Effet d'un prélèvement de biomasse ligneuse accru et d'une compensation minérale par apport de cendres sur la biodiversité des sols forestiers.

François Elie

▶ **To cite this version:**

François Elie. Effet d'un prélèvement de biomasse ligneuse accru et d'une compensation minérale par apport de cendres sur la biodiversité des sols forestiers.. Science des sols. Normandie Université, 2019. Français. NNT : 2019NORMR040 . tel-02316424

HAL Id: tel-02316424
https://theses.hal.science/tel-02316424

Submitted on 15 Oct 2019

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.

Normandie Université

THÈSE

Pour obtenir le diplôme de doctorat

Spécialité : Ecologie

Préparée au sein de l'Université de Rouen

Effet d'un prélèvement de biomasse ligneuse accru et d'une compensation minérale par apport de cendres sur la biodiversité des sols forestiers

Présentée et soutenue par
François ELIE

Thèse soutenue publiquement le 5 avril 2019 devant le jury composé de		
M. Thibaud DECAËNS	Professeur, 5175 UMR-CEFE-CNRS, Université de Montpellier 2	Rapporteur
Mme Virginie BALDY	Professeure, IMBE UMR CNRS 7263, IRD 237 Aix Marseille Université	Rapporteure
M. Laurent SAINT-ANDRE	Directeur de recherche, BEF - INRA Nancy	Examinateur
Mme Apolline AUCLERC	Maître de Conférences, ENSAIA Université de Lorraine	Examinatrice
M. Frédéric GOSSELIN	Ingénieur Chercheur HDR, IRSTEA Nogent-Sur-Vernisson	Examinateur
M. Michaël AUBERT	Professeur, ECODIV EA-URA Université de Rouen Normandie / IRSTEA	Directeur de thèse
M. Thierry BERTHE	Maître de Conférences HDR, UMR 6143 du CNRS/M2C Université de Rouen Normandie	Co-Directeur de thèse
Mme Lucie VINCENOT	Maître de Conférences, ECODIV EA-URA Université de Rouen Normandie / IRSTEA	Co-Encadrante de thèse

Thèse dirigée par Michaël AUBERT, laboratoire ECODIV et Thierry BERTHE, laboratoire M2C

UNIVERSITÉ DE ROUEN NORMANDIE

EdNBISE
Ecole doctorale Normande Biologie Intégrative, Santé, Environnement

ECODIV

Normandie Université

THÈSE

Pour obtenir le diplôme de doctorat

Spécialité : Ecologie

Préparée au sein de l'Université de Rouen

Effet d'un prélèvement de biomasse ligneuse accru et d'une compensation minérale par apport de cendres sur la biodiversité des sols forestiers

Présentée et soutenue par
François ELIE

Thèse soutenue publiquement le 5 avril 2019 devant le jury composé de		
M. Thibaud DECAËNS	Professeur, 5175 UMR-CEFE-CNRS, Université de Montpellier 2	Rapporteur
Mme Virginie BALDY	Professeure, IMBE UMR CNRS 7263, IRD 237 Aix Marseille Université	Rapporteure
M. Laurent SAINT-ANDRE	Directeur de recherche, BEF - INRA Nancy	Examinateur
Mme Apolline AUCLERC	Maître de Conférences, ENSAIA Université de Lorraine	Examinatrice
M. Frédéric GOSSELIN	Ingénieur Chercheur HDR, IRSTEA Nogent-Sur-Vernisson	Examinateur
M. Michaël AUBERT	Professeur, ECODIV EA-URA Université de Rouen Normandie / IRSTEA	Directeur de thèse
M. Thierry BERTHE	Maître de Conférences HDR, UMR 6143 du CNRS/M2C Université de Rouen Normandie	Co-Directeur de thèse
Mme Lucie VINCENOT	Maître de Conférences, ECODIV EA-URA Université de Rouen Normandie / IRSTEA	Co-Encadrante de thèse

Thèse dirigée par Michaël AUBERT, laboratoire ECODIV et Thierry BERTHE, laboratoire M2C

UNIVERSITÉ DE ROUEN NORMANDIE

EdNBISE
Ecole doctorale Normande
Biologie Intégrative,
Santé, Environnement

ECODIV

« La première règle de l'écologie, c'est que les éléments sont tous liés les uns aux autres »

Barry Commoner

Avant-propos

Cette thèse a été réalisée au sein du laboratoire d'écologie de l'université de Rouen (Laboratoire ECODIV URA IRSTEA/ EA 1293, Normandie Université - Université de Rouen). Elle a été dirigée par le Professeur Michaël Aubert, codirigée par Thierry Berthe et co-encadrée par Lucie Vincenot.

Mes analyses de *metabarcoding* ont été réalisées au laboratoire M2C de l'université de Rouen (UMR 6143 du CNRS/M2C Université Rouen Normandie UFR Sciences et Techniques) sous la direction de Thierry Berthe, à la plateforme PRIMACEN (Université de Rouen) et au GENOTOUL (Genopole Toulouse).

Cette thèse repose sur une allocation doctorale régionale de la région Haute-Normandie. Le fonctionnement de cette thèse a été financé par **A**gence De l'**E**nvironnement et de la **M**aitrise de l'**É**nergie (ADEME), via le projet **R**écolte des m**E**nu**s** boi**S** en forêt Potentiel **I**mpact, indicateurs et **R**emédiation par les cendr**E**s (Projet RESPIRE – n° de convention : 13-60-C0091 ; coordinateur : Laurent Saint-André).

Ce manuscrit comprend une introduction générale, quatre chapitres de résultats et une discussion/conclusion générale. Les chapitres de résultats ont été rédigés sous forme d'articles scientifiques.

Résumé

Dans le contexte énergétique actuel, les pouvoirs publics s'engagent à réduire la consommation des énergies fossiles et à développer le marché des énergies renouvelables afin de diminuer les émissions de CO_2 et de faire face à la raréfaction des sources d'énergie fossile. La demande en bois-énergie, notamment de plaquettes forestières, est appelée à s'accroître dans les années à venir. Afin d'augmenter la production forestière une exploitation des résidus de coupe de diamètre inférieur à 7 cm, appelés rémanents forestiers, est envisagée. De plus, pour compenser la perte de matière organique exportée avec les rémanents, une compensation minérale sous forme de cendres provenant des chaufferies est envisagée. Cependant, l'impact de telles pratiques de gestion sur les écosystèmes forestiers tempérés ne sont que très peu étudiés. Les objectifs de cette thèse étaient donc d'étudier l'impact d'un export des rémanents forestiers et d'une compensation par les cendres sur la biocénose du sol à différentes échelles et de tenter d'identifier des indicateurs biologiques pouvant mettre en lumière les perturbations de l'écosystème créées par ces gestions.

Dans un premier temps, l'étude de la macrofaune et de la mésofaune du sol à une échelle régionale puis nationale a permis de mettre en avant l'importance de l'essence dominante (hêtre ou chêne) dans la réponse du macrofaune à l'export de rémanents. Cette partie a aussi montré que l'export de la totalité des rémanents et de la litière a un impact négatif sur toute la communauté de la faune du sol et que l'apport de cendres ne compensait pas, voire aggravait, l'effet de l'export de rémanents.

Dans un second temps, une étude en mésocosme d'un double gradient de quantité de rémanents et de cendres a mis en avant l'importance de la fertilité minérale du sol dans la réponse de l'interface sol-végétation. Dans un sol neutre, l'export des rémanents ou l'apport de cendres ne présentait pas d'impact sur l'interface sol-plante au contraire du sol acide. De plus, dans le sol acide, une importante modification structurelle de la communauté microbienne a été mise en avant lors du mélange entre les rémanents et les cendres.

Pour finir cette étude a permis de mettre en lumière les ordres des Lithobiomopha et des Geophilomorpha comme potentielles sources de bioindicateurs des perturbations des réseaux trophiques dans le cadre d'une gestion des rémanents ou d'un apport de cendres

Mots clefs : Export des rémanents, compensation par les cendres, bioindications, metabarcoding, faune du sol.

Abstract

In the current contextof energetic transition, public policies commit to reduce fossil fuel consumption and develop renewable energies in order to reduce CO_2 emission. Woody biomass can be one of the solutions in order to increase the share of renewable energu ressources in energetic mix. In order to increase woody biomass production, an export of logging residues (under 7 cm of diameter) is investigated. Furthermore, in order to offset th export of organic matter with logging residue, mineral compensation by wood ash application is investigated. Nevertheless, the effect of such management practices on temperate forest ecosystem were understudied. The aims of this thesis were to study the impact of logging residues management intensity and wood ash offset on soil biota and to investigate potential bioindicators of disturbance led by these practices.

First, the study on macrofauna and mesofauna at various scales (regional then northen French) highlited the importance of tree species (oak or beech) the response of soil biota to logging residue export. Furthermore, this first part showed a strong negative impact on the whole soil community when logging residues and litter were exported and wood ash application did not compensate the impacts of logging residues export on macro and mesofauna.

Second, a mesocosm study with a cross-gradient of logging residue and wood ash input highlighted the importance of mineral fertility in the response of soil-plant interface. In neutral soil, logging residue export or wood ash application did not impact soil-plant interface, conversely to acidic soil. Furthermore, in acidic soil, a strong structural disturbance of microfloral assemblage was showed when logging residue and wood ash were added together.

Third, this thesis highlighted Litobiomorpha and Geophilomorpha orders as potential sources of bioindicators of disturbance of trophic networks in logging residue export and wood ash offset context of forest management practices

Keywords: Logging residue export, wood ash offset, bioindication, metabarcoding, soil fauna

Remerciements

Bon bah ça y est… j'en suis enfin à écrire mes remerciements. J'avoue que j'ai longtemps attendu ce moment et que ma foi, c'est agréable d'enfin y arriver.

Je tiens tout d'abord à remercier les trois personnes qui m'ont permis de mener à bien ce travail. Dans un premier temps, je tiens à remercier Thierry pour son soutien dans les moments de pertes quasi-absolues lors de mes premières expériences de biologie moléculaire. Merci de ta patience, d'avoir apporté des réponses à toutes mes nombreuses questions de néophyte du domaine et de m'avoir apporté ta grande expérience dans les différentes étapes nécessaires pour réaliser ce *metabarcoding*.

Ensuite merci à Lucie, pour ton soutien, nottament ton aide dans ces très très nombreuses relectures, je tiens aussi à te remercier pour ta bonne humeur et ta présence dans les moments pas toujours évidents de la rédaction, mais aussi pour avoir apporté ce flyer avec écrit « La porte ouverte » dessus et m'avoir dit « il est sympa ce bar ».

Je tiens aussi à remercier Michaël d'avoir été présent lors de ces nombreuses sessions de terrain, pour ces nombreuses discussions sur de nombreux sujets (scientifiques ou non), mais aussi pour m'avoir appris à lier l'utile à l'agréable en faisant des petits détours par des fromageries ou des caves à vin afin de parfaire ma connaissance de ces deux pans de la gastronomie française.

Encore une fois, je tiens à remercier mes trois encadrants pour tous leurs appuis dans le domaine scientifique et dans la rédaction de ce manuscrit de thèse.

Je tiens aussi à remercier Thibaud Decaëns et Virginie Baldy pour avoir accepté d'être rapporteurs de cette thèse. De plus, merci à Apolline Auclerc, Laurent Saint-André et Frédéric Gosselin d'avoir accepté de constituer mon jury.

Je tiens à remercier l'intégralité du laboratoire ECODIV pour son accueil chaleureux et son aide dans mes nombreuses analyses. Merci à tous les stagiaires qui m'ont aidés pour cette thèse : Matthieu, Raphaël, Charlie, Sonia, Guillaume et Thomas. Sans eux, ce travail n'aurait jamais abouti. Je tiens à remercier l'ensemble des doctorants (et non permanents) du laboratoire (Mickaël, Audrey, Benoit, mon copain noir : Sékou, Marceau, Marta, Matthieu, Romain, Corentin et Edouard) pour leur bonne humeur et ces nombreuses discussions du midi toujours

aussi surprenantes les unes que les autres. Merci à tous les titulaires (Aurélie, Estelle F, Matthieu, Estelle L, Ana, Marthe, Moïse, Fabrice, Pierre, Sylvaine, Papa mignot et Philippe).

Je tiens à remercier Estelle L. et Pierre pour leur aide et leur présence pour mes premiers enseignements. Un merci particulier à Benoit qui m'a accepté dans son bureau en début de thèse et qui m'a aidé dans de nombreuses analyses statistiques. Philippe, sans toi toute cette thèse aurait été bien fade, ta bonne humeur constante et ton aide précieuse en laboratoire m'ont réellement sauvées la mise plus d'une fois.

Edouard…. Que dire…. La liste serait très longue…. Merci pour ton aide dans chacune de mes manips et à ton soutien sans faille dans les nombreuses situations plus ou moins fortuites auxquelles nous avons dû faire face. Merci aussi à tous ces hommes et ces femmes qui ont tout risqué, voir plus afin de pouvoir étancher cette soif inébranlable qui nous a habitée tous les lundis puis les mardis et au final tous les jours. Merci Thomas (pour toutes ces sessions geek), Amaury (pour ce boule de black), Margot, Damien, Coralie, Marc, Martin, Romain pour toutes ces soirées épiques.

Je tiens aussi à remercier ma famille, sans eux, je ne serais jamais arrivé là.

Et enfin merci à Valérie de m'avoir supporté durant tout ce temps et en espérant que tu me supportes encore longtemps.

Encore une fois merci à tous.

Listes des tableaux

Tableau 1 : Richesse spécifique en coléoptères saproxyliques dans un andain de rémanents en fonctions de la taille et de l'essence dans les système boréaux, extrait de Jonsell et al., (2007). 20

Tableau 2 : Résumé des principales caractéristiques des sites forestiers utilisés dans le design expérimental de la thèse. Les type de sols ont été définis en utilisant la base de référence mondiale des sols 2014 (FAO & IUSS, 2015), les formes d'humus selon Jabiol et al. (2009) et les contextes climatiques selon Joly et al. (2010). 32

Table 3 :Description of the four study site parameters with soil type, tree species mean litter and logging residue biomass (mean ± standard deviation) export in RL stands (litter and logging residue export), n=3. 44

Table 4: Description of model tested to fit abundance, diversity and community composition with treatment (organic matter export), tree species (Quercus sp or Fagus sylvatica) and time (12, 30 and 36 months after the setting up of the experiment). The best model was selected with AIC criterion. . 47

*Table 5 : Summary of statistical results for the effects of treatment (organic matter export), tree species (*Quercus *spp. or* Fagus sylvatica*) and time (12, 30 and 36 months after setting up of experiment) on total macrofaunal richness and abundance, predator and detritivore abundance and each order abundance. Only the best model was shown, n=6.* 48

*Table 6 : Summary of the effects of treatment (organic matter export), tree species (*Quercus *spp. or* Fagus sylvatica*) and time after the disturbance (12, 30 and 36 months) on each macrofaunal taxon abundance. Differences between abundances were tested by SIMPER analysis with 9999 permutations. Then IndVal method was used to highlighted bioindicator taxa. Only significant results of SIMPER analysis were shown, n=6.* 49

Table 7 : Summary of the main characteristics of forest stands of the experimental design. Soil types were defined according to the World reference base for soil resources 2014 (FAO and IUSS, 2015) and humus forms to Jabiol et al. (2009). Climatic region were defined according to Joly et al. (2010)...... 67

*Table 8: Percentage of deviation from Control (and standard deviation) of forest topsoil 0 - 25 cm macrofauna according to experimental treatments (logging residue export, litter export and wood ash application) and tree species (*Fagus sylvatica*: n = 18 plots and* Quercus *spp. n = 12 plots). Total species richness, total abundance of macrofauna as well as abundance within trophic groups and within each order of macrofauna are displayed*. 71

*Table 9: Summary of the effect on topsoil 0-25 cm macrofaunal family abundances of treatments (logging residue and litter export and wood ash compensation) and tree species (*Fagus sylvatica *and* Quercus *spp.). Differences between abundances were tested by SIMPER index with 9999 permutations. Only significant results (at p-value <0.1) of SIMPER index were shown, n=18 for beech and n=12 for oak.* 72

*Table 10: Deviation to the control (%) of forest litter macrofauna according to experimental treatments (logging residue export, litter export and wood ash application) and tree species (*Fagus sylvatica*: n = 18 plots and* Quercus *spp. n = 12 plots). Total species richness, total abundance of macrofauna as well as abundance within trophic groups and within each order of macrofauna are displayed.*..... 73

*Table 11: Summary of the effect on litter macrofaunal family abundances of treatments (logging residue and litter export and wood ash compensation) and tree species (*Fagus sylvatica *and* Quercus *spp.). Differences between abundances were tested by SIMPER index with 9999 permutations. Only significant results (at p-value <0.1) of SIMPER index were shown, n=18 for beech and n=12 for oak.* 74

*Table 12: Summary of the potential bioindicators of organic matter disturbances or wood ash compensation highlighted by IndVal index at two scale: all blocks (nine forest of northern France) and each climatic region according to Joly et al. (2010)**.** Only significant results of IndVal index (p-value < 0.1.) were shown, n=30 for all block, n= 9 for mountain, n=15 for Oceanic modified by lowland and n=6 Semi-continental with mountain margin.*..... 79

Tableau 13 : Résumé des principales caractéristiques des sites forestiers utilisés dans le dispositif expérimental. Les type de sols ont été définis en utilisant la base de référence mondiale des sols 2014 (FAO et IUSS, 2015), les formes d'humus selon Jabiol et al. (2009) et les contextes climatiques selon Joly et al. (2010) 95

Tableau 14 : Pourcentage d'explication des variables site, climat, date de mises en places, essence et modalité sur l'assemblage en mésofaune, collemboles, acariens et enchytréides en fonction des horizons de prélèvements (holorganiques ou organo-minéraux). Les pourcentages de variations ont été estimés par WCA (n= 30). 101

Tableau 15 : Richesses spécifiques moyennes (± écart-type) des différents groupes constitutifs de la mésofaune en réponse à l'export de matière organique avec ou sans apport d'éléments minéraux sous forme de cendres, en fonction de la position au sein de l'épisolum humifère (horizon holorganique ou 5 premiers cm organo-minéraux) et de l'essence dominante (chêne vs hêtre). En gras, les groupes présentant une réponse significative aux modalités expérimentales (test de Kruskal-Wallis, α = 0,05 ; n=12 sous chêne et n=18 sous hêtre). 'REX' : retrait des rémanents forestiers (résidus ligneux de diamètre inférieur à 7 cm), 'RC' : retrait des rémanents forestiers avec compensation minérale par cendres et 's-WTH' : retrait de l'intégralité des rémanents forestiers et de la litière. ... 105

Tableau 16: Synthèse des résultats de l'analyse de l'indice de sensibilité « Point biserial correlation *(Rpb)» (De Cáceres et al., 2010) estimant la fidélité des espèces de la mésofaune en réponse à l'export de matière organique avec ou sans apport d'éléments minéraux sous forme de cendres (Rpb :* point-biserial correlation coefficient*) en fonction (i) de la profondeur et (ii) de l'essence dominante. Seuls les groupes présentant une réponse significative aux modalités sont présentés (test de Kruskal-Wallis, α = 0,05 ; n=12 sous chêne et n=18 sous hêtre). 'REX' : retrait des rémanents forestiers (résidus ligneux de diamètre inférieur à 7 cm), 'RC' : retrait des rémanents forestiers avec compensation minérale par cendres et 'S-WTH' : retrait de l'intégralité des rémanents forestiers et de la litière. Seuls les taxons présentant une fidélité significative au seuil de* p *< 0,1 sont présentés.* 106

Table 17: Mineral content in P, K, Ca and Mg and total mass in exported logging residue and in wood ash addition of Gaillefontaine forests (upper Normandy). Gaillefontaine forest was used as management references for quantity of logging residues and wood ash in all the study. 121

Table 18: Responses of soil chemical properties to a cross gradient of logging residues export and wood ash addition. Effect of logging residue export, wood ash application or interactions between logging residue and wood ash on soil cation exchange capacity, exchangeable cations content, soil saturation rate and exchangeable acidity. All results showed were a mean (and standard deviation) of 5 mesocosm after 20 weeks in two soil types (acid: pH = 5.5 and neutral: pH = 6.5). n=5. 129

Table 19: Effect of logging residue export, wood ash addition or interactions between logging residue and wood ash earthworm's biomass, mycorrhization rate, microbial and fungal biomass. All results showed were a mean (and standard deviation) of 5 mesocosm after 20 weeks in two soil types (acid: pH = 5.5 and neutral: pH = 6.5). n=5. 131

Tableau 20 : Résumé des conditions optimales d'utilisation des trois indices utilisé lors de cette thèse. 154

Tableau 21 : Synthèses des taxons bioindicateurs identifiés dans les différents chapitres de cette thèse grâce aux indices SIMPER, Rpb et IndVal en fonction des essences ou des régions climatiques sensu *Joly et al., (2010). Pour chaque taxon identifié, la statistique de l'indice, le sens de variations par rapport au témoin expérimental et la* p-*value sont précisés, seuls les résultats significatifs (*p-value < *0,1) sont présentés. REX' : retrait des rémanents forestiers (résidus ligneux de diamètre inférieur à 7 cm), 'Ash' : retrait et des rémanents forestiers avec compensation minérale par cendres et 's-WTH' : retrait de l'intégralité des rémanents forestiers et de la litière.* 155

Table 22: Tableau comparatif des approches morphologiques et moléculaires pour description taxonomique de la faune du sol. 158

Tableau 23 : Nombre de familles détectées dans chaque ordre de la macrofaune via les approches morphologiques et metabarcoding. Les familles sont séparées en trois groupes par ordres : i) Les familles détectées par les deux approches, celles spécifiques à l'approche morphologique et celles spécifique à l'approche metabarcoding (n = 120). 161

Listes des figures

Figure 1 : Consommation finale brute en Ktep (kilotonne d'équivalent pétrole) d'énergie française par filière en 2016 et objectifs à 2020 (Arion et al., 2018). 4

Figure 2 : Principaux objectifs du projet RESPIRE. 8

Figure 3 : Représentation des principaux groupes taxonomiques d'organismes classés suivant leurs taille (extrait de Decaëns-2010 d'après Swift et al. - 1979). 9

Figure 4 : Représentation des réseaux trophiques basés sur les communautés bactériennes et fongiques. La voie bactérienne représente le « cycle de dégradation de la matière organique rapide » tandis la voie fongique représente le « cycle de dégradation de la matière organique lent », en raison des différences dans les taux de renouvellement des populations de bactéries, de champignons et de leurs consommateurs respectifs. Des changements dans le rapport C/N de la matière organique ou encore de l'efficacité des processus de minéralisation de l'N peuvent découler de ces changements dans la dominance d'une voie par rapport à l'autre (Moore et al., 2005). 13

Figure 5 : Représentation schématique des différents types d'effets des organismes du sol sur les plantes. ***Liens indirects*** *: les activités de consommation et de minéralisation de la litière par les organismes des réseaux trophiques (flèches blanches continues minces) stimulent la remise à disposition des nutriments (flèche rouge épaisse) et leur acquisition par les plantes (a), affectant ainsi la fitness des communautés végétales et indirectement les herbivores aériens (flèche rouge en pointillé, b_1).* ***Liens directs*** *: les organismes du sol peuvent exercer un effet direct sur les plantes en se nourrissant de leurs racines, ou en formant des relations d'antagonisme ou de mutualisme avec leur plante-hôte. Ces interactions directes peuvent influencer non seulement la fitness de la plante-hôte, mais aussi celle des herbivores (b_2), et éventuellement celle de leurs prédateurs. En outre, les réseaux trophiques peuvent contrôler le développement des successions des communautés végétales à la fois directement (c_2) et indirectement (c_1), et ces changements de communautés végétales peuvent influencer à leur tour les organismes du sol (Extrait de Wardle et al., 2004).* 14

Figure 6 : Définition des différents types de bioindicateurs en fonction de leur spécificité (paramètre relié à l'abondance) et de leur fidélité (paramètre relié à l'occurrence) à une fonction écologique d'intérêt (extrait de McGeoch et al., 2002). 16

Figure 7 : Impact du prélèvement de la totalité de la matière organique au-dessus du sol sur l'abondance en Lumbricidae en fonction du temps (carré noir : tout retiré, triangle blanc : aucune manipulation, carré blanc : matière organique x2, barre verticale : début de l'expérience, S : Printemps, A : Automne ; extrait de David et al., 1991). 19

Figure 8 : Impact d'un export de la matière organique sur la population totale de nématodes entre la mise en place du traitement expérimental (1977) et la fin du suivi (1980 ; Arpin et al., 1985) ; pointillés : litière exportée ; trait continu *: site témoin ; A : population totale ; B : population de surface (0 - 3,5 cm) ; C : population de profondeur(3,5 - 8,5 cm).* 26

Figure 9 : Répartition des différents sites d'étude de la thèse suivant les contextes climatiques (Joly et al., 2010) 31

Figure 10 : Modalités mises en place en 3 réplicats sur chacun des sites. A : traitement 'C' : gestion conventionnelle ; B : traitement 's-WTH': retrait de l'intégralité des rémanents et de la litière ; C : traitement 'REX' : retrait des rémanents forestiers (résidus ligneux de diamètre inférieur à 7 cm) ; et D : traitement 'Ash' : retrait des rémanents forestiers avec compensation minérale par cendres...... 33

*Figure 11 : Effect of tree species (*Quercus *spp. or* Fagus sylvatica*) and time after the disturbance (12 months = 2015; 30 months = 2016; 36 months = 2017) on Δ abundance for (a) macropredators, (b) macrodetritivores, (c) Cyclorrapha larvae, (d) Craspedosomatidae, (e) Elateridae larvae, (f) L. borealis, n=6. Calculation of Δabundance was Δabundance = Mean abundance over 3 control plots – Mean abundance over 3 RL plots. Letters indicate significant differences between years (Kruskal-Wallis test, α=0.05); uppercase for beech stands and lowercase for oak stands. Crosses: Oak stands; triangles: Beech stands.*..... 50

Figure 12 : Schéma descriptif du workflow utilisé lors des analyses bioinformatiques réalisées à l'aide du package « Mothur » sur la plateforme Galaxy (Afgan et al., 2016)...... 97

Figure 13 : Analyse en composante principale de la composition des assemblages taxonomiques de la mésofaune en fonctions des modalités expérimentales. A) ordination des différents taxons dans le plan factoriel (1-2) – analyse uniquement sur les taxons présents dans les horizons holorganiques, B) ordination des points d'échantillonnage pour les horizons holorganiques uniquement en fonction des différentes modalités dans le plan factoriel (1-2), C) Ordination des différentes taxons dans le plan factoriel (1-2) – analyse uniquement sur les taxons présents dans les horizons organo-minéraux (0-5 premiers cm de sol), D) Ordination des points d'échantillonnage pour les horizons organo-minéraux (0-5 premiers cm de sol) en fonction des différentes modalités. 'C' : Témoin (gestion conventionnelle) 'REX' : retrait des rémanents forestiers (résidus ligneux de diamètre inférieur à 7 cm), 'RC' : retrait et des rémanents forestiers avec compensation minérale par cendres et 's-WTH' : retrait de l'intégralité des rémanents forestiers et de la litière. 102

Figure 14: Effect of logging residue export, wood ash addition or interactions between logging residue and wood ash on (a) total Collembola abundance, (b) epedaphics Collembola abundance, (c) hemiedaphics Collembola abundance and (d) euedaphics Collembola abundance. All results were showed after 20 weeks in mesocosm in two soil types (acid: pH = 5.5 and neutral: pH = 6.5). Letters indicate significant variation with a two-way ANOVA (threshold α=0.05). 126

Figure 15 : Répartition des ordres détectés via l'approche morphologique et l'approche metabarcoding sur l'ensemble des dix sites du projet (n=120). Sur l'ensemble des sites, 17 ordres ont été détectés par les deux approches, six sont spécifiques à l'approche morphologique et cinq à l'approche de metabarcoding environnemental. 159

Figure 16 : Photo d'une larve d'hyménoptère. 162

Sommaire

Résumé ..... **i**
Abstract ..... **ii**
Remerciements ..... **iii**
Listes des tableaux ..... **v**
Listes des figures ..... **viii**
Sommaire ..... **x**
Introduction générale **1**
1. Contexte de la thèse 3
2. Le projet RESPIRE 7
3. La biocénose du sol 8
4. Etat de l'art sur l'effet de l'exportation de rémanents et de la compensation par les cendres sur la faune du sol 17
5. Sites d'études 29
6. Objectifs et hypothèses de la thèse 34

Partie 1 : Réponse de la macrofaune à un retrait de la totalité de la matière organique de surface **39**
Chapitre 1 ..... **41**
Soil fauna as bioindicators of organic matter export in temperate forests **41**
1. Introduction 41
2. Material and methods 43
3. Results 47
4. Discussion 52
5. Conclusions 57

Partie 2 : Réponse des assemblages de macrofaune et mésofaune à un retrait partiel ou total de la matière organique de surface et à un ajout de cendres **61**
Chapitre 2 ..... **63**
Impact of logging residues management and wood ash fertilization on temperate forest soil macrofaunal assemblages. **63**
1. Introduction 63
2. Materials and methods 66
3. Results 69
4. Discussion 80
5. Conclusions 87

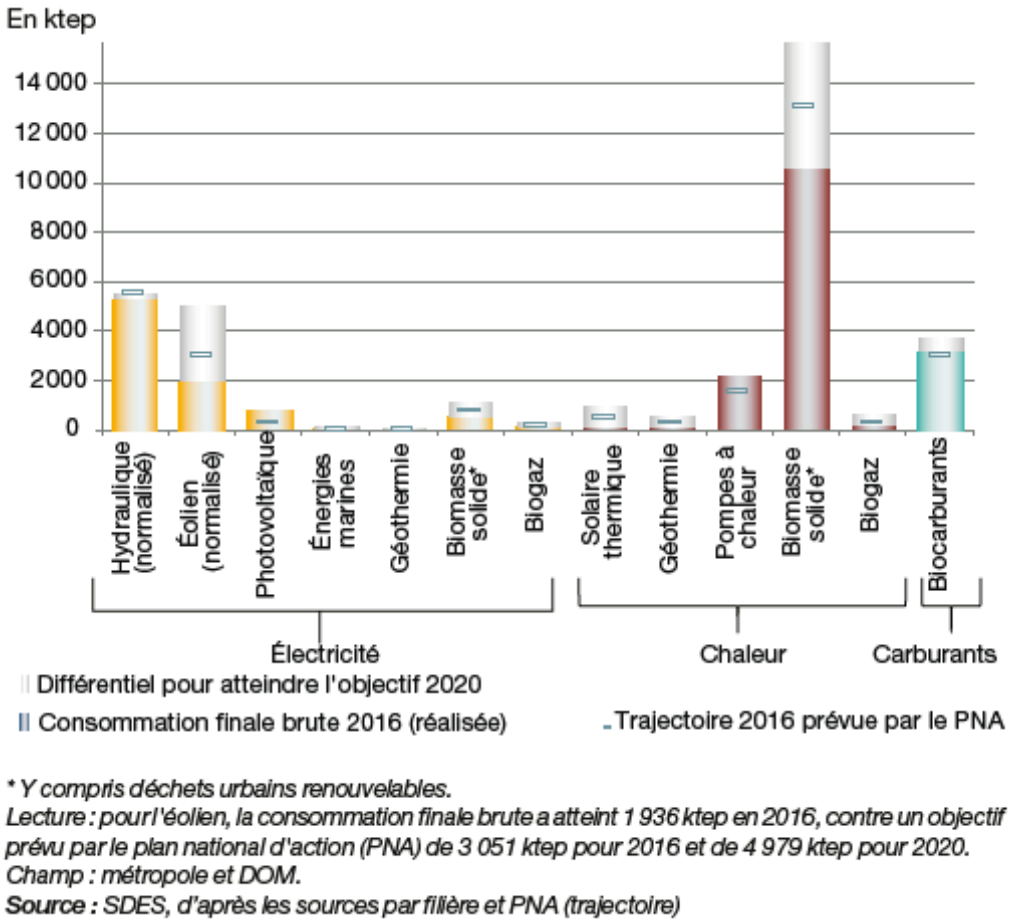
Chapitre 3 ..... **89**
Caractérisation par metabarcoding environnemental de la réponse de la mésofaune des sols forestiers à un export de rémanents et à une compensation minérale par les cendres. **89**
1. Introduction 89
2. Matériels et méthodes 93
3. Résultats 99
4. Discussion 107
5. Conclusion 111

Partie 3 : Réponses en mésocosme des biocénoses de l'interface sol-végétation à un double gradient de matière organique et d'apport de cendres 115
Chapitre 4 117
Experimental evidences that wood ash amendment does not offset organic matter removal for forest aboveground and belowground systems 117
1. Introduction 117
2. Material and methods 120
3. Results 127
4. Discussion 132
5. Conclusions 136
Discussion générale et perspectives 139
1. Réponses aux hypothèses 142
1. Bioindications 151
2. Comparaison des deux méthodes d'étude utilisées pour caractériser la composition de la faune du sol 157
3. Conclusions – Perspectives 164
Références 167
Annexes I

Introduction générale

1. Contexte de la thèse

En 2017, la part des énergies fossiles dans le bilan énergétique mondial était, d'après l'**A**gence **I**nternationale de l'**E**nergie (AIE) de 81 %. L'utilisation d'énergies fossiles, de par ses forts taux d'émissions de CO_2, est l'un des principaux facteurs à la base des changements climatiques (Murphy & Hall, 2011). L'utilisation d'énergies renouvelables avec de faible taux d'émissions de gaz à effet de serre devient une urgence afin de limiter les changements climatiques à venir. C'est dans ce cadre que 175 pays ont conclu l'Accord de Paris sur le climat durant la Conférence de Paris de 2015 sur les changements climatiques (COP21). L'accord de Paris portait plus spécifiquement sur la diminution des émissions de Carbone (C) fossile. De plus, dans le droit Européen, la directive européenne sur le climat et l'énergie (2012/27/UE) relative à l'efficacité énergétique incite depuis 2012 les états membres à diminuer leurs émissions de C. Cette directive stipule trois objectifs d'ici 2020 en comparaison aux chiffres de 2006 : i) une augmentation de 20 % de la part des énergies renouvelables dans le mix énergétique à l'échelle de l'Europe, ii) une diminution de 20 % des émissions de CO_2, iii) une augmentation de 20 % de l'efficience énergétique des chaines de production et de consommation d'énergies. Pour la France à l'horizon 2020, cet objectif s'est traduit par une volonté d'atteindre 23 % d'énergies renouvelables dans la consommation finale d'énergie. Concrètement, la part des énergies renouvelables dans la consommation finale française est passée de 9,5 % en 2006 à 16% en 2016 (Arion *et al.*, 2018). Les énergies renouvelables peuvent être décomposées en 3 grands groupes : i) l'électricité (34,40 %), ii) la chaleur (54,93 %) et iii) les carburants (10,65 %). Pour les carburants, la production renouvelable correspond au biocarburant, pour l'électricité la majeure partie de la production renouvelable repose sur l'hydraulique et l'éolien et pour la production de chaleur, la majeure partie repose sur la biomasse solide (Arion *et al.*, 2018 ; Figure 1).



** Y compris déchets urbains renouvelables.*
Lecture : pour l'éolien, la consommation finale brute a atteint 1 936 ktep en 2016, contre un objectif prévu par le plan national d'action (PNA) de 3 051 ktep pour 2016 et de 4 979 ktep pour 2020.
Champ : métropole et DOM.
***Source :** SDES, d'après les sources par filière et PNA (trajectoire)*

Figure 1 : Consommation finale brute en Ktep (kilotonne d'équivalent pétrole) d'énergie française par filière en 2016 et objectifs à 2020 (Arion et al., 2018).

En France, la majeure partie des augmentations possibles de la production d'énergies renouvelables repose sur la biomasse solide (45 %). La contribution de la biomasse solide à la production de chaleur correspond à la filière bois-énergie. Afin d'atteindre les 23 % d'énergies renouvelables dans le mix énergétique français, une augmentation de la production de biomasse de 20 $Mm^3.an^{-1}$ est envisagée d'ici 2020 (décret gouvernemental N°2017-155, publié le 8 février 2017). Les forêts françaises métropolitaines, couvrant 16,9 millions d'hectares, sont un élément clef dans la gestion énergétique future mais aussi dans la gestion future du Carbone (C). La gestion du C *via* les forêts françaises a été réfléchie suivant trois procédés : i) la séquestration (stocker du C dans les sols et la biomasse forestière sur pied), ii) le stockage de C dans des produits manufacturés en bois et iii) la substitution, qui vise à remplacer les services déstockant du C fossile par des services déstockant du C vert (*e.g.* filière bois-énergie).

Dans le cadre de la substitution et afin d'atteindre l'objectif de 23 % d'énergies renouvelables d'ici 2020, une augmentation de la production de biomasses ligneuses est nécessaire. Plusieurs solutions pour augmenter la production de biomasses forestières ont été envisagées. La première correspond à une augmentation des surfaces de production. Cependant, les fonctions de la forêt sont multiples. Parmi elles on peut citer la protection contre les risques naturels (fonction protectrice), la production de bois (fonction économique), habitat des nombreuses espèces de faune et de flore (fonction environnementale / fonction de support à la biodiversité), le lieu de détente de la population (fonction récréative et culturelle) et divers autres services en faveur de la collectivité (fonction sociale, support pour la faune de chasse). Au vu de cette multifonctionnalité et de la difficulté d'exploitation de certaines parcelles (*e.g.* forte pente ; IGN, 2013), une augmentation des surfaces exploitées est peu envisageable au risque de privilégier de manière globale la fonction économique au détriment des autres fonctions (Van Der Plas *et al.*, 2016). Une seconde solution envisagée consiste en l'optimisation de l'exploitation de chaque surface déjà en production. Pour ce faire, une exploitation des rémanents forestiers comme biocombustibles est étudiée (Nittérus *et al.*, 2004). Les rémanents forestiers correspondent aux résidus de coupe de diamètre inférieur à 7 cm et qui sont actuellement laissés sur le sol forestier pour préserver la fertilité et la biodiversité du sol (Egnell, 2011). Lors de l'exploitation d'une parcelle, le volume total de bois mort est en moyenne de 24 $m^3.ha^{-1}$. Parmi ce bois mort, seuls 16 $m^3.ha^{-1}$ sont exportés, la partie non exportée de diamètre inférieur à 7 cm correspond en moyenne à 8m^3.ha- ^{1}(Lassauce *et al.*, 2012). D'un point de vue pratique, le prélèvement des rémanents forestiers peut se faire de différentes manières, soit par une intervention périodique au cours du cycle forestier en plus d'une exploitation classique (*e.g.* exploitation uniquement des grumes puis des résidus de coupe de diamètre supérieur à 7 cm) afin de ramasser les rémanents tombés au sol, soit lors de l'exploitation en prélevant l'arbre entier. Ajouter une intervention au cours du cycle forestier entraîne la mise en œuvre de nombreux véhicules et de main-d'œuvre entraînant un coût économique et écologique (*e.g.* tassement du sol) plus important que lors d'une gestion sans intervention supplémentaire. L'exploitation de l'arbre entier, appelée **W**hole **T**ree **H**arvesting (WTH), est assez facilement réalisable même dans des endroits difficiles d'accès avec les outils actuellement disponibles (câble-mats). Ce type de gestion en fin de cycle semble donc la solution la plus facilement réalisable d'un point vue technique et économique dans les systèmes forestiers (Emilsson, 2011).

Cependant, l'exportation des rémanents forestiers correspond aussi à une perte à la fois d'éléments minéraux et de matière organique contenues dans ces derniers, et ce dans des écosystèmes pour lesquels les sorties d'éléments minéraux sont rarement compensées par de la fertilisation et pour lesquels la productivité primaire repose essentiellement sur le recyclage de la matière organique restituée au sol (Achat *et al.*, 2018, 2015; Ranger & Turpault, 1999). En effet, les rémanents sont composés majoritairement de carbone, d'azote, de phosphore, de potassium, de calcium et de magnésium (Landmann & Nivet, 2014). Afin de compenser une partie de ces pertes (la partie minérale), une compensation par apport de cendres est actuellement envisagée. Lors de la production d'énergie par combustion de biomasse, un coproduit (*i.e.* les cendres), est créé. Or, le statut réglementaire des cendres varie suivant les pays. Le Danemark, la Finlande, l'Autriche, la Norvège et la Suède autorisent une compensation par des cendres dans les milieux forestiers où une augmentation de prélèvement de biomasse ligneuse est réalisée (Stupak *et al.*, 2011). Les intérêts de tels apports dans ces zones boréales sont i) comme amendement en restauration des sols acidifiés – en mélange possible avec de la dolomie, et ii) comme compensation dans les plantations avec exportation totale de la biomasse à la coupe finale (Landmann & Nivet, 2014). En Allemagne, l'intérêt des cendres est de compléter les amendements calco-magnésiens forestiers classiques, ayant pour but de lutter contre l'acidification, avec un apport de phosphore et de potassium *via* les cendres. Cependant, en France, les cendres sont légalement considérées comme un déchet de combustion. L'épandage de cendres en forêt est donc strictement interdit par la loi (article L255-2 du code rural). Cette interdiction est due au risque trop important de contamination des écosystèmes avec des métaux lourds se concentrant dans les cendres durant le processus de production (Landmann & Nivet, 2014).

En France, la gestion forestière conventionnelle correspond à l'exploitation des grumes et des branches de diamètre supérieur à 7 cm. Dans le cadre de l'augmentation de la production des forêts déjà en exploitation, trois nouveaux types de gestions seront étudiés dans cette thèse : i) une exploitation de l'arbre en entier (grume, branches et feuilles sur pied) appelé WTH (**W**hole **T**ree **H**arvesting), ii) un export des grumes et des résidus de coupe inférieurs à 7 cm appelée rémanents forestiers, et iii) une application de cendres après l'exportation de rémanents afin de compenser la perte d'élément minéraux exportés avec les rémanents.

L'évaluation des nouvelles pratiques d'exploitation forestière doit intégrer la conservation des habitats forestiers ainsi que de leur biodiversité pour assurer la durabilité des écosystèmes forestiers gérés. Jusqu'à présent, l'exploitation la plus répandue n'utilisait pas les rémanents forestiers de diamètre inférieur à 7 cm. Ainsi laissés au sol, ces derniers pouvaient fournir des habitats pour la faune du sol, mais aussi sur un plus long terme aider à conserver la fertilité et la stabilité du sol (Corbeels *et al.*, 2005 ; O'Connell *et al.*, 2004; Smethurst & Nambiar, 1990; Vitousek & Maton, 1984 *in* Dighton *et al.*, 2012). Telle qu'envisagée actuellement pour satisfaire à la production d'une énergie non dépendante de carbone fossile, l'exploitation des rémanents forestiers et sa compensation minérale par ajout de cendres peut avoir un impact sur la durabilité des écosystèmes forestiers. C'est autour de cette problématique que le projet de Recherche RESPIRE a été construit ; projet de recherche dans lequel s'inscrit ce travail de thèse.

2. Le projet RESPIRE

Afin d'évaluer la possibilité d'une augmentation de prélèvement de la biomasse ligneuse et d'une compensation par les cendres par la filière forestière française, le projet RESPIRE (**R**écolte des m**E**nu**S** bois en forêt : **P**otentiel **I**mpact et **R**emédiation par **E**pandage de cendres) a été lancé en 2014 à l'aide d'un financement ADEME (convention n° 1360C0091). Ce projet a réuni de nombreux partenaires (**I**nstitut **N**ational de **R**echerche en **A**gronomie - INRA, Université de Rouen Normandie, Université de Lorraine, **O**ffice **N**ationale des **F**orêt - ONF, **F**orêt **C**elluloses **B**ois **A**meublement -FCBA, **U**nité de la **C**oopération **F**orestière **F**rançaise -UCFF) et avait comme objectif d'étudier les effets d'une exportation accrue de biomasse ligneuse et d'une remédiation par épandages de cendres sur l'ensemble de l'écosystème forestier en régions tempérées. Cet objectif est décomposé en 3 sous-objectifs (Figure 2) :

1- Etudier l'impact d'un prélèvement accru de biomasse sur la matière organique du sol, la dynamique d'éléments nutritifs dans l'écosystème, la biodiversité du sol et les fonctions de cette diversité en lien avec la minéralisation de la matière organique ;

2- Tester l'hypothèse d'un effet de seuil selon l'intensité de prélèvement, l'essence ou le contexte pédo-climatique pour être en mesure de proposer de potentiels indicateurs biologiques des risques liés aux pratiques ainsi que d'éventuellement

définir des intensités seuil ne pas dépasser au risque de faire dysfonctionner les écosystèmes forestiers.

3- Etudier les mécanismes biophysiques de remédiation par les cendres (impact sur les cycles des éléments majeurs et traces, dont les métaux lourds ; impacts sur la faune du sol), et dans quelle mesure ils permettent de restaurer les fonctions altérées par le prélèvement des rémanents.

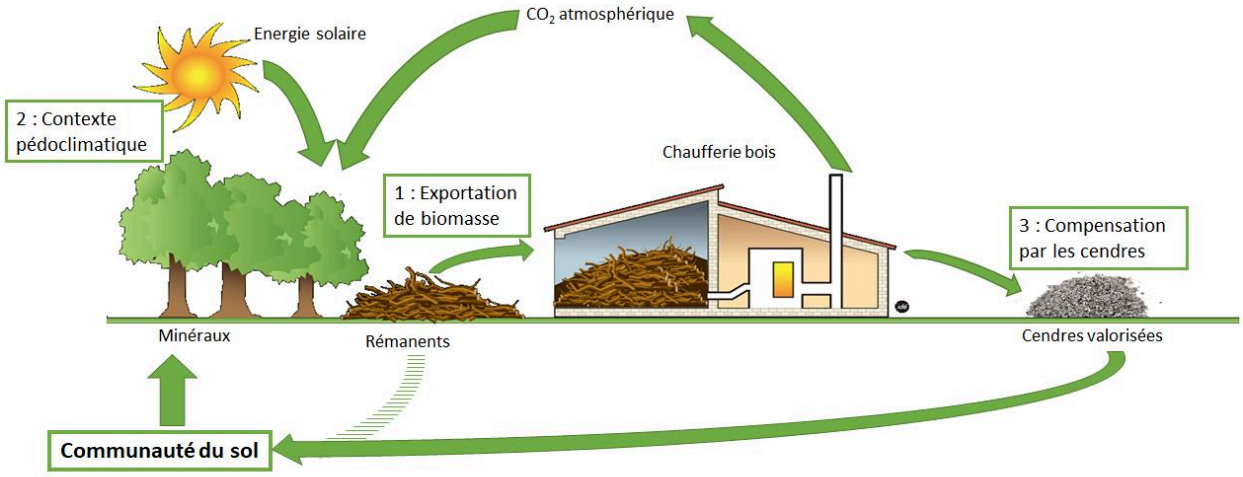


Figure 2 : Principaux objectifs du projet RESPIRE.

