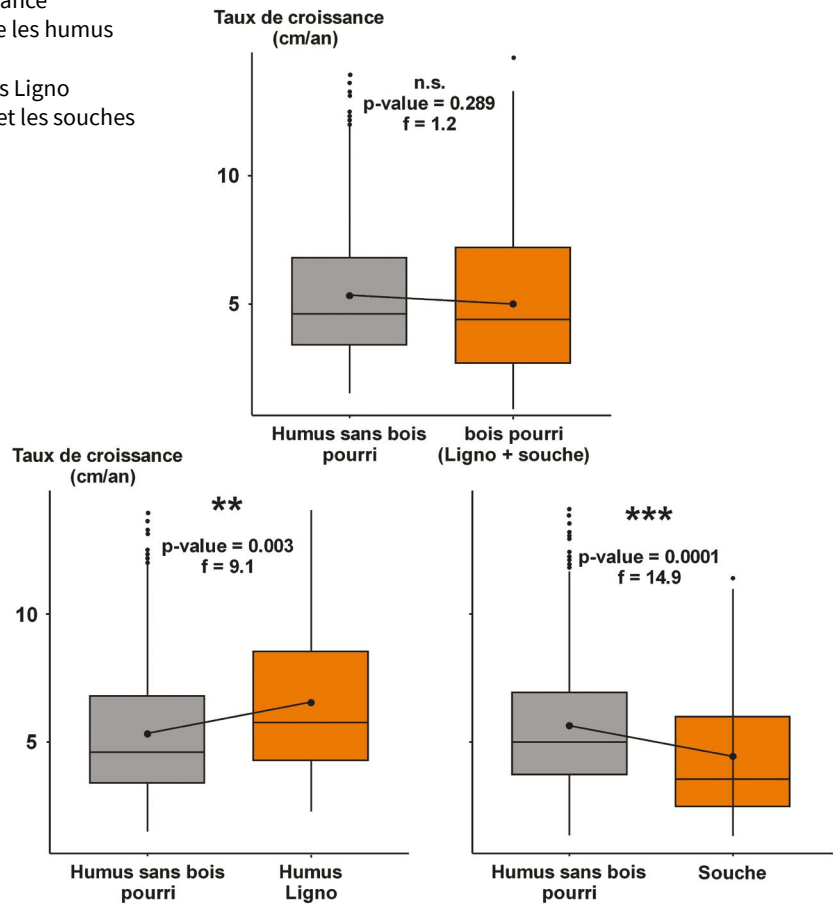
**Figure 6 |** Relation entre les fréquences des humus sous les régénérations et hors régénération (toutes espèces confondues)

Le degré de saturation de la niche de régénération correspond à la pente des droites de régression (voir fig. 4 pour les statistiques correspondantes).

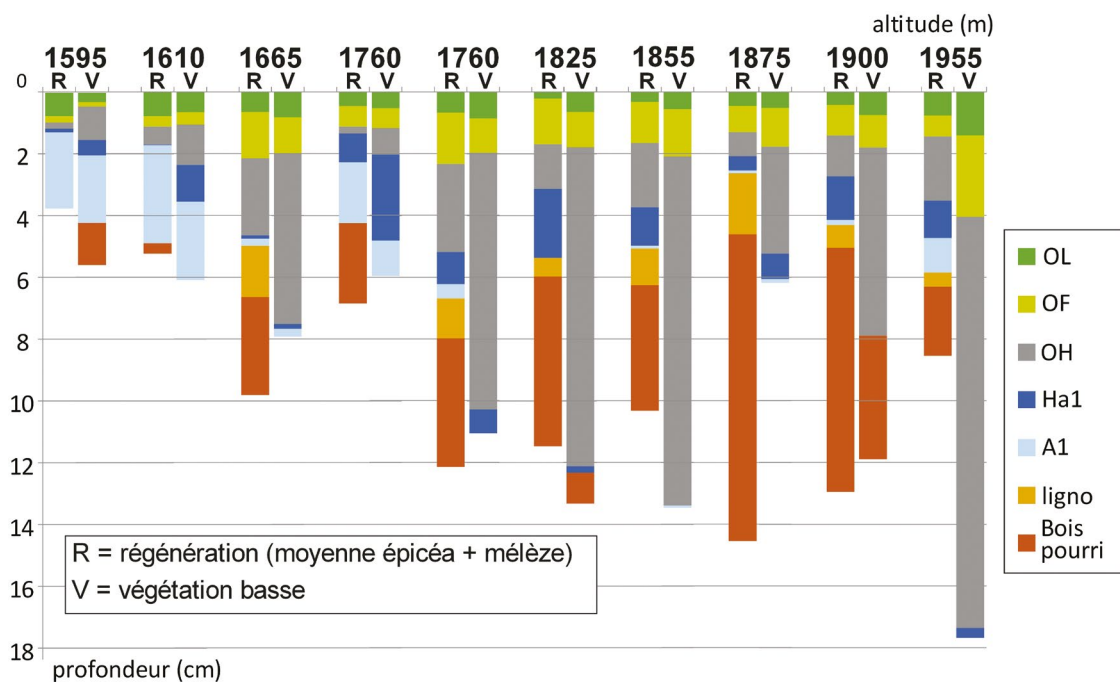
© Nicolas Bernier (MNHN)



**Figure 7** | Comparaison des taux de croissance des épicéas + mélèzes par des tests *t* entre les humus sans et avec bois pourri (Ligno + souche) et les humus sans bois pourri et les humus Ligno ou bien entre les humus sans bois pourri et les souches  
 © Nicolas Bernier (MNHN)



**Figure 8** | Épaisseur moyenne des couches d'humus par placette  
 © Nicolas Bernier (MNHN)



## DISCUSSION

Les facteurs qui composent la niche de régénération d'une espèce au sein de l'écosystème forestier agissent soit sur les conditions d'installation soit sur la croissance de la jeune plante. C'est précisément en parlant des conditions d'installation que Ponge *et al.* (1994) citent la lumière parmi les facteurs limitant la régénération à l'étage montagnard, alors qu'au subalpin la contrainte est surtout liée à la disponibilité d'un humus favorable. Notre étude confirme bien l'importance de la lumière, mais seulement comme « facteur de croissance », non comme facteur limitant, ce qui est cohérent avec la localisation de nos placettes (altitude et ouverture de la canopée). Cependant, même en situation non-limitante d'installation, la durée d'ensoleillement a une influence sur la croissance des jeunes arbres. Elle est également source d'inégalité entre les deux espèces. Les semis d'épicéa sont favorisés par l'ensoleillement de juin alors que les mélèzes bénéficieront de l'ensoleillement de septembre et d'une luminosité diffuse tout au long de l'année. Le contraste entre le mode de croissance continu pour le mélèze contre une croissance post-débourrage uniquement pour l'épicéa est sans doute à l'origine de cette différence de sensibilité à la lumière (Leuschner et Ellenberg, 2017). La croissance tardive du mélèze pourrait également être favorisée par la reprise des nutriments foliaires en fin de saison du fait même de sa caducifoliée (Tyrell et Boener, 1987).

Bernier et Ponge (1994) et Bernier (1997) décrivent une relation positive entre humus de forme Mull et régénération forestière. Selon André *et al.* (1990) et Leuschner et Ellenberg (2017), cette affinité serait moins liée à des questions de fertilité qu'à une disponibilité en substrat minéral proche de la surface (lit de germination). Le décapage expérimental des couches organiques de l'humus tout comme la création de chemins forestiers produisent en effet des résultats similaires (André *et al.*, 1987). Cette dépendance est bien plus marquée pour le mélèze que pour l'épicéa (Bourcet, 1984 ; Schulze *et al.*, 2007), ce que traduit son caractère pionnier. Bernier et Ponge (1994) et Bernier (1997) démontrent l'existence d'un cycle des humus lié à la dynamique en petites clairières de la forêt (*gap dynamics* ou *forest mosaics* : Oldeman, 1990) du fait de la dépendance des processus de régénération à l'humus de forme Mull. La genèse d'humus brut (Dysmoder ou Mor) est associée à l'accumulation d'une litière résineuse se produisant sous l'influence des arbres en forte croissance. Mais, lors du vieillissement, et *a fortiori* de la sénescence des arbres, les humus sous-jacents se transforment, notamment par l'enrichissement superficiel en déjections organo-minérales de lombrics et deviennent des lits de germination favorables à la régénération forestière. Bernier et Ponge (1994) décrivent cette relation à l'échelle d'éco-unités d'environ 0,1 à 0,5 hectares,