Cette thèse fait partie intégrante du projet RESPIRE est se focalise, dans le cadre des trois grands objectifs cités précédemment, sur la réponse des communautés des sols.

3. La biocénose du sol

3.1. Classification de la faune du sol

Les résidus ligneux au sol ayant une importance capitale pour le développement de nombreuses espèces d'insectes, de champignons et de bactéries, l'augmentation de son prélèvement et son remplacement par un apport de cendres peut par conséquent avoir un impact sur la biodiversité dont ces espèces forment la trame et sur les fonctions écologiques que cette biodiversité assure au sein des écosystèmes. Le sol est un compartiment des écosystèmes terrestres où la biodiversité est extrêmement importante, et peut être décomposée en deux grands groupes : la faune et la microflore du sol. La faune du sol représente 25 % des 1,5 millions d'espèces décrites dans le monde du vivant et un mètre carré de sol de forêt tempérée peut contenir plus de 1000 espèces d'invertébrés (Decaëns, 2010). La faune du sol étant sensible à tout changement de gestion des milieux et impliquée dans de

nombreuses fonctions du sol (Decaëns *et al.*, 2006; Lavelle *et al.*, 2006), elle est donc une bonne candidate à la bioindication de la fertilité du sol (Yan *et al.*, 2012). L'abondance et la diversité de cette faune intègrent les propriétés physiques, chimiques et microbiologiques du sol et reflètent bien les changements écologiques (Bender *et al.*, 2016). La faune du sol peut- être classée en quatre grands groupes suivant la taille des individus (Coleman & Wall (2015) ; Figure 3)

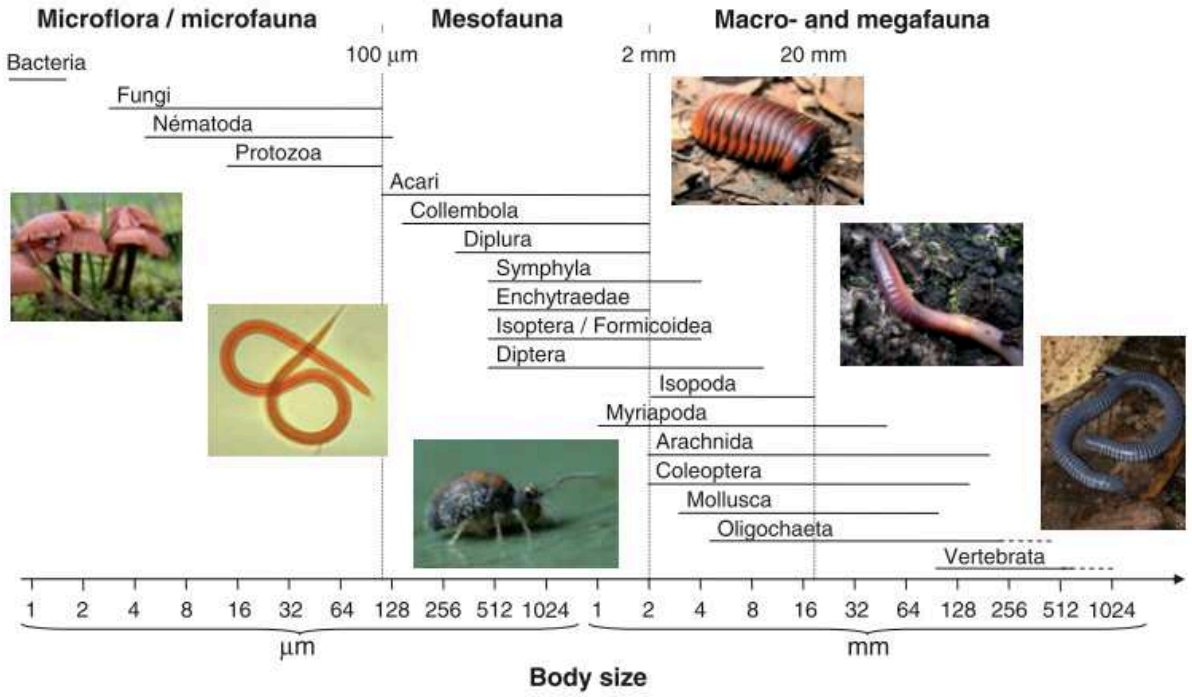


Figure 3 : Représentation des principaux groupes taxonomiques d'organismes classés suivant leurs taille (extrait de Decaëns-2010 d'après Swift et al. - 1979).

- La microfaune comprend les espèces dont les individus ont une taille est inférieure à 0,1 mm. Elle correspond aux organismes du sol invisibles à l'œil nu tels que les protozoaires ou les nématodes mais aussi quelques rotifères et tardigrades. Ces petits organismes vivent dans l'eau interstitielle du sol. Ils peuvent s'enkyster en cas de sécheresse pour pouvoir survivre (Coleman & Wall, 2015). Le groupe le plus abondant et le plus étudié de la microfaune est le taxon des nématodes (Bongers & Bongers, 1998; Bongers & Ferris, 1999). Leurs multiples rôles dans le fonctionnement des écosystème sont par exemple, pathogènes et parasites des plantes influençant leur productivité, mais aussi

régulateurs de la décomposition *via* leurs relations trophiques avec la microflore du sol (Brussaard *et al.*, 2007; Wall *et al.*, 2012).

- La mésofaune comprend les espèces dont les individus ont une taille comprise entre 0,1 et 2,0 mm. Elle contient les microarthropodes (acariens et collemboles) qui sont très présents dans les sols. Cette classe contient aussi des pseudoscorpions, des petits myriapodes mais aussi des enchytréides. De nombreux organismes de la mésofaune tels que les collemboles ou les acariens consomment des champignons filamenteux et de la microfaune (*e.g.* nématodes), participant ainsi à la régulation des interactions entre les microorganismes, la microfaune et la matière organique (Brussaard *et al.*, 2007). D'autre part, la mésofaune représente des proies essentielles pour de nombreux prédateurs de la macrofaune tels que les araignées, coléoptères et myriapodes (Scheu & Falca, 2000). Cette place de maillon central dans le réseau trophique, entre macrofaune, microfaune et microorganisme, et son rôle dans les nombreuses fonctions du sol telles que la fragmentation de la matière organique, font de la mésofaune un des groupes essentiels pour l'identification des perturbations des fonctions remplies par l'intégralité du réseau trophique (Coleman & Wall, 2015).
- La macrofaune comprend les espèces dont les individus ont une taille est comprise entre 2 et 20 mm. Par exemple, les larves d'insectes, certains insectes (fourmis, carabes), les cloportes, les myriapodes, sont des représentants de cette catégorie. Ils ont des rôles extrêmement importants dans le cycle des nutriments et de l'eau, en participant activement au recyclage de la matière organique (fragmentation, incorporation à la matière minérale), ou encore à la structuration les sols (facilitation de la formation des complexes argilo-humiques) et de l'ensemble de la biocénose du sol (pressions de prédation).
- La mégafaune correspond aux espèces dont les individus ont une taille supérieure à 20 mm, comprenant les vertébrés du sol tels que les taupes qui peuvent modifier de manière importante la structure d'un sol et réguler par prédation les compartiments de taille inférieure (*i.e.* Lumbricidae).

La microflore du sol, quant à elle, comprend notamment deux grands groupes : les bactéries et les champignons (subdivisables en trois groupes trophiques : saprotrophes, mycorhiziens et parasites) représentant respectivement 1500 $kg.ha^{-1}$ et 3500 $kg.ha^{-1}$ dans les

20 premiers cm de sols (Gobat *et al.*, 1998). Ces deux taxons sont responsables de la minéralisation de la matière organique prédigérée ou non par la faune du sol. En dehors de leur rôle essentiel pour le fonctionnement des cycles biogéochimiques des sols, la composition de la microflore est aussi un bon indicateur des propriétés physico-chimiques du sol. Par exemple, la biomasse microbienne est positivement reliée à la quantité de carbone organique présent dans les sols (Lavelle & Spain, 2001), ou encore la structuration des communautés (ratio champignons/bactérie) peut influencer l'ensemble de la biocénose du sol (Berg & Bengtsson, 2007). En termes de ressources trophiques, les organismes bactériens décomposent préférentiellement de la matière organique facilement décomposable et les organismes fongiques saprotrophes sont plus efficients que les bactéries pour dégrader les matières organiques plus difficilement décomposables (Gobat *et al.*, 1998). Les champignons mycorhiziens quant à eux ont un rôle essentiel dans les processus d'acquisition des élément minéraux des plantes *via* les symbioses existantes entre ces derniers et les racines de nombreuses plantes (83 % des dicotylédones et 73 % des monocotylédones ; Marscher, 1995).

3.2. Les formes d'humus en tant que filtre abiotique de la communauté de la faune du sol

La forme d'humus peut être définie comme la morphologie des horizons totalement organiques ou associant des éléments organiques et minéraux à la surface des sols (Ponge, 2003). L'humus, défini comme la diversité des natures biochimiques de la matière organique au sein des forme d'humus joue un rôle essentiel dans le fonctionnement de la biodiversité des écosystèmes terrestres (Bardgett *et al.*, 1998 ; Ponge *et al.*, 1998 ; Schwartz *et al.*, 2000 ; Hooper *et al.*, 2000 ; Lavelle, 2000 ; Landeweert *et al.*, 2001; Klironomos & Hart, 2001 *in* Ponge, 2003). Les formes d'humus sont définies dans les référentiels pédologiques de l'**A**ssociation **F**rançaise d'**E**tude des **S**ols (AFES, 2008) en quatre grands types d'horizons en fonction du niveau de dégradation et d'incorporation de la matière organique : i) OL : Horizons constitués de débris foliaires non ou peu évolués et de débris ligneux. La structure originelle des débris est aisément reconnaissable à l'œil nu ; Ces horizons contiennent très peu ou pas (moins de 10 % en volume) de matières organiques fines ; ii) OF : Horizons formés de résidus végétaux, surtout d'origine foliaire (débris de feuilles, résidus squelettisés, etc.), plus ou moins fragmentés, reconnaissables à l'œil nu, en mélange avec des proportions plus ou moins grandes de matières organiques fines (plus de 10 % et moins de 70 % en volume) ;

iii) OH : Horizons contenant plus de 70 % en volume de matières organiques fines. Celles-ci se trouvent sous forme de boulettes fécales et/ou de micro-débris végétaux et mycéliens sans structure reconnaissable à l'œil nu ; iv) A : Horizons contenant en mélange des matières organiques et des matières minérales, situés à la base des horizons holorganiques lorsqu'ils existent, sinon à la partie supérieure du solum (AFES, 2008; Jabiol et al., 2009; Zanella et al., 2018b). Dans les forêts tempérées il existe trois formes d'humus majoritaires reconnaissables en fonction de ces horizons. La première est la forme « mull », dans laquelle les feuilles présentes dans la litière sont rapidement incorporées à la matière minérale, créant uniquement une fine couche d'horizon OL (qui peut même être absente en cas d'incorporation rapide) et aucun autre horizon holorganique. Ensuite vient la forme « moder » dans laquelle la vitesse d'incorporation de la matière organique fraîche (*i.e.* matière organique n'ayant subi aucun processus de dégradation) à la matière minérale est moins importante, créant ainsi des horizons OL et OF développés et un horizon OH présent mais peu épais. A la différence des mulls, le recyclage de la matière organique dans les moders ne se fait plus au sein de l'horizon organo-minéral mais majoritairement dans les horizons OL, OF ou OH sans que l'efficacité des processus liés à la minéralisation puisse systématiquement être jugée comme moindre dans les moders (Trap *et al.*, 2011a). Pour finir, la forme d'humus de type « mor » correspond à une décomposition très lente de la matière organique fraîche entraînant la création d'horizons OL et OF assez épais d'un horizon OH extrêmement développé (plusieurs cm) (Ponge, 2003). Chaque type de forme d'humus présentera une organisation des biocénoses du sol en différents types de réseaux trophiques. Les réseaux trophiques seront principalement basés sur une microflore dominée par les bactéries pour les mulls, sur une microflore à dominance fongique pour les mors (voire sans aucune activité biologique) et sur une complémentarité entre les deux groupes pour les moders (Moore et al., 2005 ; Trap et al., 2011b ; Figure 4). Ce changement de dominance dans les organismes décomposeurs primaires à la base des réseaux trophiques des sols conduit aussi à un changement dans l'intégralité des niveaux trophiques des sols. Dans les mulls, les chaînes de détritus sont principalement basées sur une le pôle bactérien avec une communauté de faune dominée par la macrofaune de type vers de terre. Dans les mors, les chaînes de détritus sont principalement basées sur le pôle fongique avec une communauté de faune dominée par la mésofaune et dans les moders les deux voies de décomposition sont plus équitablement réparties avec une faune dominée par les macro-arthropodes (Gobat *et al.*, 1998; Ponge, 2003).

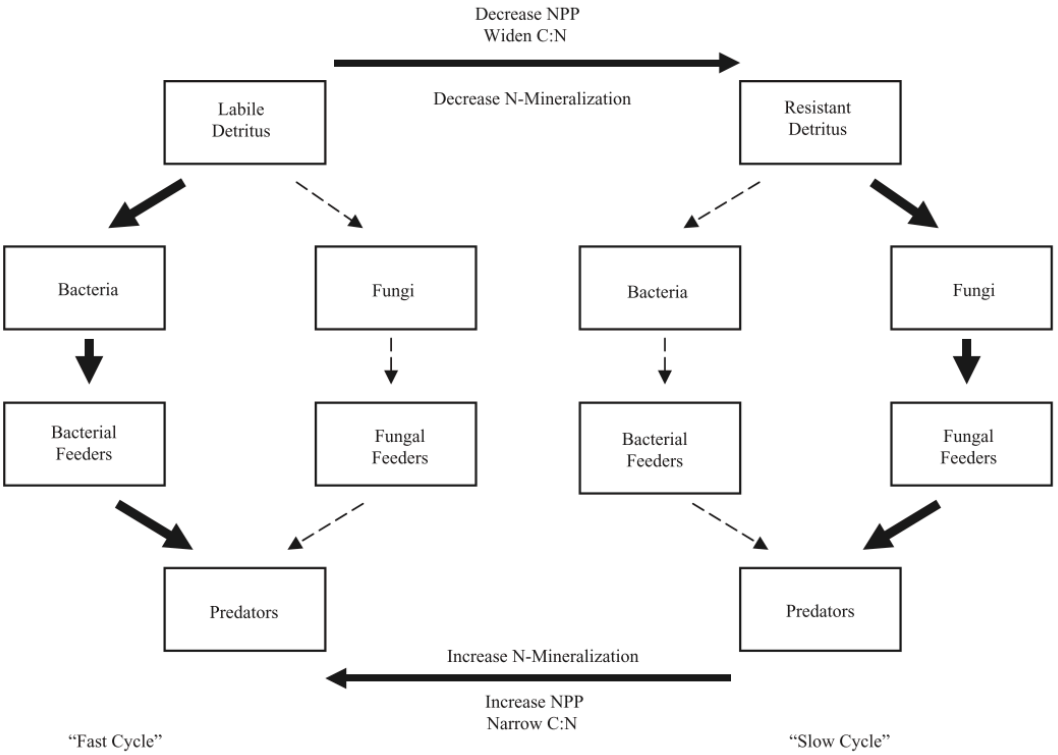


Figure 4 : Représentation des réseaux trophiques basés sur les communautés bactériennes et fongiques. La voie bactérienne représente le « cycle de dégradation de la matière organique rapide » tandis la voie fongique représente le « cycle de dégradation de la matière organique lent », en raison des différences dans les taux de renouvellement des populations de bactéries, de champignons et de leurs consommateurs respectifs. Des changements dans le rapport C/N de la matière organique ou encore de l'efficacité des processus de minéralisation de l'N peuvent découler de ces changements dans la dominance d'une voie par rapport à l'autre (Moore et al., 2005).

3.3.La communauté de la faune du sol source potentielle de bioindication

La diversité biologique du sol est un maillon essentiel dans les interactions entre la plante et son environnement *via* de nombreuses interactions directes (*e.g.* association mycorhizienne, herbivorie, parasitisme) ou indirectes via les réseaux trophiques (Figure 5). Son rôle central dans la réalisation des cycles biogéochimiques au sein des sols fait de la communauté de faune du sol un bon indicateur de nombreux paramètres environnementaux tels que la fertilité des sols ou la composition de la matière organique, ou de perturbations de l'écosystème (Elie *et al.*, 2018; McGeoch *et al.*, 2002; Paoletti, 1999; Rousseau *et al.*, 2013; Voigtländer, 2009).

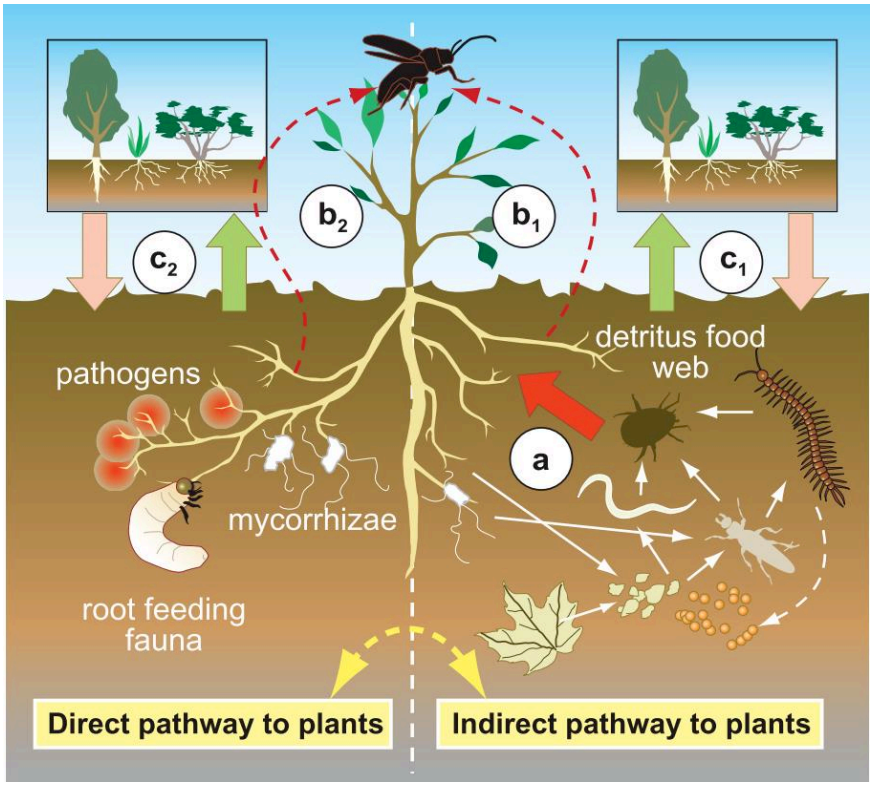


Figure 5 : Représentation schématique des différents types d'effets des organismes du sol sur les plantes. ***Liens indirects*** *: les activités de consommation et de minéralisation de la litière par les organismes des réseaux trophiques (flèches blanches continues minces) stimulent la remise à disposition des nutriments (flèche rouge épaisse) et leur acquisition par les plantes (a), affectant ainsi la fitness des communautés végétales et indirectement les herbivores aériens (flèche rouge en pointillé, b_1).* ***Liens directs*** *: les organismes du sol peuvent exercer un effet direct sur les plantes en se nourrissant de leurs racines, ou en formant des relations d'antagonisme ou de mutualisme avec leur plante-hôte. Ces interactions directes peuvent influencer non seulement la fitness de la plante-hôte, mais aussi celle des herbivores (b_2), et éventuellement celle de leurs prédateurs. En outre, les réseaux trophiques peuvent contrôler le développement des successions des communautés végétales à la fois directement (c_2) et indirectement (c_1), et ces changements de communautés végétales peuvent influencer à leur tour les organismes du sol (Extrait de Wardle et al., 2004).*

Dans le cadre de la recherche d'outils d'aide à l'évaluation des effets des nouvelles pratiques de gestions sur les écosystèmes forestiers, les différentes communautés de faune du sol peuvent être considérées comme des bons candidats en tant que bioindicateurs de gestion. Un bioindicateur est un taxon suffisamment sensible des facteurs identifiés pour refléter l'effet de perturbations sur l'ensemble d'un écosystème ou sur une fonction écosystémique précise à long terme. Ceci sans toutefois être suffisamment sensible pour être influencé par les micro-variations environnementales locales à très court terme (*e.g.* évènement pluvieux, gel ; McGeogh, 1998). Par conséquent, un « bon » bioindicateur

doit être : i) sensible aux perturbations d'intérêt (*e.g.* changement de gestion ou variation climatique à long terme), ii) d'occurrence et/ou d'abondance bien corrélées avec des fonctions écosystémiques d'intérêt, iii) facile à prélever et à identifier et (iv) peu coûteux à mesurer sur le terrain (Doran & Zeiss, 2000).

Afin de définir des bioindicateurs potentiels, de nombreux indices existent tels que l'indice IndVal, SIMPER ou Rpb (De Cáceres *et al.*, 2010; Dufrêne & Legendre, 1997; McGeogh, 1998 ; McGeoch *et al.*, 2002). La majorité de ces bioindicateurs sont définis à partir de deux paramètres : la fidélité et la spécificité d'un taxon à un milieu. La fidélité d'un taxon à un état écologique correspond à sa probabilité d'occurrence dans cet état écologique. La spécificité correspond à une variation d'abondance présentant un optimum dans cet état écologique d'intérêt. Sur la base de ces deux paramètres, deux groupes de bioindicateurs peuvent être décrits : i) des taxons indicateurs d'état, ayant une spécificité et une fidélité élevés à un état écologique et ne s'observant que dans ce contexte très particulier ; ou ii) des taxons indicateurs de réponse ayant une large amplitude écologique et une spécificité indiquant les états écologiques optimaux. Les changements relatifs dans l'abondance de ces taxons concomitants à des changements environnementaux peuvent alors indiquer la direction dans laquelle les changements se produisent (Figure 6 ; McGeoch *et al.*, 2002). Jusqu'à présent, la détection des taxons de bioindicateurs a eu tendance à mettre l'accent sur les taxons indicateurs d'états (Rousseau *et al.*, 2013), mais les taxons indicateurs de réponses pourraient constituer des outils complémentaires utiles pour l'évaluation des impacts à court terme des nouvelles pratiques de gestion actuelles des écosystèmes. Par exemple, dans un écosystème forestier tropical, l'abondance et la richesse en diplopodes peut être relié à l'abondance et la diversité de la totalité de la communauté de décomposeurs de l'écosystèmes (Gerlach *et al.*, 2013).

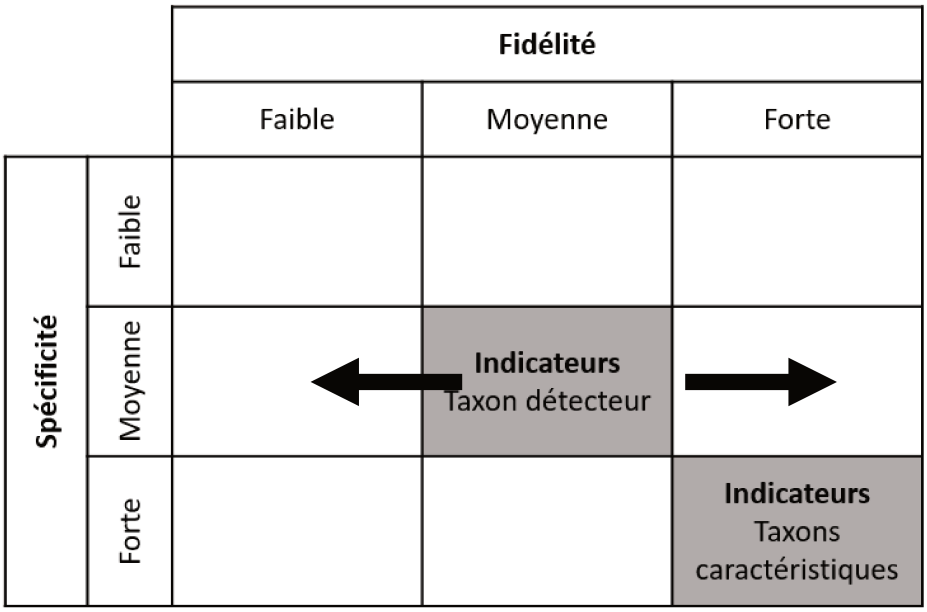


Figure 6 : Définition des différents types de bioindicateurs en fonction de leur spécificité (paramètre relié à l'abondance) et de leur fidélité (paramètre relié à l'occurrence) à une fonction écologique d'intérêt (extrait de McGeoch et al., 2002).

Comme les communautés de faune de sol sont décrites sur des critères morphologiques et reflètent les processus écologiques clés de l'écosystème forestier, elles peuvent être considérées comme une source de taxons candidats à la bioindication (Rousseau *et al.*, 2013). À ce jour, la plupart des études sur les bioindicateurs de la faune du sol porte sur les sols arables et a identifié des bioindicateurs parmi les vers de terre (Fusaro *et al.*, 2017; Horton, 2015; Iwai *et al.*, 2008; Paoletti, 1999; Piron *et al.*, 2017) ou les carabidés (Asif *et al.*, 2018; Castracani *et al.*, 2015; Döring & Kromp, 2003; Giglio *et al.*, 2017), qui sont les deux groupes les plus abondants de la macrofaune de ces types de sols (Eggleton *et al.*, 2005). Cependant, même si ces deux groupes dominent les communautés de macrofaune de sols agricoles, dans les sols forestiers les vers de terre sont moins diversifiés et moins abondants qu'en sols agricoles en raison du pH acide (inférieur à 5,0 en moyenne dans les sols forestiers tempérés; Homan *et al.*, 2016). Les divergences entre les communautés édaphiques des agrosystèmes et celles des écosystèmes forestiers soulignent la nécessité de définir de nouveaux bioindicateurs de la perturbation des écosystèmes forestiers, encore plus pressante dans le contexte des nouvelles pratiques de gestion liées aux changements globaux. Les taxons bioindicateurs dans les écosystèmes forestiers doivent i) apparaître fréquemment dans les forêts et ii) réagir aux perturbations engendrées par les pratiques de gestion. L'étude des variations de composition de chacun des grands groupes de pédofaune permettrait donc

d'estimer à plus ou moins court terme des effets sur un écosystème forestier, dans le cadre par exemple d'une évaluation de nouvelles pratiques de gestions. C'est un des objectifs de ce travail de thèse qui se focalise sur l'impact, dans différents contextes pédoclimatiques, d'une augmentation des prélèvements de biomasses ligneuses et d'une remédiation par épandage de cendres sur différents groupes biologiques et à l'interface sol-végétation (*i.e.* macro-, méso-, microfaune du sol, microflore et flore).

4. Etat de l'art sur l'effet de l'exportation de rémanents et de la compensation par les cendres sur la faune du sol

4.1.Macrofaune

De nombreuses études ont montré une corrélation entre le volume de bois morts exportés et la richesse spécifique de la macrofaune saproxylique (Bunnell & Houde, 2010; David *et al.*, 1991; Lassauce *et al.*, 2011). La présence de bois mort a par ailleurs un effet positif significatif sur l'abondance de principaux groupes des macro-arthropodes du sol (Jabin *et al.*, 2004; Topp *et al.*, 2006). Il a également été montré qu'une augmentation du taux de bois mort prélevé pouvait conduire à la perte jusqu'à 30% des prédateurs de hauts niveaux trophiques (araignées/coléoptères) (Bengtsson *et al.*, 1998). En forêt boréale de Suède, Jonsell (2008) a par exemple montré qu'au moins 21 espèces menacées vivaient dans les branches fines au sol. Parmi elles, on peut citer trois coléoptères : *Chrysobotris affinis*, *Agrilus betuleti* et *Agrilus angustulus*. Il est raisonnable de supposer que de telles espèces spécialisées dans ces habitats de branches fines sont également présentes dans les forêts tempérées de France. Or, l'impact d'une augmentation du volume de bois exportés n'est que très peu étudié dans les forêts tempérées au contraire des forêts boréales (Lassauce *et al.*, 2012). Le constat est similaire pour la faune du sol pour laquelle peu d'études portent sur la réponse à l'exportation de bois mort. On peut tout de même citer l'étude de David *et al.*, (1991) portant sur l'effet d'un retrait total de matière organique sous forme de litière dans une chênaie française sur la macrofaune du sol et montrant des diminutions d'abondances de tous les grands groupes de la macrofaune, à savoir : Lumbricidae, Diplopoda, Isopoda, Coleoptera, Geophilomorpha, Lithobiomorpha et Diptera. Pour la suite nous allons nous intéresser aux taxons les plus étudiés à savoir les vers de terre et les coléoptères.

Haplotaxida

Les vers de terre appartiennent à l'ordre des Haplotaxida et correspondent à environ 20 familles, 693 genres et 6000 espèces (Lavelle & Spain, 2001). Ils sont un des éléments essentiels dans le maintien d'une bonne fertilité des sols notamment dans les contextes de forme d'humus de type mull où ils sont fortement impliqués dans la structuration du sol (*e.g.* formation d'agrégats ou de pores du sol, Coleman & Wall, 2015; Jordan *et al.*, 2000; Carpenter *et al.*, 2008). Dans les forêts tempérées la densité varie entre 100 et 400 individus.m^{-2}, ce qui correspond à 4-160 g par m^2 de sol (Coleman & Wall, 2015).

En accord avec Bouché (1977) et Lee (1985), les vers de terre peuvent être divisés en trois groups écomorphologiques : i) Les épigés (habitant dans le litières), dont les espèces vivent sur le sol (*e.g.* dans al litières) ne font que peu de galeries ; ii) les anéciques, dont les espèces vivent dans des galeriese verticales dans le sol pouvant aller jusqu'à 3 mètres de profondeur et ii) les endogés, dont les espèces habitent dans le sol (10-15 cm de profondeur).

Battigelli (2000) a montré qu'une augmentation de l'intensité de prélèvements dans une forêt boréale n'avait pas d'impact sur l'abondance totale des Lumbricidae (épigés). En forêts tempérées (Sud des Etats-Unis d'Amérique), Jordan & Hubbard (2000) ont montré que l'augmentation des prélèvements n'avait pas d'effet significatif sur l'abondance de deux espèces endogées : *Diplocarida ornata* et *Diplocarida smithii*. Seule une diminution significative de la biomasse individuelle (- 20%) des deux espèces fut observée. David *et al.*, (1991) ont étudié l'impact du retrait de toute la matière organique présente au-dessus des horizons minéraux superficiels du sol sur les assemblages spécifiques de vers de terre dans une forêt de chêne (*Quercus petraea)* française (Figure 7). Ils ont mis en avant une diminution de l'abondance totale des Lumbricidae (épigés) en l'absence de rémanents, cependant on constate que cette différence suit une courbe décroissante au cours du temps.

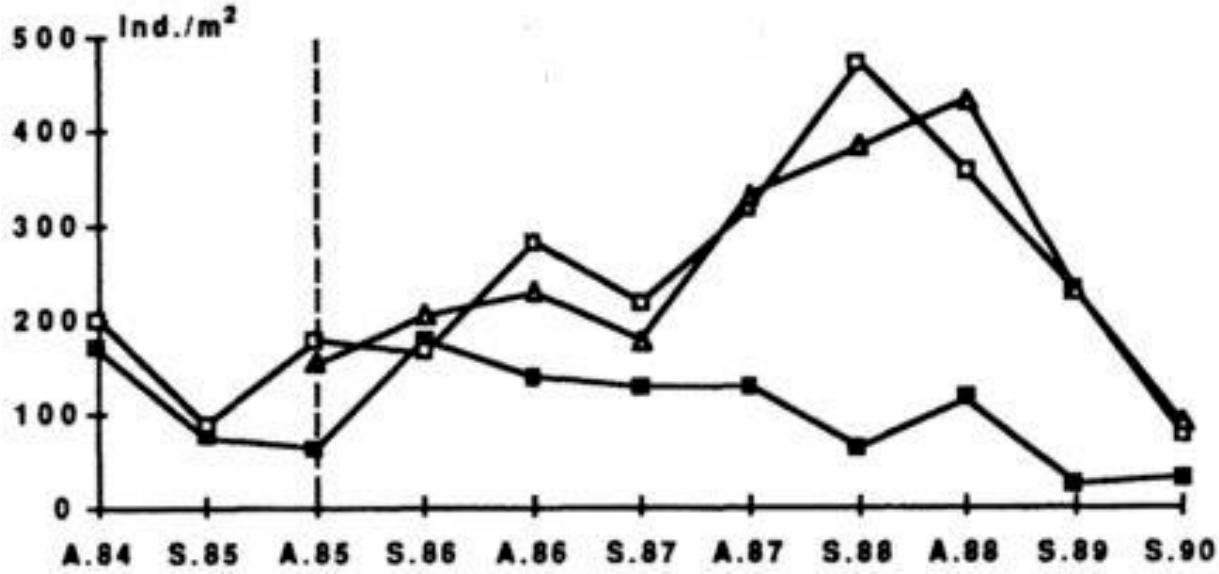


Figure 7 : Impact du prélèvement de la totalité de la matière organique au-dessus du sol sur l'abondance en Lumbricidae en fonction du temps (carré noir : tout retiré, triangle blanc : aucune manipulation, carré blanc : matière organique x2, barre verticale : début de l'expérience, S : Printemps, A : Automne ; extrait de David et al., 1991).

En ce qui concerne la réponse des vers de terre à un apport de cendres, elle semble varier avec les contextes pédoclimatiques. Cependant au vu du faible nombre d'études portant sur le sujet, il est difficile de mettre en avant un patron de réponses commun à large échelle géographique.

Toutefois la réponse des assemblages de vers de terre à un apport de cendres dans les écosystèmes forestiers fait l'objet de davantage de publication dans les forêts boréales que dans les tempérées. Dans les écosystèmes boréaux, des études en laboratoire réalisées sur *Eisenia foetida* (groupes des épigés, vivant en surface) montrent un doublement de l'abondance en présence de cendres (Li *et al.*, 2011; Liesch *et al.*, 2010). Mais pour la même espèce une diminution par deux de la biomasse moyenne apparait aussi dans les traitements avec cendres (Gomez-Eyles *et al.*, 2011; Li *et al.*, 2011). Au niveau des groupes éco-morphologiques de vers de terre, il a été montré que la réponse à un ajout de cendres variait en fonction de la pigmentation du corps. L'abondance des vers non pigmentés (endogés) a tendance à augmenter alors que celle des pigmentés (épigés et anéciques) diminue (Weyers & Spokas, 2011).

Coléoptères

Les coléoptères sont des insectes à cuticule souvent épaisse et résistante. De taille, de régimes trophiques et de modes de vie extrêmement variables, les hexapodes de l'ordre des

Coleoptera comptent en Europe plus de 6 000 espèces. Leur abondance peut représenter de quelques dizaines à quelque centaines d'individus par m² (Gobat *et al.*, 1998). A l'intérieur du sol, la partie du cycle biologique la plus active des coléoptères correspond au stade larvaire qui joue un rôle essentiel dans la décomposition de la matière organique mais aussi dans la régulation des autres populations d'espèces en tant que prédateur et que proie.

La richesse en coléoptères présents dans les rémanents forestiers est variable en fonction du type d'essence et de la taille des rémanents (Tableau 1 ; Bunnell & Houde, 2010; Gedminas *et al.*, 2007; Jonsell *et al.*, 2007).

Tableau 1 : Richesse spécifique en coléoptères saproxyliques dans un andain de rémanents en fonctions de la taille et de l'essence dans les système boréaux, extrait de Jonsell et al., (2007).

	Chêne	**Hêtre**	**Epicéa**	**Charme**
Branche fine (<7,5 cm)	50	22	15	27
Branche large (>7,5 cm)	45	20	16	14

En matière de composition des assemblages d'espèces, les rémanents sont des habitats importants pour de nombreuses espèces de coléoptères aussi bien en forêt tempérée (*e.g. Xyletinus fibyensis, Phaeochrotes pudens, Grammoptera ustulata, Magdalis phlegmatica ;* Bouget *et al.*, 2012), qu'en forêt boréale (*e.g. Phloeocharis subtilissima, Anthaxia quadripunctata, Bitoma crenata, Rhagium mordax* ; Jonsell, 2008), et la richesse des espèces saproxyliques au sein de rémanents est plus importante chez les feuillus que chez les résineux avec, par exemple, en moyenne 87 espèces dans les rémanents de pin et 227 dans ceux de chêne (Brin *et al.*, 2010). La dynamique des populations de coléoptères à l'intérieur des rémanents présente des patrons inverses suivant les essences étudiées : dans les rémanents de conifère la richesse en coléoptères diminue de moitié entre 2 et 4 ans après la chute des rémanents au sol alors que les rémanents de feuillus montrent une augmentation de la richesse en coléoptères au cours du temps (Nittérus *et al.*, 2004). Le retrait de rémanents montre aussi des impacts variables en fonctions des essences. Chez les conifères, le retrait des rémanents semble n'avoir aucun impact sur la richesse et l'abondance en coléoptères aussi bien en contexte boréal (Nittérus *et al.*, 2004; Work *et al.*, 2013) qu'en contexte tempéré (Bird *et al.*, 2000). Pour les feuillus, à l'opposé, une baisse significative de l'abondance de tous les

coléoptères (aussi bien détritivores que prédateurs) a déjà été observée après retrait de rémanents (Bouget *et al.*, 2012) .

Pour ce qui est de l'impact d'un apport de cendres sur les assemblages de coléoptères, très peu d'études portent sur le sujet. Seule l'étude de Malmström *et al.* (2009) a montré une diminution de 60 % de l'abondance en coléoptères après un feu de forêt en système boréal. Toutefois, si un feu de forêt génère des cendres, les effets directs du passage du feu sur les biocénoses édaphiques génèrent des impacts non comparables à ceux induits par une application de cendres seule, et il est difficile de considérer cette unique étude dans le cadre de ce travail de thèse.

4.2.Mésofaune

La mésofaune du sol est principalement constituée de 2 grands groupes fonctionnels : les enchytréides et les microarthropodes.

Enchytréides

Les enchytréides sont anatomiquement proches des annélides, ils sont cependant de taille inférieure et appartiennent à la mésofaune. Les communautés d'enchytréides peuvent représenter jusqu'à 30 000 individus.m^{-2} dans des systèmes forestiers (Coleman & Wall, 2015). Les enchytréides sont considérés comme essentiels dans de nombreux processus écologiques des sols tels que la décomposition des résidus des plantes, le déplacement de la matière organique et de ce fait les cycles des nutriments dans les sols (Pelosi & Römbke, 2018).

Il n'existe que très peu d'études portant sur la réponse des enchytréides à un export de matière organique dans des systèmes forestiers. Et le peu d'études qui renseignent les variations d'abondance des enchytréides donnent des résultats contrastés. Bengtsson *et al.* (1997) ont mis en avant une absence de variations de l'abondance des enchytréides après une exportation des rémanents forestiers et de la litière dans une forêt de résineux en Suède. A l'opposée, Dighton *et al.* (2012), dans une forêt de résineux finlandaise, ont montré une relation positive entre l'abondance en enchytréides et la quantité de rémanents forestiers. La réponse des enchytréides à un apport de cendres semble être plus univoque pour les forêt boréales avec un impact négatif sur l'abondance (de -50 à -90 % par rapport au contrôle), la longueur des individus et la biomasse totale moyenne sous différentes essences de résineux (Haimi *et al.*, 2000; Liiri *et al.*, 2007; Malmström *et al.*, 2009; Nieminen, 2008). Cependant, ces

impacts sont transitoires avec un retour à des abondances et des biomasses semblables à celles mesurées avant épandage à moyen terme (3-5 ans ; Bengtsson *et al.*, 1997; Haimi *et al.*, 2000). Il semblerait donc que l'effet négatif ne soit pas dû à une diminution de la ressource trophique que constitue les rémanents mais plus à une modification des caractéristiques abiotiques du milieu en absence des résidus (Dighton *et al.*, 2012) au regard de la corrélation entre abondance d'enchytréides et température du sol (Harrington *et al.*, 2013; Lavelle & Spain, 2001). L'impact sur les enchytréides serait donc bien visible sur le court terme et aurait tendance à diminuer par la suite, voire à disparaitre.

Les enchytréides prospèrent généralement en systèmes forestiers alors dans les sols acides dans lesquels la plupart des vers de terre ne peuvent se développer (Mc Cormack *et al.*, 2013). Cependant, les seules études portant sur la réponse des enchytréides à une exportation de matière organique ou à une compensation par des cendres en systèmes forestiers portent, encore une fois, exclusivement sur des forêts boréales ; aucune étude ne portant à ma connaissance sur les forêts tempérées.

Microarthropodes

Les microarthropodes sont quantitativement dominés par les collemboles et des acariens mais comptent aussi de manière plus minoritaires, des larves d'insectes ptérygotes, des protoures, des diploures, des pseudoscorpions et des petits myriapodes (Lavelle & Spain, 2001). Les microarthropodes peuvent être trouvés dans la plupart des types de sols quelle que soit la gestion mise en place. Les microarthropodes sont un des groupes les plus abondants de la mésofaune, avec une densité en forêt tempérée comprise entre 33 000 et 80 000 individus.m^{-2} (Coleman *et al.*, 2017). De nombreux microarthropodes tels que les collemboles ou les acariens consomment des champignons filamenteux et de la microfaune (*e.g.* nématodes), participant ainsi à la régulation des interactions entre les microorganismes, la microfaune et la matière organique (Brussaard *et al.*, 2007; Lavelle & Spain, 2001; Maraun *et al.*, 2003; Rusek, 2001). D'autre part, la mésofaune représente des proies essentielles pour de nombreux prédateurs de la macrofaune tels que les araignées, les coléoptères et les myriapodes (Scheu & Falca, 2000). Cette place centrale dans les réseaux trophiques, entre la macro-, microfaune et microorganismes, et son rôle dans les nombreuses fonctions du sol telles que la fragmentation de la matière organique, font de la mésofaune un des groupes

essentiels pour l'identification des perturbations des fonctions remplies dans l'intégralité des réseaux trophiques du sol (Coleman & Wall, 2015; Lavelle & Spain, 2001).

Les collemboles peuvent être subdivisés en 3 groupes éco-morphologiques : i) les épédaphiques correspondant aux collemboles vivant dans la litière ou sur le sol ; ii) les hémiédaphiques correspondant aux collemboles vivant dans les premiers cm du sol ; et iii) les euédaphiques correspondant aux collemboles vivant plus profondément dans le sol (5 - 10 cm) (Rusek, 1998). Malgré leurs liens forts avec les horizons holorganiques, il semblerait qu'un ajout de matière organique en surface n'impacte pas l'abondance en collemboles (Dighton *et al.*, 2012). Cependant, pour ce qui est de l'effet d'une exportation de matière organique sur les communautés de collemboles, dans les forêt boréales toute exportation de matière organique semble entraîner des diminutions drastiques (jusqu'à -50 %) des abondances de chaque groupe éco-morphologique se traduisant par une modification importante de l'assemblage en collemboles à l'échelle de l'épisolum humifère (Bengtsson *et al.*, 1997; Rousseau *et al.*, 2018; Vlug & Borden, 1973). Cette réponse des collemboles peut aussi traduire un impact de l'export de matière organique sur certains paramètres abiotiques du sol tels que le pH (Loranger *et al.*, 2001; Schaefer & Schauermann, 1990) ou encore l'humidité (Röhring & Ulrich, 1991). Ainsi, un ajout de matière organique en surface n'entraînerait pas de modification d'abondance mais plus une modification de la structure des communautés de collemboles (changement dans les rapports de dominances entre groupes éco-morphologiques) pouvant indiquer le passage d'un fonctionnement de type moder à mor. En effet la sensibilité des espèces aux variations physico-chimiques du sol permet d'identifier des compositions caractéristiques pour les différentes forme d'humus de type moder et mor (Cassagne *et al.*, 2003). Cependant le retrait d'une partie de la matière organique de surface entraînerait des modifications des conditions physico-chimiques (*i.e.* humidité, contenu minéral) assez importantes pour dépasser le seuil de tolérance de nombreuses espèces de collemboles.

La réponse des collemboles à un apport de cendres semble faire consensus en système boréal avec une diminution de l'abondance totale et de la richesse spécifique en présence de cendres (Liiri *et al.*, 2002; Malmström *et al.*, 2009; Vlug & Borden, 1973). Toutes ces études prennent place dans sols boréaux acides (pH inférieur à 5) et avancent le paramètre pH comme facteur orientant la réponse des communautés de collemboles. En effet, il existe une

corrélation négative entre le pH et l'abondance et la richesse spécifique de la communauté de collemboles (Loranger *et al.*, (2001)) et l'ajout de cendres, dont le pH est élevé, augmente le pH du sol (Qin *et al.*, 2017)

Les acariens sont de petits chélicérates comprenant 1 200 familles, probablement 500 000 espèces et présents dans de nombreux types de litières et de sols différents (Lavelle & Spain, 2001). Les acariens peuvent être classés par groupes trophiques avec d'une part les prédateurs (Gamases non uropodes) et d'autre part les détritivores/fongivores (Oribates). Comme les enchytréides, il y a peu d'études sur la réponse des acariens à une exportation de matière organique. La majorité des études portent sur des peuplements forestiers résineux et il semblerait que le contexte biogéographique ait une grande importance dans la réponse des acariens. Les études situées au Canada dans des climats boréaux montrent une diminution de l'abondance et de la biomasse totales en réponse à une exportation (Rousseau *et al.*, 2018; Vlug & Borden, 1973) alors que des études dans le Sud des Etats-Unis d'Amérique (climat tempéré) ne montrent pas de réponse ou au contraire, une augmentation de l'abondance en acariens suite à une exportation de rémanents forestiers (Bird *et al.*, 2000; Ober & DeGroote, 2011). De plus, il semblerait que dans les forêts boréales, les groupes impactés varient en fonction de leur localisation dans les différents horizons de l'épisolum humifère. Dans les horizons organo-minéraux, seul le groupe des oribates est négativement impacté (Rousseau *et al.*, 2018) alors que dans les horizons holorganiques, seuls les gamases le sont (Battigelli & Spence, 2004). Par ailleurs, l'impact sur les acariens présente une dynamique temporelle. En effet, un impact est observé à court terme (moins de cinq ans) sur les gamases et à plus long terme (plus de cinq ans) sur les oribates (Dighton *et al.*, 2012), illustrant ainsi des mécanismes de résilience différents pour certains assemblages d'espèces après perturbation. Pour ce qui est de la réponses des acariens dans les écosystèmes forestiers feuillus, seule l'étude de Lindo & Visser (2004) dans le nord de l'Alberta (Canada) a montré une absence de réponse de tous les groupes d'acariens à un retrait de la matière organique.

Les quelques études prenant places les forêts boréales ont montré une diminution de l'abondance des gamases et des oribates en présence de cendres (Malmström *et al.*, 2009; Vlug & Borden, 1973) et les systèmes tempérés ne semblent pas étudiés à ce jour.

4.3. Microfaune

Dans la continuité des groupes taxonomiques précédents, il y a très peu d'études sur l'impact de l'augmentation des prélèvements de rémanents forestiers sur la microfaune. Seul un groupe est actuellement étudié : les nématodes. Ces derniers (ou vers ronds) sont les organismes pluricellulaires les plus abondants (entre 10^6 et 10^7 ind.m^{-2} en moyenne) dans les écosystèmes (Coleman *et al.*, 2017) et la richesse spécifique des communautés est comprise entre 70 et 100 espèces pour un écosystème (Lavelle & Spain, 2001). Cependant, au vu de leur taille et de la difficulté à les déterminer taxonomiquement, les nématodes sont généralement étudiés en 6 classes suivant leurs régimes trophiques : phytophages, bactérivores, mycotrophes, prédateurs, parasites, et omnivores (Yeates *et al.*, 1993). Les communautés de nématodes sont aussi structurées spatialement, avec par exemple, 70% des nématodes bactériophages et fongivores se situant à moins de 2 mm des racines des plantes (Coleman & Wall, 2015). Dans le cadre d'une augmentation des prélèvements de biomasse ligneuse en forêt, Bjørnlund *et al.*, (2002) ont mis en évidence qu'une augmentation du pH entraînée par la diminution de la quantité de bois mort au sol se traduisait par une modification de la structure des communautés de nématodes, favorisant les espèces de stratégie *r* au dépend des espèces de stratégie *K*. Toutefois, le cycle de vie très court des nématodes (entre quelques jours et une année) rend difficile l'observation d'un impact à moyen et long termes.

L'exportation des rémanents forestiers et de la litière semble ne pas avoir d'effet sur l'abondance totale en nématodes (Arpin et al., 1985b; Dighton et al., 2012). Arpin *et al.* (1985) ont testé, dans une charmaie française, l'effet d'un retrait des rémanents et de la litière sur les assemblages de nématodes. Des prélèvements de nématodes ont été réalisés à quatre profondeurs (*i.e.* 0-1 cm ; 1-3,5 cm ; 3,5-6 cm ; 6-8,5 cm) et les nématodes ont été classés suivant leur groupe trophique. À l'échelle du profil de sol étudié, l'abondance totale de nématodes ne montrait aucune variation. Cependant en séparant les horizons (surface : 0- 3,5 cm et profondeur : 3-5-8,5 cm) une augmentation de l'abondance totale de nématodes au niveau des horizons de surface (+4,5 %) était visible alors qu'une réduction de l'abondance totale en profondeur était constatée (−5 % ; Figure 8) en réponse à l'exportation de matoère organique. L'approche par groupes trophiques a montré que chaque groupe de nématodes réagissait différemment. Ainsi les nématodes bactérivores subissaient une réduction de leur densité principalement en profondeur (−14,5 %) alors que la perte de

surface était faible (−3,5%). Au contraire, les nématodes mycotrophes enregistraient un gain en surface (+11 %) et une baisse de leur nombre en profondeur (−6 %). Le résultat le plus spectaculaire concernait les changements des nématodes parasites où le gain en profondeur (+53 %) se manifestait dès le début de l'expérience de d'exportation de la litière et des rémanents et semblait gagner la surface au cours de la troisième année (+144%). Tous les autres groupes trophiques présentaient une réduction de leurs effectifs plus accentuée en profondeur (phytophages : −33 % et −46 %, omnivores : −19 % et −15 %, prédateurs : −3% et −23%, respectivement en surface et en profondeur).

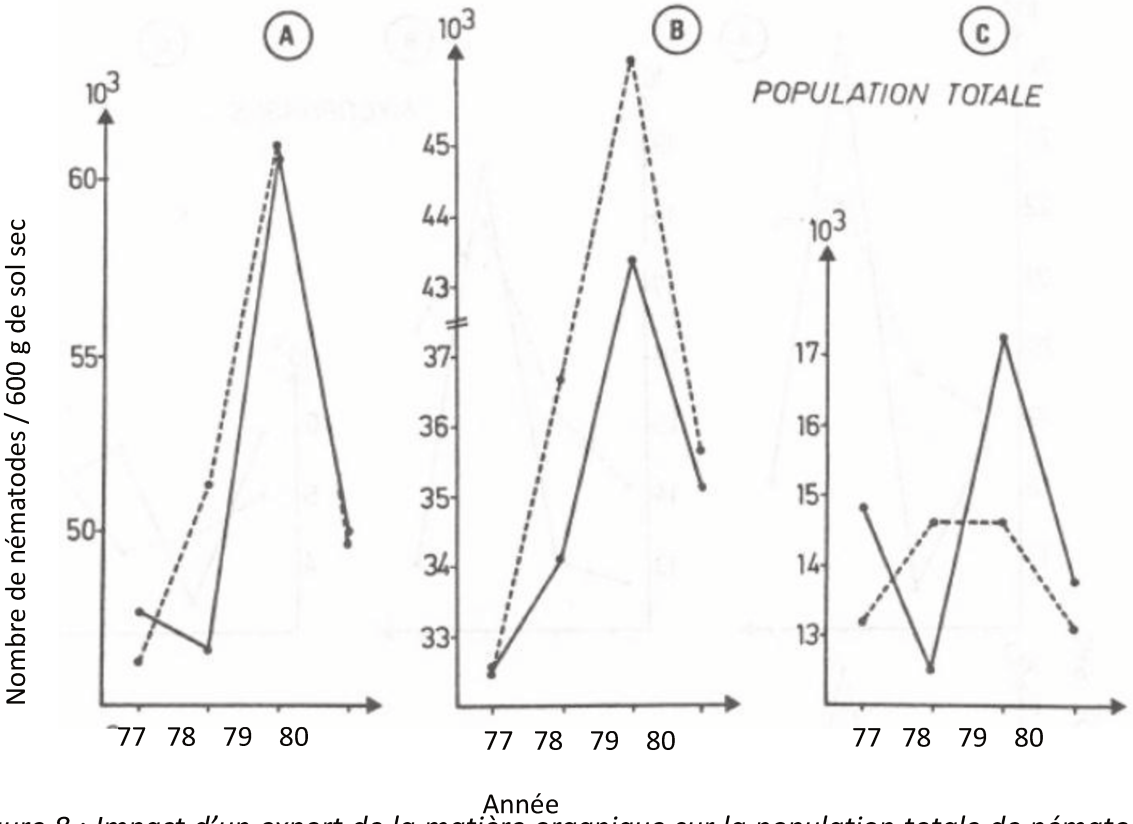


Figure 8 : Impact d'un export de la matière organique sur la population totale de nématodes entre la mise en place du traitement expérimental (1977) et la fin du suivi (1980 ; Arpin et al., 1985) ; pointillés : litière exportée ; trait continu *: site témoin ; A : population totale ; B : population de surface (0 - 3,5 cm) ; C : population de profondeur(3,5 - 8,5 cm).*

Ainsi, même si l'impact du retrait de matière organique sur la totalité de la population est inexistant, il y a un impact important sur la répartition spatiale et la composition en groupes trophiques de la communauté de nématodes. De manière générale l'impact négatif est plus important dans les horizons profonds (3,5-8,5 cm) excepté pour les omnivores et les parasites qui présentent un patron de réponses inverse. Arpin *et al.*, (1985) émettent

l'hypothèse que l'augmentation exponentielle des phytoparasites et due à une modification du comportement racinaire de la plantes consécutive à un amoindrissement métabolique induit par l'exportation de la matière organique de surface.

En ce qui concerne l'effet des amendements par ajout de cendres, en système boréal Matlack (2001) a montré une absence d'effets d'un apport de cendres sur l'abondance et la diversité totale des nématodes. Au niveau des groupes trophiques, il semblerait que l'impact soit inverse de celui d'une exportation des rémanents avec une diminution de l'abondance des nématodes mycophages et une augmentation de l'abondance des bactérivores (Certini, 2005). Toutefois, trop peu d'études ont été consacrées à cette problématique pour faire émerger des patrons de réponse commun.

4.4. Microflore

Les organismes de la microflore du sol sont les organismes impliqués dans la minéralisation de la matière organique grâce à leurs cortèges enzymatiques (Bardgett & Wardle, 2002 ; Lavelle & Spain, 2001 ; Schimel & Bennett, 2004 ; Van der Heijden *et al.*, 2008 ; Verhoef & Brussaard, 1990). Les deux grands groupes impliqués dans la dépolymérisation et la minéralisation de la matière organique sont : les champignons (0,8 x 10^9 mg d'hyphes.g^{-1} de sol sec) et les bactéries (4,3 x 10^9 individus.g^{-1} de sol sec ; Lavelle & Spain, 2001). La minéralisation de la matière organique consiste en la transformation des molécules organiques en molécules minérales assimilables par les plantes. Cette capacité à minéraliser la matière organique fait de la microflore un acteur essentiel de nombreux cycles biogéochimiques du sol tels que celui des nutriments, mais aussi dans la régulation des populations de faune et la structure du sol (Holtkamp *et al.*, 2008 ; Kibblewhite *et al.*, 2008 ; Lladó *et al.*, 2017 ; Uroz *et al.*, 2016 ; Zhao *et al.*, 2011). A l'intérieur de la microflore, les deux groupes que nous allons étudier par la suite sont les champignons et les bactéries. Chacun de ces deux groupes possède un cortège enzymatique propre lui permettant de se situer à la base des réseaux trophiques des sols. Leur influence permet de définir deux grandes voies de décomposition de la matière organique (*i.e.* la voie bactérienne et la voie fongique ; *cf.* Figure 4; Moore *et al.*, 2005). De manière non exhaustive, les bactéries sont plus efficientes pour la minéralisation de la matière organique facilement dégradable (Ponge, 2003) tandis que les champignons saprotrophes sont plus efficients que les bactéries dans la dépolymérisation et la minéralisation de la matière organique difficilement dégradable (Lindahl *et al.*, 2007).

De nombreuses études ont mis en avant une présence de nutriments plus importante en dessous des rémanents forestiers (Achat *et al.*, 2015; Rosén & Lundmark-Thelin, 1987; Stevens *et al.*, 2013; Strahm *et al.*, 2005; Titus *et al.*, 1997). Cette augmentation de la concentration en éléments minéraux assimilables sous les rémanents a été attribuée à une activité microbienne accrue par les conditions d'humidité et la quantité de matière organique apportée par le micro-habitat créé par les rémanents (Wall, 2008). Cette relation entre rémanents et activité microbienne laisse supposer un fort impact du retrait des rémanents sur la structure et la composition de la microflore lors du retrait des rémanents. Dans les systèmes boréaux de résineux, le retrait des rémanents entraîne une diminution importante de l'activité microbienne (Achat *et al.*, 2015 ; Smolander *et al.*, 2013, 2010, 2008) sans toutefois impacter clairement les biomasses fongiques et bactériennes (Bengtsson *et al.*, 1998 ; Landmann & Nivet, 2014 ; Smolander *et al.*, 2008).

L'ajout de cendres dans les écosystèmes forestiers boréaux a tendance à entraîner une forte augmentation de pH (Bramryd & Fransman, 1995 ; Perkiömäki & Fritze, 2000 ; Saarsalmi *et al.*, 2004). Or, il a été montré que l'activité microbienne est positivement corrélée au pH du sol (Bååth & Arnebrant, 1994 ; Fritze *et al.*, 2000, 1995, 1994). On peut donc supposer que l'application de cendres aura un effet positif sur l'activité microbienne et conduira potentiellement à un changement de structure de la communauté microbienne en favorisant les taxons avec un taux de croissance rapide ou une activité métabolique importante (Baath *et al.*, 1995 ; Fritze *et al.*, 2000 ; Frostegård *et al.*, 1993 ; Perkiömäki & Fritze, 2000).

4.5.Synthèse

En résumé, cette synthèse bibliographique montre que la réponse des biocénoses des sols à un export des rémanents et à un apport de cendres est très peu renseignée. On peut cependant noter que cette réponse est beaucoup plus étudiée en forêt boréale qu'en forêt tempérée. Cette différence dans le nombre d'études peut être due au statut juridique des cendres qui sont considérées comme un déchet et donc inutilisables en France contrairement à d'autres pays européens (Landmann & Nivet, 2014). De manière générale, il semblerait que le retrait de rémanents en systèmes boréaux entraîne une diminution importante de l'abondance et de la richesse taxonomique des biocénoses des sols (Arpin *et al.*, 1985 ; Bengtsson *et al.*, 1998, 1997 ; Brin *et al.*, 2010 ; Dighton *et al.*, 2012 ; Jonsell *et al.*, 2007 ;

Landmann & Nivet, 2014 ; Rousseau *et al.*, 2018 ; Smolander *et al.*, 2008 ; Vlug & Borden, 1973). L'effet d'un apport de cendres sur ces dernières est aussi peu renseigné que celui de l'exportation de matière organique. Cependant les quelques études sur le sujet, en forêt boréales, montrent des effets plutôt négatifs sur la diversité et l'abondance (Haimi *et al.*, 2000 ; Liiri *et al.*, 2007, 2002 ; Malmström *et al.*, 2009 ; Nieminen, 2008 ; Vlug & Borden, 1973; Wanner & Xylander, 2003). Ces impacts de l'apport de cendres sur les biocénoses des sols semblent être dus à une augmentation du pH. L'ajout de cendres crée, sur un sol acide, une augmentation du pH (Augusto *et al.*, 2008 ; Bramryd & Fransman, 1995 ; Fritze *et al.*, 1994 ; Majdi *et al.*, 2008 ; Reid & Watmough, 2014 ; Saarsalmi *et al.*, 2004). Or la forme d'humus mor, souvent présente dans les forêt boréales, est caractéristique d'un pH plus acide que celui des formes d'humus mull ou moder des forêts tempérées (Barbier *et al.*, 2008 ; Ponge, 2003). Ainsi, la réponse des systèmes forestiers tempérés aux cendres peut être différente de celle des écosystèmes boréaux. De plus, à notre connaissance, aucune étude ne met en regard, en forêt tempérée, un export de matière organique et un apport de cendres afin de compenser les pertes minérales induites par l'export de rémanents. Ainsi, le principe de compensation minérale en forêt tempérée et les interactions possibles entre les cendres et le rémanents reste une question ouverte.

5. Sites d'études

La revue de littérature présentée ci-dessus met clairement en lumière une absence de données relatives à la réponse des biocénoses des sols des écosystèmes forestiers tempérés à une augmentation de prélèvement de biomasses sous forme de rémanents et à une potentielle compensation par les cendres. Cette apport minéral de cendres a pour objectif de compenser l'export de matière organique partant avec les rémanents forestiers afin de conserver au maximum la fertilité minérale des sols. Afin de combler cette lacune bibliographique, le projet RESPIRE s'appuie sur un réseau de 18 placettes permanentes de 2 ha chacune (réseau MOS ; **M**atières **O**rganique des **S**ols), mis en place par l'INRA sur fonds propres (**B**iogéochimie des **E**cosystème **F**orestiers et **I**nteractions **a**rbres **M**icro-organismes) et l'aide de l'infrastructure ANAEE-S (**ANA**lysis and **E**xperimentation on **E**cosystem**S**) sur la manipulation de la matière organique des sols. Ce dispositif est installé en collaboration avec l'ONF et la forêt privée, et porte sur quatre essences dominant les massifs forestiers français (chênes sessile et pédonculé, douglas, hêtre) le long d'un gradient de vulnérabilité des

essences aux changements climatiques. Le dispositif inclut, en plus du contrôle et du prélèvement classique en terme de gestion des rémanents, une modalité s-WTH (simulate-Whole Tree Harvesting) pour pousser les écosystèmes à des dysfonctionnements majeurs et simuler un WTH (export de l'arbre entier avec branches et feuilles sur pieds), et une modalité remédiation aux prélèvements des rémanents par apport d'éléments minéraux sous forme de cendres. Ce réseau a été raisonné en fonction du contexte scientifique et technique actuel et vient compléter les grands réseaux existants à l'échelle internationale : le réseau scandinave (en Finlande, Suède, Norvège) en forêt boréale (Helmisaari *et al.*, 2011 – environ 40 ans de recul), le LTSP (**L**ong **T**erm **S**ite **P**roductivity) des Etats-Unis d'Amérique et du Canada (Ponder *et al.*, 2012 – 10 à 15 ans de recul) couvrant des peuplements en zones tempérée et boréale et enfin le réseau CIFOR en milieu tropical (Nambiar, 2008 – 20 ans de recul). Ces réseaux portent sur la manipulation des résidus d'exploitation avant plantation et comportent, pour certains sites, des modalités de remédiation avec de la fertilisation ou de l'amendement. Les réseaux LTSP et CIFOR comportent en outre une modalité « sol-nu », et le LTSP des modalités relatives à l'intensité de tassement du sol. Le nouveau dispositif **M**atière **O**rganique des **S**ols (MOS) se distingue de ces trois grands réseaux par (i) un double gradient sol-climat à l'échelle de la France de façon à couvrir un niveau croissant de vulnérabilité des essences de production aux changements climatiques ; (ii) sa mise en place sur des peuplements d'âge de 15 à 50 ans selon les essences, de façon à se placer une dizaine d'années avant l'accroissement maximum en volume et être en mesure de suivre les effets des traitements sur 20 ans, soit 10 ans après cet accroissement maximum ; (iii) et enfin, sa modalité de remédiation qui porte sur un épandage des cendres (encore non testé sur un réseau de cette ampleur ; Saint-André *et al.*, 2018).

Cette thèse s'appuie sur dix sites forestiers du réseaux MOS situés dans la moitié Nord de la France. Ces sites sont composés des deux des essences les plus exploitées en France (*i.e. Fagus sylvatica, Quercus* sp., Tableau 2 et Figure 9). Les sites ont été sélectionnés par leur âges compris entre 30 et 60 ans).

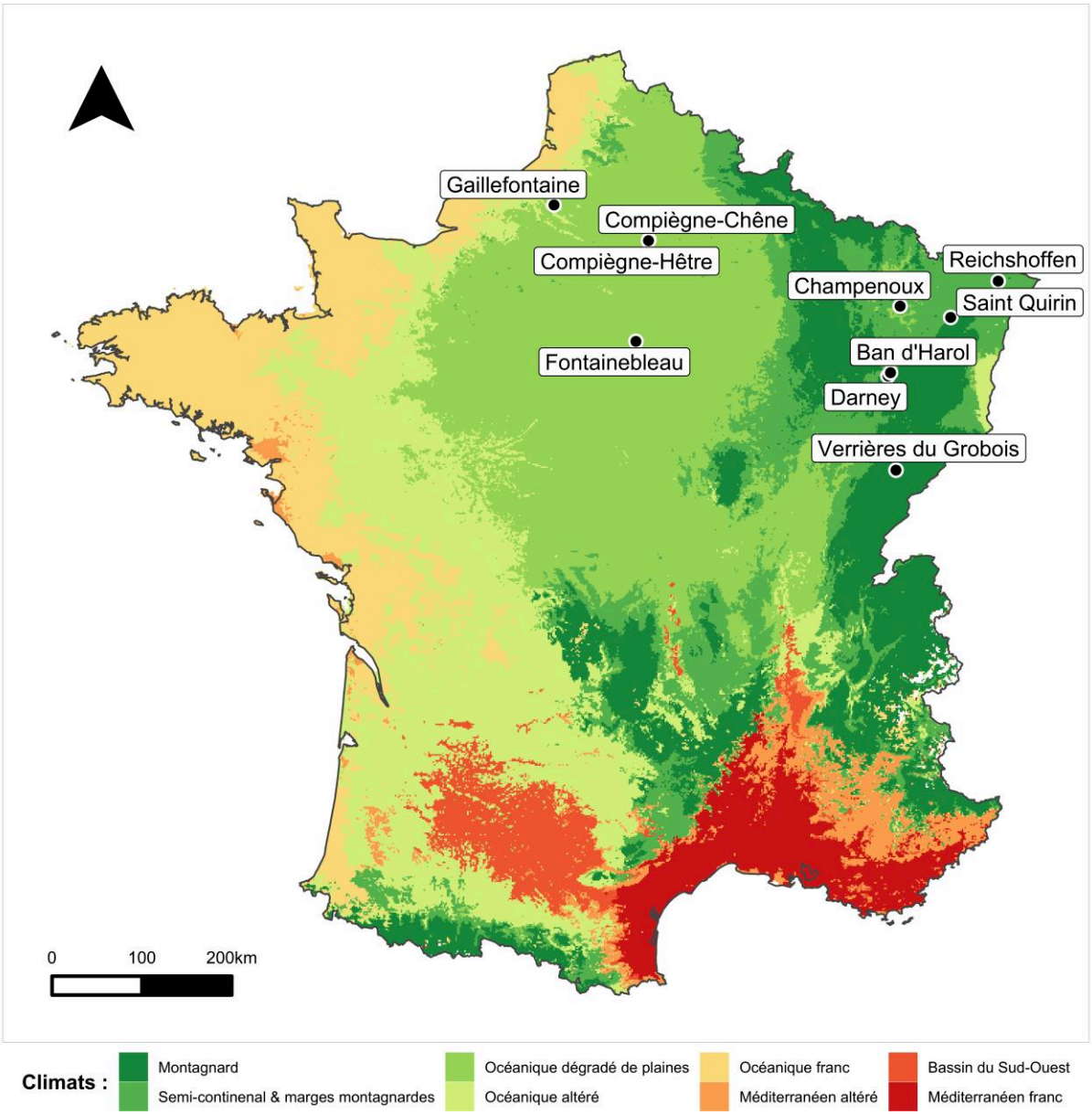


Figure 9 : Répartition des différents sites d'étude de la thèse suivant les contextes climatiques (Joly et al., 2010)

Tableau 2 : Résumé des principales caractéristiques des sites forestiers utilisés dans le design expérimental de la thèse. Les type de sols ont été définis en utilisant la base de référence mondiale des sols 2014 (FAO & IUSS, 2015), les formes d'humus selon Jabiol et al. (2009) et les contextes climatiques selon Joly et al. (2010).

Forêt	Age	Essences	Coordonnées GPS		Biomasse de rémanents forestiers ($t.ha^{-1}$)	Quantité de cendres appliquées ($t.ha^{-1}$)	Forme d'humus	Texture du sol	Type de sol	Climat
			dirN	dirE						
Ban d'Harol	30-35 ans	Hêtre	6783156,6	938890,7	20,2	1,8	Mesomull	Sablo-limoneuse	Stagnic dystric cambisols	Montagnard
Champenoux	40 ans	Chêne	6852020,9	945689,4	10,9	1,3	Eumull/mesomull	Argile/Limon	Dystric cambisols	Océanique dégradé de plaines
Compiègne	28-30 ans	Chêne	6915275	695541	5,0	1,0	Eumull/mesomull	Limono-sableuse	Eutric cambisols	Océanique dégradé de plaines
Compiègne	41 ans	Hêtre	6914427,8	695219,1	9,6	1,6	Eumull	Limono-sableuse	Stagnic luvisols	Océanique dégradé de plaines
Darney	30-40 ans	Hêtre	6779652,2	936520,6	14,2	1,5	Mesomull/dysmull	Limono-sableuse	Dystric cambisols	Montagnard
Fontainebleau	40 ans	Chêne	6810531,1	682549,1	5,9	1,4	Moder	Sableuse	Entic podzol	Océanique dégradé de plaines
Gaillefontaine	40 ans	Hêtre	6952055,8	602895,7	15,2	1,6	Eumull/mesomull	Limoneuse	Eutric cambisols	Océanique dégradé de plaines
Reichshoffen	40 ans	Chêne	6882801,7	1041673	7,0	1,9	Mesomull/dysmull	Limoneuse	Dystric cambisols	Semi continental & des marges montagnardes
Saint-Quirin	30-35 ans	Hêtre	6842790,2	996528,4	25,2	1,9	Mesomull/oligomull	Limono-sableuse	na	Semi continental & des marges montagnardes
Verrières du grobois	50-60 ans	Hêtre	6683071,0	948588,4	7,2	1,6	Eumull	Limoneuse	Dystric cambisols	Montagnard

Sur chaque site ont été délimitées 12 placettes expérimentales de 40 m x 40 m permettant la mises en place de trois réplicats des quatre modalités expérimentales suivantes (Akroume *et al.*, 2016 ; Figure 10) :

- 'C'(Témoin) : (équivalent à une gestion forestière conventionnelle) où seuls les résidus de coupe de diamètres supérieurs à 7 cm ont été exportés.
- 's-WTH' (simulation de Whole Tree Harvsting) : gestion où tous les rémanents (11 ± 4 $t.ha^{-1}$ en moyenne) et toute la litière (8 ± 2 $t.ha^{-1}$ en moyenne) ont été exportés manuellement ou avec des souffleuses. Cette modalité a pour objectif d'évaluer un scénario correspondant à une perturbation maximale poussant l'écosystème à un dysfonctionnement majeur afin de simuler un WTH (export de l'arbre entier avec branches et feuilles sur pieds). L'export de toute la matière organique vivante ou morte de la litière comprend aussi la faune du sol contenue dans cette dernière.

- ‘REX’ (Rémanents forestiers EXportés) : gestion où tous les rémanents forestiers (branches de diamètre inférieur à 7 cm) ont été manuellement exportés. La quantité de rémanents exportés correspond en moyenne à 11 ± 4 $t.ha^{-1}$.
- ‘Ash’ (Apports de cendres) : gestion où tous les rémanents ont été exportés manuellement, puis un apport de matière minérale sous forme de cendres a été effectué. L’apport de cendres (en moyenne 1,48 ± 0,23 $t.ha^{-1}$) a été fait de manière à compenser les éléments minéraux exportés avec les rémanents. La compensation minérale a été effectué uniquement sur le Phosphore, la Potassium, le Calcium et le Magnésium.

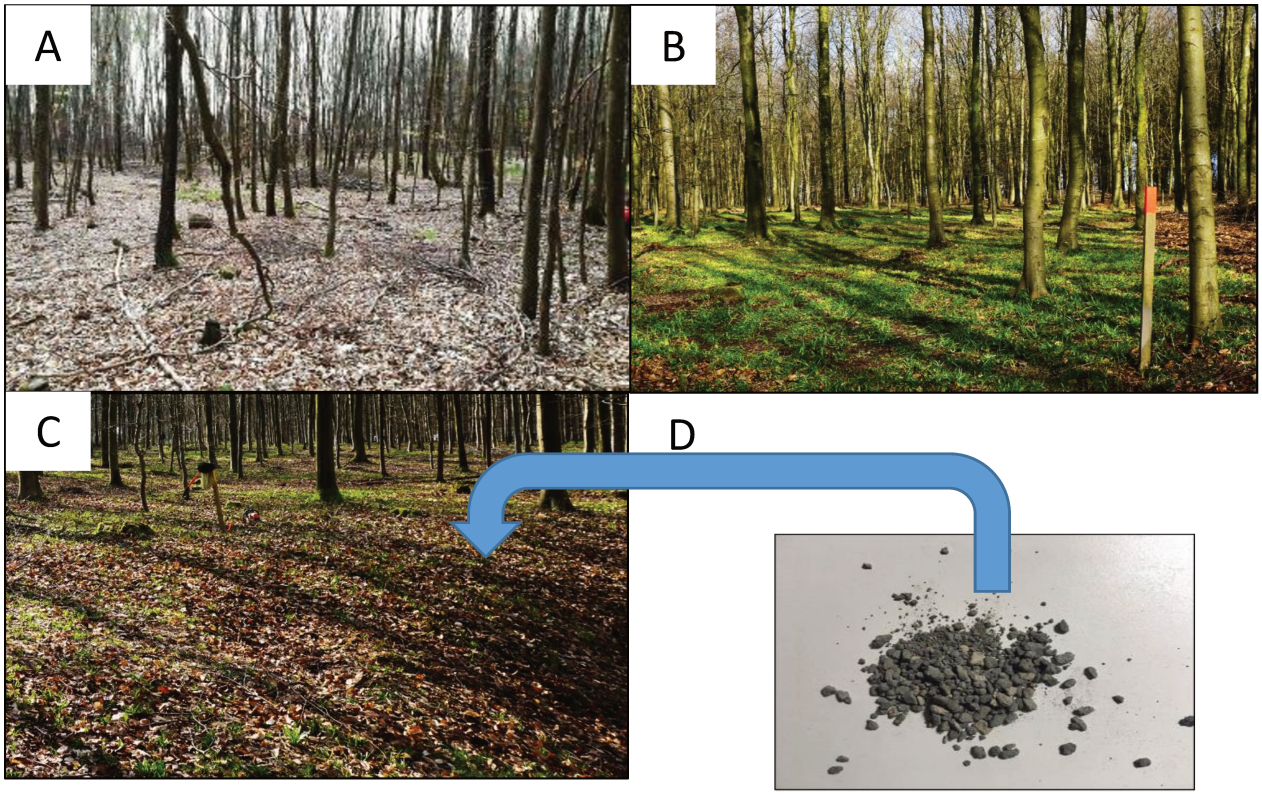


Figure 10 : Modalités mises en place en 3 réplicats sur chacun des sites. A : traitement ‘C’ : gestion conventionnelle ; B : traitement ‘s-WTH’: retrait de l’intégralité des rémanents et de la litière ; C : traitement ‘REX’ : retrait des rémanents forestiers (résidus ligneux de diamètre inférieur à 7 cm) ; et D : traitement ‘Ash’ : retrait des rémanents forestiers avec compensation minérale par cendres.

6. Objectifs et hypothèses de la thèse

Cette thèse fait donc partie intégrante du projet RESPIRE et a pour objectifs d'étudier les conséquences (i) d'un accroissement de l'export de biomasse ligneuse sous forme de rémanents forestiers et d'une compensation de cette exportation par un apport de matière minérale sous forme de cendres sur les biocénoses du sol dans différents contextes pédoclimatiques et (ii) la modification des interactions épigé-endogé dans un mésocosme face à un double gradient d'exportation de matière organique et d'apport de cendres. Ces objectifs ont été décomposés en trois grandes hypothèses afin d'étudier la réponse des différents groupes de la faune du sol (*i.e.* macro-, méso- microfaune), de la microflore et leurs interactions avec l'étage herbacé et la chimie des sols.

6.1. Partie 1 : Réponse de la macrofaune à un retrait de la totalité de la matière organique de surface

H1 : Dans un contexte climatique unique, le retrait de la totalité de la matière organique de surface entraîne des impacts négatifs sur la macrofaune et ces impacts croissent avec le temps

La première grande partie de ce travail porte sur la macrofaune en se focalisant uniquement sur quatre sites d'études sur pour comparer la dynamique sur trois ans de la réponse de la macrofaune entre (i) une gestion forestière conventionnelle et (ii) un export de la totalité des retombées matières organiques de surface (simulation du Whole Tree Harvesting). Dans cette partie, le nombre de sites a été restreint à quatre, localisés dans un même contexte climatique afin d'observer la réponse de la macrofaune en fonction des essences et du temps écoulé depuis la perturbation. Cette partie se décompose en trois sous-hypothèses qui ont été testées dans le chapitre 1.

- H1.1 : « L'exportation de la totalité de la matière organique de surface entraîne une diminution de l'abondance de la majorité des taxons de macrofaune. »
- H1.2 : « L'amplitude de cette diminution est variable en fonction des taxons, des essences ligneuses (hêtre ou chêne) et du temps. »
- H1.3 : « Des espèces bioindicatrices de ces impacts peuvent être définies à court et moyen termes. »

6.2. Partie 2 : Réponse des assemblages de macrofaune et mésofaune à un retrait partiel ou total de la matière organique de surface et à un ajout de cendres

H2 : Le retrait total ou partiel de la matière organique entraîne des impacts négatifs, quel que soit le contexte pédoclimatique, sur les assemblages des taxons de la macrofaune et de la mésofaune qui ne sont pas compensés par une compensation minérale sous forme de cendres.

Cette seconde partie visait dans un premier temps à extrapoler les résultats de la première partie à l'échelle de plusieurs contextes pédoclimatiques différents, puis à étudier dans un second temps les effets d'un prélèvement partiel de la matière organique (uniquement les rémanents forestiers) comparativement aux effets d'un prélèvement total (s-WTH). Elle visait enfin à appréhender les effets d'une compensation de la matière organique exportée sous forme de rémanents forestiers, par un apport de matière minérale sous forme de cendres sur la macro- et la mésofaune.

Afin de répondre au mieux à cette hypothèse, les réponses de la macro et mésofaune ont été étudiées séparément. Premièrement, ces quatre sous-hypothèses relatives à la macrofaune ont été testées dans le chapitre 2 :

- H2.1 : « Le retrait partiel ou total de la matière organique diminue la diversité et l'abondance de la macrofaune du sol. »
- H2.2 : « Un apport de matière minérale sous forme de cendres ne compense pas l'effet du retrait. »
- H.2.3 : « Les essences dominantes et le contexte climatique ont une importance dans l'amplitude des réponses de la macrofaune. »
- H2.4 : eDes espèces indicatrices de ces différentes pratiques expérimentales sont identifiables à l'échelle du réseau de sites expérimentaux (grand-quart Nord-Est de la France). »

Puis, ces trois sous-hypothèses relatives à la mésofaune ont ensuite été testées dans le chapitre 3 :

- H2.5 : « Le retrait des rémanents a un impact négatif sur la structure et l'assemblage de la mésofaune qui n'est pas compensé par un apport de cendres. »

- H2.6 : « L'amplitude des effets varie suivant les essences dominantes. »
- H.2.7 : « Certaines espèces peuvent être considérées comme bioindicatrices des perturbations entraînées par la gestion des rémanents et les apports de cendres. »

6.3. Partie 3 : Réponse en mésocosme des biocénoses de l'interface sol-végétation un à double gradient de matière organiques et de cendres

H3 : La réponse des biocénoses de l'interface sol-végétation est liée à la quantité de matière organique exportée, à la quantité de matière minérale apportée et fonction du contexte édaphique.

La dernière partie de cette étude portait sur l'effet d'un double gradient d'export de matière organique et de compensation minérale sur différentes composantes de l'interface sol-végétation (*i.e.* chimie des sols, biologie des sols, strate herbacée) en fonction du type de sol (acide ou neutre). Afin d'étudier cette problématique, une expérimentation *ex situ* en mésocosme a été mise en place pour tester, en conditions partiellement contrôlées, la réponse de ces différentes composantes et leurs interactions lors du retrait des rémanents et d'une compensation minérale sous forme de cendres. Cette partie se décomposait en trois sous-hypothèses qui ont été testées dans le chapitre 4 :

- H3.1 : « La flore, la macrofaune, la mésofaune et la fertilité chimique des sols sont négativement impactées par l'export de matière organique. »
- H3.2 : « L'apport de cendres ne compense pas les effets de l'exportation de matière organique sur la flore, la macrofaune, la mésofaune et la chimie des sols. »
- H3.3 : « Les propriétés chimiques initiales du sol (pH, taux de saturation, capacité d'échange cationique) peuvent moduler l'impact de l'exportation de rémanents et d'un apport de cendres. »

Partie 1 : Réponse de la macrofaune à un retrait de la totalité de la matière organique de surface

Chapitre 1

Soil fauna as bioindicators of organic matter export in temperate forests

Authors : François Elie[1], Lucie Vincenot[1], Thierry Berthe[2], Edouard Quibel[1], Bernhard Zeller[3], Laurent Saint-André[3], Matthieu Normand[1], Matthieu Chauvat[1], Michaël Aubert[1]

Affiliations : [1]Normandie Univ, UNIROUEN, IRSTEA, ECODIV, 76000 Rouen, France ; [2]Normandie Univ, UNIROUEN, CNRS, Morphodynamique Continentale et Côtière, 76000 Rouen, France ; [3]INRA, UR 1138 Biogéochimie des Ecosystèmes Forestiers, Route d'Amance, 54280 Champenoux, France.

Keywords: Soil macrofauna, Bioindicators, Organic matter export, Forest management, Bioenergy, Forest disturbance.

1. Introduction

According to the International Energy Agency (IEA), fossil fuel represents, in 2015, 85% of world energy consumption. However, fossil fuel use generates high CO_2 emission and thus is one of the drivers of global change (Murphy and Hall, 2011). Increasing and promoting the use of alternative renewables energies with low greenhouse gas emission rates is thus becoming an emergency in order to attenuate global climate change and its effects. The Paris Agreement concluding the United Nations Framework Convention on Climate Change (COP21) was ratified in 2015 by 175 countries thus committed to decrease their fossil carbon (C) emissions. Translated in the European law by the European Directory on Climate and Energy (2012/27/UE), the Paris Agreement defined three aims by 2020 (as compared to 2007 indicators): i) a 20-per-cent increase of renewable energy sources shared in the European energetic mix, ii) a 20-per-cent decrease of CO_2 emissions, and iii) a 20-per-cent increase of energetic efficiency. In order to reach these aims, French forests, covering 16 millions of hectares, are seen as an important asset for future C management. Carbon management in French forests is designed following three processes: sequestration (C stocking in forest soil

and biomass); C stocking in woody products; and substitution (replacement of C-dependent services by C-free services).

Aiming for energetic substitution or renewable for fossil fuels, an identified solution is to increase logging; for instance, the official aim for national French forest production is of 12 million m^3 by 2026 (Governmental decree N°2017-155, published 8 Feb. 2017). One way to harvest more timber would be to increase harvested areas, but 12 % of forest stands are not exploitable because of physically limited access. An alternative way is to increase the efficiency of biomass exportation, for instance by exporting logging residues as fuel for bioenergy (Nitterus *et al.*, 2004). Logging residues, with a diameter smaller than 7 cm, are usually discarded on the forest floor to preserve soil fertility and biodiversity and they can represent up to 8 $m^3.ha^{-1}$ (Egnell, 2011; Lassauce *et al.*, 2012). The alternative Whole Tree Harvesting (WTH) process is based instead on the export of logging residues and foliage along with the trunk.

Applying WTH may modify ecosystem processes, as it diminishes for example the amount of organic material entering the soil food web and potentially mineralized to be available for plant uptake. The impacts of WTH or Organic Matter (OM) export on soil macrofaunal diversity are poorly known (Gunnarsson *et al.*, 2004). Soil macrofauna – *i.e.* soil fauna larger than 2 mm (Swift, 1979), are involved in forest ecosystem functioning through numerous chemical, physical and biological processes and multiple interactions with other organisms. Thus, abundance, diversity and taxonomic assemblages of soil macrofauna may reflect ecological change at the ecosystem scale. In boreal forests for instance, macrofaunal communities are negatively impacted in composition and abundance by litter and coarse woody debris removal (Bengtsson, 2002; Bengtsson *et al.*, 1998; Gunnarsson *et al.*, 2004; Lassauce *et al.*, 2011; Ober and DeGroote, 2011; Work *et al.*, 2013). Yet in temperate forests, the impact of increased OM export on soil macrofauna is still scarcely studied (Lassauce *et al.*, 2012). Also, there is no common pattern of response but a strong variability among studies related to pedoclimatic context, tree species, or taxa studied, e.g. David *et al.* (1991) and Jordan *et al.* (2000) focusing on earthworms**,** Bouget *et al.* (2012) and Nitterus *et al.* (2004) comparing coniferous and deciduous stands. Furthermore, the multiple functions of soil macrofauna in soil contributes to their sensitivity to changes in land use, making this faunal group a suitable candidate as bioindicator of soil health status (Yan *et al.*, 2012). Bioindicators

are defined as biological processes, taxa, or communities used to assess the quality of the environment and its changes over time (Holt and Miller, 2010).

The present study thus aimed at characterizing the triennial response of soil macrofauna to OM export in temperate deciduous forests under contrasted dominant vegetation (beech or oak monoculture), on four experimental forests where WTH conditions were simulated and compared to a control treatment. We tested the hypothesis that an increase in OM export leads to a decrease in abundance of many taxa of macrofauna (David *et al.*, 1991) but the amplitude of the response varies between taxa (David *et al.*, 1993; Jonsell, 2008), tree species and times (Nitterus *et al.*, 2004). Also, this study aimed at detecting macrofaunal bioindicators of OM export in temperate forests.

2. Material and methods

2.1.Sampling sites

Four stands comes from "Matière Organique des Sols (MOS)" network describe by (Akroume *et al.*, 2016) were studies. Each stands corresponds to a forests located in northeastern France: Reichshoffen (GPS coordinates: N = 6882801,68; E = 1041673,38), Champenoux (N = 6852020,92; E = 945689,364), Darney (N = 6779652,205; E = 936520,613) and Verrières-du-Grobois (N = 6683070,99; E = 948588,35), either dominated by oak (*Quercus* spp.) at Reichshoffen and Champenoux or by beech (*Fagus sylvatica* L.) at Darney and Verrières-du-Grobois. For all stands, the humus form was a mesomull (Jabiol *et al.*, 2009) , and the soil type a dystric cambisol according to the World Reference Base for Soil (FAO and IUSS, 2015). All stands were 30- to 60-years old, and had been thinned conventionally once between 2012 and 2014, before the setting up of experimental network in 2014 (Akroume *et al.*, 2016).

In order to test the effects of OM export on soil macrofauna, two experimental treatments were set up in each stand and yearly maintained since 2014. In Control treatment (equivalent to conventional French forest management), only logging residues over 7 cm diameter were exported. In treatment RL (exported Residues and Litter simulating WTH management), all logging residues as well as total litter were exported manually or with a leaf blower, leaving bare forest soil. This RL treatment was used to evaluate a scenario corresponding to a maximal disturbance, that is an export of all dead and alive organic matter of the litter layers comprising the soil fauna living inside it. This treatment is thought to heavily

impact many ecosystem features and properties. It allows to identify the most vulnerable functional groups or taxa and to test the resilience or resistance of the ecosystem at the end of the RL treatment. Mean exported biomass was 11 ± 4 t/ha for logging residues and 8 ± 3 t/ha for litter (Table 3). Each treatment was triplicated, with a total of six experimental plots per stand. Plots (40 m x 40 m) were isolated from each other by 4 m-wide buffer corridors. Three sampling areas per plot and per years were defined following its diagonal in order to take spatial heterogeneity into account in the sampling scheme.

Table 3 :Description of the four study site parameters with soil type, tree species mean litter and logging residue biomass (mean ± standard deviation) export in RL stands (litter and logging residue export), n=3.

Site	GPS coordinates	Soil	Tree species	Litter biomass (t/ha)	Logging residue biomass (t/ha)
Champenoux	N = 6852020,92; E = 945689,364	Dystric cambisol	Quercus sp.	5.50 ± 0.13	10.94 ± 1.11
Darney	N = 6779652,205; E = 936520,613	Dystric cambisol	Fagus sylvatica	12.41 ± 2.36	14.24 ± 7.45
Reichshoffen	N = 6882801,68; E = 1041673,38	Dystric cambisol	Quercus sp.	6.49 ± 1.22	15.21 ± 4.98
Verrières	N = 6683070,99; E = 948588,35	Dystric cambisol	Fagus sylvatica	7.45 ± 1.60	7.22 ± 0.70

2.2.Sampling of macrofauna

Sampling campaigns were repeated three times (12, 30 and 36 months after setting up the experimental trial) in order to follow the response kinetics of soil fauna communities to OM export. In order to compare the same layers, only organic-mineral layers were sampled in each treatment, because organic humus layers of RL plots were exported. On each sampling area, one block (0.25 m x 0.25 m x 0.25 m) of soil was dug out and placed in a tray, where macrofauna was hand-sorted during 30 minutes. Specimens were stored in ethanol (70%) until identification in the laboratory following the procedure by David *et al.* (1991).

All specimens were identified in the laboratory using a microscope or a stereoscopic magnifier, following morphological identification keys for adult beetles, centipedes, millipedes, insect larvae, woodlice, spiders, and earthworms(Auber, 1999; Barber, 2008; Brolemann, 1935; Dubs and Garcin, 2002; Hopkins, 1991; Sherlock, 2012; Walters-Jones, 1989, respectively). Morphological criteria allowed the identification of adult beetles, centipedes, woodlice and earthworms to species level, while spiders and millipedes were identified to the family, and insect larvae to the order level. Based on morphological criteria, each specimen was also classified into a trophic group: predator, detritivore or omnivore according to bibliography.

2.3.Statistical analyses

For each stand and within each year, difference of abundance between control and RL was calculated by pooling the three replicate plots for each treatment.

All statistical analyses were performed in R (R Core Team, 2014) with packages vegan (v.2.5-1, Oksanen *et al.*, 2017) labdsv (v1.8-0, Robert, 2016) and lme4 (v1.1-13, Bates *et al.*, 2015). In order to analyze soil faunal responses to increased OM export, three analytical approaches were performed, from the highest to the finest taxonomic levels.