sans préjuger de l'existence d'une variabilité à plus petite échelle. Notre étude montre des situations très diverses à l'échelle même de l'arbre et ce dès les premières étapes de la régénération. Le degré de variabilité dépend en grande partie des conditions locales de renouvellement des humus, sans doute elles-mêmes héritées pour partie de la diversité des situations régnant sous les arbres du passé. Il ne faut pas non plus négliger l'impact local de la végétation au sol et du microrelief, qui favorisent ou bloquent localement l'incorporation organo-minérale au sein des humus, offrant ainsi des situations de régénération très contrastées. Ainsi, le développement d'une plante de la famille des Éricacées est sans doute en mesure de compromettre localement le devenir d'un jeune arbre (effet fondateur décrit par Ponge *et al.* [1998]). Notre étude démontre également l'absence de lien entre croissance et altitude pour de jeunes arbres, ce que notent également Li *et al.* (2003) dans une forêt mélangée d'épicéas et de mélèzes du Tyrol autrichien. Le faible lien entre lumière et altitude, sans doute du fait de l'importante variabilité des conditions dans une seule et même placette, rend délicat l'établissement de conditions moyennes. C'est précisément de cette variabilité à petite échelle et des conditions de vie radicalement différentes qui lui sont assorties que vont dépendre les niveaux de diversité de l'écosystème et donc sa santé générale. L'exemple du bois mort est à ce titre emblématique.

Les liens entre régénération et bois mort sont connus depuis longtemps (Harmon et Franklin, 1989). Dans le jeu des interactions entre facteurs et leur évolution avec l'altitude, le bois mort semble être la solution de régénération de dernier recours (photo 1 ; Ponge *et al.*, 1998). Cette opinion est effectivement renforcée dans notre étude par la disproportion entre la disponibilité en souche pourrie (env. 3 % de la surface, soit à peu près l'équivalent de la surface terrière dont elle est issue) et la proportion de régénération réalisée sur ce substrat (plus de 20 % des jeunes arbres). Cette disproportion, confirmée par Zielonka (2006), découle en partie de la faible disponibilité de la ressource en nutriments du bois mort et accessoirement du relatif échec de la régénération naturelle sur sol. Pourtant, même si le rôle fonctionnel du bois mort est bien connu, l'essentiel de l'attention a été curieusement portée sur le rôle du bois mort dans la préservation de certaines espèces associées aux vieilles forêts (protection des insectes xylophages en particulier). Ainsi les actions concrètes pour augmenter la diversité des forêts en utilisant le levier du bois mort se sont traduites par des principes ignorant les processus de dynamique forestière. C'est le cas par exemple de la délimitation d'îlots de sénescence ou le respect d'arbres à cavités afin de créer des zones-refuges pour un cortège biologique spécialisé (Maser et Trappe, 1984). Effectivement, les situations d'abondance de bois mort ont souvent été associées à des situations forestières, certes riches en espèces mais