First, univariate statistical analyses with a regression method were used to assess the effect of OM export on total abundance, taxonomic order richness and soil macrofauna community structure, with taxonomic precision at the order level. Four models were tested to investigate the effects of treatment, tree species identity and time since the beginning of

the experiment on the three faunal metrics (Table 4). As the study focuses on OM export, treatments effect was always considered as a fixed variable in all models. Tree species and time were considered as fixed or random variables, depending on the model. The most parsimonious model was chosen using AIC criterion, based on maximum likelihood (Snipes and Taylor, 2014).

The second analytical approach focused on the abundance of each finest taxonomic level with an analysis of similarity (ANOSIM)**.** A percentage of similarity (SIMPER; Clarke, 1993) was then calculated as follows:

$$SIM_i = (|N_{ij}| - |N_{ik}|)/\sum (N_{ij} + N_{ik}),$$

where SIM_i is the SIMPER value of taxonomic group i, N is the mean abundance of taxonomic group i, and j and k are the treatments to be compared.

The third analytical approach focused on identifying soil fauna bioindicators of OM export. IndVal is a compound percentage corresponding to the suitability of each taxon as a bioindicator of OM export (Dufrêne and Legendre, 1997; equation 1). The calculation of the IndVal value combines measures of specificity and fidelity of a taxon to a treatment (equations 2 and 3) as follows:

(eq. 1) $IndVal_{ij} = A_{ij} \times B_{ij} \times 100$

(eq. 2) Specificity: $A_{ij} = N_{individuals ij} / N_{individuals i}$

(eq. 3) Fidelity: $B_{ij} = N_{treatments ij} / N_{treatments j}$

Where $IndVal_{ij}$ is the indicator value of taxon i for treatment j. In equation 2, $N_{individuals ij}$ is the mean number of individuals of taxon i across treatment j, while $N_{individuals i}$ is the sum of the mean numbers of individuals of taxon i over all treatments. In equation 3, $N_{treatments ij}$ is the number of samples in treatment j where taxon i is present, while $N_{treatments j}$ is the total number of samples in treatment j. The threshold for selecting a taxon as bioindicator for a treatment is an IndVal value greater than 70% (McGeoch *et al.*, 2002).

Table 4: Description of model tested to fit abundance, diversity and community composition with treatment (organic matter export), tree species (Quercus sp or Fagus sylvatica) and time (12, 30 and 36 months after the setting up of the experiment). The best model was selected with AIC criterion.

Model	Regression type	Fixed effect variables	Random effect
Model 1	LM[a]	Treatments, tree species and time	
Model 2	GLM[b]	Treatments and tree species	Time
Model 3	GLM[b]	Treatments and time	Tree species
Model 4	GLM[b]	Treatments	Tree species and time

[a]LM: Linear Model; [b]GLM: General Linear Mixed model

3. Results

For all results, our experimental scheme did not allow us to disentangle the effect of tree identity from the effect of environmental parameters. In total, 2698 specimens belonging to 21 orders were identified with morphological criteria. All detritivores and Lithobiomorpha were identified at species level (except millipedes at sub-order level), whereas spiders were identified at family and insect larvae at order level. Abundance of macrofaunal community in litter of control plot was 186 ± 25 individual/m², and did not vary with tree identity nor ecological context. Conversely, taxonomic richness at the family level varied with tree identity, with a total of 23 families identified on beech stands and 16 families on oak stands. Comparing litter and soil communities showed that Isopoda were present only in litter layers, hence the export of litter led to complete exportation of Isopoda.

In the following analyses, only macrofaunal communities of the 0-25 cm of topsoil were studied since no litter layer remained on the RL plots.

Regression models were used to investigate the respective effects of treatment, tree identity and sampling year on total abundance, taxonomic richness and structure of macrofaunal community at the order level (Table 4). Over all orders, GLM model 2 was the best, where treatment × tree species explained 35 % and 25% of total abundance and richness

variation, respectively, whereas the contribution of sampling year was negligible (Table 5). Considering only predators, the best model was again GLM model 2, where treatments explained 30 % of abundance variation. For detritivores taxa, GLM model 2 explained 16% of abundance variation. Overall, OM export significantly explained the variation of abundance of all predator orders and six (over ten) detritivore orders (Collembola, Haplotaxida, Diplura, Isopoda, Iulida, and Lepidoptera; Table 5).

*Table 5 : Summary of statistical results for the effects of treatment (organic matter export), tree species (*Quercus *spp. or* Fagus sylvatica*) and time (12, 30 and 36 months after setting up of experiment) on total macrofaunal richness and abundance, predator and detritivore abundance and each order abundance. Only the best model was shown, n=6.*

	Model	df	R^2	Treatment effect		Tree species effect		Treatment species interaction		Time effect		Treatment time interaction	
				F/χ^2	p-value	F/χ^2	p-value	F/χ^2	p-value	F/χ^2	p-value	F/χ^2	p-value
Richness	**2**	**6**	**0.35**	**χ^2=42.87**	**<0.001**	**χ^2= 7.37**	**<0.01**	**χ^2= 0.02**	**N.S.**				
Abundance	**2**	**6**	**0.25**	**χ^2= 16.09**	**<0.001**	**χ^2= 9.27**	**<0.01**	**χ^2= 0.89**	**N.S.**				
Predators	**2**	**6**	**0.3**	**χ^2= 30.99**	**<0.001**	**χ^2= 0.11**	**N.S.**	**χ^2= 0.41**	**N.S.**				
Chordematida	**1**	**9**	**0.36**	**F=4.57**	**<0.05**	**F=4.57**	**<0.05**	**F=4.57**	**<0.05**	**F=6.85**	**<0.05**	**F= 6.85**	**<0,05**
Dermaptera	**1**	**9**	**0.34**	**F= 3.76**	**<0.1**	**F= 3.76**	**<0.1**	**F= 3.76**	**<0.05**	**F= 5.64**	**<0.05**	**F= 5.64**	**<0,05**
Litobiomorpha	**2**	**6**	**0.3**	**χ^2= 24.86**	**<0.001**	**χ^2= 3.97**	**<0.05**	**χ^2= 3.04**	**<0.1**				
Geophilomorpha	3	6	0.17	χ^2= 8.53	<0.01					χ^2= 4.76	<0.05	F= 1.28	N.S.
Aranea	2	6	0.12	χ^2= 6.43	<0.01	χ^2= 3.62	<0.1						
Scolopendromorpha	4	5	0.08	χ^2= 7.15	<0.01								
Omnivores	2	6	0.17	χ^2= 10.61	<0.01	χ^2= 9.50	<0.01	χ^2= 0.62	N.S.				
Coleoptera	2	6	0.18	χ^2= 11.65	<0.001	χ^2= 7.80	<0.01	χ^2= 0.70	N.S.				
Blattodea	1	9	0.12	F= 1.03	N.S.	F= 1.03	N.S.	F= 1.03	N.S.	F=1.54	N.S.	F= 1.54	N.S.
Hymenoptera	3	6	0.1	χ^2= 2.19	N.S.					χ^2= 3.29	<0.1	χ^2= 3.29	<0,05
Embioptera	1	9	0.03	F= 1.03	N.S.	F= 1.03	N.S.	F= 1.03	N.S.	F= 1.54	N.S.	F= 1.54	N.S.
Detritivores	2	6	0.16	χ^2= 6.25	<0.01	χ^2= 6.57	<0.05	χ^2= 1.04	N.S.				
Lepidoptera	**1**	**9**	**0.32**	**F= 4.57**	**<0.05**	**F= 4.57**	**<0.05**	**F= 4.57**	**<0.05**	**F= 6.85**	**<0.05**	**F= 6.85**	**<0,05**
Diplura	**1**	**9**	**0.29**	**F= 2.95**	**<0.1**	**F= 2.95**	**<0.1**	**F= 2.95**	**<0.1**	**F= 4.42**	**<0.05**	**F= 4.42**	**<0,05**
Iulida	3	6	0.16	χ^2= 4.77	<0.05					χ^2= 7.16	<0.01	χ^2= 2.58	<0,1
Haplotaxida	2	6	0.13	χ^2= 4.10	<0.05	χ^2= 6.19	<0.05	χ^2= 0.75	N.S.				
Isopoda	3	6	0.11	χ^2= 4.08	<0.05					χ^2= 2.72	<0.1	χ^2= 2.72	<0,1
Polyphaga	1	9	0.04	χ^2=1	N.S.	χ^2=1	N.S.	χ^2=1	N.S.				
Polydesmida	1	9	0.03	F= 1.03	N.S.	F= 1.03	N.S.	F= 1.03	N.S.	F= 1.54	N.S.	F= 1.54	N.S.
Opiliones	1	9	0.03	F= 1.03	N.S.	F= 1.03	N.S.	F= 1.03	N.S.	F= 1.54	N.S.	F= 1.54	N.S.
Collembola	2	6	0.03	χ^2=3.09	<0.1	χ^2= 0	N.S.	χ^2= 0	N.S.				
Diptera	2	6	0.03	χ^2= 1.98	N.S.	χ^2= 0.36	N.S.	χ^2= 1.01	N.S.				
Stylommatophora	1	9	0.03	F= 1.03	N.S.	F= 1.03	N.S.	F= 1.03	N.S.	F= 1.54	N.S.	F= 1.54	N.S.

df: degree of freedom
F and χ^2: statistic of the best model
N.S.: non-significant
Model 1: Linear Model (LM) with treatment, tree species and time as co-variables
Model 2: General Linear Mixed model (GLM) with treatments and tree species in fixed and time in random effect
Model 3: GLM with treatment and time in fixed and tree species in random effect
Model 4: GLM with treatment in fixed and tree species and time in random effect
Bold: model fit more than 25% of variations

*Table 6 : Summary of the effects of treatment (organic matter export), tree species (*Quercus *spp. or* Fagus sylvatica*) and time after the disturbance (12, 30 and 36 months) on each macrofaunal taxon abundance. Differences between abundances were tested by SIMPER analysis with 9999 permutations. Then IndVal method was used to highlighted bioindicator taxa. Only significant results of SIMPER analysis were shown, n=6.*

Tree identity per time	Taxa	Mean abundance RL	Mean abundance C	Significance threshold	IndVal value	Trophic group
Oak 12 months	**Craspedosomatidae**	**0 ± 0**	**5.84 ± 0.97**	**<0.010**	**66%**	**Detritivore**
	Allolobophora chlorotica	0 ± 0	8 ± 2.23	<0.100		Detritivore
	Lepidoptera	2.66 ± 0.48	0 ± 0	<0.100		Detritivore
Oak 36 months	*Aporrectodea caliginosa*	0 ± 0	1.77 ± 0.45	<0.050		Detritivore
	Diachromus germanus	0 ± 0	1.77 ± 0.45	<0.050		Detritivore
	Lumbricus rubellus	0 ± 0	2.66 ± 0.74	<0.050		Detritivore
	Apterygida media	0 ± 0	2.66 ± 0.74	<0.050		Predator
	Clubionidae sp	0 ± 0	1.77 ± 0.45	<0.050		Predator
	Mycetophilidae larvae	1.77 ± 0.72	3.55 ±0 .72	<0.100		Predator
	Tenebrionidae larvae	0 ± 0	2.66 ± 0.48	<0.050		Predator
	Lithobius sp. (young)	0 ± 0	4.44 ± 1.42	<0.050		Predator
Beech 12 months	Lumbricus (young)	23.11 ± 5.23	48.88 ± 8.57	<0.100		Detritivore
	Enchytraeidae	0 ± 0	0.88 ± 0.36	<0.010		Detritivore
	Sphaeridium scarabeoides	1 ± 0	0.88 ± 0.37	<0.010		Detritivore
	Cyclorrhapha larvae	**0 ± 0**	**3.55 ± 0.45**	**<0.050**	**66%**	**Predator**
	Lithobius borealis	**0 ± 0**	**6.22 ± 1.03**	**<0.010**	**66%**	**Predator**
	Lamyctes emarginatus	2.66 ± 0.74	0 ± 0	<0.100		Predator
	Lithobius lucifugus	0 ± 0	0.88 ± 0.36	<0.010		Predator
	Philoscidae	0 ± 0	0.88 ± 0.36	<0.010		Predator
	Segestridae	1.77 ± 0.45	0.88 ± 0.36	<0.10		Predator
	Staphylinoidae	2.66 ± 0.74	8 ± 1.34	<0.050		Predator
	Strigamia accuminata	0 ± 0	0.88 ± 0.36	<0.010		Predator
Beech 36 months	*Abax parallelus*	0 ± 0	0.88 ± 0.36	<0.001		Detritivore
	Campodea fragilis	0 ± 0	4.44 ± 1.03	<0.001		Detritivore
	Satchellius mammalis	0 ± 0	0.88 ± 0.36	<0.001		Detritivore
	Agelenidae sp	0 ± 0	1.77 ± 0.45	<0.001		Predator
	Cryptops hortensis	0 ± 0	1.77 ± 0.45	<0.050		Predator
	Dignathodon microcephalum	1.77 ± 0.45	6.22 ± 1.03	<0.050		Predator
	Anisopidae larvae	0 ± 0	0.88 ± 0.36	<0.001		Predator
	Elateridae larvae	**5.33 ± 1.37**	**15.11 ± 0.87**	<0.050	**70%**	**Predator**
	Scarabeoidea larvae	0 ± 0	0.88 ± 0.36	<0.001		Predator
	Lithobius borealis	**0 ± 0**	**7.28 ± 1.04**	**<0.001**	**66%**	**Predator**
	Lithobius calcaratus	0 ± 0	0.88 ± 0.36	<0.001		Predator
	Lithobius erythrocephalus	0 ± 0	0.88 ± 0.36	<0.001		Predator
	Geophilomorpha sp	0 ± 0	1.77 ± 0.45	<0.1		Predator
	Xantholinus sp	0 ± 0	1.77 ± 0.45	<0.05		Predator

In bold: taxa with significant IndVal values. 'RL': treatment where logging residue and litter were exported; 'C': Control treatment. Significance threshold: p-value of analysis of similarity percentage with 9999 permutations. IndVal value: result of the IndVal method.

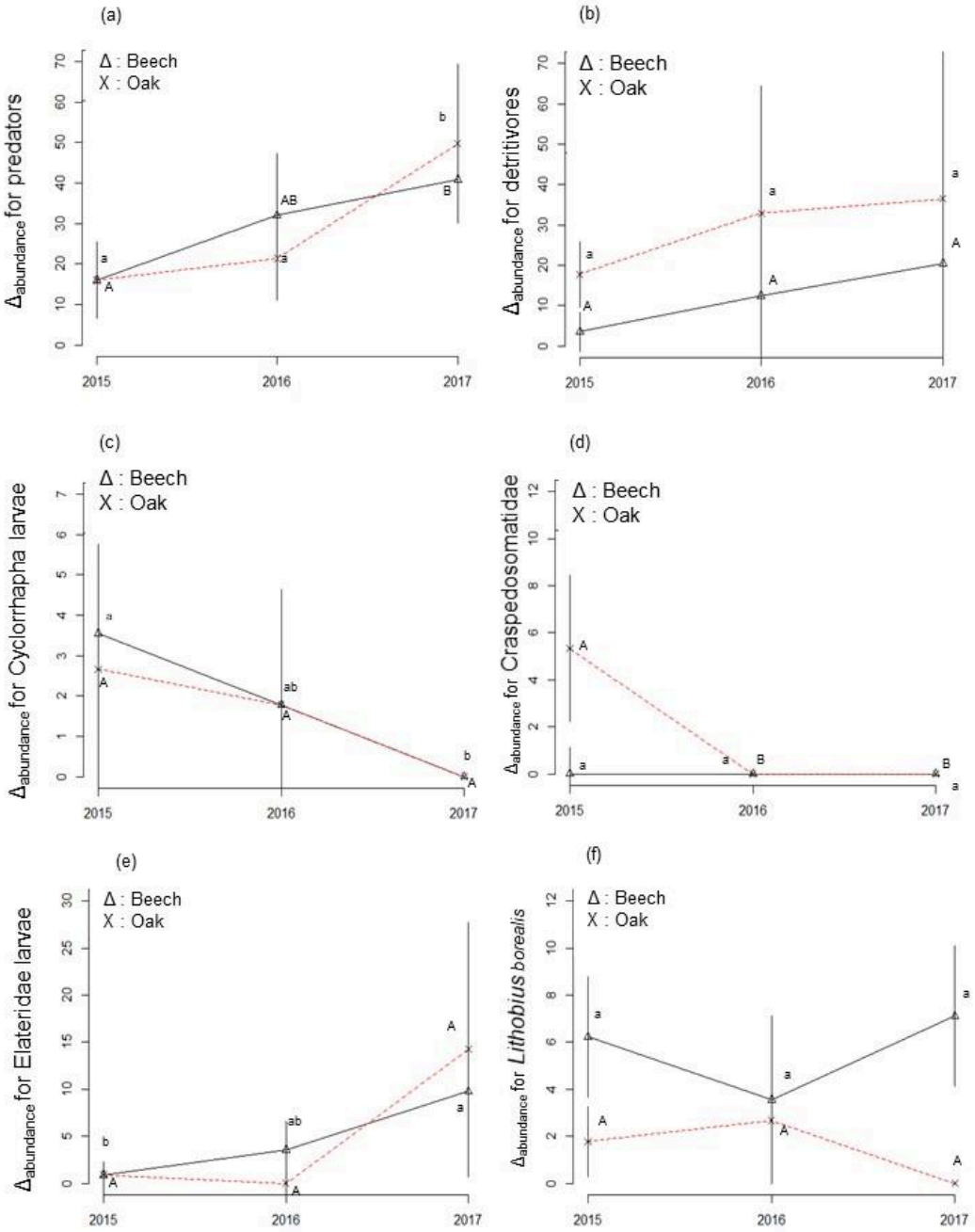


*Figure 11 : Effect of tree species (*Quercus *spp. or* Fagus sylvatica*) and time after the disturbance (12 months = 2015; 30 months = 2016; 36 months = 2017) on Δ abundance for (a) macropredators, (b) macrodetritivores, (c) Cyclorrapha larvae, (d) Craspedosomatidae, (e) Elateridae larvae, (f) L. borealis, n=6. Calculation of Δabundance was Δabundance = Mean abundance over 3 control plots – Mean abundance over 3 RL plots. Letters indicate significant differences between years (Kruskal-Wallis test, α=0.05); uppercase for beech stands and lowercase for oak stands. Crosses: Oak stands; triangles: Beech stands.*

Abundance responses to treatment, sampling time and tree species were further investigated at the finest taxonomic level. Analysis of similarity (SIMPER) was performed only for sampling years 2015 and 2017. The particularly dry climatic conditions in Autumn 2016 lead to a decrease of the global macrofaunal abundance in the oak stand. The different responses between tree species may be due to the different geographical situation of beech and oak stands, that can explain the absence of responses of soil community to the treatments.

Over all stands, OM export did not impact abundance for 7 detritivore taxa and 20 predator taxa (Table 6)**.** For 33 other taxa the abundance decreased from control to RL plots. For detritivores, the same number of taxa was impacted in 2015 and 2017 (6 taxa over 17 in 2015 and over 19 in 2017) but taxa impacted in the short term (12 months) differed from taxa impacted in longer term (36 months) (Table 6). For predators, the number of taxa showing a decrease in mean abundance increased from 8 (over 23) in 2015 to 15 (over 42) in 2017 (Table 6).

Responses of soil faunal abundance to OM export were contrasted between tree species and years. In oak stands, the number of impacted taxa increased from 3 in 2015 to 9 in 2017 while in beech stands, its increased from 11 in 2015 to 14 in 2017 (Table 6). The number of predator taxa impacted by OM export was lower in oak stands than in beech stands (max 5 and max 11 taxa, respectively), whereas the impact on detritivore taxa did not differ between tree species (3 taxa for both tree species; Table 6). For predator taxa $\Delta_{abundance}$ did not differ between tree species (Figure 11a) while for detritivores taxa $\Delta_{abundance}$ was higher in oak than in beech stands (Figure 11b).

Several taxa found in Control stands where absent from RL stands, although this depends on tree species and year considered: two taxa in 2015 and 6 in 2017 for oak stands, and 6 taxa in 2015 and 12 in 2017 for beech stands (Table 6). Nevertheless, only two taxa, Lepidoptera larvae and the centipede *Lamyctes emarginatus* (Newport, 1844), that never occurred in control stands, appeared in 2015 in oak and beech stands, respectively.

Significant impacts detected on abundance or occurrence of various taxa suggested the suitability of macrofauna as a pool of bioindicator taxa for sensitivity to OM export. The IndVal method highlighted four taxa as bioindicators of OM export, distributed in three groups defined by their temporality of negative responses to OM export (Table 6). Two ‘early’

bioindicators displayed a fast response (12 months after disturbance), while one 'late' bioindicator showed a delayed response (36 months after disturbance) and one 'consistent' bioindicator showed a time-steady response over 36 months after disturbance.

Early bioindicators varied with tree identity: the millipede family Craspedosomatidae (IndVal value: 66 %) appeared as a suitable bioindicator for oak (Table 6, Figure 11d), while the infra-order Cyclorrhapha of fly larvae (IndVal value: 66 %) was identified as a bioindicator for beech (Table 4, Figure 11c). The Elateridae family of beetle larvae was identified as a late bioindicator in beech, with an IndVal value of 70 % in 2017 (Table 6, Figure 11e). Finally, the consistent bioindicator centipede *Lithobius borealis* (Meinert, 1868) was present only in beech control plots over 36 months after disturbance, with a stable IndVal value of 66 % for 2015 and 2017 (Table 6, Figure 11f).

4. Discussion

4.1. Responses by trophic groups

This study showed a strong negative impact of OM export on soil macrofauna community, resulting in a decrease of overall taxonomic abundance that could be observed for 53 % of singular taxa abundance. A proportion of 43.5% of the taxa identified did not show any significant response to OM export and only two increased their abundance: the centipede *L. emarginatus* and butterfly caterpillars. The magnitude of negative impacts on macrofaunal abundance varied with trophic groups and experimental site characteristics, that is tree species and time after OM export disturbance.

Similar negative impacts were demonstrated for earthworm abundance in a French oak stand on alkaline, mull humus soil (David *et al.*, 1991), and for earthworm biomass in Missouri alkaline soil oak stand (Jordan *et al.*, 2000). Nevertheless, 40 % in 2015 to 31 % in 2017 of detritivore taxa and 30 % in 2015 to 40 % in 2017 of predator taxa detected in undisturbed, control plots were totally absent from OM export plots. The loss of detritivores due to OM export can lead to an important decrease in functional trait diversity in soil fauna (Gessner *et al.*, 2010). The decrease in functional diversity can strongly impact many soil physical and chemical soil properties (Hunt and Wall, 2002; Lavelle, 1996; Wagg *et al.*, 2014).

4.2.Responses by tree identity or ecological context

While a strong impact of OM export on detritivores has been observed in deciduous temperate forests (David *et al.*, 1991; Jordan *et al.*, 2000), OM export in boreal forests resulted in a strong decrease of predator abundance (Bengtsson *et al.*, 1998; Work *et al.*, 2013). In boreal coniferous forests, pedoclimatic conditions lead to the development of moder or mor humus forms (*i.e.* acidic soils) where OM is mostly decomposed within fungal-based detritivore channels (Frelich *et al.*, 2012), and those humus forms are characterized by a low density of earthworms, as well as of detritivore macro-arthropods for mor (Ponge, 2003; Wardle *et al.*, 2004; Zanella *et al.*, 2018a, 2018b). In the temperate deciduous stands of our study, the prominent humus form is mull, where OM decomposition is controlled by bacterial-based detritivore channels characterized by more abundant macrodetritivores than in coniferous boreal stands (Ponge, 2003).

Within a temperate pedoclimatic context, studies about OM export tend to either deal with coniferous (Bengtsson *et al.*, 1998; Bird *et al.*, 2000; Gedminas *et al.*, 2007; Gunnarsson *et al.*, 2004; Siira-Pietikäinen *et al.*, 2001; Work *et al.*, 2013) or deciduous stands (Arpin *et al.*, 1985a; David *et al.*, 1993; Jonsell *et al.*, 2007; Jordan *et al.*, 2000; Ponge, 2000). Such a dichotomy comes from strong functional differences between coniferous and deciduous trees, characterized especially by different amounts and quality of deadwood volume produced (Jonsell, 2007). Somewhat surprisingly, further functional differences amongst coniferous or deciduous tree species remain understudied (Jonsell *et al.*, 2007; Lassauce *et al.*, 2012). Indeed, our study showed contrasted results on the abundance of macrodetritivores depending on dominant tree identity, with 1.2 times more abundance in control oak stands than in control beech stands, and a twice stronger impact of OM export in oak than in beech stands. Litter biomass oak stands (5.95 ± 3.96 t/ha) was lower than in beech stands (9.95 ± 1.52 t/ha). As a higher litter volume in deciduous temperate forests would provide a higher habitat amount and stability for macrodetritivores leading to increased abundance (David *et al.*, 1991; Dighton *et al.*, 2012), the observed difference in litter volume under the two tree species could partly explain contrasted macrofaunal communities between oak and beech.

Differences in chemical composition of leaf litter could also lead to differential soil macrofauna communities between oak and beech. High concentrations in nutrients such as Ca or K improve litter decomposability, whereas high lignin and phenol contents and high C/N ratio decrease leaf litter decomposability (Hättenschwiler *et al.*, 2005; Henneron *et al.*, 2017; Trap *et al.*, 2013). Oak leaf litter contains 30% more Ca, 30% less K and a 12% higher cationic exchange capacity than beech leaf litter (Sariyildiz *et al.*, 2005; Setiawan *et al.*, 2016). Moreover, lignin content and C/N ratio are respectively 24% and 10 % lower in oak than in beech leaf litter (Cortez *et al.*, 1996; Sariyildiz and Anderson, 2003). These chemical differences lead to a higher decomposability of oak than of beech leaf litter (Hodge *et al.*, 2000; Lorenz *et al.*, 2004; Setiawan *et al.*, 2016). Moreover, as a high C/N corresponds to a high fungi/bacteria ratio (Grosso *et al.*, 2016), in oak leaf litter a less prominent fungal community should lead to a lower role of fungal-based channels in the detritivore food web than in beech leaf litter (Kubartová *et al.*, 2009). In the context of our study, different fungi/bacteria ratios could participate to contrasted responses of macrofauna communities in oak and beech stands, along with litter quality that can impact soil macrofauna composition (Wardle *et al.*, 2006).

Variation of responses between the two ecological contexts corresponding to two tree species could be explained by variation in macrofaunal communities among stands before the setting up of experiment related to local physical and chemical properties of litter.

4.3. Bioindicators

The differential response of soil macrofauna abundance to OM export between oak and beech stands highlights the need to take tree identity (and the corresponding ecological context) into account when searching for possible bioindicators of disturbance. Bioindicator taxa should be sensitive enough to reflect an effect of management practices or climate change over the long term, but not be so sensitive as to be influenced by short-term climatic variation. Therefore, useful indicators should be i) sensitive to focus disturbance (*e.g.* change in management or long-term climatic variation), ii) their occurrence or abundance well-correlated with relevant ecosystem functions, iii) easy and inexpensive to measure on the field (Doran and Zeiss, 2000). Based on this definition, two groups of bioindicators can be described: i) characteristic taxa with high specificity and high fidelity to an ecological state and

only occurring in this very particular context; or ii) detector taxa with a wide ecological valence and maximal abundance indicating optimal ecological states. Relative changes in abundance of these latter taxa concurring with environmental shifts may then be indicative of the direction in which shifts occur (McGeoch *et al.*, 2002). So far, the detection of bioindicator taxa tends to focus on highlighting characteristic taxa of particular habitats or land use (Rousseau *et al.*, 2013), yet detector taxa could be worthy complementary tools for the evaluation of short-term impacts of new practices in present ecosystem management.

As soil macrofauna communities are readily described on macromorphological criteria and reflect key ecological processes in OM cycling, they can be considered as a pool of candidate taxa for bioindication (Rousseau *et al.*, 2013). To date, most studies on macrofaunal bioindicators focused on arable soils and therefore highlighted earthworms (Fusaro *et al.*, 2017; Horton, 2015; Iwai *et al.*, 2008; Paoletti, 1999; Piron *et al.*, 2017) or carabid beetles (Asif *et al.*, 2018; Castracani *et al.*, 2015; Döring and Kromp, 2003; Giglio *et al.*, 2017) as those two groups dominate agricultural soil communities. In forest soils, earthworms are less diversified and less abundant than in agricultural context because of acidic pH (lower than 5.0 on average in temperate forest soils**;** Homan *et al.*, 2016). Discrepancies between agricultural and forest soil macrofauna communities point to the need for the definition of new bioindicators of forest ecosystem disturbance, even more urging in the context of new management practices related to global change. Forest-specific bioindicator taxa need to i) occur frequently in forests and ii) respond to management practices disturbance either by disappearance (characteristic taxon) or by decreased abundance (detector taxon).

In our study, Craspedosomatidae millipedes were totally absent in oak stands where OM had been exported, suggesting a characteristic bioindicator taxon confirmed by the IndVal method. Craspedosomatidae are a family of Chordeumatida, the most diversified order of millipedes in French forests, they are detritivores and commonly fungivore, and they prefer mull humus forms (David *et al.*, 1993; Desmond Kime and Golovatch, 2000; Spelda, 2015). Craspedosomatidae have been defined as a relic group, that is they “exclusively inhabit undisturbed habitats with low human activity” (Tuf and Tufova, 2008). Indeed, in our study, this group had disappeared from oak stands just one year after OM export disturbance. Furthermore, this faunal group is epigeic, conspicuous in litter, and easily recognizable on the field with macromorphological criteria. Therefore, Craspedosomatidae appear as a suitable

characteristic early bioindicator of OM export disturbance in oak stands. In beech stands, Cyclorrhapha fly larvae cease to occur one year after OM export disturbance, again suggesting a characteristic bioindicator taxon as confirmed by the IndVal method. These larvae are involved in OM comminution and small soil aggregate formation (Lavelle *et al.*, 1997); thus the disappearance of Cyclorrhapha larvae may have an impact on forest soil structure. These whitish, headless fly larvae are readily observable in the topsoil, further making them a usable characteristic early bioindicator of OM export disturbance in beech stands.

The centipede species *L. borealis* also disappeared from beech stands as soon as one year after OM export, again suggesting a bioindicator of disturbance as confirmed by the IndVal method. This species is considered as typical of moist habitats with low human activity (Barber, 1992; Kula and Lazorík, 2016) and was defined as an adaptable species, *i.e.* "inhabiting various ecosystems with stable environmental conditions" (Tuf and Tufova, 2008). In this study, the observed complete disappearance of *L. borealis* despite its large ecological valence make it a strong bioindicator species of OM export disturbance in beech stands.

Also in beech stands, our study showed a three-fold decrease in the abundance of Elateridae beetle larvae three years after OM export as compared to control plots (Table 6). This observation suggests that this group of insect larvae is a possible detector bioindicator of OM export disturbance in beech stands, as it was confirmed by the IndVal method. In temperate deciduous forests, elaterid root-feeding larvae occur in a range of mull to moder humus forms, yet notably with an optimal abundance in moder (David *et al.*, 1993). Elaterid larvae are hard-bodied, cylindrical and segmented, and are readily observed in the topsoil. Thus, even with a 3-years gap before significant response, elaterid larvae are a suitable detector bioindicator of OM export disturbance in beech stands.

Finally, the centipede species *L. emarginatus* (Newport, 1844), that was never detected in control stands, appeared in some RL beech stands the year after OM export but was not observed anymore after three years This observation suggests a characteristic transient bioindicator of OM export disturbance in beech stands, even though the IndVal method did not highlight this species, possibly because it was present in a too small number of plots. *Lamyctes emarginatus* is described as a pioneer species occurring after thinning (Schreiner *et al.* 2012; Voigtländer, 2005), with the peculiarity of disappearing shortly thereafter, contrastingly with other pioneer species. It is thus considered as a fugitive pioneer species

related exclusively to disturbed soils (Dunger, 2004). The appearance of *L. emarginatus* in beech stands could thus be used as an early characteristic bioindicator of OM export disturbance.

Beyond their use for ecosystem management, bioindicator taxa bring hindsight onto the mechanisms involved in community response to disturbance. In a forest context of OM export responses of soil macrofauna bioindicators can point to the main functions as providers of i) physical habitat and ii) trophic resources. The bioindicator taxon *L. borealis* is characteristic of hydric stress in soils (Kula and Lazorík, 2016). In our study, such a hydric stress would be due to OM export, highlighting the importance of litter as a stabilizer of some soil parameters. A hydric stress would impact soil microbial communities (bacterial and fungal) and their activity. In our study, OM export bioindicators Craspedosomatidae are fungivorous; their short-term disappearance could reveal a disturbance of the fungal channel within the soil food web. Eventually, disturbance by export of litter with its physical and trophic components could lead to nutrient cycling disturbance in temperate forest soils.

5. Conclusions

Our study showed that OM export lead to a constant loss of abundance during three years in macrofaunal communities of temperate deciduous forest soils that can also lead to an alteration of soil OM cycle, this result showed the importance of litter and its inhabiting fauna for the balance of the ecosystem and both should be taken into account when designing OM exportation practices in forestry.

Therefore, the level of disturbance related to new forest management practices, such as Whole Tree Harvesting (WTH) to increase biofuel yields, i) could be characterized by surveying either total soil macrofauna, or using tools such as bioindicator taxa and ii) should be assessed regarding tree stand identity or ecological context.

Our study detected bioindicators with various temporal response trends: from early- (one year) to longer-term (three years after disturbance). Possibly, further survey in the following years would detect even later-responding taxa. However, early detection of ecosystem disturbance may be desirable to evaluate and possibly adjust management practices. Such a detection of a signal relies on the availability of an early and transient

bioindicator reflecting the moment where the ecosystem is impacted. Our study indeed highlighted one fugitive pioneer species, *L. emarginatus* occurring only disturbed beech stands. This species could then be used by forest managers as a warning bioindicator of organic matter export disturbance urging for rapid decision making about management practices.

Partie 2 : Réponse des assemblages de macrofaune et mésofaune à un retrait partiel ou total de la matière organique de surface et à un ajout de cendres

Chapitre 2

Impact of logging residues management and wood ash fertilization on temperate forest soil macrofaunal assemblages.

Authors: François Elie[1], Lucie Vincenot[1], Thierry Berthe[2], Edouard Quibel[1], Mathieu Normand[1], Romain Levaillant[2], Sekou Fanta Mady Coulibaly[1], Benoit Richard[1], Corentin Abgrall[1], Bernhard Zeller[3], Laurent Saint-André[3], Michaël Aubert[1]

Affiliations : Normandie Univ, UNIROUEN, IRSTEA, ECODIV, 76000 Rouen, France ; [2]Normandie Univ, UNIROUEN, CNRS, Morphodynamique Continentale et Côtière, 76000 Rouen, France ; [3]INRA, UR 1138 Biogéochimie des Ecosystèmes Forestiers, Route d'Amance, Champenoux, France.

Keywords: Macrofaunal communities, Wood ash fertilization, Organic matter export, Forest management, Global change.

1. Introduction

According to the International Energy Agency (IEA), fossil fuel represents 85 % of world energy consumption. However, fossil fuel has high CO_2 emission rate and is one of the drivers of global change (Murphy and Hall, 2011). The use of alternative, renewables energy resources with low GES emission is thus becoming an emergency in order to attenuate global change and its effects. For this purpose, in United Nations Climate Change Conference (COP21 - 2015), the 175 states present retained three aims to be reached by 2020: i) a 20-per-cent increase of renewable energy sources share in the European energetic mix, ii) a 20-per-cent decrease of CO_2 emission and iii) a 20-per-cent increase of energetic efficiency. Following these aims, as French forests, cover 16 millions of hectares and thus represent an important amount of renewable energy resource, French government opted for an increase of the levy of wood harvesting especially by the mobilization of logging residues. In temperate forests, logging residues – that is, branches with a diameter smaller than 7 cm – are usually discarded on the forest floor to preserve soil fertility; they can represent up to 8 $m^3.ha^{-1}$ (Egnell, 2011; Lassauce *et al.*, 2012). In terms of mineral mass, logging residues corresponds to 6 % of all tree mineral mass (Duvigneaud, 1984; Yan *et al.*, 2017). As forest soils have lower pH (Reuter *et al.*, 2008)

and saturation rates (Gobat *et al.*, 1998) than under other land uses, the mineral content of logging residues is crucial to those soils in order to maintain their fertility (Landmann and Nivet, 2014).

Export of logging residues results in a net export of elements from the forest nutrients cycle. In order to offset this nutrient export as organic matter, a compensation by mineral elements as wood ash applications was investigated. The application of wood ash can lead to strong variation of soil biochemistry, such as an increase of soil Ca and Mg concentrations and of soil pH in temperate forest (Augusto *et al.*, 2008) and strong disturbance of soil biota as shown for boreal forest ecosystems (Majdi *et al.*, 2008; Malmström *et al.*, 2009; McCormack *et al.*, 2013).

Exporting OM, with or without wood ash compensation, may modify ecosystem processes, notably as it decreases the amount of organic material entering the soil food web and then potentially mineralized and made available for plant uptake. The impacts of Organic Matter (OM) export on soil macrofaunal diversity are poorly known (Gunnarsson *et al.*, 2004) while soil macrofauna is composed of heterotrophic species needing C from organic matter to ensure their growth and closed their biological cycle. Soil macrofauna – *i.e.* soil faunal individuals larger than 2 mm (Swift, 1979), is involved in forest ecosystem functioning through numerous chemical, physical and biological processes and multiple interactions with other organisms (Decaëns, 2010; Mulder, 2006). Thus, abundance, diversity and assemblages composition of soil macrofauna may reflect ecological changes at the ecosystem scale. For instance, an increase of soil pH can induce a shift from macroarthropods-dominated species assemblages to earthworms-dominated ones (Lavelle and Spain, 2001). Furthermore, as it is involved in multiple biotic interactions during organic matter recycling, variation in soil macrofauna can be used as a proxy of soil functional response to changes in land use or ecosystem management, making members of this faunal group suitable candidate bioindicators of soil functioning status (Yan *et al.*, 2012). Bioindicators are defined as biological processes, taxa, or communities used to assess the quality of the environment and its changes over time (Holt and Miller, 2010). In boreal forests for instance, macrofaunal communities are negatively impacted in composition and abundance by litter and coarse woody debris removal (Bengtsson, 2002; Bengtsson *et al.*, 1998; Gunnarsson *et al.*, 2004; Lassauce *et al.*, 2011; Ober and DeGroote, 2011; Work *et al.*, 2013). Yet in temperate forests, the impact of increased in

OM export on soil macrofauna is still scarcely studied (André *et al.*, 1994; Elie *et al.*, 2018; Lassauce *et al.*, 2012). This fragmentary literature thus results in no common pattern of response but a strong variability among studies related to pedoclimatic context, tree species, or taxa studied ; such as David *et al.* (1991) and Jordan *et al.* (2000) focusing on earthworms, or Bouget *et al.* (2012) and Nitterus *et al.* (2004) comparing coniferous and deciduous stands.

Condiering effect of wood ash addition, in Swedish scot pine forests, a decrease of macroarthropods abundance and increase of Lumbricidae biomass has been observed (Malmström *et al.*, 2009; Mc Cormack *et al.*, 2013) indicating a shift from fungal-based soil detritus food webs toward bacterial-based soil detritus food webs in this kind of ecosystems. Temperate forests are still scarcely studied though, while many studied highlight the importance of pedoclimatic conditions in soil functioning (Ameloot *et al.*, 2013; Lassauce *et al.*, 2012).

The present study thus aimed at characterizing the responses of soil macrofauna to OM export and wood ash compensation in temperate deciduous forests under contrasted dominant vegetation (beech or oak monoculture). In nine experimental forests , Whole Tree Harvesting (WTH), logging residues export without wood ash compensation and logging residues export with wood ash compensation conditions were simulated and compared to conventional French forest management practices. These nine experimental forests were distributed among three climatic region (according to Joly *et al.* 2010) of the temperate climate in northern Europe according to Peel *et al.* (2007). First, we tested the hypothesis that an increase in OM export leads to a decrease in abundance of many taxa of macrofauna (David *et al.*, 1991) with an amplitude of response varying between taxa (David *et al.*, 1993; Jonsell, 2008) and between tree species (Nitterus *et al.*, 2004). Second, considering that macrofauna is heterotrophic for C uptake, we tested the hypothesis of that mineral compensation by wood ash does not lead to compensation of the impact of OM export on soil communities. Third, we focused on the identification of bioindicators of OM export with or without compensation management practices at nested scales: i) large climatic scale (Norhten France encompassing three climatic regions) for the identification of general response patterns and ii) regional scale (within three climatic regions) to identify accurate and sensitive bioindicators of soil macrofauna responses to organic matter management and wood ash compensation.

2. Materials and methods

2.1.Sampling site

Samplings were conducted in nine forest sites in northern France where climate is classified as temperate with warm summer and without dry season, that is type Cfb in the Köppen-Geiger climate classification (Peel *et al.* 2007). Within this global climate type, the nine forest sites covered three climatic regions of France defined by Joly *et al.* (2010) (*i.e. :* i) Oceanic modified by lowland, ii) Semi-continental with mountain margin and iii) mountain; Table 7) with one experimental block per forest, either dominated by oak (*Quercus* sp. L.) or beech (*Fagus sylvatica* L.) (except Compiègne forest with two blocks, one for each dominant tree species). All blocks were 30 to 60-years old, and had been thinned between 2012 and 2014 (Akroume *et al.*, 2016).

To assess the effects of biomass export and wood ash mineral compensation on soil fauna, four experimental treatments were set up on each block and yearly maintained since 2014. In Control treatment (equivalent to conventional French forest management, *e.g.* stem-only harvest), only logging residues over 7 cm of diameter were exported. In treatment 'REX' (logging Residues EXported), all logging residues (woody fragments above and under 7 cm of diameter) were manually exported, corresponding to the export of 11 ± 4 $t.ha^{-1}$ of residues, on average (Table 7). In treatment 'Ash' (all logging residues exported, with Ash compensation), all logging residues were manually exported as in 'REX', then wood ashes were added (1.49 ± 0.24 $t.ha^{-1}$, on average) to compensate the mineral content of exported logging residues by mineral matter (Table 7). Finally, we Simulated a Whole Tree Harvesting treatment (s-WTH) by exporting all logging residues (11 ± 4 $t.ha^{-1}$, on average) as well as all litter (8 ± 2 $t.ha^{-1}$, on average) manually or with a leaf blower, leaving bare forest soil. This 's-WTH' treatment was used to evaluate a scenario corresponding to a maximal disturbance, that is an export of all dead and alive organic matter of the litter layer, including the inhabiting soil fauna. Each treatment was replicated three times per block in separated plots, with a total of 12 experimental plots (40 m x 40 m) isolated from each other by 2 meters-wide buffer corridors. Three sampling areas (1 m x 1 m) were defined per plot, following its diagonal in order to take spatial heterogeneity into account in the sampling scheme. For the present study, all samplings were conducted in October 2017 for all blocks.

Table 7 : Summary of the main characteristics of forest stands of the experimental design. Soil types were defined according to the World reference base for soil resources 2014 (FAO and IUSS, 2015) and humus forms to Jabiol et al. (2009). Climatic region were defined according to Joly et al. (2010).

Forest	Stand age	Planted tree species	GPS coordinates		Logging residue biomass ($t.ha^{-1}$)	Quantity of wood ash applications ($t.ha^{-1}$)	Humus	Soil texture	Soil type	Climate
			dirN	dirE						
Ban d'Harol	30-35 years	Beech	6783156.6	938890.7	20.2	1.8	Mesomull	Sandy-loam	Stagnic dystric cambisol	Mountain
Champenoux	40 years	Oak	6852020.9	945689.4	10.9	1.3	Eumull/mesomull	Clay-loam	Dystric cambisol	Oceanic modified by lowland
Compiègne	28-30 years	Oak	6915275.0	695541.0	5.0	1.0	Eumull/mesomull	Loamy-sand	Eutric cambisol	Oceanic modified by lowland
Compiègne	41 years	Beech	6914427.8	695219.1	9.7	1.65	Eumull	Loamy-sand	Stagnic luvisol	Oceanic modified by lowland
Darney	30-40 years	Beech	6779652.2	936520.6	14.2	1.50	Mesomull/dysmull	Loamy-sand	Dystric cambisol	Mountain
Fontainebleau	40 years	Oak	6810531.1	682549.1	5.9	1.40	Moder	Sandy	Entic podzol	Oceanic modified by lowland
Gaillefontaine	40 years	Beech	6952055.8	602895.7	15.2	1.6	Eumull/mesomull	Loamy	Eutric cambisol	Oceanic modified by lowland
Reichshoffen	40 years	Oak	6882801.7	1041673.0	7.0	1.9	Mesomull/dysmull	Loamy	Dystric cambisol	Semi-continental with mountain margin
Saint-Quirin	30-35 years	Beech	6842790.2	996528.4	25.2	1.9	Mesomull/oligomull	Loamy-sand	na	Semi-continental with mountain margin
Verrières du grobois	50-60 years	Beech	6683071.0	948588.4	7.2	1.6	Eumull	Loamy	Dystric cambisol	Mountain

2.2.Sampling of macrofauna

On each sampling area, 0.25 m x 0.25 m of litter layer were sorted separately to manually extract litter macrofauna (except for s-WTH plots where litter and logging residues were exported) then one block (0.25 m x 0.25 m x 0.25 m) of 0-25 cm of topsoil was dug out and placed in a tray, where soil macrofauna was hand-sorted during 30 minutes with tweezers. Specimens were stored in ethanol (70 %) until identification following the procedure by David *et al.* (1991). All specimens were identified in the laboratory using a microscope or a stereoscopic magnifier, following morphological identification keys for adult beetles, centipedes, millipedes, insect larvae, woodlice, spiders, and earthworms (Auber, 1999; Barber, 2008; Brolemann, 1935; Dubs and Garcin, 2002; Hopkins, 1991; Sherlock, 2012; Walters-Jones, 1989, respectively). Morphological criteria allowed the identification of adult beetles, centipedes, millipedes, woodlice and earthworms to species level, while spiders were

identified to the family, and insect larvae to the order level. Based on morphological criteria, each specimen was also classified into a trophic group (predators, detritivores, omnivores) according to bibliography (Coleman et al., 2017; Peck and Niwa, 2005; Scheu, 1987a; Voigtländer, 2009).

2.3.Statistical analyses

The statistical analyses were designed in three steps. First, an analysis at large scale covering the three climatic regions (all blocks) in order to identify general patterns of response of macrofaunal orders to OM export and wood ash compensation. Second, a SIMPER index was used to identify indicators of management at family levels for all blocks. Then, IndVal index was used at regional scale (within the three climatic regions) to identify fine bioindicators species of management types. All statistical analyses were performed in R (R Core Team, 2014) with packages vegan (v.2.5-1, Oksanen *et al.*, 2017), agricolae (v.1.2-8, De Mendiburu, 2017) and labdsv (v.1.8-0, Robert, 2016).

In order to highlight the strongest impact of experimental treatments on soil macrofauna, we first focused on the impacts at the order level (abundance and richness). For this part, non-parametric Kruskal-Wallis multiple comparison tests ($\alpha = 0.05$) were used.

The second analytical step was used to asess more precisely the impacts of treatments on soil macrofauna. This approach focused on the abundance of each family with an analysis of similarity (ANOSIM)**.** A percentage of similarity (SIMPER; Clarke, 1993) was then calculated as follows:

$$SIM_i = (|N_{ij}| - |N_{ik}|)/\sum (N_{ij} + N_{ik}),$$

Where SIM_i is the SIMPER value of taxonomic group *i*, N is the mean abundance of taxonomic group *i*, and *j* and *k* are the treatments to be compared. SIMPER index can highlight several taxa that exhibit a response to treatments, and this approach was used to identify potential indicators at family levels on all blocks.

The third analytical step focused on identifying soil fauna bioindicators of OM export or wood ash compensation at species levels. IndVal is a compound percentage corresponding to the suitability of each taxon as a bioindicator of a treatment (Dufrêne and Legendre, 1997; Equation 1). The calculation of the IndVal value combines measures of specificity and fidelity of a taxon to a treatment (Equations 2 and 3) as follows:

(Eq. 1) $IndVal_{ij} = A_{ij} \times B_{ij} \times 100$

(Eq. 2) Specificity: $A_{ij} = N_{individuals ij} / N_{individuals i}$

(Eq. 3) Fidelity: $B_{ij} = N_{treatment ij} / N_{treatment j}$

Where $IndVal_{ij}$ is the indicator value of taxon i for treatment *j*. In equation 2, $N_{individuals ij}$ is the mean number of individuals of taxon *i* under treatment *j*, while $N_{individuals i}$ is the sum of the mean numbers of individuals of taxon *i* over all treatments. In equation 3, $N_{treatment ij}$ is the number of samples in treatment *j* where taxon *i* is present, while $N_{treatment j}$ is the total number of samples in treatment *j*. The threshold for selecting a taxon as bioindicator of a treatment is an IndVal value greater than 70 %; but an IndVal value between 50 % and 70 % can suggest a potential indicator, in this case further analyses are needed to confirm the bioindicator status of the taxon (McGeoch *et al.*, 2002). In this study, detection of bioindicators by IndVal value was used at two scales: i) all blocks overall, and ii) three climatic regions according to Joly *et al.* (2010). Climatic regions were used in order to have a similar macrofaunal assemblages between sites in order to highlight bioindicators at species levels. Indeed, macrofaunal assemblages displayed too high a variability at Northern French scale to allow the statistics to be significative for certain taxonomic levels

3. Results

In total, 3926 individuals of macrofauna belonging to 23 orders were identified in the ten forest blocks (four blocks of oak and six blocks of beech). In oak forests, the total abundance of macrofauna in Control plots was not significantly higher in 0-25 cm of topsoil of than in litter layers (respectively 132.9 ± 102.0 and 96.5 ± 34.9 indivivuals.m^{-2}) and in beech forests, the total abundance of macrofauna in Control plots was similar in 0-25 cm of topsoil and in litter layers (respectively 93.9 ± 58.2 and 108.4 ± 75.1 indivivuals.m^{-2}). Taxonomic richness in Control plots, at the order level, was similar under the two tree species in all humic episolum (*i.e.* litter layers and 0-25 cm of topsoil), but macrofaunal orders exhibited contrasted vertical distributions following the dominant tree species, with more orders in beech Control plots (7.61 ± 3.34 in litter layer and 5.61 ± 2.27 taxon 0-25 cm of topsoil) than in oak Control plots (6.08 ± 2.46 in 0-25 cm of topsoil and 6.09 ± 2.07 in litter layers).

3.1. Response of macrofaunal assemblages to the export of logging residues

Response of soil macrofaunal assemblages in 0-25 cm of topsoil to the export of logging (treatment 'REX') varied between blocks dominated by different tree species.

In beech 0-25 cm of topsoil, neither total abundance, total orders richness, nor abundance of each orders (except Scolopendromorpha and Diplura) were impacted by the export of logging residues as compared to Control (Table 8)**.** SIMPER index on families highlighted the occurrence of Hahniidae in beech 'REX' plots, that were absent in Control (Table 9). In beech litter layers, abundance of Stylommatophora exhibited a decrease of 50.78 % as compared to Control (Table 10), and SIMPER index showed a decrease of abundance in 5 families (4 detritivores families and 1 predators family) in 'REX' beech litter layers. A small, but significant proportion of dissimilarity (2.40 %) between 'REX' and Control treatment assemblage was explained by Onscidae family, that sharply decreased from 4.08 individuals.m^{-2} in Control beech litter layers to 0.28 individuals.m^{-2} in 'REX' beech litter layers (Table 11).

In oak topsoils (0-25 cm), abundances of total macrofauna, Geophilomorpha, Hemiptera and Hymenoptera exhibited a significant increase when logging residues were exported as compared to Control (Table 8). SIMPER index showed that only families of predators were impacted in oak topsoil, with an increase of Dignathotondidae and Agelenidae abundances and a decrease in Forficulidae abundance (Table 9). Oak litter layers in treatment 'REX' exhibited a response opposite to that observed in 'REX oak topsoils, with a significant decrease of Aranea, Glomerida and Hymenoptera abundances (Table 10). At the family level, 2.39 % of macrofaunal assemblage's dissimilarity was explained by an increase of Rhagionidae abundance from 1.23 individuals.m^{-2} in Control oak litter layers to 2.22 individuals.m^{-2} in 'REX' oak litter layers (Table 11).

*Table 8: Percentage of deviation from Control (and standard deviation) of forest topsoil 0 - 25 cm macrofauna according to experimental treatments (logging residue export, litter export and wood ash application) and tree species (*Fagus sylvatica*: n = 18 plots and* Quercus *spp. n = 12 plots). Total species richness, total abundance of macrofauna as well as abundance within trophic groups and within each order of macrofauna are displayed*.

Tree species	Variable	Mean in REX treatment	Mean in Ash treatment	Mean in s-WTH treatment
0-25 cm topsoil	**Total abundance**	24.45 (95.89)	44.91 (87.98)	**-62.02 (23.63) ***
of Beech stands	**Total richness**	4.10 (38.92)	6.68 (23.00)	**-45.69 (20.98) ***
	Total predators	57.98 (140.35)	106.37 (192.16)	**-43.26 (68.87) ***
	Total detritivores	176.63 (371.43)	173.41 (386.73)	**-70.05 (39.21) ***
	Coleoptera	-3.90 (49.58)	37.02 (105.35)	**-53.12 (43.60) ***
	Haplotaxida	209.45 (453.41)	242.47 (646.48)	**-69.80 (39.48) ***
	Diplura	**-47.05 (51.44) ***	-2.77 (106.37)	-52.88 (51.51)
	Geophilomorpha	30.73 (84.14)	62.43 (93.57)	**-34.11 (36.97) ***
	Glomerida	0.05 (0.24)	0.16 (0.98)	0.00 (0.00)
	Lithobiomorpha	-1.29 (67.44)	32.44 (102.67)	**-47.05 (51.44) ***
	Scolopendromorpha	**-44.53 (78.87) ***	26.19 (156.12)	**-70.58 (46.96) ***
	Aranea	-29.05 (66.45)	-16.61 (79.99)	-26.47 (86.81)
	Dermaptera	0.11 (0.33)	0.11 (0.32)	0.05 (0.24)
	Diptera	-31.64 (94.61)	-39.04 (164.76)	-36.57 (78.24)
	Hemiptera	0.00 (0.00)	0.05 (0.23)	0.00 (0.00)
	Hymenoptera	-26.47 (50.36)	-33.27 (48.54)	-29.35 (47.00)
	Isopoda	-8.82 (141.68)	-33.33 (76.69)	-47.70 (51.44)
	Julida	-17.58 (78.95)	-16.55 (105.73)	-52.88 (51.51)
	Lepidoptera	0.05 (0.24)	0.00 (0.00)	0.00 (0.00)
	Polydesmida	0.05 (0.24)	0.22 (0.73)	0.00 (0.00)
	Stylommatophora	0.35 (0.99)	0.11 (0.32)	0.00 (0.00)
0-25 cm topsoil	**Total abundance**	**37.86 (40.24) ***	8.52 (70.21)	**-14.83 (52.68) ***
of Oak stands	**Total richness**	5.65 (28.11)	-13.52 (41.61)	**-24.07 (31.88) ***
	Total predators	36.44 (65.54)	-21.88 (58.85)	**-58.88 (34.19) ***
	total detritivores	**85.39 (124.28) ***	50.40 (78.70)	19.73 (111.00)
	Coleoptera	7.81 (40.48)	**-44.12 (59.97) ***	**-17.29 (66.37) .**
	Haplotaxida	220.67 (503.83)	**111.02 (206.75) ***	128.09 (430.55)
	Dermaptera	-40.90 (110.78)	**-75.00 (97.00) ***	**-72.72 (46.70)**
	Geophilomorpha	**45.29 (91.77) .**	8.92 (115.99)	**-43.90 (44.90) ***
	Hemiptera	**0.27 (0.64) ***	0.00 (0.00)	0.00 (0.00)
	Hymenoptera	**0.36 (0.50) ***	0.08 (0.28)	0.45 (1.21)
	Lithobiomorpha	-56.63 (93.30)	-30.0 (113.93)	**-100 (0.00) ***
	Aranea	86.36 (195.05)	-29.66 (65.56)	-4.54 (93.41)
	Blattodea	-27.27 (46.70)	-25.00 (45.22)	-27.27 (46.70)
	Diptera	-25.20 (101.99)	-16.28 (98.01)	-19.83 (103.93)
	Glomerida	0.09 (0.30)	0.00 (0.00)	0.00 (0.00)
	Isopoda	-27.18 (46.76)	-12.5 (60.77)	-31.81 (56.00)
	Julida	-2.59 (109.88)	-14.28 (49.86)	-46.66 (47.51)
	Lepidoptera	0.18 (0.4)	0.08 (0.28)	0.00 (0.00)
	Opilionnes	0.00 (0.00)	0.0833 (0.08)	0.00 (0.00)
	Polydesmida	0.00 (0.0)	0.00 (0.00)	0.18 (0.40)
	Scolopendromorpha	-40.72 (58.52)	9.47 e-15 (165.14)	-45.45 (52.22)
	Stylommatophora	0 (0)	0.08 (0.28)	0.09 (0.30)

REX: Logging residues exported. Ash: Logging residues exported and Ash addition. 's-WTH': Litter and logging residues exported, leaving bare forest soil. In bold, variables exhibiting a significant variation as compared to the control (Kruskal-Wallis test, '*': α=0.05 and '.' : α=0.10).

*Table 9: Summary of the effect on topsoil 0-25 cm macrofaunal family abundances of treatments (logging residue and litter export and wood ash compensation) and tree species (*Fagus sylvatica *and* Quercus *spp.). Differences between abundances were tested by SIMPER index with 9999 permutations. Only significant results (at p-value <0.1) of SIMPER index were shown, n=18 for beech and n=12 for oak.*

Tree species and treatments	Family	Order	Trophics groups	Dissimarilty contribution (%)	Mean abundance (ind/m²) in treatments stands	Mean abundance (ind/m²) in control plot	p-value
Beech topsoil REX_Control Dissimilarity	Hahniidae	Aranea	Predators	0,91 (0,02)	1,19 (2,92)	0,00	0,06
Beech topsoil Ash_Control Dissimilarity	Cryptopidae	Scolopendropmorpha	Predators	2.90 (0.03)	2.37 (3.75)	2.66 (4.19)	0.04
Beech topsoil	Elateridae	Coleoptera	Detritivores	14.67 (0.09)	4.08 (5.82)	13.33 (9.54)	0.01
s-WTH_Control Dissimilarity	Rhagionidae	Diptera	Predators	8.88 (0.08)	3.14 (5.67)	6.22 (9.19)	0.01
	Carabidae	Coleoptera	Detritivores	3.83 (0.05)	1.88 (3.23)	1.48 (3.06)	0.08
	Cryptopidae	Scolopendropmorpha	Predators	2.59 (0.03)	0.00 (0.00)	2.66 (4.19)	0.04
	Campodeidae	Diplura	Detritivores	2.45 (0.03)	0.31 (1.29)	2.07 (4.14)	0.01
	Philosciidae	Isopoda	Detritivores	1.87 (0.04)	0.00 (0.00)	0.89 (2.74)	0.01
	Agelenidae	Aranea	Predators	1.86 (0.03)	0.62 (1.77)	0.88 (2.04)	0.07
	Tipulidae	Diptera	Predators	1.71 (0.02)	0.31 (1.29)	1.48 (3.06)	0.01
	Liocranidae	Aranea	Predators	1.06 (0.02)	0.00 (0.00)	0.89 (2.74)	0.01
	Scatopsidae	Diptera	Detritivores	0.38 (0.01)	0.00 (0.00)	0.30 (1.25)	0.01
	Anisopidae	Diptera	Predators	0.22 (0.01)	0.00 (0.00)	0.30 (1.25)	0.01
	Cheiracanthium	Aranea	Predators	0.13 (0.00)	0.00 (0.00)	0.30 (1.25)	0.01
Oak topsoil	Dignathodontidae	Geophilomorpha	Predators	2.06 (0.03)	2.22 (3.56)	0.44 (1.53)	0.09
REX_Control Dissimilarity	Forficulidae	Dermaptera	Predators	1.37 (0.01)	1.33 (3.31)	2.22 (3.56)	0.02
	Agelenidae	Aranea	Predators	0.82 (0.02)	1.33 (3.31)	0.00 (0.00)	0.08
Oak topsoil	Curculionidae	Diptera	Detritivores	4.44 (0.05)	2.66 (5.33)	4.88 (4.80)	0.02
Ash_Control Dissimilarity	Lithobiidae	Lithobiomorpha	Predators	2.98 (0.03)	2.66 (3.59)	3.55 (6.15)	0.07
	Trichoniscidae	Isopoda	Detritivores	2.04 (0.04)	0.00 (0.00)	1.33 (4.61)	0.07
	Cryptopidae	Scolopendromorpha	Predators	1.53 (0.02)	0.44 (1.53)	1.33 (2.41)	0.09
	Forficulidae	Dermaptera	Predators	1.24 (0.02)	0.00 (0.00)	2.22 (3.56)	0.06
Oak topsoil	Curculionidae	Coleoptera	Detritivores	4.43 (0.04)	0.48 (5.33)	4.88 (4.80)	0.04
s-WTH_Control Dissimilarity	Brentidae	Coleoptera	Detritivores	2.81 (0.04)	2.91 (6.47)	0.89 (3.07)	0.08
	Schenydylidae	Geophilomorpha	Predators	1.78 (0.03)	0.97 (2.15)	2.22 (2.31)	0.01
	Cryptopidae	Scolopendromorpha	Predators	1.61 (0.02)	0.00 (0.00)	1.33 (2.41)	0.08
	Forficulidae	Dermaptera	Predators	1.38 (0.02)	0.00 (0.00)	2.22 (3.56)	0.02

REX: Logging residues exported. Ash: Logging residues exported and Ash addition. 's-WTH': Litter and logging residues exported, leaving bare forest soil. Significance threshold: p-value of analysis of similarity percentage with 9999 permutations.

*Table 10: Deviation to the control (%) of forest litter macrofauna according to experimental treatments (logging residue export, litter export and wood ash application) and tree species (*Fagus sylvatica*: n = 18 plots and* Quercus *spp. n = 12 plots). Total species richness, total abundance of macrofauna as well as abundance within trophic groups and within each order of macrofauna are displayed.*

Tree species	Variable	Mean in REX treatment	Mean in Ash treatment
Organic layers	Total abundance	6.57 (66.44)	1.63 (55.07)
Of Beech stands	Total richness	-7.24 (48.29)	0.01 (45.16)
	Total predators	38.86 (89.69)	2.87 (42.98)
	Total detritivore	28.37 (145.64)	2.23 (142.08)
	Isopoda	**-39.13 (72.82) ***	**-36.62 (51.35) ***
	Stylommatophora	**-50.78 (82.73) ***	-20.50 (112.96)
	Aranea	36.18 (125.81)	-5.40 (72.81)
	Coleoptera	20.43 (84.88)	-11.13 (60.68)
	Haplotaxida	-19.61 (101.49)	55.07 (280.88)
	Dermaptera	-7.78 (34.44)	-8.22 (35.38)
	Diptera	3.27 (137.66)	8.33 (126.93)
	Glomerida	20.44 (201.38)	25.00 (205.39)
	Hymenoptera	-18.31 (152.04)	-19.38 (112.65)
	Julida	-21.00 (98.74)	-15.68 (99.75)
	Opiliones	-15.73 (37.48)	-16.61 (38.37)
Organic layers	**Total abundance**	-6.20 (55.26)	**-28.82 (36.79) ***
of Oak stands	Total richness	1.92 (65.74)	-12.06 (38.51)
	Total predators	-16.04 (40.82)	-16.13 (84.18)
	Total detritivores	-19.48 (56.70)	-2.23 (125.63)
	Aranea	**-37.91 (47.13) ***	**-49.32 (28.61) ***
	Diptera	-11.58 (79.76)	**-75.00 (45.22) ***
	Glomerida	**-49.91 (52.31) .**	**-50.00 (52.22) ***
	Hymenoptera	**-55.00 (91.80) ***	**-70.00 (57.20) ***
	Coleoptera	68.60 (143.38)	-1.40 (94.84)
	Haplotaxida	-24.47 (42.99)	-40.27 (44.68)
	Dermaptera	-50.00 (52.22)	-49.00 (52.31)
	Hymenoptera	-55.00 (91.5)	-70.00 (57.20)
	Isopoda	-24.62 (58.93)	26.89 (155.95)
	Julida	0.16 (73.85)	0.16 (36.93)
	Opiliones	-75.00 (45.22)	25.00 (112.81)
	Stylommatophora	25.00 (154.47)	75.10 (200.49)

REX: Logging residues exported. Ash: Logging residues exported and Ash addition. In bold, variables exhibiting a significant variation as compared to the control (Kruskal-Wallis test, '*': α=0.05 and '.' : α=0.10).

*Table 11: Summary of the effect on litter macrofaunal family abundances of treatments (logging residue and litter export and wood ash compensation) and tree species (*Fagus sylvatica *and* Quercus *spp.). Differences between abundances were tested by SIMPER index with 9999 permutations. Only significant results (at p-value <0.1) of SIMPER index were shown, n=18 for beech and n=12 for oak.*

Tree species and treatments	Family	Order	Trophics groups	Dissimarilty contribution (%)	Mean abundance (ind/m²) in treatments stands	Mean abundance (ind/m²) in control plot	p-value
Beech litter REX_control Dissimilarity	Oniscidea	Isopoda	Detritivores	2.40 (0.04)	0.28 (1.22)	4.08 (8.95)	0.02
	Cicadellidae	Hemiptera	Detritivores	0.86 (0.01)	0.28 (1.22)	0.94 (2.09)	0.04
	Miturgidae	Aranea	Predators	0.76 (0.01)	0.00 (0.00)	0.94 (2.09)	0.02
	Agriolomacidae	Stylommatophora	Detritivores	0.55 (0.01)	0.00 (0.00)	0.63 (1.77)	0.06
	Gastrodontidae	Stylommatophora	Detritivores	0.55 (0.01)	0.28 (1.22)	0.94 (2.09)	0.05
Beech litter Ash_control Dissimilarity	Oniscidea	Isopoda	Detritivores	2.40 (0.04)	0.30 (1.25)	4.08 (8.95)	0.02
	Discidae	Stylommatophora	Detritivores	1.62 (0.02)	1.19 (2.92)	1.88 (3.23)	0.01
	Miturgidae	Stylommatophora	Detritivores	0.80 (0.01)	0.00 (0.00)	0.94 (2.09)	0.01
	Agriolomacidae	Stylommatophora	Detritivores	0.58 (0.01)	0.00 (0.00)	0.63 (1.77)	0.02
	Fanniidae	Diptera	Predators	0.48 (0.01)	0.00 (0.00)	0.63 (1.77)	0.07
	Chrysomelidae	Coleoptera	Detritivores	0.47 (0.01)	0.30 (1.25)	0.63 (1.77)	0.07
	Brentidae	Coleoptera	Detritivores	0.34 (0.01)	0.00 (0.00)	0.31 (1.29)	0.05
	Chrysopidae	Neuroptera	Detritivores	0.24 (0.01)	0.00 (0.00)	0.31 (1.29)	0.07
	Anthribidea	Coleoptera	Detritivores	0.21 (0.01)	0.00 (0.00)	0.31 (1.29)	0.06
	Ptiliidae	Coleoptera	Detritivores	0.15 (.001)	0.00 (0.00)	0.31 (1.29)	0.08
Oak litter REX_control Dissimilarity	Rhagionidae	Diptera	Predators	2.39 (0.02)	2.22 (2.74)	1.23 (3.19)	0.05
Oak litter Ash_control Dissimilarity	Clubionidae	Aranea	Predators	9.24 (0.07)	3.11 (4.22)	8.62 (8.85)	0.04
	Liocranidae	Aranea	Predators	9.76 (0.06)	2.22 (4.80)	9.44 (8.75)	0.07
	Formicidae	Hymenoptera	Predators	7.50 (0.08)	1.33 (2.41)	7.79 (10.12)	0.03
	Agelenidae	Aranea	Predators	3.96 (0.05)	0.00 (0.00)	2.87 (4.67)	0.01
	Brentidae	Coleoptera	Detritivores	134 (0.04)	0.00 (0.00)	0.82 (2.95)	0.01
	Onaphosidae	Aranea	Predators	0.55 (0.02)	0.00 (0.00)	0.41 (1.47)	0.02
	Chrysomelidae	Coleoptera	Detritivores	0.40 (0.01)	0.00 (0.00)	0.41 (1.47)	0.07
	Ichneumonidae	Hymenoptera	Predators	0.37 (0.01)	0.00 (0.00)	0.41 (1.47)	0.07

REX: Logging residues exported. Ash: Logging residues exported and Ash addition. Significance threshold: p-value of analysis of similarity percentage with 9999 permutations.

3.2. Response of macrofaunal assemblages to an export of logging residues offset by wood ash application

Responses of soil macrofaunal assemblages in the topsoil (0-25 cm) to logging residues export and wood ash application ('Ash' treatment) varied between tree identity.

In beech topsoils, neither total abundance, orders abundance (except for Glomerida) nor total orders richness were impacted by 'Ash' treatment as compared to Control beech topsoils. At family level, only Cryptopidae exhibited a little decrease from 2.66 individuals.m^{-2} in Control beech plots to 2.37 individuals.m^{-2} in 'Ash' beech plots. Macrofaunal assemblages of beech litter layers in treatment 'Ash' exhibited the same pattern of response at the order level as macrofaunal assemblages of beech 'Ash' 0-25 cm of topsoil, that is, no impact on total abundance nor on orders richness. Only Isopoda showed a -36.62 % decrease as compared to beech Control litter layers. At the family level though, strong negative impacts as compared to beech Control litter layer were observed: in beech 'Ash' litter layers, the abundance of three detritivores families significantly decreased, and seven families (six of detritivores and one of predators) totally disappeared (Table 11).

In oak 'Ash' topsoils (0-25 cm), Coleoptera and Dermaptera exhibited a decrease of - 44.12 % and -75.00 %, respectively, as compared to oak Control topsoils, whereas Haplotaxida abundance showed an opposite response with an increase of 111.02 % (Table 8). At the family level, Curculionidae, Lithobiidae and Cryptopidae exhibited a decrease (respectively -45.49 %, -25.07 % and -66.92 %), and Trischoniscidae and Forficulidae totally disappeared (Table 9). Macrofaunal assemblages in 'Ash' oak litter layers exhibited a significant decrease in total abundance (-28.82 %) as compare to the Control, led by a decrease in abundance of Aranea, Hymenoptera, Glomerida and Diptera (Table 10). At the family level, SIMPER index showed in 'Ash' treatment a decrease in abundance for Clubionidae, Liocranuidae and Formicidae and total disappeareance of five families (three of detritivores and two of predators) as compared to the Control(Table 11).

3.3. Does wood ash addition offset logging residues export?

In order to assess whether ash addition offsets the effect of logging residues export on soil macrofaunal assemblages, response patterns in treatments 'REX' and 'Ash' (as compared to Control) were compared to each other.

In beech forests, response of 0-25 cm of topsoil macrofauna (Table 8) and litter layers macrofauna (Table 10) in 'REX' plots was similar to response in 'Ash' plots. Indeed, at the order level, Isopoda and Stylommatophora in 'REX' plots and in 'Ash' plots exhibited variation in the same directions as compared to the control. At the family level, three of the five families negatively impacted in 'REX' beech litter layers (*i.e.* Onscidae, Miturgidae and Agriolomacinae) were also negatively impacted in 'Ash' beech litter. Nevertheless, two other families of detritivores (*i.e.* Discidae and Chrysomelidae) exhibited lower abundance than in the control only in 'Ash' plots compared to 'REX' plots, and five detritivores family totally disappeared as compare to the Control only in 'Ash' plots, but not in 'REX' plots (Table 11). Also, in 'Ash' treatment, the impacted families of 'REX' treatments were always impacted and seven other families exhibited a negative impact, thus highlighting clear negative impacts of the mineral offsetting on soil macrofaunal assemblages.

In oak forests, comparing respective responses of 'REX' and 'Ash' treatments as compare to Control showed that in 0-25 cm of topsoil, a higher abundance in 'REX' than in Control (driven by Hemiptera, Hymenoptera and Geophilomorpha) did not appear in 'Ash' oak topsoil. On the other hand, three taxa were only impacted in 'Ash' oak topsoil. A negative impact was showed for Coleoptera (-44.12 %) and Dermaptera abundance (-75 %) and a positive one was observed for Haplotaxida abundance (+111.02 %, Table 9). Oak litter macrofaunal assemblages exhibited more taxa negatively impacted in 'Ash' treatment than in 'REX' treatment. Indeed, Aranea, Glomerida and Hymnoptera abundancesa stronger decreased as compared to Control in 'Ash' oak plots than in 'REX' oak plots. But in addition to these orders, wood ash application led to a decrease in Diptera and total macrofaunal abundances (Table 10) that was not observed in 'REX' oak plots. At the family level, 'Ash' treatment had a stronger negative impact than 'REX' treatment (Table 11). Indeed, in 'Ash', thirteen families (height in litter layers and five in 0-25 cm of topsoil) exhibited a lower abundance than in Control, while, in 'REX' treatment only two families of 0-25 cm of topsoil exhibited a lower abundance than in Control (Table 9 and Table 11)**.**

3.4. Response of macrofaunal assemblage to logging residues and litter export ('s-WTH' treatment)

In 's-WTH' treatment, all organic matter coming from a logged tree (logging residues and litter) was exported in order to simulate a Whole Tree Harvesting management. As litter was totally exported for treatment 's-WTH', response of macrofaunal assemblage will be compared among all treatments only for the topsoil (0-25 first cm). Soil macrofaunal abundance and order richness were lower in Control plots than in 's-WTH plots. As in other treatments, contrasted responses of macrofauna to litter and logging residues removal appeared under the two tree species. In beech 's-WTH' plots, total macrofaunal abundance decreased as compared to Control 4.2 times more strongly than in oak 's-WTH' plots (-62.02 % and -14.83 % respectively), and taxonomic richness at order level decreased 1.9 times more strongly in 's-WTH' beech plots than in oak plots (-45.69 % and -24.07 % respectively). Also, abundance significantly decreased for a higher proportion of orders in 's-WTH' beech plots (5 orders of 17) than in oak plots (3 orders of 18; Table 8).

All the families highlighted by SIMPER index, except Carabidae under beech and Brentidae under oak, were negatively impacted in abundance by 's-WTH' treatments. Under both tree species, half of negatively impacted families completely disappeared from the plot: 4 predators and 2 detritivores families amongst 11 families in beech 's-WTH' plots, and 2 predators families amongst 4 families in oak plots (Table 9).

3.5. Comparison of macrofaunal assemblage responses in 'REX' and 's-WTH' treatments as compared to the control.

Soil macrofaunal responses as compared to the control in 's-WTH' plots and 'REX' was the same under both tree species, with more negatively impacted orders in 's-WTH' plots than in 'REX' plots (from 5 in Beech 's-WTH' to 2 in Beech 'REX' and from 4 in 'oak 's-WTH' to 0 in oak 'REX'; Table 8). At the family level, the same response was observed with more families negatively impacted in 's-WTH' plot than in 'REX' plots (from 12 in Beech 's-WTH' to 0 in Beech 'REX' and from 5 in 'oak 's-WTH' 2 in oak 'REX'; Table 9)

3.6. Identification of macrofaunal bioindicators of forest soil disturbance by OM export and wood ash application at nested scales

In order to highlight potential bioindicators of disturbance related to Whole Tree Harvesting (WTH), to logging residues export with or without wood ash mineral offset, an IndVal index was performed on macrofaunal assemblage considering at first all climatic regions as a whole (national climate type) and then each climatic region *sensu* Joly *et al.* (2010) separately (Table 7)

First, IndVal index was performed on all blocks, but at this large climatic scale no species appeared as a bioindicator of any treatment (Table 12). In mountain climatic region, absence of Lithobius borealis (Lithobiomorpha, IndVal = 55.55) and Campodea fragilis (Diplura, IndVal = 55.55) were highlighted as potential bioindicators of 'REX' and 's-WTH' (Table 12). Furthermore, the absence of Geophilus insculptus (Geophilomorpha, IndVal = 64.81) was highlighted as a potential bioindicator of only 's-WTH'. In mountain climatic region, no species was detected as a bioindicator of 'Ash' treatments (Table 12).

In semi-continental with mountain margin climatic region, Gnathomerium inopatum (Geophilomorpha, IndVal = 69.44) was highlighted as potential bioindicators of 'REX' treatments and the absence of Geophilus insculptus (Geophilomorpha, IndVal = 69.44) was highlighted as a potential bioindicator of 's-WTH'. No species was highlighted as potential bioindicators of 'ASH' in semi-continental with mountain margin climatic region (Table 12).

In Oceanic modified by lowland climate, no potential bioindicator was highlighted in treatments with only OM export (that is, 'REX and 's-WTH'). But in 'Ash' treatment *Philoscia muscorum* (Philosciidae, IndVal = 50.79) was highlighted as potential bioindicators of 'Ash' by IndVal index (Table 12).

Table 12: Summary of the potential bioindicators of organic matter disturbances or wood ash compensation highlighted by IndVal index at two scale: all blocks (nine forest of northern France) and each climatic region according to Joly et al. (2010). Only significant results of IndVal index (p-value < 0.1.) were shown, n=30 for all block, n= 9 for mountain, n=15 for Oceanic modified by lowland and n=6 Semi-continental with mountain margin.

Climate context	Treatment	Relationships	Species	Family	Order	Trophics groups	Indval	p-value
All block	rex	N.S.	N.S.	N.S.	N.S.	N.S.	N.S.	N.S.
	Ash	N.S.	N.S.	N.S.	N.S.	N.S.	N.S.	N.S.
	s-WTH	N.S.	N.S.	N.S.	N.S.	N.S.	N.S.	N.S.
Mountain	REX	-	Lithobius borealis	Lithobidae	Lithobiomorpha	Predators	50.00	0.02
		-	Campodea fragilis	Campodidae	Diplura	Detritivores	55.55	0.02
	Ash	N.S.	N.S.	N.S.	N.S.	N.S.	N.S.	N.S.
	s-WTH	-	Geophilus insculptus	Geophlidae	Geophilomorpha	Predators	64.81	0.02
		-	Campodea fragilis	Campodidae	Diplura	Detritivores	55.55	0.03
		-	Lithobius borealis	Lithobidae	Lithobiomorpha	Predators	55.55	0.02
Semi-continental with mountain margin	REX	+	Gnathomerium inopinatum	Geophlidae	Geophilomorpha	Predators	69.44	0.07
	Ash	N.S.	N.S.	N.S.	N.S.	N.S.	N.S.	N.S.
	s-WTH	-	Geophilus insculptus	Geophlidae	Geophilomorpha	Predators	69.44	0.07
Oceanic modified by lowland	REX	N.S.	N.S.	N.S.	N.S.	N.S.	N.S.	N.S.
	Ash	+	Philoscia muscorum	Philosciidae	Isopoda	Detritivores	50.79	0.05
	s-WTH	N.S.	N.S.	N.S.	N.S.	N.S.	N.S.	N.S.

REX: Logging residues exported. Ash: Logging residues exported and Ash addition. 's-WTH': Litter and logging residues exported, leaving bare forest soil. N.S.: non-significant results. Significance threshold: p-value of IndVal index < 0.1.

4. Discussion

4.1. Effects of tree identity on mesofaunal soil response to OM export

Studies about OM export in temperate forests tend to either deal with coniferous (Bengtsson *et al.*, 1998; Bird *et al.*, 2000; Gedminas *et al.*, 2007; Gunnarsson *et al.*, 2004; Siira-Pietikäinen *et al.*, 2001; Work *et al.*, 2013) or deciduous stands (Arpin et al., 1985a; David et al., 1993; Jonsell et al., 2007; Jordan et al., 2000; Ponge, 2000). Such a dichotomy comes from strong functional differences between coniferous and deciduous trees, characterized especially by different amounts and quality of deadwood volume produced (Jonsell, 2007). Somewhat surprisingly, differences of soil macrofaunal assemblages to forest management amongst coniferous or deciduous tree species remain understudied, only few focusing on these differences (Dighton *et al.*, 2012; Elie *et al.*, n.d.; Jonsell *et al.*, 2007; Lassauce *et al.*, 2012; Sharon *et al.*, 2001; Wardle *et al.*, 2006). In temperate deciduous forest, oak and beech are two of the major tree species for wood production at European scale. Regarding soil fauna associated to these two deciduous tree species, our study showed contrasted results on the abundance of macrodetritivores depending on stand dominant tree identity. For instance, in conventionally managed stands (control treatment), abundance in oak-stands soils was 1.5 times lower in oak litter than in beech litter, yet 1.4 times higher in than beech-stands soils. These variations can be related to litter quality or quantity that can modify basal assemblages in soil fauna (Ponge, 2003). In our studied sites, total Biomass litter and logging residues in oak stands (16.01 ± 5.91 $t.ha^{-1}$) was lower than in beech stands (21.55 ± 8.48 $t.ha^{-1}$). In deciduous temperate forests, the higher the litter and logging residues biomass are, the larger and more stable the habitat for macrodetritivores is, leading to an increase of their abundance (David *et al.*, 1991; Dighton *et al.*, 2012). Thus, the observed difference in litter biomass under oak and beech could partly explain contrasted macrofaunal abundance between the two tree species. Many studies focusing on chemical properties of litter also showed significant variations between oak and beech suggesting a lower decomposition rate within beech litter layers than within oak litter layers (Cortez *et al.*, 1996; Hodge *et al.*, 2000; Lorenz *et al.*, 2004; Sariyildiz *et al.*, 2005; Setiawan *et al.*, 2016). Differences in chemical composition of leaf litter could then lead to differential soil macrofauna assemblages between oak and beech (Sharon *et al.*, 2001; Wardle *et al.*, 2006). Elie *et al.* (2018) observed variation in response of soil macrofaunal communities to an OM export between oak and beech stands

on the four most eastern stands (in eastern France) of our network. For all these four stands, the soil type was dystric cambisol. Yet the present study widened to ten sites of the same MOS network, harboring various pedoclimatic contexts, and exhibited similar variations in macrofaunal responses to treatment between stands dominated by either oak or beech. This similar variations between oak and beech macrofaunal responses suggests the crucial importance of tree species as filter of soil macrofaunal species assemblages by the micro-climatic conditions created by tree identity (Aussenac, 2000) and the importance of tree species. The contrasted macrofaunal response patterns under different, deciduous tree species as revealed by our study points at the importance of further investigation on forest ecosystem response to a disturbance by tree species and no by tree class (deciduous and evergreen).

4.2.Impact of simulated whole tree harvesting on soil faunal assemblages

At the order level, soil macrofaunal assemblages exhibited a more strongly negative response to simulated whole tree harvesting in beech stands than in oak stands. Indeed, in oak stands only 3 orders over 18 were negatively impacted by this treatment, whereas in beech stands they were 5 orders over 17. Adding up to Coleoptera, Lithobiomorpha and Geophilomorpha impacted under both trees, Scolopendromorpha and Haplotaxida orders were also negatively impacted under beech.

In oak 's-WTH' stands, the impacted orders are three top, generalist predators praying on many taxa of detritivores, but preferentially on small preys (e.g. Enchytraeida, Elateridae; Scheu and Falca, 2000). Such a decrease in abundance of these generalist predators could reflect strong consequences on the whole trophic networks of forest soils submitted to whole tree harvesting practices. Similar impact were observed on these three groups in temperate oak stand under WTH by David et al. (1991). Furthermore, in beech 's-WTH' stands, Haplotaxida and Scolopendromorpha also exhibited a decrease in abundance, that suggested two different trophic food web under beech and oak. Indeed, Haplotaxida (earthworms) are defined in many studies as an order of ecosystem engineers, related to OM decomposition based on bacterial way (Pollierer et al., 2012). Indeed, bioturbation by Haplotaxida breaks up soil organic matter and produces large amounts of faeces, leading to a mixture of soil and organic matter that increases bacterial activities by physical contact between OM and bacterial (Scheu, 1987a). Scolopendromorpha (another order of predators) decrease in

abundance may be related to the decrease in availability of their preys, as they usually feed on big preys such as earthworms (Lewis, 2010).

Export of all OM led to a strong decrease in total macrofaunal assemblage's abundance, in familial richness and in abundance within many orders, regardless of tree identity. Our simulated WTH treatment was used to evaluate a scenario of maximal disturbance in order to quickly assess the ecosystem response to extreme management practices, considering the urgent need of global energy shift to avoid a global climate catastrophe. It can thus appear quite drastic when compared with present-day practices. Nevertheless, the increasing recurrence of such practices, matching the growing demand in green energy, will deprive forest ecosystems from soil OM return while in such ecosystems where no chemical fertilizers are used, nutrient availability for tree productivity mainly relies on OM recycling, especially for N and P (Achat *et al.*, 2018, 2015; Ranger and Turpault, 1999). Our study showed that such management practice can lead to a strong disturbance of all the ecosystem by strong losses in the main trophic groups of soil macrofauna involved in OM recycling processes. Decrease in abundance of Coleoptera, Geophilomorpha and Lithobiomorpha under the two dominant tree species when all OM was exported, highlights them as potential bioindicators of OM disturbance. Coleoptera are already used as bioindicators in many land uses (Döring and Kromp, 2003; Giglio *et al.*, 2017), but Lithobiomorpha and Geophilomorpha are presently scarcely used for bioindication while Chilopoda (*i.e.* Lithobiomorpha and Geophilomorpha) are easily recognizable on the field. The identification at species level with morphological criteria is easier for Chilopoda than Coleoptera larvae and, few studies recently showed the strong potential of Chilopoda for bioindication (Elie *et al.*, 2018; Tuf and Tufova, 2008; Voigtländer, 2009). All these argues showed the importance of Chilopoda for investigation of potential bioindicators

4.3.Impacts of logging residues management

In beech forests, macrofaunal total abundance and specific richness were not impacted by logging residues export (branches with a diameter under 7 cm) neither in topsoil nor in litter layers. Only Hanniidae family appears in beech topsoil when logging residues were exported (treatments 'REX'). Hanniidae is a spiders family related to moist habitats, and usually found in litter layers (Walters-jones, 1989). Their occurrence in topsoil when residues

are exported can suggest a downwards-migration in order to stay in a moist habitat and could be related to the importance of logging residue as moisture buffer in litter. Also, the present study showed that an export of logging residue led to a strong decrease in abundance in many orders of macro-detritivores of the web (*i.e.* Oniscidae, Cicadellidae, Agriolomacinae and Gastrodontidae), mostly feeding on filamentous fungi (Topp *et al.*, 2006; Zimmer and Topp, 1999). A decreased abundance of these fungivores may suggest decrease in fungal abundance. Logging residues are known to create a buffered microhabitat (Gobat *et al.*, 1998; Rosén and Lundmark-Thelin, 1987; Stevens *et al.*, 2013; Strahm *et al.*, 2005; Titus *et al.*, 1997), export of logging residues could lead to destruction of these microhabitats that are one of the habitats of saprophytic fungi (Gobat *et al.*, 1998). Furthermore, Oniscidae, Cicadellidae, Agriolomacinae and Gastrodontidae are related to moist habitats (Kula and Lazorík, 2016; Martin *et al.*, 2009). Their abundance decrease, along with downwards-migration of Haniidae, suggest a role of logging residue as a protection of soil organisms against desiccation by their capacity to buffered for soil humidity (Aubert *et al.*, 2006; Jabin *et al.*, 2004).

In oak stands, the impact of logging residue export on soil macrofauna was more important than in beech stands. Indeed, total macrofaunal abundance showed an opposite response pattern between layers, with a decrease in litter layers driven by Aranea, Glomerida and Hymenoptera orders and an increase in topsoil driven by Aranea, Geophilomorpha and Hymenoptera. Thus, Aranea and Hymenoptera display a similar behavior to Haniidae under beech, moving downwards into topsoil in order to reach more stable habitats. Furthermore, an higher abundance of Rhagionidae were showed in in Oak 'REX' litter as compared to the control. Rhagionidae feed on small oligochaetes, softbodied insect larvae or mesofauna (Roberts, 1969), their increased may suggested a shift in main detritivores taxa in litter, macrodetritivores exhibited a downwards migration and be replaced in litter by mesodetritivores or softbodied larvae. This downwards migration of many preys in 0-25 cm of topsoil may be suggested too by the higher predator's abundance as Geophilomorpha (Dignathodontidae sp.), that ordinarily lived deeper in soil (20-30 cm; Voigtländer (2015)) in 'REX' topsoil as compared to the control. Also in oak stand, logging residue export led to a migration of three macrofaunal orders from litter to topsoil and an increase in litter of mesofaunal feeders as Rhagionidae larvae, that suggested a strong variation in OM decomposition channels.

4.4.Impacts of exported logging residues mineral offset by wood ash on soil macrofauna

In beech stands when wood ash was applied, no impact was showed in topsoil except for Glomerida and Diplura that usually lived in litter layers (Lee, 2006; Lock *et al.*, 2010). Wood ash are strongly leachable in soil (Demeyer *et al.*, 2001), the greater litter layer in beech can prevent wood ash from water dissolution and then from move-down within the soils of these stands. That led, in beech forest, to no impact of wood ash applications on soil macrofaunal assemblage. In litter layers, 3 taxa (*e.g.* Oniscidae, Miturgidae and Agriolomacidae) that were impacted by logging residues export were also impacted by ash application. In total, ash application led, in litter, to a decreasing abundance for 10 families (9 detritivores and 1 predators) and a total disappearance for 7 families (6 detritivores and 1 predators). Applications of wood ash on litter layers did not offset the slightly negative impact of logging residue management but on the contrary, strongly increased these negative impacts.

Overall responses in oak forest to an export of logging residue and wood ash applications was more important than overall responses in beech forests. These variations in responses are not easy to explain but it suggested a more dissolvability of wood ash in oak stand than in beech stand as in Oak forest, ash application translate into strong functional changes in macrofaunal assemblage i.e. a replacement of Isopoda and Stylommatophora by Haplotaxida as primary decomposer (according to Scheu and Falca, 2000). Variation of primary decomposers led to a strong impact on soil predators. In Oak litter layer wood ash applications led to a total disappearance of two groups of detritivores and to strong perturbations of predator's guilds (Blondel, 2003).

All these variations may lead to a perturbation of soil detritivores channel. Reponses of soil macrofaunal assemblage to an export of logging residue or wood ash compensation are extremely variables between the two tree species. This variation may suggest various functioning of the detritivorous channels.

In beech stands, the thick litter layers led to more various OM availability. This strong availability may lead to a concomitance between two food web (Trap et al., 2011b): i) micro-detritivores food web mainly based on fungi (Brussaard et al., 2007) and ii) macro-detritivorous food based on bacteria (Scheu and Falca, 2000). The concomitance of the two

decomposition channels leads to a high diversity in decomposers organisms (macro and mesofauna). Under beech stand, the low number of predator's families impacted in litter and soil can be explain by the non-specificity of top predators for prey (Eitzinger and Traugott, 2011; Günther et al., 2014).This non-specificity allowed top predators to shift their diet from macro-detritivorous to meso-detritivorous. Only a strong perturbation of all detritivore channels (macro and meso-food web) lead to an impact on predators.

In oak stand, the higher litter decomposability led to a thinner litter layers than in beech stand (Hodge et al., 2000; Lorenz et al., 2004; Setiawan et al., 2016). This thin litter layers led to less abundant spatial resources and to a less abundant and various detritivores community (Rossi et al., 2015) and finally less prey for top predator. This strong decrease in abundance when logging residues were exported on top predator in oak system suggest a huge negative disturbance of lower trophic level (i.e. detritivores).