Photo 1 | Régénération sur souche en forêt communale du Grand Follié (Sainte-Foy-Tarentaise).  
De gauche à droite : stade jeune, intermédiaire et presque adulte  
© Nicolas Bernier (MNHN)

vieillissantes, plutôt qu'à un écosystème forestier en régénération (Vallauri *et al.*, 2005). Ainsi Mayer (1976) se doutait-il peut-être que ce qu'il décrivait comme une forêt en phase de sénescence puisse aussi être le signe d'une bonne santé des forêts ? Toujours est-il que de nombreux forestiers ont traité ces signes de sénescence par des « actions de nettoyage » afin « d'aider la forêt ». Notre étude étaye la vision d'Oldeman (1990) et confirme que nous devons aborder le problème de manière plus systématique. Ainsi, nous devons nous garder de repousser les quelques îlots de sénescence à la marge de l'écosystème forestier (Jakoby *et al.*, 2010). Il est important de reconnaître que sénescence et régénération sont les deux aspects d'un même fonctionnement écosystémique (André, 1997 ; Bauhus *et al.*, 2009). Ce principe va à l'encontre des idées reçues qui associent la sénescence à la maladie, la vieillesse et la mort et la régénération à l'opposé, c'est-à-dire à la santé, la naissance et la vie (Vallauri *et al.*, 2010). Notre étude démontre également que la souche ou le tronc ne sont que la partie visible d'un compartiment bois mort bien plus grand dont l'essentiel est intégré à l'humus. Les humus s'enrichissent en bois mort provenant, soit du délitement et de l'incorporation du bois de surface (McFee et Stone, 1966 ; Tati *et al.*, 2018), soit de la décomposition des grosses racines pour former des Lignoformes. Ces

formes d'humus Ligno représentent dans l'exemple de notre forêt, sous gestion conventionnelle, 5 % des humus seulement mais abritent 15 % des jeunes arbres. Il est probable que dans une forêt sans exportation de bois, le taux d'humus Ligno puisse avoisiner les 100 % étant donné le temps de résidence du bois mort dans le sol (McFee et Stone, 1966).

En conclusion, nous avons coutume de décliner les procédures conservatoires des écosystèmes forestiers en accordant plusieurs fonctions à la forêt (production, protection, récréation, conservation), ce qui permet de justifier des actions publiques partiellement déconnectées de la fonction purement productive (Motta et Haudemand, 2000). Nous oublions cependant l'essentiel : la principale fonction d'une forêt est de se régénérer et ceci est lié à sa propriété capitale, à ses mécanismes de stabilisation et/ou à sa capacité de résilience, autrement dit à sa santé (Chalvet, 2022). Nous devons donc résoudre un nouveau paradoxe qui est que l'exportation de bois n'est pas « bienfaitrice » pour l'écosystème, que la sénescence et l'écroulement de la forêt sont synonymes de vie et de santé et que l'abondance de bois mort est promesse de diversité et de vigueur. À nous d'arbitrer au mieux entre nos besoins en bois et l'impérieuse nécessité de rendre sa part à la nature. ■

## Remerciements

Nous remercions toute l'équipe de l'ONF, unité territoriale Moûtiers-Tarentaise, notamment MM. Benoît Girard et Louis Constantin. Cette étude a bénéficié du fonds de dotation Muséum pour la planète – Fonds Sainte-Foy-Tarentaise.