4.5. Identification of potential bioindicators of Om export or wood ash applications

The ultimate aim of the present study was to identify potential bioindicators of the impacts of increased OM export (with or without offset by ash addition) on forest soil macrofauna. In order to identified potential bioindicator, IndVal index proposed by Dufrêne and Legendre (1997) was used as in many studies focusing on bioindicators identification (Kubosova *et al.*, 2010; Magura *et al.*, 2003; Penczak, 2009; Rousseau *et al.*, 2013). A strength of the IndVal index is to take into account both the Fidelity and Specificity in the assessment of potential bioindicator taxa, as the two indices have different sensitivity to seasonal variation in macrofaunal abundance (Kingsolver, 1989; Tauber *et al.*, 1998; Wolda, 1988). Indeed, as the Specificity parameter is focused on abundance (thus fluctuating with seasonal abundance variation), only the total lack of occurrence of one taxa can impact its Fidelity parameter (calculated on occurrence only; McGeoch *et al.*, 2002).

The many environmental filters structuring soil macrofaunal assemblages, acting at various scale from stand to biomes (Lavelle *et al.*, 1993) such as tree species (Aubert *et al.*, 2003; Augusto *et al.*, 2002; Elie *et al.*, 2018), humus type (Ponge, 2003; Scheu and Falca, 2000) or nested climatic regimes (from micro- to macroclimate, Lavelle and Spain, 2001; Wall *et al.*, 2008) hinder the identification of large scale bioindicators at species level. The present study

illustrates the crucial importance of taking spatial scale into account when detecting, and then using, bioindicators taxa.

At the scale of continental climate, no potential bioindicator species was detected, as IndVal Fidelity parameter was too restrictive. Indeed, at the scale of continental climate, each species presented a narrow distribution area, leading in IndVal to a very low Fidelity parameter as the taxon was absent from too many sites. However, when attempting to apply the IndVal index at the family level, the distribution area of a family became too large, also leading to a very low Fidelity parameter (now because of too many occurrences for per family). On the other hand, SIMPER index, using only abundance data (specificity), appeared relevant at the national climatic scale for high taxonomic levels (family or higher).

At regional climatic scale, various species were revealed as potential bioindicators by IndVal index: *Lithobius borealis, Campodea fragilis* and *Geophilus insculptus* that indicated OM export in Mountain climate, *Geophilus insculptus* and *Gnathomerium inopinatum* that indicated OM export in semi-continental with mountain margin climatic region, *Philoscia muscorum* that indicated wood ash applications in oceanic modified by lowland climatic region. The IndVal index thus appears to be useful and relevant at regional scale and had very low probability to highlighted false positive (species highlighted as bioindicators by IndVal index while it is not a real bioindicators). This very low probability to highlight false positive is related to the take account of the two parameters (*i.e.* fidelity and specificity) In the calculation of IndVal index.

Furthermore, all species highlighted by IndVal at the scale of regional subclimates belonged to families detected by SIMPER index at national climatic scale. For example, Lithobiidae and Geophiliidae families indicating OM export, were highlighted at national climatic scale by SIMPER index as families of interest in order to investigate bioindicators of forest managements and these families could contained bioindicators species at climatic regional scale. Indeed, At climatic regional scale, IndVal index highlighted members of the Lithobiidae and Geophiliidae families that are higlithed at national scale by SIMPER index : *Lithobius borealis* and *Geophilus insculptus* in mountain context, and *Gnathomerium inopnatum* and *Geophilus insculptus* in semi-continental with mountain margin context. Centipedes were also identified as a potential source of bioindicators in boreal context (Dunger, 2004; Schreiner *et al.*, 2012; Voigtländer, 2009, 2005) and this study highligted them as source of potential bioindictors in temperate forest context.

Also, all bioindicators index used in this study can be usefull at various scale. SIMPER index was efficient at large scale (*e.g.* nationale scale) in order to identified families or order that contained potential bioindicators species of forest management (*e.g.* Geophilomorpha). And IndVal index is usefull in at lower scale (*e.g.* climatic regional scale) in order to indentified potentential bioindicators species of forest management (*e.g. Geophilus insculptus*).

5. Conclusions

The present study showed contrasted responses of temperate forest soil macrofauna to various levels of disturbances by increased OM export, with or without mineral offset with wood ashes. First, whole tree harvesting-like practices led to strong negative impacts on soil macrofaunal assemblages in all stands regardless of tree identity, that may lead to strong ecosystem dysfunction by downwards repercussions to the whole soil foodwebs (*i.e*. down to microflora). Second, the response of soil fauna assemblages to an export of logging residue also varied with dominant tree species, stressing the importance of litter and its inhabiting fauna for the balance of the ecosystem. This various of soil macrofaunal assemblages responses between tree species highlighted the importance of take account tree species in future forest management when foresters think the residue management. Third, our study showed that even though the application of wood ash may offset mineral nutrients in forest soil, for soil macrofauna it does not compensate for the export of logging residues, and even worsens damages on litter feeders. And last, this study offered the opportunity to weigh pros and cons of two methods for bioindicators detection: i) while IndVal index avoids false positive, it failed at highlighting any group at large geographical scale; and ii) at large scale, SIMPER index could highlight bioindicators of high taxonomic rank, but this very lack of taxonomical precision may hinder the field-relevance of those bioindicators, rather leading to focus on narrower spatial scales where better precision can be achieved. This study highlited the importance to clearly defined the aim of bioindications before use a bioindicators index. Indeed, each bioindicators index (*e.g.* SIMPER, IndVal) is usefull in one saptial scale and one taxonomic level (*e.g.* family, species).

Chapitre 3

Caractérisation par metabarcoding environnemental de la réponse de la mésofaune des sols forestiers à un export de rémanents et à une compensation minérale par les cendres.

Auteurs présentis : François Elie[1], Matthieu Chauvat[1], Michaël Aubert[1], Lucie Vincenot[1] & Thierry Berthe[2]

Affiliations : [1]Normandie Univ, UNIROUEN, IRSTEA, ECODIV, 76821 Mont-Saint-Aignan-CEDEX, France ; [2]Normandie Univ, UNIROUEN, CNRS, Morphodynamique Continentale et Côtière, 76821 Mont-Saint-Aignan-CEDEX, France.

1. Introduction

L'objectif de cette étude est de suivre la réponse des assemblages d'espèces de la mésofaune du sol dans le cadre de l'évaluation de la durabilité d'un prélèvement de biomasse ligneuse sous forme de rémanents (bois mort de diamètre inférieur à 7 cm) et avec une compensation par cendres dans des écosystèmes forestiers tempérés dans la cadre d'un accroissement de la production énergétique forestière (Akroume *et al.*, 2016). Cette problématique est bien étudiée dans les forêts boréales (Dighton *et al.*, 2012; Lindo et Visser, 2004; Malmström *et al.*, 2009; Nieminen, 2008) mais très peu dans les systèmes tempérés (Lassauce *et al.*, 2012). La faune du sol dans les systèmes forestiers correspond à une biodiversité extrêmement importante (jusqu'à 100 espèces d'invertébrés par gramme de sol ; Wardle, 2006). Impliquée dans de nombreuses fonctions du sol (*e.g.* décomposition de la matière organique (MO), structuration du sol, fertilité), elle est considérée comme un excellent bioindicateur de la fertilité des sols (Yan *et al.*, 2012).

La mésofaune du sol (*i.e.* organismes de la faune du sol de taille comprise entre 2 et 0,2 mm ; Lavelle & Spain, 2001) a un rôle essentiel dans les processus de décomposition des litières forestières où elle peut compter jusqu'à 200 000 individus.m^{-2} dans les litières des écosystèmes forestiers boréaux (Rousseau *et al.*, 2018). De nombreux organismes de la mésofaune, tels que les collemboles ou les acariens représentant en moyenne 15 % et 80 % de l'abondance totale en mésofaune (Garay, 1981), consomment des champignons filamenteux et de la microfaune (*e.g.* nématodes), participant ainsi à la régulation des

interactions entre les microorganismes, la microfaune et la matière organique (Brussaard *et al.*, 2007). D'autre part, les espèces de la mésofaune représentent des proies essentielles pour de nombreux prédateurs de la macrofaune tels que les araignées, les coléoptères et les myriapodes (Scheu et Falca, 2000). Cette place de maillon central dans les chaînes trophiques, entre macrofaune , microfaune et microorganismes, et son rôle dans les nombreuses fonctions du sol telles que la fragmentation de la matière organique, font de la mésofaune un des groupes essentiels pour l'identification des perturbations des fonctions assurées par l'intégralité du réseau trophique (Coleman et Wall, 2015).

La mésofaune du sol est principalement constituée de trois grands groupes taxonomiques : les collemboles (11- 60%), les acariens (26 - 80 %) et les enchytréides (6 - 13% ; Coleman *et al.*, 2004; Lavelle & Spain, 2001). Les collemboles (ordre : Collembola), peuvent eux-mêmes être classés en trois groupes éco-morphologiques : i) les épédaphiques, correspondant aux collemboles vivant dans la litière ou sur le sol, ii) les hémiédaphiques, vivant dans les 5 premiers cm du sol et iii) les euédaphiques, vivant plus profondément dans le sol (5 à 10 cm ; Röhring & Ulrich, 1991 ; Rusek, 1998). Les épédaphiques représentent en moyenne 60 % de la communauté de collemboles, les hémi et euédaphiques représentent 20 % chacun (Pflug & Wolters, 2002). Les acariens (Acari, infra-classe des Arachnida) sont des arachnides présents dans de nombreux types de litières et de sols (Lavelle et Spain, 2001). Les acariens peuvent être classés par groupes trophiques (groupes paraphylétiques), avec d'une part les prédateurs (gamases) et d'autre part les détritivores-fongivores (oribates). Les enchytréides (ordre : Enchytraeida) peuvent représenter jusqu'à 30 000 individus.m^{-2} dans des sols forestiers (Coleman et Wall, 2015). Les enchytréides sont des organismes détritivores essentiels dans de nombreux processus écologiques du sol, tels que la décomposition des résidus des plantes et le déplacement de la matière organique (*i .e.* bioturbation), et *in fine* les cycles des nutriments dans les sols (Pelosi et Römbke, 2018).

L'effet d'un export de matière organique sur les communautés de collemboles, dans les forêt boréales entraîne des diminutions drastiques (jusqu'à -50 %) des abondances de chaque groupe éco-morphologique se traduisant par une modification importante de l'assemblage en collemboles à l'échelle de l'épisolum humifère (Bengtsson *et al.*, 1997 ; Rousseau *et al.*, 2018 ; Vlug et Borden, 1973). Pour les acariens, il semblerait que le contexte biogéographique ait une grande importance dans leur réponse à l'export de matière

organique. En effet, les études situées au Canada, dans des climats boréaux montrent une diminution de l'abondance et de la biomasse totale en réponse à une exportation de matière organique (Rousseau *et al.*, 2018 ; Vlug et Borden, 1973) alors que des études dans le Sud des Etats-Unis d'Amérique (climat tempéré) ne montrent pas de réponse ou au contraire, une augmentation de l'abondance en acariens suite à une exportation de rémanents forestiers (Bird *et al.*, 2000; Ober et DeGroote, 2011). De plus, il semblerait que dans les forêts boréales, les groupes impactés varient en fonction de la stratification des groupes dans l'épisolum humifère. Dans les horizons organo-minéraux, seul le groupe des oribates est négativement impacté (Rousseau *et al.*, 2018) alors que dans les horizons holorganiques seuls les gamases le sont (Battigelli et Spence, 2004). Il n'existe que très peu d'études sur la réponse des enchytréides à un export de matière organique dans des systèmes forestiers. Et, le peu d'études qui renseignent les variations d'abondance des enchytréides donnent des résultats contrastés. En effet, Bengtsson *et al.* (1997) mettent en avant une absence de variation de l'abondance en enchytréides reliée à un export des rémanents forestiers et de la litière dans une forêt de résineux en Suède. A l'opposé, Dighton *et al.* (2012) dans une forêt de résineux finlandaise montrent une relation positive entre l'abondance en enchytréides et la quantité de rémanents forestiers.

L'effet d'une compensation par des cendres sur la mésofaune du sol reste peu étudié. Les quelques études sur les forêts boréales montrent un patron de réponse similaire avec une diminution de l'abondance totale et de la richesse spécifique des collemboles en présence de cendres (Liiri *et al.*, 2002; Malmström *et al.*, 2009; Vlug et Borden, 1973) et une diminution de l'abondance des gamases et des oribates en présence de cendres (Malmström *et al.*, 2009; Vlug et Borden, 1973). La réponse des enchytréides à un apport de cendres semble aussi être homogène dans les forêt boréales avec des impacts négatifs sur l'abondance (de -50 % à -90 % par rapport au témoin), la longueur des individus et la biomasse totale moyenne sous différentes essences de résineux (Haimi *et al.*, 2000 ; Liiri *et al.*, 2007 ; Malmström *et al.*, 2009 ; Nieminen, 2008).

L'identification de la mésofaune du sol se fait généralement *via* une approche morphologique (*e.g.* Bachelier, 1973 ; Friberg *et al.*, 2008 ; Salmon *et al.*, 2005), qui comprend cependant certains biais et contraintes méthodologiques. Les étapes en laboratoire pour extraire la mésofaune du sol (extraction par gradient de chaleur, *i .e.* méthode de Berlèse-

Tullgren), puis la compter et l'identifier microscopiquement sont consommatrices en temps (Huang *et al.*, 2007). De plus, la grande diversité de la mésofaune du sol nécessite le recours à l'expertise de nombreux spécialistes de chaque groupe pour déterminer précisément certains taxons dont les caractères morphologiques sont extrêmement difficiles à visualiser (*e.g.* étude de la disposition des chélicères des acariens).

Au vue de ces difficultés de mise en œuvre de l'identification morphologiques, une approche de description taxonomique du cortège faunistique des sols par metabarcoding moléculaire a été développée ces dernières années (*i.e.* séquençage d'un marqueur taxonomique moléculaire à partir d'un pool d'ADN ; Folmer *et al.*, 1994 ; Hebert *et al.*, 2003 ; Taberlet *et al.*, 2012a). Cette méthode permet de détecter les taxons présents dans un substrat (*e.g.* sol, sédiments) grâce aux fragments d'ADN que des individus ont laissé dans ces substrats, au cours de leur vie (*e.g.* mues, soies, fragments tégumentaires) ou *post mortem*. La première étape de l'approche de metabarcoding consiste en l'extraction de l'ADN environnemental (ADNe), c'est-à-dire l'ensemble des fragments d'ADN contenus dans le substrat. Cette extraction ne nécessite qu'une petite quantité de substrat (*e.g.* jusqu'à 2 g de sol), entraînant des perturbations peu importantes des milieux prospectés dues à la faible quantité de sol prélevée (Blum *et al.*, 1997; Lorenz et Wackernagel, 1987). Puis, à partir de l'ADNe est réalisée une amplification par PCR (Polymerase Chain Reaction) d'un locus spécifique : le code-barre moléculaire. Après amplification du locus *COI* par PCR, les amplicons sont ensuite séquencés par séquençage à haut débit (*High Throughput Sequencing*, HTS) puis regroupés en OTUs (*Operational Taxonomic Units*) par similarité entre séquences supérieures au seuil de 97 %. Finalement, chaque OTU reçoit une assignation taxonomique par comparaison avec les bases de données de séquences existantes d'ADN du locus *COI* des espèces de la faune du sol.

Pour l'identification par metabarcoding de la faune du sol, des études ont permis de mettre en avant des code-barres moléculaires (correspondant à une séquence d'ADN spécifique (*i.e.* gène de ménage) à un taxon ou un groupe de taxons). Pour la mésofaune du sol, le code-barres doit se situer dans un locus présent chez tous les invertébrés du sol, comme la séquence d'ADN mitochondrial du gène codant la Cytochrome Oxydase I (*COI*) du complexe Cytochrome Oxydase c (Andújar *et al.*, 2018 ; Huang *et al.*, 2007 ; Moulton *et al.*, 2010 ; Read *et al.*, 2006). Ce locus de 650 paires de bases (bp) comprend des zones conservées,

caractérisées à la fois par (i) un taux de mutation assez faible pour permettre le dessin d'amorces universelles correspondant à une séquence d'ADN d'une vingtaine de paires de bases nécessaires pour l'amplification de l'ADN par PCR (Folmer *et al.*, 1994) et (ii) un *barcode gap* assez important, correspondant à des zones hypervariables entre espèces mais suffisamment conservées au niveau infra-spécifique pour permettre une différenciation entre les espèces (Andújar *et al.*, 2018). De plus, le locus *COI* est bien renseigné dans les bases de données telles que Genbank (Benson *et al.*, 2018) ou Bold (Ratnasingham et Hebert, 2007) et est régulièrement proposé comme code-barres ADN universel pour la faune du sol (Andújar *et al.*, 2018 ; Biernet *et al.*, 2012 ; Brandon-mong *et al.*, 2013 ; Etzler *et al.*, 2014; Huang *et al.*, 2007 ; Martins Simões, 2012; Moulton *et al.*, 2010 ; Porco *et al.*, 2014; Read *et al.*, 2006 ; Rowley *et al.*, 2007).

A l'aide de l'approche de metabarcoding moléculaire permettant d'accéder à une caractérisation avancée de la diversité taxonomique en mésofaune, cette étude teste les trois hypothèses suivantes : i) le retrait des rémanents a un impact négatif sur la richesse de tous les groupes de mésofaune; impact qui comme dans les forêt boréales n'est pas compensé par un apport de cendres (Haimi *et al.*, 2000 ; Liiri *et al.*, 2002 ; Malmström *et al.*, 2009 ; Vlug & Borden, 1973) ii) l'essence ligneuse dominante module la réponse de mésofaune et iii) certaines espèces peuvent être considérées comme bioindicatrices des perturbations entraînées par le retrait des rémanents et la compensation par les cendres. Ces espèces peuvent être de très bons outils d'aide à la gestion des écosystèmes. Afin de répondre à ces hypothèses, l'étude portera sur 10 sites forestiers (six peuplements de hêtre et quatre peuplements de chêne) soumis à différents niveaux de prélèvement de matière organique sous forme de litière et/ou de rémanents (résidus de coupe ligneux de diamètre inférieur à 7 cm) avec ou sans compensation minérale par des cendres.

2. Matériels et méthodes

2.1.Sites d'études

L'échantillonnage du sol a été réalisé en 2017 dans 10 sites forestiers mono spécifiques situés dans le nord de la France dont l'essence majoritaire était le chêne (*Quercus* sp. L., quatre sites) ou le hêtre (*Fagus sylvatica* L., six sites). Chaque site était âgé de 30 à 60 ans, et a été éclairci entre 2012 et 2014 (Tableau 13). Afin de déterminer les effets d'une augmentation de l'export de biomasse sous forme de litière et/ou de rémanents (résidus de coupe ligneux de

diamètre inférieur à 7 cm) avec ou sans apport de cendres – visant à la compensation minérale de l'export de biomasse – sur les assemblages d'espèces de la mésofaune ; quatre modalités expérimentales ont été mises en place dans chaque site et annuellement maintenues depuis 2014 (Akroume *et al.*, 2016). Chaque modalité a été répliquée trois fois par site, pour un total de 12 placettes par site. Une placette correspond à un carré de 40 m de côté séparé de la placette voisine par une zone-tampon large de 2 m afin d'éviter toute contamination entre deux placettes. A l'intérieur de chaque placette, cinq points de prélèvement ont été définis afin de prendre en compte l'hétérogénéité spatiale des assemblages spécifiques de la mésofaune.

Dans la modalité Témoin (équivalente à une gestion conventionnelle des résidus de coupe), seuls les résidus ligneux de diamètre supérieur à 7 cm ont été exportés. Dans la modalité 'REX' (Rémanents EXportés), tous les résidus ligneux (de diamètre inférieur ou supérieur à 7 cm) ont été exportés manuellement. Dans la modalité 'RC' (Rémanents exportés puis apport de Cendres), tous les résidus ligneux (de diamètre inférieur ou supérieur à 7 cm) ont été exportés, et un équivalent à la minéralomasse exportée a été épandu sous forme de cendre de chaufferie à bois. Cette cendre provient du bois exporté des sites et a subi toute une batterie de tests afin de vérifier l'absence de contaminants (*e.g.* métaux lourds, Saint-André *et al.* (2018). La modalité 'S-WTH' (Rémanents et Litière exportés) correspond à un export total des horizons holorganiques de surface, sous forme de rémanents ou de fragments non ligneux sur la totalité de la placette et sans apport de cendre en retour. En moyenne sur l'ensemble des sites, l'export de biomasse était de 8 (± 3) $t.ha^{-1}$ pour la litière et de 11 (± 4) $t.ha^{-1}$ pour les rémanents, tandis que l'apport de cendre était de 1,4 (± 0,2) $t .ha^{-1}$.

Tableau 13 : Résumé des principales caractéristiques des sites forestiers utilisés dans le dispositif expérimental. Les type de sols ont été définis en utilisant la base de référence mondiale des sols 2014 (FAO et IUSS, 2015), les formes d'humus selon Jabiol et al. (2009) et les contextes climatiques selon Joly et al. (2010)

Forest	Block age	Planted tree species	GPS coordinates		Logging residue biomass ($t.ha^{-1}$)	Quantity of wood ash applications ($t.ha^{-1}$)	Humus	Soil texture	Soil type	Climate
			dirN	dirE						
Ban d'Harol	30-35 years	Beech	6783156,6	938890,7	20,24	1,8	Mesomull	Sandy-loam	Stagnic Dystric Cambisols	Mountain
Champenoux	40 years	Oak	6852020,9	945689,4	10,94	1,35	Eumull/mesomull	Clay/loam	Dystric Cambisols	Oceanic modified by lowland
Compiègne	28-30 years	Oak	6915275	695541	5	1	Eumull/mesomull	Loamy-sand	Eutric Cambisols	Oceanic modified by lowland
Compiègne	41 years	Beech	6914427,8	695219,1	9,67	1,65	Eumull	Loamy-sand	Stagnic Luvisols	Oceanic modified by lowland
Darney	30-40 years	Bech	6779652,2	936520,6	14,24	1,5	Mesomull/dysmull	Loamy-sand	Dystric Cambisols	Mountain
Fontainebleau	40 years	Oak	6810531,1	682549,1	5,912	1,4	Moder	Sandy	Entic podzol	Oceanic modified by lowland
Gaillefontaine	40 years	Beech	6952055,8	602895,7	15,21	1,6	Eumull/mesomull	Loamy	Eutric Cambisols	Oceanic modified by lowland
Reichshoffen	40 years	Oak	6882801,7	1041673	7	1,9	Mesomull/dysmull	Loamy	Dystric Cambisols	Semi-continental with mountain margin
Saint-Quirin	30-35 years	Beech	6842790,2	996528,4	25,26	1,95	Mesomull/oligomull	Loamy-sand	na	Semi-continental with mountain margin
Verrières du grobois	50-60 years	Beech	6683071	948588,4	7,22	1,6	Eumull	Loamy	Dystric Cambisols	Mountain

2.2.Approche de metabarcoding environnemental

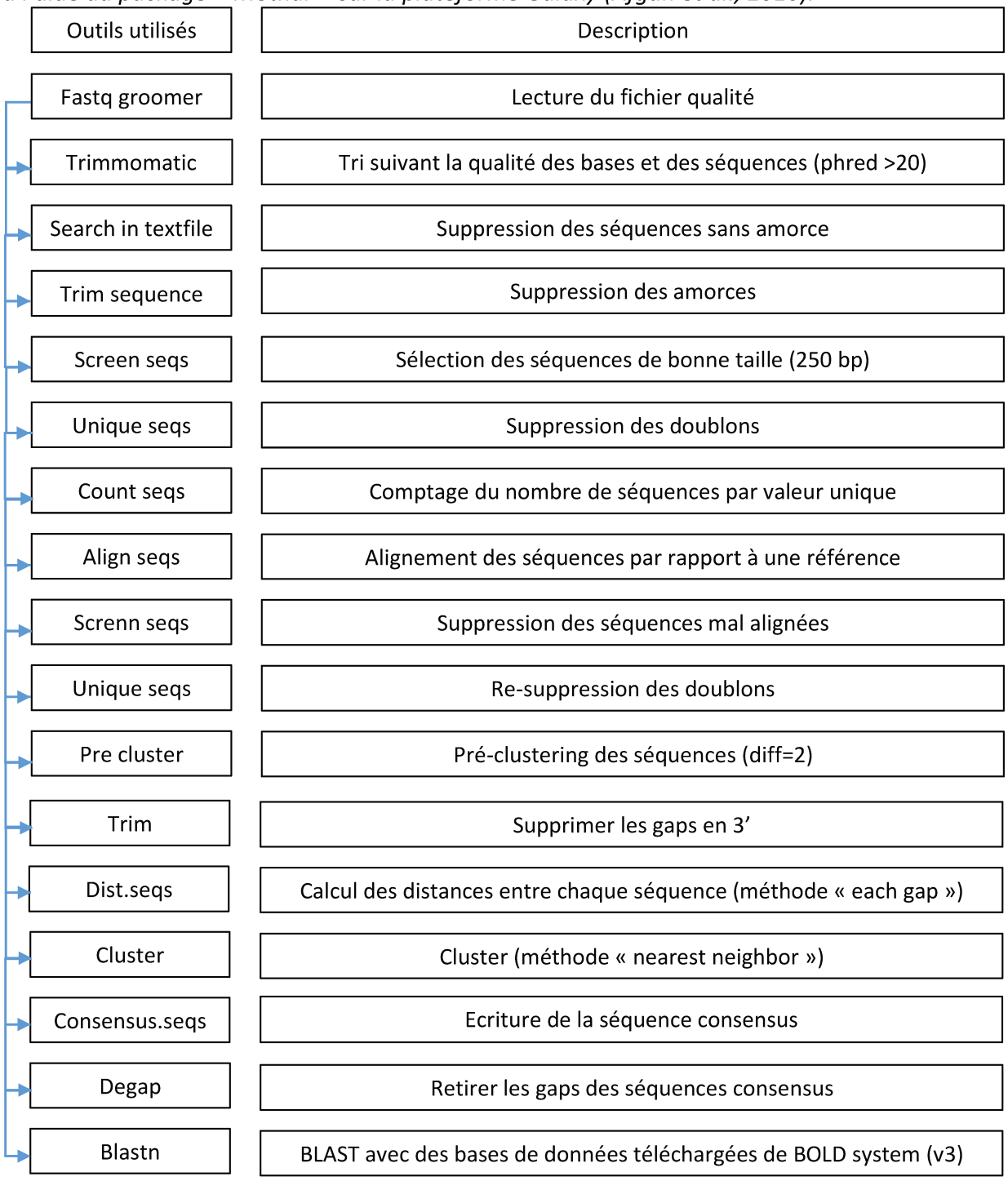
Une approche de metabarcoding environnemental a été utilisée afin de caractériser la réponse des communautés de mésofaune du sol, aux différentes modalités mises en place sur les 10 sites d'études.

Sur chaque point de prélèvement, 25 cm^2 de litière ont été prélevés ainsi que les 5 premiers cm du sol, séparément, à l'aide d'un cylindre de prélèvement de 3 cm de diamètre. Puis, les cinq échantillons d'une placette ont été regroupés en un échantillon composite (sol et litière séparément) afin de prendre en compte l'hétérogénéité spatiale de la distribution de la mésofaune du sol. Chaque échantillon composite a été conservé à -20 °C avant son traitement en laboratoire.

Chaque échantillon de sol ou de litière a été broyé à l'aide d'un broyeur à bille MM400 (Retsch©) durant 2 min, après congélation dans l'azote liquide, afin de l'homogénéiser. Entre chaque broyage, le broyeur a été nettoyé au l'eau savonneuse puis à l'éthanol à 70 °C pour le stériliser. Puis 0,25 g de litière ou 0,5 g de sol ont été prélevés pour l'extraction d'ADN environnemental total (ADNe) avec le kit DNeasy PowerSoil (Qiagen). L'ADNe extrait a ensuite été quantifié par spectrophotométrie (Nanodrop 2000, Thermo Fisher Scientific). La qualité des acides nucléiques a ensuite été évaluée par le rapport A260/A280 et par migration sur gel d'agarose.

Le locus du gène mitochondrial *COI*, utilisé comme code-barre universel pour la faune du sol (Andújar *et al.*, 2018), a été amplifié en triplicats techniques à l'aide d'amorces universelles pour la faune du sol, LCO1491 (5'-GGTCAACAAATCATAAAGATATTGG-3') et HCO2198 (5'-TAAACTTCAGGGTGACCAAAAAATCA-3') pour obtenir un fragment d'environ 658 pb (Hebert *et al.*, 2003). Chaque mix de réaction de PCR de 50 µL contenait 10 µL de tampon PCR 10 x (pH : 8,5 et 7,5 mM de Mg^{2+}), 1 µL de DDNTP (10 µM de chaque nucléotide), 1 µL de chaque amorce (100 µM), 0,25 µL de GoTaq G2 DNA polymérase (Promega®, 5 $u.\mu L^{-1}$), 50 ng d'ADNe et 31,75 µL d'eau ultrapure. Les conditions de PCR consistaient en 5 min de dénaturation initiale à 95°C suivies de 35 cycles d'amplification de 0,5 min à 95 °C, 0,5 min à 46 °C et 0,5 min à 72 °C puis une étape d'élongation finale de 5 min à 72 °C. Pour chaque échantillon d'ADNe soumis à PCR, l'absence d'amplicon aspécifique a été vérifiée en faisant migrer 5 µL de produit de PCR par électrophorèse sur un gel d'agarose à 2 %. Chaque amplicon de *COI* a finalement été séquencé unidirectionnellement par technologie Illumina MiSeq2000 (kit v3) générant 28 253 676 séquences de 250 pb. L'analyse bioinformatique des données de séquençage a été réalisée en utilisant la plateforme en ligne Galaxy (Mothur) et le serveur usegalaxy.org associé (Afgan *et al.*, 2016 ; Figure 12).

Figure 12 : Schéma descriptif du workflow utilisé lors des analyses bioinformatiques réalisées à l'aide du package « Mothur » sur la plateforme Galaxy (Afgan et al., 2016).



La première phase d'analyse bioinformatique des données de séquençage correspond à un nettoyage des données qui consiste à supprimer les séquences ayant un score de qualité Phred inférieur à 20, correspondant à une précision de l'identification des bases par le séquenceur inférieure à 99 % (Bokulich *et al.*, 2013). Puis toutes les séquences de taille non comprise entre 225 et 275 pb ou ne comprenant pas la séquence d'une des deux amorces de PCR ont été retirées du jeu de données. Afin de retirer toutes les séquences ne correspondant pas à de la faune du sol (*e.g.* champignons, bactéries), les séquences ont été alignées avec un alignement de séquences *COI* références d'invertébrés (alignement de 500 taxons de faune du sol provenant de la base de données BOLD Systems, v3) et toutes celles n'ayant aucune zone de recouvrement avec la séquence consensus ont été retirées du jeu de données final. Pour finir, les séquences ont été groupées par identité complète (100 % de similitude) et une seule copie de chaque groupe a été conservée. La conservation de ces séquences redondantes n'est pas nécessaire car le metabarcoding ne permet pas d'obtenir des données d'abondance du fait des biais d'amplification préférentielle reliés à l'étape de PCR (Biernet *et al.*, 2012 ; Wu *et al.*, 2009). Ainsi, pour chacun des 202 échantillons, le nombre de séquences a été réduit de 76 % au cours du processus de nettoyage des données : en moyenne, de 76 501 séquences dans le jeu de données brut à 17 730 séquences dans le jeu de données final. Après ces différentes étapes de contrôle de la qualité du jeu de données, pour chaque échantillon, les séquences obtenues ont été regroupées en Unités Taxonomiques Opérationnelles (OTU) avec un seuil de similitude minimal à 97 % à l'aide du logiciel Mothur (Schloss *et al.*, 2009) implémenté dans Galaxy. L'identité taxonomique de chaque OTU a ensuite été assignée par BLAST (Basic Local Alignment Search Tool) en comparant les séquences des OTUs à celles d'un sous-ensemble, extrait pour cette étude, de la base de données taxonomiques BOLD Systems (Ratnasingham et Hebert, 2007) et contenant les séquences du locus *COI* disponibles pour les invertébrés du sol du continent européen.

Analyses statistique

Toutes les analyses statistiques ont été réalisées avec le logiciel R (R Core Team, 2014) à l'aide des packages agricolae v1.2-8 (De Mendiburu, 2017) et indicspecies v1.7.6 (De Cáceres & Legendre, 2009). Une ACP a été réalisée pour déceler les effets des modalités expérimentales sur l'assemblage global des communautés de la mésofaune, suivie d'une WCA afin de hiérarchiser la part relative des effets Sites, Climat, Essences, Date de mises en place et Modalités expérimentales dans la variance totale des jeux de données. Afin de caractériser

les effets des différentes modalités expérimentales sur les grands groupes de la mésofaune du sol, un test de Kruskal-Wallis a été effectué pour quantifier la richesse en OTUs totale et intra-groupes à un seuil de significativité $\alpha = 0,05$.

Pour finir l'indice de fidélité au niveau spécifique Rpb (*Point biserial correlation coefficient*) (De Cáceres *et al.*, 2010 ; test avec 999 permutations) a ensuite été calculé pour chaque taxon selon la formule suivante :

$$Rpb = (N \times n_p - n \times N_p) / \sqrt{((N \times n - n^2) \times (N \times N_p - N_p^2))}$$

N: Nombre total de placettes

n : nombre d'occurrences du taxon étudié

N_p : nombre de placettes dans la modalité *p*

n_p : nombre d'occurrences du taxon étudié dans la modalité *p*

Cet indice exprime la fidélité d'un taxon à une modalité expérimentale *via* son nombre d'occurrences dans les parcelles traitées par rapport à son nombre d'occurrences sur toutes les parcelles. La valeur de l'indice Rpb est comprise entre 0 et 1, et correspond à la probabilité d'observer un taxon pour une modalité donnée.

3. Résultats

Le séquençage à haut débit du locus code-barres *COI* à partir de l'ADNe avait produit 28 253 676 séquences pour l'ensemble des échantillons (de 56 982 à 148 352 séquences par échantillon). Après les étapes successives de nettoyage du jeu de données (*i.e.* suppression des séquences de qualité trop basse, des séquences trop courtes, des séquences non animales ou redondantes), le nombre de séquences final était de 16 952 189 pour l'ensemble des échantillons, correspondant à 5340 OTUs (29,66 ± 14,19 OTUs par échantillon, en moyenne). L'ensemble des singletons, correspondant aux OTUs n'étant représenté que par une seule séquence, a été conservé, afin d'éviter la suppression d'OTUs correspondant à des espèces. Finalement, 2522 OTUs ont été assignés à de la mésofaune correspondant à 97 taxons sur l'ensemble des sites (63,9 % des OTUs assignés à l'espèce ; 77,3 % au genre ; 97,9 % à la famille et 100 % à l'ordre), avec une richesse taxonomique de 0 à 25 taxons (moyenne : 9,32 ± 5,07 taxons identifiés) par échantillon.

La comparaison des modalités Témoin entre elles a permis de dégager différence de richesse en OTUs en fonction des essences. En effet, même si à l'échelle de la totalité de la mésofaune aucune variation de richesse en OTUs n'est observable, des variations apparaissent suivant les essences au niveau des grands groupes de la mésofaune. A l'intérieur de la litière, la richesse en OTUs en collemboles hémiédaphiques, collemboles euédaphiques et gamases était plus élevée chez le chêne que sous hêtre (respectivement + 190 %, +316 % et + 254 %) tandis que dans les sols la richesse en OTUs des collemboles épé- et hémi-édaphiques était plus élevée sous chêne que sous hêtre (respectivement -33 % et -39 %). Les autres groupes (*i.e*. oribates et enchytréides) ne présentaient pas de variation significative en fonction des essences (Tableau 15).

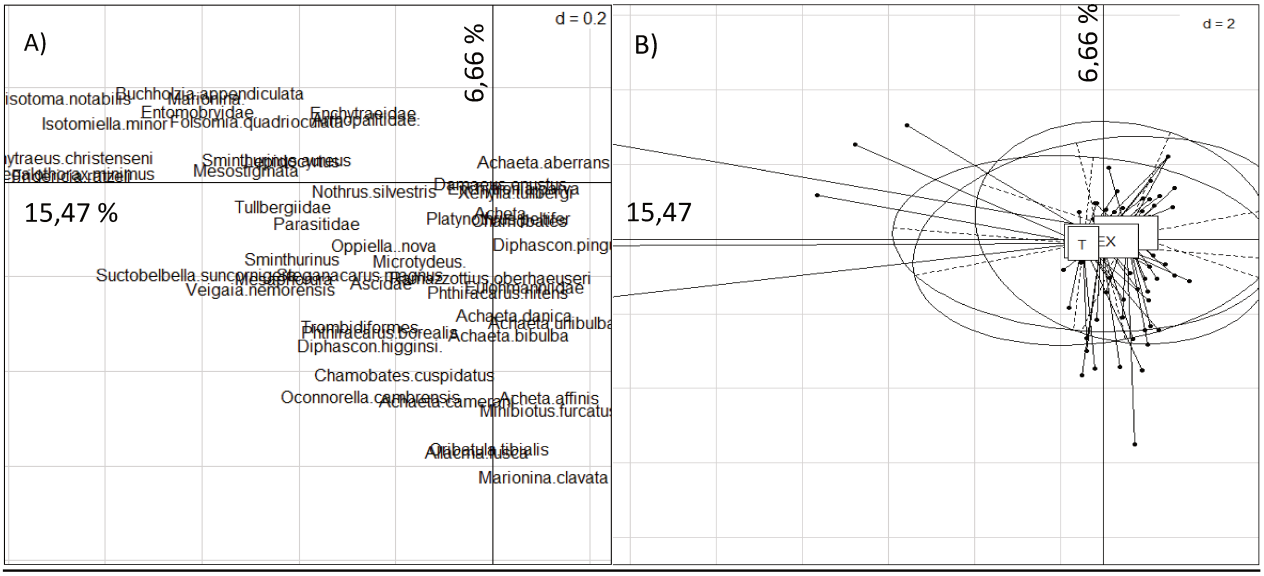
3.1. Réponses de diversité d'assemblages de mésofaune aux modalités

La comparaison de la mésofaune échantillonnée dans les horizons 0-5 cm était possible entre toutes les modalités expérimentales tandis que la comparaison de la mésofaune échantillonnée dans les horizons holorganiques était impossible avec la modalité 'S-WTH' du fait de l'export total de ces horizons dans cette modalité. Les premiers résultats sur l'intégralité du jeu de données montrent qu'au niveau de l'ensemble des taxons présents dans la mésofaune, il n'y a pas de différences en significatives en termes d'assemblage global des communautés de mésofaune, dans les horizons holorganiques comme dans les horizons organo-minéraux (0-5 premiers cm de sol) en fonction des modalités expérimentales (Figure 13). Au niveau des différent groupes taxonomiques (*i.e.* collemboles, acariens et enchytréides), le premier facteur explicatif du jeu de données était le facteur « Sites » qui correspond toujours à plus de 10% de la variation. Les autres variables (*i.e.* Climat, Date de mise en place de l'expérimentation sur les sites et Essence) n'expliquaient jamais plus de 7 % de la variations totale du jeu de données. La variable « Modalité expérimentale » expliquait 2,44 % de la variation de l'assemblage des communautés de mésofaune dans les horizons holorganiques et 2,97 % dans les horizons organo-minéraux (Tableau 14).

Tableau 14 : Pourcentage d'explication des variables site, climat, date de mises en places, essence et modalité sur l'assemblage en mésofaune, collemboles, acariens et enchytréides en fonction des horizons de prélèvements (holorganiques ou organo-minéraux). Les pourcentages de variations ont été estimés par WCA (n= 30).

Horizons	Variables	Mésofaune totale	Collemboles	Acariens	Enchytréides
Holorganiques	Site	20,74	17,23	13,84	18,14
	Climat	5,72	4,12	4,54	4,29
	Date de mise en place	4,73	3,33	3,66	4,3
	Essence	2,44	1,78	1,21	2,75
	Modalité	1,9	2,63	2,14	1,67
Organo-minéraux	Site	17,96	11,42	10,51	20,96
	Climat	5,58	2,57	3,55	6,71
	Date de mise en place	5,33	3,53	3,29	5,26
	Modalité	2,97	3,58	2,51	2,56
	Essences	2,75	1,89	1,46	3,57

Figure 13 : Analyse en composante principale de la composition des assemblages taxonomiques de la mésofaune en fonctions des modalités expérimentales. A) ordination des différents taxons dans le plan factoriel (1-2) – analyse uniquement sur les taxons présents dans les horizons holorganiques, B) ordination des points d'échantillonnage pour les horizons holorganiques uniquement en fonction des différentes modalités dans le plan factoriel (1-2), C) Ordination des différentes taxons dans le plan factoriel (1-2) – analyse uniquement sur les taxons présents dans les horizons organo-minéraux (0-5 premiers cm de sol), D) Ordination des points d'échantillonnage pour les horizons organo-minéraux (0-5 premiers cm de sol) en fonction des différentes modalités. 'C' : Témoin (gestion conventionnelle) 'REX' : retrait des rémanents forestiers (résidus ligneux de diamètre inférieur à 7 cm), 'RC' : retrait et des rémanents forestiers avec compensation minérale par cendres et 's-WTH' : retrait de l'intégralité des rémanents forestiers et de la litière.



Les analyses au niveau des groupes éco-morphologiques ou trophiques de la mésofaune du sol ont montré une réponse aux différentes modalités expérimentales qui était variable selon l'essence et les horizons considérés. Sous hêtre, au niveau des horizons organo-minéraux (0-5 cm du sol), il n'y a eu aucun effet des modalités expérimentales par rapport au Témoin sur la richesse en OTUs totale au niveau de la mésofaune. Toutefois au niveau de la réponse des différents groupes de la mésofaune (*i.e.* collemboles : épe-, hémi-, euédaphique ; acariens : gamases et oribates ; et enchytréides) les réponses étaient contrastées (Tableau *15*). Le retrait des rémanents seuls (modalité 'REX') s'est traduit par une diminution significative de la richesse en acariens gamases (-32,3 % par rapport au contrôle). Les autres groupes ne semblaient pas impactés par le retrait des rémanents. L'ajout de cendre après retrait des rémanents (modalité 'RC') n'a pas contrecarré l'impact de l'export de résidus pour les gamases, au contraire des enchytréides pour lesquels la modalité RC est marquée par une richesse en OTUs moyenne supérieure (4,93 espèces en moyenne par point de prélèvement) à toutes les autres modalités (2,88 espèces en moyenne par point de prélèvements ;Tableau 15). La richesse en collemboles n'a, quant à elle, pas été impactée par la présence de cendres. Le retrait conjoint des rémanents et de la litière (modalité 'S-WTH') sous peuplement de hêtre n'impacte ni les collemboles hemi- et euédaphiques, ni les acariens oribates, ni les enchytréides. Cependant la modalité 'S-WTH' conduit à une augmentation significative de la richesse en collemboles épédaphiques par rapport au Témoin (+ 74,6 %, Tableau 15). *A contrario*, une diminution de la richesse en enchytréides et en acariens gamases (i.e. prédateurs) fût observée.

Dans les peuplements de chêne, dans les horizons organo-minéraux (0-5 cm) l'export de rémanents entraîne une diminution de la richesse en OTUs en collemboles par rapport au Témoin, diminution conduite par les épé- et hémiédaphiques (-17,7 % et -25,2 %, respectivement , Tableau 15). La richesse en OTUs en collemboles euédaphiques ne présente pas de variation notable avec l'export des rémanents. Pour ce qui concerne les acariens, contrairement aux peuplements de hêtres, ce sont les oribates qui présentent une diminution de richesse en OTUs avec l'export de rémanents (-22,0 %,Tableau 15) alors que les gamases et les enchytréides ne semblent pas impactés. L'ajout de cendre après retrait des rémanents (modalité 'RC') ne semble pas significativement compenser les effets défavorables de l'export de rémanents pour les épé- et hémiédaphiques ni pour les oribates (-17,7 %, -25,2 % et 38,6 %

respectivement). Les euédaphiques, les acariens gamases et les enchytréides ne présentent aucun changement notable de richesse en OTUs. La réponse dans la modalité 'S-WTH' est de direction similaire à celle de la modalité 'REX mais présente une amplitude plus importante. Elle se traduit par une diminution de la richesse en OTUs en collemboles par rapport au Témoin (-26,4 %,Tableau 15). Cette diminution est principalement liée à une baisse de la richesse en OTUs en collemboles épédaphiques et en collemboles hémiédaphiques (-22,0 % et -41,7 % par rapport au Témoin, respectivement, Tableau 15). Pour le groupe des oribates (*i.e.* détritivores/fongivores), la richesse en OTUs diminue de 61,3 % en 'S-WTH' par rapport au Témoin. Les euédaphiques, gamase et enchytréides ne montrent pas de variation notable dans cette modalité.

Pour la réponse de la mésofaune présente dans les horizons holorganiques, seuls les collemboles et les enchytréides présentaient des variations de richesse en OTUs, et là encore, les résultats sont contrastés entre peuplements de hêtres et de chênes. Sous hêtre, la richesse en OTUs des collemboles était significativement inférieure dans la modalité 'RC' par rapport à la modalité Témoin et ce résultat était dû à la diminution drastique de la richesse du groupe des épédaphiques (-51,9 %). Les deux autres groupes écomorphologiques montraient des tendances similaires mais non significatives (-48,1 % pour les hémiédaphiques et -18,2 % pour les euédaphiques par rapport au Témoin). Enfin les enchytréides montraient une réponse semblable dans sa direction et sa magnitude à celle des collemboles épédaphiques (-41,0 % par rapport au Témoin). Sous peuplement de chênes, aucune différence significative entre modalités n'apparaissait dans aucun groupe, et la richesse moyenne de la mésofaune était de 6,96 espèces (Tableau 15).

Tableau 15 : Richesses spécifiques moyennes (± écart-type) des différents groupes constitutifs de la mésofaune en réponse à l'export de matière organique avec ou sans apport d'éléments minéraux sous forme de cendres, en fonction de la position au sein de l'épisolum humifère (horizon holorganique ou 5 premiers cm organo-minéraux) et de l'essence dominante (chêne vs hêtre). En gras, les groupes présentant une réponse significative aux modalités expérimentales (test de Kruskal-Wallis, α = 0,05 ; n=12 sous chêne et n=18 sous hêtre). 'REX' : retrait des rémanents forestiers (résidus ligneux de diamètre inférieur à 7 cm), 'RC' : retrait des rémanents forestiers avec compensation minérale par cendres et 's-WTH' : retrait de l'intégralité des rémanents forestiers et de la litière.

Horizons / essences	Groupes	Témoin	Modalité 'REX'	Modalité 'RC'	Modalité 's-WTH'
Holorganiques hêtre	Total mésofaune	9,22 (4,94)	7,77 (6,12)	5,66 (5,34)	-
	Total collemboles	**3,44 (2,81)^{a}**	**2,50 (2,85)^{ab}**	**1,83 (2,03)^{b}**	**-**
	Epédaphiques	**1,83 (1,61)^{a}**	**1,38 (1,50)^{ab}**	**0,88 (1,07)^{b}**	**-**
	Hemiédaphiques	1,27 (1,52)	0,66 (1,23)	0,66 (1,08)	-
	Euédaphiques	0,33 (0,48)	0,44 (0,78)	0,27 (0,46)	-
	Gammases	1,72 (1,31)	2,05 (1,73)	1,55 (1,50)	-
	Oribates	1,05 (1,05)	1,16 (1,24)	0,50 (0,78)	-
	Enchytréides	**3,00 (1,71)^{a}**	**2,05 (1,76)^{ab}**	**1,77 (1,69)^{b}**	**-**
0-5 cm de sol hêtre	Total mésofaune	11,33 (4,08)	9,66 (4,83)	11,13 (2,66)	1,00 (3,11)
	Total collemboles	3,20 (1,32)	2,66 (1,58)	3,40 (1,54)	3,66 (1,71)
	Epédaphiques	**1,26 (1,03)^{b}**	**1,06 (1,03)^{b}**	**1,66 (0,61)^{ab}**	**2,20 (1,01)^{a}**
	Hemiédaphiques	1,73 (0,79)	1,40 (1,12)	1,53 (1,40)	1,13 (0,91)
	Euédaphiques	0,20 (0,41)	0,20 (0,41)	0,20 (0,41)	0,33 (0,61)
	Gammases	**2,66 (1,49)^{a}**	**1,80 (1,61)^{b}**	**1,93 (1,27)^{ab}**	**1,93 (1,53)^{ab}**
	Oribates	0,83 (0,83)	0,80 (1,08)	0,86 (0,74)	0,73 (0,88)
	Enchytréides	**4,60 (1,91)^{ab}**	**4,40 (2,72)^{ab}**	**4,93 (1,48)^{a}**	**3,66 (1,54)^{b}**
Holorganiques chêne	Total mésofaune	7,54 (3,35)	6,27 (4,38)	7,09 (4,18)	-
	Total collemboles	2,00 (1,54)	2,18 (1,77)	2,27 (1,55)	-
	Epédaphiques	0,63 (1,20)	1,00 (1,18)	0,90 (1,04)	-
	Hemiédaphiques	0,36 (0,50)	0,36 (0,50)	0,18 (0,40)	-
	Euédaphiques	1,00 (0,63)	0,81 (0,75)	1,18 (0,98)	-
	Gammases	1,81 (1,88)	1,54 (1,50)	1,45 (1,21)	-
	Oribates	1,09 (1,22)	0,36 (0,50)	0,72 (0,78)	-
	Enchytréides	2,63 (1,50)	2,18 (1,77)	2,63 (1,96)	-
0-5 cm de sol chêne	Total mésofaune	13,45 (5,50)	11,00 (6,79)	10,72 (5,81)	11,36 (3,00)
	Total collemboles	**4,81 (1,88)^{a}**	**3,54 (2,25)^{ab}**	**4,09 (2,30)^{ab}**	**3,54 (1,75)^{b}**
	Epédaphiques	**2,09 (1,13)^{a}**	**1,00 (0,77)^{b}**	**1,72 (1,55)^{ab}**	**1,63 (1,56)^{ab}**
	Hemiédaphiques	**2,18 (1,07)^{a}**	**1,90 (1,30)^{ab}**	**1,63 (1,12)^{ab}**	**1,27 (0,78)^{b}**
	Euédaphiques	0,54 (0,52)	0,63 (0,92)	0,72 (0,64)	0,63 (0,67)
	Gammases	2,27 (1,79)	2,00 (1,67)	1,63 (1,12)	2,27 (1,27)
	Oribates	**1,63 (1,28)^{a}**	**1,27 (1,27)^{ab}**	**1,00 (1,18)^{ab}**	**0,63 (0,67)^{b}**
	Enchytréides	4,72 (2,79)	4,18 (2,71)	4,00 (2,36)	4,90 (2,16)

3.2.Fidélité des taxons aux modalités

L'indice de Fidélité « *Point biserial correlation* (Rpb) » de chaque espèce de la mésofaune permet de dégager les espèces plus fidèles à une modalité expérimentale. Cet indice exprime la fidélité d'un taxon à une modalité *via* son nombre d'occurrences dans les parcelles traitées par rapport à son nombre d'occurrences sur l'ensemble des parcelles. Les taxons mis en avant par cet indice peuvent correspondre à des taxons à suivre dans le cadre de la recherche d'espèces bioindicatrices de perturbations du milieu. Dans les horizons holorganiques, aucune espèce ne fût rattachée à une modalité via l'approche «Rpb » et ce, quelle que soit l'essence plantée (Tableau 16). Cependant, dans les horizons organo-minéraux (0-5 cm), des espèces étaient significativement plus fidèles à certaines modalités, et ces espèces variaient en fonction de l'essence.

Tableau 16: Synthèse des résultats de l'analyse de l'indice de sensibilité « Point biserial correlation *(Rpb)» (De Cáceres et al., 2010) estimant la fidélité des espèces de la mésofaune en réponse à l'export de matière organique avec ou sans apport d'éléments minéraux sous forme de cendres (Rpb :* point-biserial correlation coefficient*) en fonction (i) de la profondeur et (ii) de l'essence dominante. Seuls les groupes présentant une réponse significative aux modalités sont présentés (test de Kruskal-Wallis, α = 0,05 ; n=12 sous chêne et n=18 sous hêtre). 'REX' : retrait des rémanents forestiers (résidus ligneux de diamètre inférieur à 7 cm), 'RC' : retrait des rémanents forestiers avec compensation minérale par cendres et 'S-WTH' : retrait de l'intégralité des rémanents forestiers et de la litière. Seuls les taxons présentant une fidélité significative au seuil de* p *< 0,1 sont présentés.*

Horizons /essences	Modalités (comparé au Témoin	Effets de la modalité (positif ou négatif)	Taxon	Ordres	Groupes trophiques	Rpb	p-value
Holorganiques Hêtre	RC		Na	-	-	-	-
	REX		Na	-	-	-	-
Holorganiques Chêne	RC		Na	-	-	-	-
	REX		Na	-	-	-	-
0-5 cm de sol Hêtre	RC	+	*Buchholzia appendiculata*	Enchytreida	Détrtivores	0,392	0,086
	REX	-	*Oppiela nova*	Sacoptiformes	Détritivores	0,408	0,064
	S-WTH	+	*Sminthurinus* sp.	Collembola	Détritivores	0,603	0,004
0-5 cm de sol Chêne	RC		Na	Na	Na	Na	Na
	REX		Na	Na	Na	Na	Na
	S-WTH	-	*Isotomiella minor*	Collembola	Détritivores	0,462	0,089
		+	*Oribatula tibialis*	Sacoptiformes	Détritivores	0,462	0,031

Sous hêtre, la présence de *Oppiela nova* (Ordre : sarcoptiforma, groupe trophique : détritivores, Rpb = 0,408, *p-value* = 0,064) était positivement reliée à la modalité 'REX', la présence de *Buchholzia appendiculata* (Ordre : Enchytraeida, Rpb = 0,392, *p-value*= 0,086) était positivement reliée à la modalité 'RC' et la présence de *Sminthurinus* sp. (Ordre : Collembola, Rpb = 0,603, *p-value*= 0,004) était positivement reliée à la modalité 'S-WTH'. Alors que sous chêne, seules deux espèces présentes furent mises en avant par l'analyse Rpb. Toutes deux étaient reliées à la modalité 'S-WTH' avec *Isotomiella minor* (Collembola, Rpb = 0,462, *p-value* = 0,089) qui était négativement reliée et Oribatula tibialis (sarcoptiforma, Rpb 0,462*, p-value* = 0,031 ; Tableau 16) qui présentait une relation positive à la modalité.

4. Discussion

L'approche de metabarcoding environnemental nous a permis d'obtenir des données de richesse en OTUs des trois grands groupes de la mésofaune du sol. Cependant il est important de noter que pour les collemboles, la richesse en OTUs obtenue par l'approche metabarcoding en moyenne de 6,5 espèces, tandis que dans la littérature pour des peuplement de chêne et de hêtre la richesse obtenue varie entre 14 et 78 espèces (Cassagne *et al.*, 2003; Lauga-Reyrel & Deconchat, 1999; Ponge *et al.*, 2003; Sousa *et al.*, 2006). En contrepartie de cette faible richesse en collemboles, l'approche de metabarcoding mise en œuvre pour la faune du sol a permis d'arriver à un niveau spécifique pour les enchytréides et les acariens. Or, la plupart des études ne se focalisent que sur l'abondance total pour ces deux groupes de mésofaune *(*Bengtsson *et al.*, 1997 ; Dighton *et al.*, 2012 ; Lindo & Visser, 2004 ; Malmström *et al.*, 2009 ; Ober & DeGroote, 2011 ; Rousseau *et al.*, 2018 ; Vlug & Borden, 1973). Ainsi l'approche metabarcoding semble extrêmement intéressante dans le cadre de la détermination de la réponse des assemblages taxonomiques de la mésofaune en termes de composition même s'il semblerait que sur les espèces de collemboles une sous-estimation de la richesse spécifique puisse avoir lieu. Cette faible richesse en OTUs en collembole peut être reliée à une saturation du signal lors de l'amplification de l'ADN du locus *COI* qui est présent dans l'intégralité de la faune du sol et non spécifiquement les collemboles ou à la présence d'inhibiteurs de PCR (Garland *et al.*, 2010) tels que les tanins et les acides humiques qui sont particulièrement concentrés dans les sols forestiers (Loranger *et al.*, 2002). Cette présence de fixation préférentielle des amorces (due à la trop grande quantité d'ADN disponible ou aux inhibiteurs) pourrait être quantifiée à l'aide de « *mock communities* ».Les « *mock*

communities » correspondent à un assemblage artificiel de taxons, de composition connue afin de pouvoir la séquencer et vérifier la dérive entre les abondances relatives d'origine et les abondances relatives des OTUs obtenus (Beng *et al.*, 2016).

Notre étude a par ailleurs montré ont montré une absence de *turnover* de taxons au sein au niveau de la totalité des communautés de mésofaune en réponses à un export totale ou partiel de la matière organique. Elle a également révélé qu'au niveau spécifique, les variations de composition inter-sites étaient trop importantes pour faire émerger des patrons de réponse des communautés à l'échelle globale (inter-region climatique). Cette absence de *turnover* au sein de l'assemblage de taxons de la totalité de la communauté va à l'encontre des résultats des systèmes boréaux qui montrent une variation de diversité de la mésofaune s'accompagnant d'un départ de nombreuses espèces lors de l'export de rémanents ou d'un apport de cendres (Bengtsson *et al.*, 1997 ; Liiri *et al.*, 2002 ; Malmström *et al.*, 2009 ; Ober & DeGroote, 2011 ; Rousseau *et al.*, 2018 ; Vlug & Borden, 1973). Cette variation de réponse entre les systèmes boréaux et tempérés appuie encore une fois l'importance de poursuivre les études sur la réponse des écosystèmes forestiers tempérés à un export des rémanents forestiers et à un ajout de cendres.

Même s'il n'a pas été montré de changement important et significatif de l'assemblage global des communautés de mésofaune du sol, il a été mis en évidence des modifications en termes de structure à l'intérieur de chaque groupe éco-morphologiques ou taxonomiques, variables en fonctions des essences (hêtre et chêne). Cette réponse différente de la structure des groupes éco-morphologiques ou taxonomiques de la mésofaune peut être reliée à la quantité et à la qualité de litière. Dans cette étude, les quantités de matières organiques au sol (litière et rémanents forestiers) étaient de 21,6 ± 8,5 $t.ha^{-1}$ pour le hêtre et de 6,0 ± 5,9 $t.ha^{-1}$ pour le chêne, soit 3,5 fois moins de matière organique au sol sous chêne que sous hêtre. Cette différence de quantité de matière organique au sol peut entraîner des variations dans la disponibilité des ressources trophiques et spatiales pour la mésofaune. De plus, de nombreuses études montrent également des différences chimiques entre les litières de hêtre et de chêne, différences suffisamment importantes pour générer des taux de décomposition moins importants pour la litière de hêtre que pour celle du chêne (Cortez *et al.*, 1996 ; Hodge *et al.*, 2000 ; Lorenz *et al.*, 2004 ; Sariyildiz *et al.*, 2005 ; Setiawan *et al.*, 2016). Cette variation de taux de décomposition peut entraîner des variations de la forme d'humus

en place dues à des variations du ratio champignons/bactéries (Ponge, 2003) qui sont les deux groupes les plus importants en termes de ressources trophiques des collemboles (Brussaard *et al.*, 2007 ; Coleman & Wall, 2015 ; Scheu & Falca, 2000).

Sur les sites étudiés au niveau des groupes éco-morphologiques ou taxonomiques, une réponse plus forte des communautés de mésofaune, en terme de richesse taxonomique, dans les horizons holorganiques sous hêtre peut potentiellement être reliée à la biomasse de l'horizon holorganique (litière et rémanents) qui est plus importante sous hêtre que sous chêne. Par conséquent, sur les six sites de hêtre étudiés, une diminution des retours de matière organique au sol entraîne donc une perturbation importante de la richesse en OTUs des différents groupes éco-morphologiques et taxonomiques dans les horizons holorganiques et beaucoup moins dans les horizons organo-minéraux. Au niveau des 0-5 premiers cm de sol, une augmentation des collemboles épédaphiques est observée dans la modalité avec export de rémanents et de litière (modalité 'S-WTH') sans doute due à leur forte capacité de dispersion par rapport aux autres groupes (Chauvat *et al.*, 2014). Cette capacité de dispersion peut potentiellement permet une colonisation assez rapide par les épédaphiques des sols laissés nus par l'export de la totalité de la matière organique par ceux abondamment présents dans les horizons holorganiques des modalités Témoins proches. Dans les hêtraies, l'importante couche de matière organique crée aussi un effet tampon sur l'humidité des sols (Sayer *et al.*, 2006). L'export de cette dernière (modalité 'S-WTH') entraîne une baisse significative de la richesse en enchytréides dans le sol qui sont des organismes extrêmement sensibles à l'humidité du milieu (Coleman et Wall, 2015). Sous chêne, la richesse en OTUs de la mésofaune était plus importante dans les premiers horizons du sol (0-5cm) comparativement aux horizons holorganiques, cette variation pouvant être associée à la quantité de matière organique au sol moins importante. Par conséquent, sur les quatre sites de chêne étudiés, une diminution des retours de matière organique au sol entraîne une diminution importante de la composition des groupes éco morphologique ou taxonomique dans les horizons organo-minéraux.

De même, il semblerait que cette variation de quantité de matière organique disponible entraîne des réponses variables suivant les régimes trophiques. En effet, chez les acariens dans les hêtraies avec de forte quantité de matières organiques en surface, l'impact négatif du retrait de rémanents dans les horizons organo-minéraux ne porte que sur la

richesse en gamases (*i.e.* prédateurs). Alors que dans les chênaies comportant une biomasse de matière organique moins importante, l'impact négatif dans les horizons organo minéraux porte uniquement sur les oribates (*i.e.* détritivores/fungivores). Cette différence en terme de groupes trophiques impactés suggère des impacts variables sur les réseaux trophiques en fonction de l'essence dominant le peuplement. En effet les acariens oribates consomment plus spécifiquement les champignons saprotrophes ou de la matière organique (Scheu et Falca, 2000) alors que les acariens gamases sont considérés comme des prédateurs généralistes des micro-food web du sol et se nourrissent d'une grande diversité de proies (Brussaard *et al.*, 2007). Ainsi la réponse des oribates peut traduire un fort impact de l'exportation totale de matière organique uniquement sur les décomposeurs primaires que sont les champignons saprotrophes entraînant une limitation importante des ressources trophiques des acariens oribates. *A contrario*, la réponse des acariens gamases, considérés comme top-prédateurs du micro-food web, peut illustrer une modification plus profonde sur l'intégralité des chaînes trophiques dans la modalité ou la matière organique est exportée.

Enfin, d'une manière générale, les apports de cendres ne compensent pas les effets négatifs des exportations de rémanents sur la richesse en OTUs voire, appauvrissent plus nettement les assemblages d'espèces par comparaison au Témoin et ce, sous hêtre comme sous chêne.

Du fait de l'absence de variation dans l'assemblage des communautés de la mésofaune prises dans leur globalité, Il est délicat de faire ressortir des taxons bioindicateurs des pratiques expérimentales. Cette absence de variation d'assemblage des communautés peut être due à la variabilité des contextes pédoclimatiques des 10 sites d'études. L'analyse de fidélité à une modalité expérimentale (De Cáceres *et al.*, 2010 ; Tableau 16) réalisée sur les données acquises sur les 10 sites de feuillus montre d'ailleurs très peu de taxons très fortement fidèles (en présence – absence) à une modalité expérimentale (*i.e*. au seuil de $p < 0,1$). Seuls trois taxons sont associés à l'export conjoint des rémanents et de la litière : deux espèces de collemboles *(Sminthurinus* sp. et *Isotomiella minor*) et une espèce d'acarien (*Oribatula tibialis*). Une espèce d'acarien est associée à un export de rémanents (*Oppiella nova)* et une espèce d'enchytréide est associée à un ajout de cendres (*Buccholzia appendiculata*). Cependant, l'analyse « *Point Biserial correlation* » donne la valeur Rpb correspond à la probabilité d'occurrence (ou d'absence) d'un taxon dans une modalité

expérimentale et uniquement dans celle-ci. Ainsi une valeur de Rpb supérieure à 0,70 permet une identification assurée de bioindicateur caractéristique d'une pratique (McGeoch *et al.*, 2002). Dans cette étude, l'ensemble des valeurs Rpb sont comprises entre 0,392 et 0,603. Aucun indicateur mis en avant ne correspond à un bioindicateur caractéristique *sensu* McGeoch *et al.* (2002). Cette absence d'indicateur stricts peut être reliée à l'absence de variations d'assemblage entre les communautés présentes en réponse à chaque modalité expérimentale. Toutefois, la capacité faiblement indicatrice des taxons pris individuellement n'est pas spécialement un frein à la caractérisation de bioindicateur de pratiques. En effet, si la probabilité qu'un seul de ces indicateurs soit caractéristique d'une modalité est faible, la probabilité que plusieurs d'entre eux apparaissent en même temps au même endroit augmente significativement. Ainsi, comme proposé par De Cáceres *et al.* (2012) l'utilisation d'un cortège d'espèces plutôt que d'une espèce seule comme potentiel bioindicateur permet d'augmenter de manière importante le potentiel bioindicateur de chaque espèce considérée indépendamment des autres. Les indicateurs mis en avant par cette étude peuvent donc être couplés à d'autres indicateurs provenant d'autres grands taxons de la faune du sol (*e.g.* macrofaune, microfaune et plantes) déjà existant dans le bibliographie (De Cáceres *et al.*, 2012; Elie *et al.*, 2018; Gerlach *et al.*, 2013) afin d'obtenir des cortèges d'espèces indicatrices représentatifs d'une pratique de gestion. De plus l'utilisation des cortèges d'espèces indicatrices plutôt qu'une espèce seule peut permettre de mieux renseigner sur les impacts écologiques des pratiques de gestions en combinant l'intégralité des caractéristiques écologiques des espèces composant le cortège d'espèces indicatrices.

5. Conclusion

Cette étude a permis de mettre en avant l'efficience de la méthode de metabarcoding pour l'analyse de la composition et de la structure de la faune du sol, en particulier pour l'identification spécifique des acariens et des enchytréides qui est plus complexe via une approche morphologique. De plus, cette étude a montré que la réponse de la mésofaune était variable en fonction des essences (hêtre *vs*. chêne). Dans les hêtraies, le retrait des rémanents entraîne un fort impact sur les collemboles épédaphiques dans les horizons holorganiques. Cependant, cet impact ne semble pas être présent dans les horizons de profondeur comme le montre l'absence de réponse des collemboles hémi- et euédaphiques. Dans les chênaies, les effets s'observent uniquement dans les horizons organo-minéraux. Cette variation de

profondeurs de réponse peut être due à des quantités et/ou qualité de litières variables en fonction des essences.

Cette étude montre clairement que pour la richesse en mésofaune du sol, quel que soit le contexte, un ajout de cendres ne compense pas les effets négatifs produits par un retrait des rémanents. Cette étude a aussi mis en avant, malgré l'absence de variation de structure de la communauté de mésofaune du sol, des espèces dont l'occurrence semble spécifique d'une gestion. Ces dernières, même si elles ne peuvent être considérées comme bioindicatrices caractéristiques d'une gestion donnent des pistes de recherche pour l'indentification d'assemblages d'espèces indicatrices de gestion.

Partie 3 : Réponses en mésocosme des biocénoses de l'interface sol-végétation à un double gradient de matière organique et d'apport de cendres

Chapitre 4

Experimental evidences that wood ash amendment does not offset organic matter removal for forest aboveground and belowground systems

Authors: François Elie[1], Lucie Vincenot[1], Thierry Berthe[2], Edouard Quibel[1], Bernhard Zeller[3], Laurent Saint-André[3], Estelle Forey[1], Matthieu Chauvat[1], Michaël Aubert[1]

Affiliations : [1]Normandie Univ, UNIROUEN, IRSTEA, ECODIV, 76000 Rouen, France ; [2]Normandie Univ, UNIROUEN, CNRS, Morphodynamique Continentale et Côtière, 76000 Rouen, France ; [3]INRA, UR 1138 Biogéochimie des Ecosystèmes Forestiers, Route d'Amance, Champenoux, France.

Keywords: Faunal assemblages, Soil chemical properties, Forest management, Global change.

1. Introduction

According to the International Energy Agency (IEA), fossil fuels represent 85% of world energy consumption. However, fossil fuels have high CO_2 emission rate and are one of the drivers of global change (Murphy and Hall, 2011). The use of alternative, renewable energy with low GES emission is thus becoming an emergency in order to attenuate global change and its effects. In 2015 at United Nations Climate Change Conference (COP21), 175 states ratified Paris agreement committing to decreasing their fossil C emission, that was translated in European law by European Directory on Climate and Energy (2012/27/UE). Paris agreement has three aims as compared to 2007 status, to be reached by 2020: i) a 20-per-cent increase of renewable energy sources share in the European energetic mix, ii) a 20-per-cent decrease of CO_2 emission and iii) a 20-per-cent increase of energetic efficiency. In order to increase renewable energy production, French forests, covering 16 millions of hectares, may become the major energetic resource. With respect to increase the efficiency of energy production from forest biomass, exporting logging residues as bioenergy fuel is investigated (Lassauce *et al.*, 2012). In temperate forests, logging residues – that is, leaves, fruits, twigs and branches with a diameter smaller than 7 cm – are usually discarded on the forest floor to maintain soil

fertility; they can amount to up to 8 $m^3.ha^{-1}$ (Egnell, 2011; Lassauce *et al.*, 2012). In terms of mineral mass, logging residues can correspond to 6 % of all tree mineral mass (Duvigneaud, 1984; Yan *et al.*, 2017). In soil with high cation exchange capacity and high base saturation characterized by pH around the neutrality (Gobat *et al.*, 1998), the effects of increasing the exportation of logging residues on the amount of mineral elements is low. Nevertheless, French/European forest soils tend to have low pH and low saturation rates (Johnson *et al.*, 2018), leading to a need of mineral matter in order to maintain their fertility (Landmann and Nivet, 2014). Usually, recycling of logging residues leftover on forest soils provides a flux of mineral elements. Indeed, nutrients concentrations in soil solution are generally higher during two years in forest soils with logging residues than in soils without logging residues (Titus *et al.*, 1997). This has been attributed to the leaching of nutrients from the logging residues, coupled with increased decomposition of organic matter through higher soil microbial activity and enhanced soil temperature and moisture, along with reduced vegetation uptake (Wall, 2008).

Export of logging residue may cause strong disturbance of soil (Arpin *et al.*, 1985a; Battigelli, 2000; David *et al.*, 1991; Dighton *et al.*, 2012). Soil fauna is involved in multiple interactions with plants and microorganisms and across numerous chemical, physical and biological processes as engineers – along with soil microbiome – of organic matter (OM) decomposition (Bardgett and Putten, 2014; Bender *et al.*, 2016; Pulleman *et al.*, 2012). Among soil microbes, fungi are crucial to plants nutrition through mycorrhizal symbiosis which highly increases the uptake, most importantly N and P nutrition (Courty *et al.*, 2010; Marscher, 1995) and saprotrophic fungi ensuring primary decomposition of hardly decomposable OM (*e.g.* lignicolous decomposers, Purahong *et al.*, 2016; Talbot *et al.*, 2014). For easily decomposable OM degradation and mineralization is more efficient through bacteria than fungi. All this decomposition process eventually leads to bioavailability of nutrients from OM such as organic Phosphorus (Porg) and organic Nitrogen (Norg).

Up to now, possible short and long term effects of harvest residue export on soil biodiversity are little studied (Gunnarsson *et al.*, 2004; Work *et al.*, 2013). In boreal coniferous forests, litter removal can negatively impact composition and abundance of macrofaunal and mesofaunal communities (Bengtsson *et al.*, 1998; Eaton *et al.*, 2004; Ober and DeGroote, 2011; Rousseau *et al.*, 2018; Work *et al.*, 2013). In temperate forest, responses of soil

macrofauna to an export of OM (as logging residues and litter) vary with pedoclimatic context, tree species, and taxa studied (David *et al.*, 1991; Elie *et al.*, 2018; Work *et al.*, 2013) . Organic matter export can also negatively impact microbial carbon biomass (Smolander *et al.*, 2008; Thiffault *et al.*, 2011) and communities of forest soil microbiote (Baath *et al.*, 1995), most obviously for fungi that are the first microbial decomposers of logging residues (Lindahl *et al.*, 2007).

Exported logging residues can be used as biofuel whose combustion generates ashes as by-products (between 0.8 % and 2.1 % of total residues dry mass; McKendry, 2002), that can be returned to the forest parcel to provide mineral amendment and Offset the loss of minerals from residues. Mineral mass exported by gram of logging residues correspond to 276 mg of Ca, 212 mg of K, 43 mg of P, 38 mg of Mg and 429 mg of N in average. Wood ash average pH is 12.0, and one gram of it contains in average 200 mg of Ca, 30 mg of K, 3 mg of P, 15 mg of Mg, but noticeably less than 1 mg of N and (Augusto *et al.*, 2008). Application of wood ash did not lead to a perfect compensation, such as a decrease of soil Ca and Mg concentrations and soil pH in temperate forest (Augusto *et al.*, 2008), nevertheless it can be a useful approach to compensate or limit the loss of nutrients with exported logging residues. However, such wood ash fertilization can have differential impacts on soil biota. In various boreal coniferous forests, an application of wood ash (1-5 $t.ha^{-1}$) was investigated. In those studies, wood ash application has been linked to an increase of Lumbricidae biomass and to a decrease in macroarthropods abundance and richness (Malmström *et al.*, 2009; Mc Cormack *et al.*, 2013), and in Collembola abundance and richness (Liiri *et al.*, 2002). Microbial communities in boreal forests respond to wood ash application with an increase in total microbial biomass (Mahmood *et al.*, 2003) and in fungal biomass mycelium production (Liiri *et al.*, 2007; Majdi *et al.*, 2008), whereas the taxonomic diversity of mycorrhizal fungi can be negatively impacted (Pitman, 2006; Wallander *et al.*, 2003).

The present study thus experimentally investigated responses of major temperate soil biological actors (plant, macro- and mesofauna, bacteria and fungi) to logging residue export and wood ash supply. Laboratory mesocosms representative of temperate forest understorey soil interface. Five treatments were designed to create cross-gradients of OM export (logging residues removal) and mineral additions with wood ash addition. two temperate forest soils of contrasted pH (acidic and neutral) were used in order to test the following hypotheses:

i) Plant traits, soil bioavailable mineral content and major soil biota are negatively correlated with logging residues export gradient ii) mineral addition by wood ash impact soil mineral content and major soil biota but at high concentrations, wood ash can be increased the impact Logging residue export and iii) soil initial properties (pH, saturation rate, Cation Exchange Capacity) can modulate the impact of logging residues export and mineral additions with higher responses in less fertile soil.

2. Material and methods

2.1. Biological material and soils for experimental design

The present study investigated the response of major forest soil biota to an export of OM and ash additions on soils of two fertility classes (pH_{H2O} = 5.20 and 6.88). The two soils used for the experiment were one acidic (pH = 5.20; cation exchange capacity = 4.55 $cmol^{+}.kg^{-1}$; base saturation = 75.02 %) and one neutral (pH = 6.88; cation exchange capacity = 15.71 $cmol^{+}.kg^{-1}$; base saturation = 99.8%). Both soils were of loamy-clay type, originating from a single forest in Normandy (northwestern France, oceanic climate). The acidic soil was an eutric cambisol located on 80 cm or more of colluvic parent material (mainly loess) in dry valley bottoms. The neutral soil was a rendzic leptosol located on the chalky slope situated 200 m above the eutric cambisol, with less than 50-cm-thick loess parent material (FAO 2006). At the laboratory, each fresh soil was manually sieved (mesh diameter: 1 cm) to be homogenized and to remove naturally occurring macrofauna but not mesofauna. Furthermore, soils were not sterilized nor air-dried in order to preserve naturally occurring mesofaunal and microbial communities. Soils were then stored at 4°C for one week before the setting up of experiment.

In Order to investigated response of major forest soil biota to an export of OM and ash additions, the experimental design focusing on four biological groups representative of the soil-plant interface: i) understorey grasses, ii) Lumbricidae that account for most of macrofaunal biomass in forest temperate soils (Scheu, 1987a) iii) Collembola as the main group of mesofauna (Filser, 2002), and iv) total microbial communities (bacteria and fungi) with a focus on vesiculo-arbuscular mycorrhizal fungi (AMF) associated with plant roots. The herbaceous layer was represented by *Poa nemoralis* L. (1753), a mesotrophic neutrocline Poaceae with a wide biogeographic distribution (Rameau *et al.*, 1994). Amongst Lumbricidae,

Allolobophora chlorotica Savigny (1825) was selected for its ability to bioturbation that consists on breaking up the substrate and producing large amounts of faeces, thereby mixing soil and litter (Scheu, 1987b). Both grass and earthworms were added to the soil at the set-up of the experiment, whereas Collembola, bacterial and fungal communities were those initially present in each soil.

The experiment was designed to test the biological responses of the plant-soil interface following two crossed gradients: i) increasing OM export (shredded, fresh logging residues) and ii) increasing mineral addition (ashes produced from similar logging residues, conditioned as pellets). All used litter and logging residues came from a beech forest in Gaillefontaine (Normandy, northwestern France), resting on silty-loamy soil and in oceanic climate context, and added on the basis of field quantity (7 $t.ha^{-1}$). Gaillefontaine beech forest belongs to the French research experimental network MOS (meaning “Soil Organic Matter” in french; see Akroume, 2014; Akroume *et al.*, 2016). By-produced wood ash, from French bioenergy production channels exploiting logging residues, was added in amounts aiming at compensating the export of mineral elements with logging residues. Wood ash had been supplemented with dolomite in order to compensate Ca and Mg lost by volatilization during logging residues combustion (Table 17).

Table 17: Mineral content in P, K, Ca and Mg and total mass in exported logging residue and in wood ash addition of Gaillefontaine forests (upper Normandy). Gaillefontaine forest was used as management references for quantity of logging residues and wood ash in all the study.

Mineral content	Biomass ($kg.ha^{-1}$)	P content ($kg.ha^{-1}$)	K content ($kg.ha^{-1}$)	Ca content ($kg.ha^{-1}$)	Mg content ($kg.ha^{-1}$)
Logging residues	7000	6.63	37.47	62.90	5.08
Wood ash	1600	3.64	37.21	338.05	40.74

2.2.Set up of experimental design

The experiment was conducted in controlled conditions equivalent to temperate climate as in Eisenhauer *et al.* (2011) and Kreuzer *et al.* (2004), that is temperature at 17°C and 16 hours daily photoperiod at 250 µMol.m^{-2}.s^{-1}. Two hundred and forty individual mesocosms were prepared in PVC tubes (inner diameter: 10 cm, height: 20 cm) bottom-sealed with wintering veil (0.35 mm) to avoid faunal dispersal. Each mesocosm was filled with 1600 g of sieved and homogenized fresh soil, where one *P. nemoralis* individual (two-leaves stage, previously grown from germination in vermiculite) was transplanted and two *A. chlorotica* earthworms (from a natural, forest population of the same region and similar soil conditions) were added. Each mesocosm was then irrigated with deionized water twice per week to maintain a constant fresh weight at 1600 g during the whole length of the experiment.

Seven days later (initial experimental time: t0), for each soil type, five experimental treatments were set up: i) 'Control' treatment with no residue exportation based on Gaillefontaine forest field quantity , with 1 g of litter and 5.5 g of shredded logging residues (corresponding to the equivalent of 7 t/ha in the field), ii) treatment 'Ash' with 1 g of litter and 1.25 g of wood ash, iii) treatment '70R 30A' with 1 g of litter, 3.85 g of shredded logging residues (corresponding to 70% of residues mass in Control) and 0.37 g of wood ash (corresponding to 30% of ash mass used in treatment 'Ash'), iv) treatment '30R 70A' with 1 g of litter supplemented with 1.65 g of shredded logging residues (30% of mass in Control) and 0.87 g of ash (70% of mass in treatment 'Ash'), and v) treatment 'No Offset' only supplemented with 1 g of litter but neither shredded logging residues nor wood ashes.

The experiment was conducted over 20 weeks corresponding to the vegetative season length of *P. nemoralis* (Heide, 1986). Each biological group was surveyed as described below at one (t1), four (t4) and twenty (t20) weeks after initial time (t0). For each treatment, each soil and each sampling time, eight replicates were produced, resulting in 240 mesocosms set up at t0. Each temporal sampling then corresponded to a destructive survey of 80 mesocosms (eight of each treatment and each soil).

2.3.Temporal surveys of soil interface biota

At each temporal sampling, the response of all biological groups of interest to treatments was surveyed by extracting and manually sorting whole soil bulks to carry measurements as described below.

For each sampled mesocosm, biomass of earthworms *A. chlorotica* was measured after retrieving all individuals and letting them fast during two days in Petri dishes on moist Whatman paper in order to empty their bowel. Abundance of Collembola was counted after extracting individuals from the 5 cm of topsoil following the Berlese-Tullgren method, based on the migration of Collembola by creating a gradient of hydric stress in soil (Friberg *et al.*, 2008; Salmon *et al.*, 2005). Collembola were then grouped in three ecomorphological classes: (i) epedahics corresponding to Collembola living in litter or above the soil, (ii) hemiedaphics corresponding to Collembola living in the five top centimeters of soil, and (iii) euedaphics corresponding to Collembola living at soil depth between 5 and 10 cm (Rusek, 1998). This classification by ecomorphological groups related to the depth allowed us to investigate the impact of the cross-gradient on soil biota by depth.

The physiological status of *P. nemoralis* was assessed with a series of traits measurements: root dry biomass, shoot dry biomass, shoot/root biomass ratio, number of ramifications, and number of inflorescences. Also, the mycorrhizal rate was measured for the root system of each plant following Cao *et al.* (2013). Briefly, ten terminal roots were discolored in KOH (10%) and rinsed in deionized water, then fungal material was stained with an ink-vinegar solution (5% royal-blue ink Pelikan®; Vierheilig *et al.*, 1998). After staining, 10 randomly picked 1-cm root fragments were observed using an optical microscope (Leica ICC50W) with magnification (x 100) to assess the presence of fungal arbuscules or vesicules. Mycorrhization rate was calculated as the proportion of root fragments where such mycorrhizal structures occurred.

For each sampled soil, total microbial carbon biomass (C_{mic}) in 10 cm of topsoil was measured using the fumigation extraction method (Vance *et al.*, 1987) as follows: 20 g of soil were mixed with 100 mL of $K_2SO_4^{2-}$ (0.5 M) solution and filtered in order to exclude soil particles (Whatman filters, pore size: 0.45 µm), then fumigated in a vacuum bell with pure $CHCl_3$ in order to lyse microbial cells and release microbial carbon (C_{mic}) in the dissolved

organic C solution, the latter being filtered again after fumigation. Quantification of dissolved organic carbon (C_{org}) before and after fumigation in the same sample allowed to calculate the amount of C_{mic} as the difference between the two results. Dissolved C_{org} in soil solution was finally measured with a TOC analyzer (Shimatzu® TOC-L Analyzer). Total fungal biomass was estimated by measuring soil ergosterol content following Gong *et al.* (2001). Briefly, 4 g of fresh soil were blended in 6 mL of methanol (100%) with 4 g of grinding balls (320 rpm, 1 hour); 1.5 mL of supernatant were centrifuged at 12000 rpm during 10 minutes and finally filtered using a 0.2 µm-mesh nylon syringe filter in order to exclude soil particles and all microorganisms. Ergosterol content of the filtrate was then measured with High Performance Liquid Chromatograph (Ultimate 3000 HPLC, Thermofisher) at 282 nm (Gong *et al.*, 2001).

Soil pH, soil potential acidity and soil exchangeable acidity (respectively pH_{h2O}, pH_{KCL} and ΔpH) were measured with a pH-meter in a solution of deionized water or KCl at 1 M (1:5 soil:solution ratio, Vanguelova *et al.*, 2010). to obtain ΔpH we used the following equations $\Delta pH = pH_{H2O} - pH_{KCl}$. For a given soil type, ΔpH is positively correlated with exchangeable acidity (Baize 1988).

Finally, chemical properties of each soil sample were assessed by measuring cation exchange capacity (CEC) and exchangeable elements content (Ca, Mg, K Mn, Na, Al, Fe) with the exchangeable colbatihexamine method (Ciesielski *et al.*, 1997). Each soil (5 g) was blended with 50 mL of cobaltihexamine (50 $meq.L^{-1}$), then centrifuged at 3000 rpm during 15 minutes and total supernatant was filtered with a 0.45 µm nylon syringe filter in order to exclude soil particles. Total CEC, cations concentrations and saturation rate were measured by inductively coupled plasma (Icap 7000 series, Thermo Scientific), respectively with the following equations.

(1) $\text{Total CEC (centimol}^+\text{/kg)} = [300 \times ([Cb^0]-[Cb]) \times V] / (m \times 58.933)$

(2) $C_{Mxi}\ (\text{centimol}^+\text{/kg soil}) = (z \times C_i \times V) / (10 \times M \times m)$

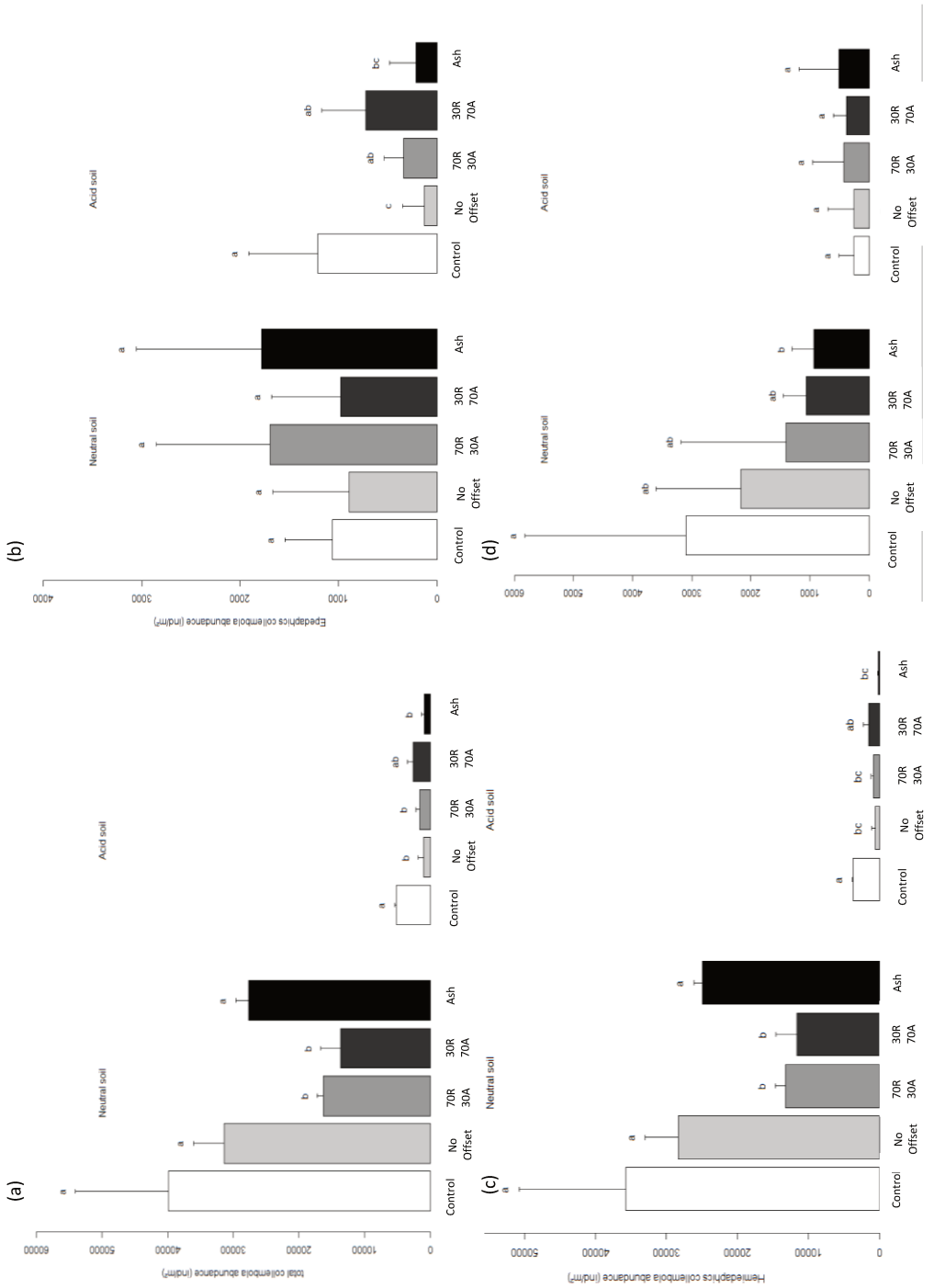
(3) $\text{Saturation rate (\%)} = ([Ca^{2+}] + [Mg^{2+}] + [K^+] + [Na^+])/ \text{Total CEC}$

Where [Cb] = Cobalt concentration (mg/L), Cb^0 = Cobalt concentration of analytical blank solution (mg/L), C_{Mxi} = Concentration of cation *i* (centimol^+/kg soil), C_i = Concentration of cations *i* (mg/L), z = Valence of atom *i*, M = Molar mass of cations *i* (g/mol), m = Mass of soil (g), and V = Volume of extracted solution (mL).

2.4.Data analyses

All statistical analyses were performed in R (R Core Team, 2014), using packages vegan (v2.4-2, Oksanen *et al.*, 2017) agricolae (v1.2-8, Mendiburu, 2017), and ade4 (v1.7-11, Dray *et al.* 2007). Within-groups correspondence analysis (WCA) was used after Principal component analysis (PCA) to investigate (i) variation in chemical, biological and plant datasets and (ii) the main ecological factors responsible for these variations (*i.e.* soil type and/or experimental modalities). ANOVAs were then used after normality and homoscedasticity checking (shapiro-wilk normality test and F-test to compare two variances) to test the explanatory percentage of ash or logging residues input on chemical (CEC and soil cations), biological (Lumbricidae and microbial biomass and mesofaunal abundance), or plant physiological traits (endogenic and epigeic biomass and mycorrhizal rate) variations. At least relationship between pH and mycorrhization rate was investigated by linear regression.

Figure 14: Effect of logging residue export, wood ash addition or interactions between logging residue and wood ash on (a) total Collembola abundance, (b) epedaphics Collembola abundance, (c) hemiedaphics Collembola abundance and (d) euedaphics Collembola abundance. All results were showed after 20 weeks in mesocosm in two soil types (acid: pH = 5.5 and neutral: pH = 6.5). Letters indicate significant variation with a two-way ANOVA (threshold α=0.05).



'C': 1 g litter and 5.5 g of shredded logging residue, 'No Offset ': only supplemented with 1 g litter but neither shredded logging residues nor wood ashes, '70R 30A': 1 g litter, 3.85 g of shredded logging residue (corresponding to 70% of residue mass in Control) and 0.37 g of wood ash (corresponding to 30% of ash mass used in treatment 'Ash'), '30R 70A': 1 g litter supplemented with 1.65 g of shredded logging residue (30% of mass in Control) and 0.87 g of ash (70% of mass in treatment 'Ash'), 'Ash': 1 g litter and 1.25 g of wood ash.

3. Results

All biological variables increased over the duration of the experiment (20 weeks) in both soils. Abundances of mesofaunal communities increased from 636 ± 169 to 49104 ± 21503 individuals.m^{-2} in neutral soil, and from 1612 ± 226 to 7575 ± 297 ind.m^{-2} in acidic soil between the setting up and the end of the experiment. An increase of C_{mic} was observed as well, from 101.432 ± 3.26 to 244.969 ± 38.89 mg C_{mic}.soil kg^{-1} in neutral soil and from 38.54 ± 7.80 to 104.54 ± 23.06 mg C_{mic}.soil kg^{-1} in acidic soil.

As not all variables had changed at one week and four weeks after the beginning of the experiment, only responses at 20 weeks after experimental set up will be detailed thereafter.