## RÉFÉRENCES

- Andersson, L. I. et Hytteborn, H. (1991). Bryophytes and Decaying Wood: A Comparison between Managed and Natural Forest. *Holarctic Ecology*, 14(2), 121-130.
- André, J. (1997). La protection des systèmes forestiers de leurs espèces structurantes aux processus hétérotrophes. *Écologie*, 28(1), 85-89.
- André, J., Gensac, P. et Gautier, M. (1990). La régénération dans la pessière à myrtille. Description préliminaire de deux stations dans les Alpes septentrionales internes. *Bulletin d'Écologie*, 21(1), 51-61.
- André, J., Gensac, P., Pellissier, F. et Trosset, L. (1987). Régénération des peuplements d'épicéa en altitude : recherches préliminaires sur le rôle de l'allélopathie et de la mycorhization dans les premiers stades du développement. *Revue d'écologie et de biologie du sol*, 24, 301-310.
- Association Infoclimat. (2023). *Métadonnées [de la station de Sainte-Foy-Tarentaise]*. Infoclimat. <https://www.infoclimat.fr/stations/metadonnees.php?id=000Y2>
- Bauhus, J., Puettmann, K. et Messier, C. (2009). Silviculture for old-growth attributes. *Forest Ecology and Management*, 258(4), 525-537. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2009.01.053>
- Bernier, N. (1997). Fonctionnement biologique des humus et dynamique des pessières alpines. Le cas de la forêt de Macot-La-Plagne (Savoie). *Écologie*, 28(1), 23-44.
- Bernier, N. et Ponge, J.-F. (1994). Humus form dynamics during the sylvogenetic cycle in a mountain spruce forest. *Soil Biology and Biochemistry*, 26(2), 183-220. [https://doi.org/10.1016/0038-0717\(94\)90161-9](https://doi.org/10.1016/0038-0717(94)90161-9)
- Bourcet, J. (1984). Le mélèze dans les alpes internes. *Revue forestière française*, 36(1), 19-32. <https://doi.org/10.4267/2042/21703>
- Chalvet, M. (2021). Conservation/préservation de la nature « sauvage » : une histoire des savoirs, des imaginaires et des idéologies (XIXe siècle et première partie du XXe siècle). *Revue forestière française*, 73(2-3), 227-251. <https://doi.org/10.20870/revforfr.2021.5470>
- Dubourdieu, J. et Doumeret, J. (1977). La régénération naturelle des mélézins. *Bulletin technique*, Office national des forêts, 9, 55-59.
- Garrigue, J., Larrieu, L. et Boisson, B. (2021). « Que voit-on dans une forêt en libre évolution que l'on ne voit pas ailleurs ? », trois regards complémentaires. *Revue forestière française*, 73(2-3), 137-160. <https://doi.org/10.20870/revforfr.2021.5465>
- Harmon, M. E. et Franklin, J. F. (1989). Tree seedlings on logs in Picea-Tsuga forests of Oregon and Washington. *Ecology*, 70(1), 48-59. <https://doi.org/10.2307/1938411>
- Jakoby, O., Rademacher, C. et Grimm, V. (2010). Modelling dead wood islands in European beech forests: how much and how reliably would they provide dead wood? *European Journal of Forest Research*, 129(4), 659-668. <https://doi.org/10.1007/s10342-010-0366-3>
- Leuschner, C. et Ellenberg, H. (2017). *Ecology of Central European Forests. Vegetation Ecology of Central Europe, Vol. 1*. Springer International Publishing. <https://doi.org/10.1007/978-3-319-43042-3>
- Li, M. H., Yang, J. et Kräuchi, N. (2003). Growth responses of *Picea abies* and *Larix decidua* to elevation in subalpine areas of Tyrol, Austria. *Canadian Journal of Forest Research*, 33, 653-662.
- Mayer, H. (1976). *Gebirgswaldbau, Schutzwaldpflege: ein waldbaulicher Beitrag zur Landschaftsökologie und zum Umweltschutz*. Fischer.
- McFee, W. W. et Stone, E. L. (1966). The persistence of decaying wood in the humus layers of northern Forests. *Soil Science Society of America Proceedings*, 30, 513-516.
- Morel, L. et Chollet, S. (2021). Naturalité et biodiversité : des relations à préciser pour penser la valeur de conservation des écosystèmes en libre évolution. *Revue forestière française*, 73(2-3), 293-311. <https://doi.org/10.20870/revforfr.2021.5473>
- Motta, R. et Haudemand, J.-C. (2000). Protective Forests and Silvicultural Stability. *Mountain Research and Development*, 20(2), 180-187. [https://doi.org/10.1659/0276-4741\(2000\)020\[0180:PFASS\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.1659/0276-4741(2000)020[0180:PFASS]2.0.CO;2)
- Oldeman, R. A. A. (1990). *Forests: Elements of Silvology*. Springer-Verlag. <https://doi.org/10.1007/978-3-642-75211-7>
- Ponge, J.-F., André, J., Bernier, N. et Gallet, C. (1994). La régénération naturelle : connaissances actuelles. Le cas de l'épicéa en forêt de Macot (Savoie). *Revue forestière française*, 46(1), 25-45. <https://doi.org/10.4267/2042/26510>
- Ponge, J.-F., André, J., Zackrisson, O., Bernier, N., Nilsson, M.-C. et Gallet, C. (1998). The forest regeneration puzzle. Biological mechanisms in humus layer and forest vegetation dynamics. *BioScience*, 48(7), 523-530. <https://doi.org/10.2307/1313314>
- Schulze, E.-D., Mischì, G., Asche, G. et Börner, A. (2007). Land-use history and succession of *Larix decidua* in the Southern Alps of Italy—An essay based on a cultural history study of Roswitha Asche. *Flora*, 202(8), 705-713. <https://doi.org/10.1016/j.flora.2007.05.003>
- Talbot, R. (2022). *Forêt du Grand Follié (Identifiant national : 820031729)*, Muséum national d'histoire naturelle (Inventaire national du patrimoine naturel). <https://inpn.mnhn.fr/zone/znieff/820031729.pdf>
- Tatti, D., Fatton, V., Sartori, L., Gobat, J.-M. et Le Bayon, R.-C. (2018). What does 'lignoform' really mean? *Applied Soil Ecology*, 123, 632-645. <https://doi.org/10.1016/j.apsoil.2017.06.037>
- Trappe, J. M. et Maser, C. (1984). *The Seen and Unseen World of the Fallen Tree [Rapport]*. U. S. Department of Agriculture (Forest Service, Pacific Northwest Forest and Range Experiment Station). <http://digitalcommons.usu.edu/barkbeetles/165>

- Tyrrell, L. E. et Boerner, R. E. J. (1987). *Larix laricina* and *Picea mariana*: relationships among leaf life-span, foliar nutrient patterns, nutrient conservation, and growth efficiency. *Canadian Journal of Botany*, 65(8), 1570-1577. <https://doi.org/10.1139/b87-216>
- Vallauri, D., André, J., Dodelin, B., Eynard-Machet, R., Rambaud, D. (dir.). (2005). *Bois mort et à cavités : une clé pour des forêts vivantes* [actes du colloque de Chambéry, 25-28 octobre 2004]. Tec & Doc [Éditions Lavoisier].
- Vallauri, D., André, J., Génot, J.-C., De Palma, J.-P., Eynard-Machet, R. (dir.). (2010). *Biodiversité, naturalité, humanité. Pour inspirer la gestion des forêts* [actes du colloque tenu au centre des congrès « Le Manège » à Chambéry, 27-31 octobre 2008]. Tec & Doc [Éditions Lavoisier].
- Zanella, A., Ponge, J.-F., Jabiol, B., Sartori, G., Kolb, E., Le Bayon, R.-C., Gobat, J.-M., Aubert, M., De Waal, R., Van Delft, B., Vacca, A., Serra, G., Chersich, S., Andreetta, A., Kölli, R., Brun, J. J., Cools, N., Englisch, M., Hager, H. (...) et Viola, F. (2018). Humusica 1, article 5: Terrestrial humus systems and forms – Keys of classification of humus systems and forms. *Applied Soil Ecology*, 122(1), 75-86. <https://doi.org/10.1016/j.apsoil.2017.06.012>
- Zanella, A., Ponge, J.-F., Jabiol, B., Van Delft, B., De Waal, R., Katzensteiner, K., Kolb, E., Bernier, N., Mei, G., Blouin, M., Juilleret, J., Pousse, N., Stanchi, S., Cesario, F., Le Bayon, R.-C., Tatti, D., Chersich, S., Carollo, L., Englisch, M. (...) et Hager, H. (2022). A Standardized Morpho-Functional Classification of the Planet's Humipedons. *Soil Systems*, 6(3), 59. <https://doi.org/10.3390/soilsystems6030059>
- Zielonka, T. (2006). When does dead wood turn into a substrate for spruce replacement? *Journal of Vegetation Science*, 17(6), 739-746. <https://doi.org/10.1111/j.1654-1103.2006.tb02497.x>