According to WCA, the first structuring ecological factor of each dataset (soil chemistry, soil biota and plants) was the soil type (neutral *vs.* acidic soil). For soil chemistry (CEC, saturation and mineral contents) and soil biota (earthworm biomass, Collembola abundance and microbial biomass), respectively 77.3 % and 35.4 % of variation was explained by soil type. Contrastedly, soil type explained only 3.1 % of variation for plant variables (epigeic and endogeic biomass, number of inflorescences). This neglictible response comforted the choice of *Poa nemoralis* as an mesophilous neutrocline species with a broad ecological spectrum, performing similarly in both soils used for the study.

Considering the strong variation of results depending on soil type for chemical and biotic properties, responses of soil chemical and biological properties to experimental treatments will be thereafter presented separately for mesocosms (i) with neutral soil (pH: 6.88), and (ii) with acidic soil (pH = 5.20).

3.1. Impact of treatment on chemical and biological properties of neutral soil

In neutral soil, most soil chemical properties were not significantly impacted by the various treatments as compared to Control (i.e. CEC, Al^{3+}, Fe^{3+}, Na^{+}, saturation rate, pH_{KCL} and Δ pH). In mix treatments where both logging residues and ashes were added, (‘70R 30A’ and ‘30R 70A’), soil exchangeable K^{+} content was twice lower than in Control, whereas soil exchangeable K^{+} contents in treatments ‘No Offset’ and ‘Ash’ were similar to Control (Table

18). pH_{H2O} and ΔpH were lower in mix treatments than in Control in mix treatments (-0.8 % for pH_{H20} and -6.5 % for Δ pH). Ca^{2+} and Mg^{2+} content were higher in mix treatments than in Control (0.7 % for Ca^{2+} and 4 % for Mg^{2+}). Nevertheless, all these variations were under 6.5 % related to control (Table 18).

No significant variation from Control was observed for treatments 'No Offset' and 'Ash' on total Collembola abundance, whereas Collembola abundance was 57.61 (± 1.75) % and 64.13 (± 13.94) % lower in mix treatments ('70R 30A' and '30R 70A', respectively) than in Control (Figure 14a). Considering Collembola ecomorphological groups, epedaphics were not impacted by treatments (p-value > 0.1) (Figure 14b). The abundance of hemiedaphics was significantly half lower than Control only in mix treatments, while hemiedaphics abundance in 'No Offset' and 'Ash' treatments did not differ from Control (Figure 14c). Euedaphics abundance decreased in response to the gradient of ash, from 3098 (± 2722) individuals.m-² in Control treatment to 933 (± 673) individuals/m² in 'Ash' treatment (Figure 14d). Neither earthworms' biomass, total microbial C biomass, fungal biomass, nor P. nemoralis mycorrhization rate varied amongst treatments in neutral soil (Table 19).

Table 18: Responses of soil chemical properties to a cross gradient of logging residues export and wood ash addition. Effect of logging residue export, wood ash application or interactions between logging residue and wood ash on soil cation exchange capacity, exchangeable cations content, soil saturation rate and exchangeable acidity. All results showed were a mean (and standard deviation) of 5 mesocosm after 20 weeks in two soil types (acid: pH = 5.5 and neutral: pH = 6.5). n=5.

Soil	variables	mean of Control treatment	mean of No Offset treatment	mean of 70R30A treatment	mean of 30R70A treatment	mean of Ash treatment	P-value of ash effect	P-value of Logging effect	P-value of Interactions effect
Neutral	CEC (cmol+/kg soil)	15.71 (0.24)	15.66 (0.18)	15.68 (0.27)	15.89 (0.35)	15.37 (0.50)	0.33	0.87	0.06
	Al^{3+} (cmol+/kg soil)	0.020 (0.001)	0.020 (0.001)	0.019 (0.008)	0.02 (0.001)	0.019 (0.001)	0.83	0.61	0.67
	Ca^{2+} (cmol+/kg soil)	**15.03 (0.23)**	14.99 (0.14)	**15.03 (0.25)**	**15.24 (0.34)**	14.72 (0.48)	0.35	0.82	**0.05**
	Fe^{3+} (cmol+/kg soil)	n.d.	n.d.	n.d.	n.d.	n.d.	n.d	n.d	n.d
	K^{+} (cmol+/kg soil)	**0.075 (0.004)**	**0.0750 (0.0005)**	**0.0290 (0.024)**	**0.019 (0.0014)**	**0.0701 (0.007)**	**$1.9.10^{-03}$**	**$1.3.10^{-03}$**	**$2.25.10^{-10}$**
	Mg^{2+} (cmol+/kg soil)	**0.48 (0.03)**	0.48 (0.03)	**0.50 (0.03)**	**0.50 (0.03)**	0.46 (0.01)	0.64	0.38	**0.01**
	Mn^{2+} (cmol+/kg soil)	0.0086 (0.004)	0.0118 (0.0066)	0.0131 (0.0103)	0.0163 (0.001)	0.012 (0.0002)	0.16	0.22	0.61
	Na^{+} (cmol+/kg soil)	0.0835 (0.011)	0.0773 (0.0047)	0.0841 (0.012)	0.0846 (0.009)	0.0871 (0.0137)	0.19	0.43	0.56
	S/T	99.80 (0.06)	99.78 (0.04)	99.78 (0.04)	99.77 (0.05)	99.80 (0.00)	0.92	0.38	0.36
	pH H20	**6.88 (0.01)**	6.86 (0.04)	**6.85 (0.07)**	**6.77 (0.04)**	6.88 (0.02)	0.3801	0.9643	**$1.70.10^{-03}$**
	pH KCL	6.05 (0.05)	6.04 (0.08)	6.05 (0.06)	6.03 (0.04)	6.08 (0.02)	0.371	0.852	0.314
	ΔpH	**0.82 (0.04)**	0.81 (0.06)	**0.79 (0.05)**	**0.73 (0.05)**	**0.80 (0.01)**	**0.07**	0.80	**0.03**
Acid	**CEC (cmol+/kg soil)**	**4.55 (0.37)**	**4.18 (0.25)**	4.43 (0.48)	4.38 (0.32)	4.26 (0.16)	0.33	**0.01**	0.78
	Al^{3+} (cmol+/kg soil)	**1.00 (0.22)**	**1.13 (0.11)**	**1.20 (0.18)**	**1.25 (0.20)**	**1.20 (0.12)**	**0.01**	**0.02**	**0.02**
	Ca^{2+} (cmol+/kg soil)	**3.12 (0.53)**	**2.61 (0.0.26)**	2.80 (0.60)	2.70 (0.46)	**2.61 (0.22)**	**0.04**	**$3.0.10^{-03}$**	0.40
	Fe^{3+} (cmol+/kg soil)	**0.0036 (0.001)**	0.0043 (0.0005)	0.0040 (0.0006)	0.0038 (0.0004)	**0.0048 (0.001)**	**0.03**	0.13	0.07
	K^{+} (cmol+/kg soil)	**0.0348 (0.008)**	**0.0305 (0.0075)**	**0.0136 (0.008)**	**0.0086 (0.003)**	0.0341(0.0059)	0.15	**$3.2.10^{-03}$**	**$4.80.10^{-07}$**
	Mg^{2+} (cmol+/kg soil)	**0.21 (0.02)**	**0.18 (0.01)**	0.21 (0.03)	0.21 (0.02)	0.19 (0.01)	0.68	**0.03**	0.08
	Mn^{2+} (cmol+/kg soil)	**0.1110 (0.015)**	0.11185 (0.0111)	0.1196 (0.0045)	0.1285 (0.014)	**0.1255 (0.006)**	**0.02**	0.22	0.79
	Na^{+} (cmol+/kg soil)	**0.0618 (0.009)**	0.0620 (0.0087)	0.0666 (0.015)	0.0585 (0.010)	**0.0740 (0.009)**	**0.05**	0.65	0.07
	S/T (%)	**75.02 (6.82)**	**69.88 (3.37)**	**69.37 (6.20)**	**67.95 (5.84)**	**68.82 (3.45)**	**0.01**	**0.01**	**0.06**
	pH H20	**5.2 (0.01)**	**5.09 (0.06)**	5.12 (0.03)	5.11 (0.04)	**5.09 (0.02)**	**$1.4.10^{-02}$**	**$1.1.10^{-04}$**	0.12
	pH KCL	**3.89 (0.04)**	**3.93 (0.03)**	3.92 (0.04)	3.92 (0.01)	3.91 (0.02)	0.56	**0.05**	0.52
	ΔpH	**1.19 (0.03)**	**1.26 (0.04)**	1.20 (0.02)	1.18 (0.05)	**1.17 (0.02)**	**$2.09.10^{-03}$**	**$3.31.10^{-03}$**	0.21

In bold: variables significantly impacted by logging residue export, wood ash addition or interactions between logging residue and wood ash (two-way ANOVA, α=0.05). Contol: 1 g litter and 5.5 g of shredded logging residue, 'No Offset ': only supplemented with 1 g litter but neither shredded logging residues nor wood ashes, '70R 30A': 1 g litter, 3.85 g of shredded logging residue (corresponding to 70% of residue mass in Control) and 0.37 g of wood ash (corresponding to 30% of ash mass used in treatment 'Ash'), '30R 70A': 1 g litter supplemented with 1.65 g of shredded logging residue (30% of mass in Control) and 0.87 g of ash (70% of mass in treatment 'Ash'), 'Ash': 1 g litter and 1.25 g of wood ash. P-value correspond to result of a two-way ANOVA with wood ash and logging residue content and its interactions. n.d.: under detection threshold.

3.2.Impact of treatments on chemical and biological properties of acidic soil

Overall, effects of treatments were stronger in acidic soil than in neutral soil. Exchangeable K^+ content and saturation rate of acidic soil decreased in mix treatments. Exchangeable Fe^{3+} and Mn^{2+} contents were higher in 'Ash' treatments as compared to Control (Table 18). Contents of exchangeable Ca^{2+} and Mg^{2+}, CEC, pH_{H2O} decreased with the logging residues gradient, with 2 % – 17 % lower contents in treatments without logging residues (treatments 'No Offset' and 'Ash') than in Control (Table 18).

In acidic soil, impact on soil Collembola differed with ecomorphological groups. Abundances of epedaphic and hemiedaphic Collembola were lower in 'No Offset' treatments than in Control (-67.00 (± 22.64) % and -80.25 (± 13.84) % respectively, Figure 14b et c). Conversely, abundance of euedaphics Collembola did not vary amongst treatments, nor did earthworms' biomass (Figure 14d).

No variation was observed for microbial C biomass and ergosterol content between Control, 'No Offset' and 'Ash' treatments, but for mix treatments content of microbial carbon C_{mic} was strongly lower as compared to Control (-61.68 % for '30R 70A' and -34.74 % in '70R 30A'), and ergosterol content (reflecting fungal biomass content) was higher as compared to Control (+30.18 % for '30R 70A' and +54.33 % in '70R 30A'; Table 19). In all treatments with ash supply (i.e.'70R 30A', '30R 70A', 'Ash'), mycorrhization rate exhibited an average decrease of 53.94 % as compared to Control and in 'Ash' treatment of acid soil, mycorrhization rate was the same than in control neutral soil. In treatments 'No Offset', 'Ash' and Control, mycorrhizal rates were significantly negatively correlated with pH_{KCL} ($R^2 = 0.23$, p-value = 0.03).

Table 19: Effect of logging residue export, wood ash addition or interactions between logging residue and wood ash earthworm's biomass, mycorrhization rate, microbial and fungal biomass. All results showed were a mean (and standard deviation) of 5 mesocosm after 20 weeks in two soil types (acid: pH = 5.5 and neutral: pH = 6.5). n=5.

Soil	Variables	mean of Control treatment	mean of No Offset treatment	mean of 70R30A treatment	mean of 30R70A treatment	mean of Ash treatment	P-value of ash effect	P-value of Logging effect	P-value of Interactions effect
Neutral	Earthworms biomass evolution (%)	-8.93 (8.39)	-20.02 (13.64)	-72.02 (25.52)	-5.80 (67.98)	12.65 (9.62)	0.24	0.46	0.06
	Mycorrhization rate (covering % of each root)	10.27 (1.06)	17.77 (12.44)	13.44 (6.93)	15.55 (7.37)	18.82 (7.85)	0.19	0.17	0.91
	Microbial C biomass (mg de C/kg)	223.43 (36.45)	258.34 (99.14)	250.21 (51.38)	254.03 (67.82)	185.86 (17.40)	0.34	0.75	0.19
	Ergosterol content (mg/g)	0.879 (0.096)	0.815 (0.221)	0.744 (0.111)	0.754 (0.161)	0.884 (0.169)	0.95	0.98	0.16
	Ergosterol content / microbial C biomass	4.01 (0.82)	3.67 (2.22)	3.01 (0.45)	3.25 (1.62)	4.80 (1.08)	0.49	0.79	0.12
	epigeic biomass (g)	16.56 (3.90)	9.26 (5.12)	10.15 (2.20)	11.19 (3.79)	9.90 (1.35)	0.19	0.13	0.39
	endogenic biomass (g)	16.80 (5.18)	7.94 (4.61)	10.32 (3.48)	8.38 (3.53)	11.94 (7.32)	0.30	0.49	0.11
	shoot root ratio	1.01 (0.11)	1.18 (0.34)	1.03 (0.19)	1.50 (0.57)	0.98 (0.33)	0.93	0.15	0.67
	inflorescences number	9.20 (6.26)	11.60 (2.19)	6.80 (4.60)	8.25 (3.30)	7.60 (3.28)	0.88	0.24	0.95
Acide	Earthworms biomass evolution (%)	-0.36 (0.30)	-0.09 (0.26)	0.50 (0.27)	-0.51 (0.20)	0.12 (0.33)	0.62	0.76	0.88
	Mycorrhization rate (covering % of each root)	**22.93 (10.03)**	17.88 (12.91)	**10.44 (2.30)**	**11.11 (0.78)**	**10.13 (2.44)**	**0.01**	0.50	0.11
	Microbial C biomass (mg de C/kg)	**107.23 (33.13)**	92.82 (44.56)	**69.97 (34.95)**	**41.09 (13.06)**	86.01 (32.20**)**	0.21	0.95	**0.06**
	Ergosterol content (mg/g)	**0.911 (0.106)**	1.124 (0.188)	**1.406 (0.236)**	**1.186 (0.150)**	1.071 (0.282)	0.71	0.91	**0.04**
	Ergosterol content / microbial C biomass	**9.26 (3.85)**	15.69 (11.47)	**24.78 (15.33)**	**30.58 (9.42)**	14.57 (9.44)	0.32	0.88	**0.01**
	epigeic biomass (g)	16.07 (9.84)	10.68 (1.17)	11.83 (2.60)	9.78 (4.83)	10.15 (2.79)	0.52	0.54	0.27
	endogenic biomass (g)	12.05 (5.17)	9.74 (2.55)	16.45 (9.54)	8.16 (5.92)	10.17 (2.61)	0.56	0.85	0.48
	shoot root ratio	1.29 (0.29)	1.15 (0.29)	0.84 (0.27)	1.54 (0.81)	1.04 (0.36)	0.15	0.64	0.67
	inflorescences number	7.20 (1.78)	5.40 (3.36)	8.50 (2.08)	8.20 (3.42)	10.00 (3.28)	0.77	0.58	0.93

In bold: variables significantly impacted by logging residue export, wood ash addition or interactions between logging residue and wood ash (two-way ANOVA, α=0.05). Contol: 1 g litter and 5.5 g of shredded logging residue, 'No Offset ': only supplemented with 1 g litter but neither shredded logging residues nor wood ashes, '70R 30A': 1 g litter, 3.85 g of shredded logging residue (corresponding to 70% of residue mass in Control) and 0.37 g of wood ash (corresponding to 30% of ash mass used in treatment 'Ash'), '30R 70A': 1 g litter supplemented with 1.65 g of shredded logging residue (30% of mass in Control) and 0.87 g of ash (70% of mass in treatment 'Ash'), 'Ash': 1 g litter and 1.25 g of wood ash. P-value correspond to result of a two-way ANOVA with wood ash and logging residue content and its interactions.

4. Discussion

Poa nemoralis displayed similar gain of epigeic and endogeic biomass, inflorescence number and shoot: root ratio in all treatments during the course of the experiment.

Furthermore, mesofaunal abundance and microbial biomass increase under all treatments over 20 weeks confirming that the mesocosm set up was favorable for the development of the inoculated organisms.

The two soils used in our study (neutral *vs.* acidic) were defined by their contrasted pH (6.88 and 5.20), CEC (15.71 $cmol^{+} \cdot kg^{-1}$ soil and 4.55 $cmol^{+}.kg^{-1}$ soil) and saturation rates (99.80 % and 75.02 %). Those parameters are correlated to soil buffer capacity in terms of mineral content of soils (Lavelle and Spain, 2001), pointing to a lower buffer capacity in acidic soil than in basic soil. In soil with low buffer capacity more exchange can take place in clay humic complex than in soil whit high buffer capacity. This variation in chemical properties led to various responses of soil biota to treatments by soil.

4.1. Response of aboveground and belowground systems to total export of OM and wood ash addition

In neutral soil, treatments with total export of logging residues ('No Offset' and 'Ash' treatments) displayed no variation from Control of plants, faunal or chemical variables.

Such an absence of treatment effects might reflect the high buffer capacity and high saturation rate and high Ca^{2+} and Mg^{2+} contents. in neutral soil. Indeed both those cations are strongly bound to clay humic complex, thus strongly stable structurally and highly resistant to leaching (Gobat *et al.*, 1998). This resilience of soil properties, with respect to the applied treatments, supports strongly the stability of soil biota, with no variation of earthworms' biomass, total mesofauna abundance, microbial and fungal biomass nor plants epigeic and endogenic biomass.

In acidic soil, treatments with a without any residue ('No Offset' and 'Ash') exhibited a lower saturation rate, driven by a 16 % loss of Ca^{2+} content as compared to Control. Also, in those treatments ('No Offset' and 'Ash') plants vegetative and reproductive traits did not differ compared to the control. There are negative linear correlations between mycorrhizal

rate and pH_{KCl} in 'Ash' treatments may suggest a shift in plant nutrition with wood ash for acidic contexts. Indeed, fungal nutrient uptakes was a phosphatase transporter mechanism that did not impact H^+ content of soil (Hodge *et al.*, 2010) **,** and plants nutrient uptakes mechanism was H^+ pump that impacted H^+ content of soil (Marscher, 1995). Also, plants active nutrition decrease soil pH_{KCl} and plants nutrition by mycorrhiza did not impact soil pH_{KCl}. However, in 'Ash' treatment but not in 'No Offset', mycorrhization rate was much lower than in Control (from 22.93 % in control to 10.13 %in 'Ash' treatment), dropping to the rate observed in basic soil Control (10.20 %). The contrasting stability of plant traits along with such a strong negative impact on mycorrhization rate suggests a change in plant nutrition strategy when wood ashes are added in order to compensate total OM export in acidic soil context. In Control, with low soil saturation rate and low mineral content*, P. nemoralis* strongly relies on vesiculo-arbuscular fungi for its mineral uptakes. But in 'Ash' treatment, mineral elements in acidic soil may primarily come from wood ash addition, in forms readily assimilable by the plant (Cruz-Paredes *et al.*, 2017). *Poa nemoralis* biomass production could thus remain stable, while allocating less resources to mycorrhizal interaction than in soil without total ash mineral addition. Such a shift in nutrient uptake strategy would be especially plausible for a *P. nemoralis*, as grasses of Poaceae family tend to have relatively low mycorrhizal dependency (9-50 %; Tawaraya, 2003). A mycorrhizal partner depletion in stable condition of P was already observed (Smith *et al.*, 2011; Sorensen *et al.*, 2008). Also, wood ash addition in acidic soil had a strong impact on plant nutrition uptake, that was similar to the nutrient uptakes in basic soil without mycorrhizal associations. As mycorrhizal fungi can act as primary decomposers (Heijden *et al.*, 2015; Talbot *et al.*, 2008) at the basis of detritus soil food webs, such changes may have cascading effect on higher trophic levels of these food webs (Aubert and Bureau, 2018).

4.2.Response of aboveground and belowground systems to mix treatments

Various studies focused on the effects of total OM export (Adamczyk *et al.*, 2015; Dighton *et al.*, 2012; Helmisaari *et al.*, 2011; Jordan *et al.*, 2000; Mariani *et al.*, 2006), or on the effects of wood ash addition on forest system (Björk G. *et al.*, 2010; Nieminen *et al.*, 2012; Pitman, 2006). But the interactions between partial export of logging residues (which would be a most plausible practice in the current forest management guidelines) and wood ash additions – aiming for mineral compensation – remain, to our knowledge, uninvestigated.

Rather than overall clinal responses along gradients of OM export and addition, our study revealed contrasted responses between treatments with total export of logging residues ('No Offset' and 'Ash') and mix treatments ('70R 30A' and '30R 70A'). And as for 'No Offset' and 'Ash', effects of mix treatments varied between soil types with a stronger amplitude in acidic than in neutral soil.

In neutral soil, as in treatments with total export of logging residues, no variation as compared to Control were observed in mix treatments for plants traits, earthworms' biomass, microbial and fungal biomass or soil pH and mineral contents, with the exception of K^+ content. K^+ contents were twice lower in mix treatments than in Control. K^+ has a lower affinity to clay humic complex than other cations (as Ca^{2+} and Mg^{2+}) (Gobat *et al.*, 1998; Varadachari *et al.*, 1994). This difference suggests that, in mix treatments, more exchange take place between minerals from wood ash (*e.g.* Mg^{2+}) and K^+ from clay humic complex than in other treatments ('No Offset' and 'Ash'); displaced K^+ cations would then be leached in water. This twice division of K^+ content in soil between mix treatments and Control take place 20 weeks after the setting up of experiment, and if this depletion of K^+ increased during the time and reach critic thresholds, K^+ may become a limiting factor for plant growth. Indeed, K^+ is essential to many plants functions, as an activator of a multitude of metabolic enzymes and its concentration in soil is between 0.25 and 0.025 $cmol^+.Kg^{-1}$ (Maathuis, 2009).

This study suggested strong variations in persistence of mineral content of wood ash in topsoil with or without logging residues. Indeed, In 'Ash' treatment, wood ash ,that was strongly dissolve by water (Demeyer *et al.*, 2001), are too quickly bring to the depth layers for any exchange with clay humic complex. while, in mix treatments logging residue may protect wood ash of quick dissolution that led to a slower spread of wood ash mineral content in the first soil layers. This higher persistence of mineral content of wood ash in the first soil layers with logging residues was supported by Collembola response in neutral soil, that appear negatively related to wood ash content (Liiri *et al.*, 2002; Malmström *et al.*, 2009; Vlug and Borden, 1973). In 'Ash' treatment (without logging residue) only the deepest ecomorphological group (euedaphic Collembola) was negatively impacted, however in mix treatments only hemiedaphics, that lived in the first centimeters of soil, were negatively impacted. This variation in depth of response in Collembola assemblages in 'Ash' treatments

suggested a stronger spreading of wood ash in 'Ash' treatments than in mix treatments due to the presence of logging residues.

In acid soil, as in neutral soil, chemical properties were less impacted in mix treatments ('70R 30A' and '30R 70A') than in treatment with a total export of logging residues ('No Offset' and 'Ash') with the exception of K^+ content. But in acid soil K^+ depletion led to a very low content of this nutrient in soil (under 0.025 $cmol^+.kg^{-1}$). This strong depletion can lead to a deficiency of K^+ for mineral plants uptake. K^+ depletion in acidic soil may related to exchange between clay humic complex and mineral content of wood ash as in neutral soil, but a second hypothesis is an uptake of K^+ by biotic compartment. For biotic parameters, in acidic soil, plant traits, earthworm's biomass and abundance of Collembola of each ecomorphological groups were not impacted in mix treatments but microflora exhibited a significant variation in mix treatments. Indeed, microbial C biomass was 40 % lower as compare to the Control and fungal biomass was 50 % higher as compare to the Control. Mycorrhizal fungi exhibited a strong decreased in treatment with ash (70R 30A, 30R 70A and Ash), also the increased in total fungal biomass are closely related to saprophagous fungi biomass. This increased of saprophagous fungi biomass can be related to lignin of logging residues and K^+ content of wood ash. Saprophagous fungi (white rot and brown rot fungi) are known to produce enzymes able to decompose compounds as lignin and cellulose both abundant in logging residues (Baber *et al.*, 2016) and K^+ is essential for its metabolisms. Furthermore, fungal membrane contain many potassium channels as TRK, HAK and ACU systems for K^+ uptake (Benito *et al.*, 2011) and K^+ has essential role in fungus life cycle as turgescence factor of vacuole (Maathuis, 2009) and in energetic production channel as cofactor of ATPase (Benito *et al.*, 2011). Mix treatments led to a strong disturbance of primary decomposers with an increase of saprophagous fungal part in fungal to bacteria ratio. Variations in primary decomposers community may lead to variations in secondary decomposers community as Collembola. Indeed , epe- and hemidaphics Collembola abundances exhibited the same pattern of response as fungal biomass, that can be explained by the trophics relationships between mesofaunal and fungal communities (Anslan *et al.*, 2018; Klironomos and Kendrick, 1995).

5. Conclusions

Our experimental results in mesocosms representing forest understorey soil interface brings cues for the understanding of the impacts of logging residues export and wood ash addition in temperate forest ecosystems. In neutral soil, faunal groups were not impacted by logging residues export but wood ash additions led to a lower abundance of euedaphics Collembola. Interestingly, this study highlighted a possible shift in herbaceous nutrient uptake strategy, in an acidic soil context where total OM export was completely minerally compensated with wood ash. surprisingly, earthworm's biomass was not impacted by any treatment. At European scale forest soils are strongly variable and this study showed the importance of soil properties in the responses of soil biota to an export of logging residues or wood ash additions. Also, soil parameters as pH need to be taken into account in logging residues and wood ash additions for forest managers. Most unexpectedly, this study also revealed non-gradual, interactive effects of the levels of remaining logging residues and added wood ash on mineral depletion in both soils (mainly K^+ content), along with huge alteration of biotic properties in acidic soil (*i.e.* microbial assemblage and collembolan abundance). At the forest ecosystem scale this strong depletion of K^+ content (%) can strongly negatively impact tree productivity. Thus wood ash additions need to be investigated on the field in order to test its impact on various climatic contexts.

Discussion générale et perspectives

L'objectif général de ce travail de thèse prenait place dans le contexte de transition énergétique national et visait à tester de nouvelles pratiques de gestion forestière afin d'accroître l'efficience de la filière bois-énergie en assurant la durabilité des écosystèmes forestiers. Ces nouvelles pratiques de gestion consistent en une exportation des résidus de coupe de diamètre inférieur à 7 cm appelés rémanents forestiers et à une compensation des pertes en éléments minéraux contenus dans ces rémanents par un apport de matière minérale sous forme de cendres.

La faune du sol représente 25 % des 1,5 millions d'espèces décrites dans le monde du vivant et un mètre carré de sol de forêt tempérée peut contenir plus de 1000 espèces d'invertébrés (Decaëns, 2010). La faune du sol étant sensible à tout changement de gestion des milieux et impliquée dans de nombreuses fonctions du sol (Decaëns *et al.*, 2006; Lavelle *et al.*, 2006), elle est donc un réservoir de candidats à la bioindication. L'abondance et la diversité de cette faune intègrent les propriétés physiques, chimiques et microbiologiques du sol et reflètent bien les changements environnementaux (Bender *et al.*, 2016). Ainsi la réponse de la faune du sol à ces nouvelles pratiques de gestion peut être considérée comme un estimateur de la réponse de l'écosystème à ces contraintes.

Afin d'évaluer ces nouvelles gestions, cette thèse repose sur dix sites du réseau expérimental MOS (Matière Organique des Sols ; six sites de chêne et quatre sites de hêtre) situés dans le quart nord-est de la France (Akroume *et al.*, 2017). Ces sites sont situés dans trois contextes climatiques différents (Joly *et al.*, 2010) : trois sont en climat montagnard, cinq en climat océanique dégradé de plaines et deux en semi-continental avec des marges montagnardes. Afin d'étudier la réponse de la faune du sol à ces gestions, quatre modalités expérimentales ont été mises en place : i) C (Témoin) correspondant à une gestion conventionnelle (*i.e.* exportation des grumes et des résidus de coupe de diamètre supérieur à 7 cm), ii) REX (Rémanents Exportés) correspondant à un export de l'intégralité des rémanents de diamètre inférieur à 7 cm en plus de l'export de gestion conventionnelle, iii) Ash (apport de cendre) correspondant à un export de l'intégralité des rémanents de diamètre inférieur à 7 cm et à un apport de matière minérale sous forme de cendres en plus de l'export de gestion conventionnelle et iv) s-WTH (simulated Whole Tree Harvesting) qui correspond à un export total de la matière organique provenant de la strate arborescente (litière + rémanents) en plus de l'export de gestion conventionnelle.

1. Réponse aux hypothèses

1.1. Partie 1 : Réponse de la macrofaune à un retrait de la totalité de la matière organique de surface

H1 : Dans un contexte climatique unique, le retrait de la totalité de la matière organique de surface entraîne des impacts négatifs sur la macrofaune et ces impacts croissent avec le temps.

Cette première hypothèse permettait de tester sur une étendue locale la réponse de la macrofaune du sol à un export total de la matière organique provenant des arbres (litière et rémanents). Ce traitement extrême avait pour objectif d'évaluer un scénario correspondant à une perturbation maximale simulant un Whole Tree Harveting (WTH). L'export de toute la matière organique vivante ou morte de la litière comprend aussi une grande partie de la faune du sol vivant dans cette dernière.

Les résultats ont montré que l'exportation totale de la matière organique de surface entraîne des diminutions d'abondances de tous les ordres de macro-prédateurs et de six ordres sur dix de macrodetritivores. Ces résultats sont en accord avec les études de David *et al.* (1991) et Jordan *et al.* (2000) qui montrent des résultats similaires sur les vers de terre dans des chênaies françaises et américaines.

Cet effet est mesuré dès la première année, et est croissant au cours des trois années suivant la mise en place de la perturbation expérimentale. Toutefois, dans ce contexte pédoclimatique unique, il a été démontré que l'essence dominante dans les peuplements semble être à l'origine des variations d'amplitude des effets dus au retrait de la matière organique. En effet, les résultats ont révélé que l'impact sur les communautés de la macrofaune du sol est plus important dans les peuplements de hêtre que dans les peuplements de chêne. Cette différence de réponse de la macrofaune peut être reliée aux différentes qualités et quantités de litière produites par ces deux espèces (Cortez *et al.*, 1996; Hättenschwiler *et al.*, 2005; Henneron *et al.*, 2017; Sariyildiz & Anderson, 2003; Trap *et al.*, 2013).

De plus, l'étude (Elie *et al.*, 2018) réalisée sur une étendue régionale a permis de mettre en lumière différentes espèces bioindicatrices potentielles d'une perturbation importante de la matière organique de surface. Quatre différents taxons bioindicateurs de perturbations de la matière organique ont été mis en lumière en fonction des essences et du temps. A court terme (1 an), les Craspedosomatidae sous chêne et les Cyclorrapha sous hêtre ont été identifiés comme des potentiels indicateurs de perturbations de la matière organique. A moyen terme (3 ans), la diminution d'abondance des Elateridae sous hêtre les font apparaître comme potentiels bioindicateurs et l'abondance de *Lithobius borealis* a semblée être reliée de manière constante à la présence de la matière organique de surface. De plus, *Lamyctes emarginatus*, considérée comme une pionnière fugitive (Schreiner *et al.*, 2012; Voigtländer, 2005) et n'apparaissant que dans les peuplements de hêtre dont la matière organique a été retirée, peut être essentielle en tant qu'espèce « vigie ». Son apparition précoce peut indiquer que la gestion mise en place entraîne de très rapides et fortes perturbations sur l'intégralité de l'écosystème.

Pour ce qui est du test des sous-hypothèses, les résultats suivants sont obtenus :

- H1.1 : « L'exportation de la totalité de la matière organique de surface entraîne une diminution de l'abondance de la majorité des taxons de macrofaune. »

Nos résultats ont montré un impact négatif de la modalité s-WTH sur six ordres de détritivores et sur tous les ordres de prédateurs **validant ainsi l'hypothèse H1.1.**

- H1.2 : « L'amplitude de cette diminution est variable en fonction des taxons, des essences ligneuses (hêtre ou chêne) et du temps. »

Cette partie a montré un impact croissant au cours du temps, avec 14 taxons impactés un an après la mise en place de la modalité et 21 taxons trois ans après. De plus, un plus grand nombre de taxons présente des diminutions d'abondances lors du retrait total de la matière organique sous hêtre que sous chêne. **Ainsi, l'hypothèse H1.2 est validée.**

- H1.3 : « Des taxons bioindicateurs de ces impacts peuvent être définis à court et moyen termes. »

Cette partie a permis de mettre en lumière quatre différents taxons potentiels bioindicateurs de perturbations de la matière organique variables suivant les essences et les temps après perturbation permettant de **valider l'hypothèse H1.3**.

1.2. Partie 2 : Réponse des assemblages de macrofaune et mésofaune à un retrait partiel ou total de la matière organique de surface et à un ajout de cendres

H2 : Le retrait total ou partiel de la matière organique entraîne des impacts négatifs, quel que soit le contexte pédoclimatique, sur les assemblages des taxons de la macrofaune et de la mésofaune qui ne sont pas compensés par une compensation minérale sous forme de cendres.

Cette seconde hypothèse était basée sur l'extrapolation des résultats de la première partie (H1) sur une plus large étendue spatiale, mais aussi sur l'étude de la réponse de la communauté de faune du sol à une exportation partielle de la matière organique (uniquement les rémanents forestiers) et à une compensation minérale sous forme de cendres. Afin de répondre au mieux à cette hypothèse, les réponses de macro et mésofaune ont été étudiées séparément.

- *Macrofaune*

Le premier résultat de cette partie fut que quel que soit le contexte pédoclimatique, le retrait de la totalité de la matière organique de surface entraîne des diminutions drastiques de l'abondance totale, la richesse familiale, ainsi que de l'abondance de chaque ordre de la macrofaune du sol et ceci est observé quelle que soit l'essence étudiée. Ainsi l'export de la totalité de la matière organique (litière + rémanents + grumes) entraîne des diminutions importantes des abondances dans les taxons principaux du réseau trophique du sol qui sont impliqués dans la dégradation de la matière organique (Pollierer *et al.*, 2012; Scheu & Falca, 2000).

De plus, au contraire de la première partie réalisée dans un seul contexte pédoclimatique, la réponse de la communauté de macrofaune du sol à l'export de rémanents (branches de diamètre inférieur à 7 cm) semble être moins importante que celle à l'export de la totalité de la matière organique de surface ; mais elle semble significativement et

écologiquement suffisante pour avoir des impacts potentiels sur les réseaux trophiques impliqués dans la décomposition de la matière organique. Cette réponse est de sens similaire, mais d'amplitude variable suivant les essences. Sous hêtre, la majorité de l'impact du retrait des rémanents se situe dans la litière avec une diminution d'abondance de nombreux macrodetritivores (*i.e.* Oniscidae, Cicadellidae, Agriolomacinae et Gastrodontidae). La diminution de l'abondance de ces taxons, considérés comme des fungivores ou detritivores (Topp *et al.*, 2006; Zimmer & Topp, 1999) et reliés aux habitats humides (Kula & Lazorík, 2016; Martin *et al.*, 2009), met en avant l'importance des rémanents dans la création de micro-habitats protégeant les organismes de la dessiccation (Aubert *et al.*, 2006; Jabin *et al.*, 2004). Sous chêne, l'export partiel de matière organique (uniquement rémanents) entraîne une réponse plus importante dans les horizons organo-minéraux que celle sous hêtre, avec une descente dans ces horizons de familles habituellement trouvées dans la litière (*i.e.* Aranea et Hymenoptera). De plus, sous chêne, une remontée des Geophilomorpha a été observée dans le 25 premiers cm de sol alors que d'ordinaire, ils se situent plus en profondeur (20-30 cm ; Voigtländer, 2015). Ces déplacements au sein des horizons du sol et de la litières peuvent entraîner de fortes modifications des relations trophiques du sol, entraînant sur un plus long terme des potentielles modifications de formes d'humus (Ponge, 2003).

Pour ce qui est de l'application des cendres, nos résultats ont clairement montré que cet ajout de matière minérale sous forme de cendre ne compense en aucun cas les effets négatifs générés par l'export de matière organique. Pour la macrofaune des horizons holorganiques, l'apport des cendres entraîne même un effet aggravant sur l'ensemble de la communauté de macrofaune du sol. En effet, sous hêtre, les trois familles dont l'abondance était négativement impactée dans la litière lors du retrait de rémanents, le sont toujours lors d'un apport de cendres et 17 familles supplémentaires présentent des diminutions significatives d'abondance. Sous chêne, l'impact de l'ajout de cendres est plus important que sous hêtre avec un remplacement des Isopoda et Stylommatophora par les vers de terre. Cette variation de décomposeurs primaires (*sensu* Scheu & Falca, 2000) peut entraîner des perturbations importantes de tout le réseau trophique.

Sur l'entendue spatiale complète du réseau de sites, aucune espèce bioindicatrice n'a pu être identifiée. Cette absence de bioindicateur peut être reliée à la grande variabilité spatiale de la macrofaune du sol (Aubert *et al.*, 2003; Augusto *et al.*, 2002; Lavelle *et al.*, 1993;

Ponge *et al.*, 2003; Scheu & Falca, 2000). Cependant, sur une étendue plus restreinte (région climatique *sensu* Joly *et al.*, 2010)), notre étude a permis d'identifier l'absence de certaines espèces comme indicatrice. *Lithobius borealis, Campodea fragilis* et *Geophilus insculptus* indiquent un export de matière organique dans un climat montagnard, *Geophilus insculptus* et *Gnathomerium inopinatum* indiquent un export de matière organique dans un climat semi-continental avec des marges montagnardes et *Philoscia muscorum* indique une application de cendres dans un climat océanique dégradé de plaines.

Pour ce qui est du test des sous-hypothèses, les résultats suivants sont obtenus :

- H2.1 : « Le retrait partiel ou total de la matière organique diminue de manière importante la diversité et l'abondance de la macrofaune du sol. »

La réponse de la communauté de macrofaune est plus importante lors de l'export de la totalité de la matière organique (rémanents + litières) que lors de son export partiel (uniquement rémanents). Cependant, l'impact est toujours neutre ou négatif sur l'abondance et la diversité de la macrofaune du sol **validant partiellement l'hypothèse 2.1**.

- H2.2 : « Un apport de matière minérale sous forme de cendres ne compense pas l'effet du retrait de matière organique. »

L'apport de cendres ne compense en aucun cas les effets néfastes de l'export de rémanents et en crée de nouveaux sur la macrofaune du sol, ce qui **valide l'hypothèse 2.2**.

- H.2.3 : « Les essences dominantes et le contexte climatique ont une importance dans l'amplitude des réponses de la macrofaune. »

La réponse de la macrofaune du sol est modulée par l'essence dominante avec une réponse différente dans les horizons suivant les essences. Ce résultat **valide l'hypothèse 2.3**.

- H2.4 : « Des espèces indicatrices de ces différentes pratiques expérimentales sont identifiables à l'échelle du réseau de sites expérimentaux (grand-quart Nord-Est de la France). »

Sur toute l'entendue spatiale du réseau de sites, aucun bioindicateur n'a pu être identifié. Cependant sur des étendues régionales (régions climatiques), 5 espèces indicatrices ont été identifiées **validant partiellement l'hypothèse 2.4**.

- *Mésofaune*

Dans un premier temps, la réponse de la mésofaune est fonction des essences dominant les peuplements. Dans les hêtraies, le retrait des rémanents entraîne une diminution de la richesse spécifique en collemboles épédaphiques aussi bien dans les horizons holorganiques que dans les horizons organo-minéraux. Cependant, cet impact ne semble pas être plus important en surface qu'en profondeur, comme le montre l'absence de réponse des collemboles hémi- et euédaphiques (vivants plus profondément dans le sol ; Rusek, 1998). Dans les chênaies, la réponse de la mésofaune du sol se concentre uniquement dans les horizons organo-minéraux. Cette variation de réponse en fonction de la profondeur peut être due à des quantités et/ou qualités de litières variables en fonction des essences (Cortez *et al.*, 1996; Hodge *et al.*, 2000; Lorenz *et al.*, 2004; Sariyildiz *et al.*, 2005; Setiawan *et al.*, 2016). Cette variation de taux de décomposition peut entraîner des modifications de la forme d'humus en place conduisant à des changements du ratio champignons/bactéries (Ponge, 2003) qui sont les deux groupes les plus importants pour la nutrition des collemboles et ainsi modifier la structure de chacune des communautés de bases (Brussaard *et al.*, 2007; Coleman & Wall, 2015; Scheu & Falca, 2000). Cette variation d'assemblage initial entre les essences peut mener à des réponses différentes à une même perturbation.

De plus, cette étude montre clairement que pour la richesse en mésofaune du sol, quel que soit le contexte, un ajout de cendres ne compense pas les effets négatifs produits par un retrait des rémanents. En effet dans la litière du hêtre, l'impact négatif sur l'ensemble des collemboles et les enchytréides produit par l'export des rémanents est doublé en présence de cendres. Chez le chêne, cependant, les faibles impacts négatifs présents dans les horizons organo-minéraux ne sont pas aggravés par l'apport de cendres.

Du fait de l'absence de variation dans la composition des communautés de mésofaune, il est délicat de faire ressortir des taxons bioindicateurs des pratiques expérimentales. Cette absence de variation de composition peut être due à la variabilité des contextes pédoclimatiques des 10 sites d'études. L'analyse de fidélité des espèces de mésofaune à une modalité expérimentale (De Cáceres *et al.*, 2010) montre d'ailleurs que peu de taxons semblent fidèles (en présence – absence) à une modalité expérimentale (*i.e*. au seuil de $p < 0,1$). Seuls trois taxons sont associés à l'export conjoint des rémanents et de la litière : deux espèces de collemboles *(Sminthurinus* sp. et *Isotomiella minor*) et une espèce d'acarien

(*Oribatula tibialis*). Une espèce d'acarien est associée à un export de rémanents (*Oppiella nova)* et une espèce d'enchytréide est associée à un ajout de cendres (*Buccholzia appendiculata*).

Pour ce qui est du test des sous-hypothèses, les résultats suivants sont obtenus :

- H2.5 : « Le retrait des rémanents a un impact négatif sur la structure et l'assemblage de la mésofaune qui n'est pas compensé par un apport de cendres. »

L'export de rémanents n'entraîne pas d'impact sur l'assemblage de la mésofaune du sol. Cependant au niveau de la structure de la communauté, un impact négatif sur la richesse des groupes de mésofaune peut être observé. De plus, l'apport de cendres ne compense en aucun cas l'export des rémanents et aggrave même l'effet de l'export de ces derniers sous hêtre. Ainsi, **l'hypothèse H2.5 ne peut être que partiellement validée.**

- H2.6 : « L'amplitude des effets du retrait des rémanents ou d'une application de cendres varie suivant les essences dominantes. »

Les modifications de l'assemblage de base induites par la qualité et quantité de litière semblent entraîner une amplitude de réponse variable suivant les horizons et les groupes de mésofaune en fonction des essences. Ces résultats **valident l'hypothèse H2.6.**

- H.2.7 : « Certaines espèces peuvent être considérées comme bioindicatrices des perturbations entraînées par la gestion des rémanents et les apports de cendres. »

Cette partie n'a pas permis d'identifier de bioindicateur de gestion dans la mésofaune du sol. Cependant, des espèces potentiellement indicatrices ont pu être mises en avant, il faudra d'autres études pour confirmer leur potentiel bioindicateur. Ces résultats **ne valident donc pas l'hypothèse H2.7.**

1.3. Partie 3 : Réponse en mésocosme des biocénoses de l'interface sol-végétation à un double gradient de matière organique et d'apport de cendres

H3 : La réponse des biocénoses de l'interface sol-végétation est liée à la quantité de matière organique exportée, à la quantité de matière minérale apportée et fonction du contexte édaphique.

Cette dernière partie de ce travail de thèse portait sur l'étude de l'effet d'un double gradient d'export de matière organique et de compensation minérale sur différentes composantes biologique et chimique de l'interface sol-végétation (*i.e.* chimie des sols, biologie des sols, strate herbacée) en fonction du type de sol (acide ou neutre). Une expérimentation *ex situ* en mésocosme a été mise en place pour étudier, en conditions contrôlées, la réponse de ces différentes composantes et leurs interactions lors du retrait des rémanents et d'une compensation minérale sous forme de cendres.

Les résultats ont montré que la biomasse de vers de terre ne fut jamais impactée par les modalités mises en place indépendamment du type de sol. La mésofaune du sol, présentait des diminutions d'abondance de chaque groupe écomorphologique par rapport au témoin lors de l'export de rémanents ou de l'ajout de cendres sur sol acide et sur sol neutre, mettant en avant l'importance des conditions de fertilité minérale et du pH des sols dans la modulation de la réponse des écosystèmes. Un des résultats importants obtenus fût une chute importante du taux de mycorrhization lors d'un ajout de cendres sur sol acide. Le taux de mycorrhization de *Poa nemoralis* résultant de l'apport de cendres sur sol acide est équivalent à celui trouvé en sol neutre. La plante utilisée dans cette expérience (*Poa nemoralis*) présente une dépendance mycorrhizienne assez faible (entre 9 et 50 % ; Tawaraya, 2003). Ainsi, l'apport de cendres entraînerait une modification de la qualité d'éléments minéraux assimilables directement par la plante (*e.g. a*zote passant de forme amonium à formes nitrate) ramenant les concentrations de ces éléments proches de celles du sol neutre où la plante n'a que peu besoin de ses partenaires mycorhizens pour l'acquisition de ressources. Un abandon des partenaires mycorrhiziens a déjà été observé lors d'une stabilisation en phosphore du milieu (Smith *et al.*, 2011; Sorensen *et al.*, 2008). Ainsi l'apport de cendres peut, sur sol acide, potentiellement modifier de manière importante le système d'acquisition des ressources de la plante.

En plus des variations observées précédemment, grâce à la WCA (Within-Class Analysis) réalisée, le type de sol a pu être identifié comme le premier facteur structurant les paramètres chimiques des sols (77,3 % de variation) et la biocénose des sols (35,4 % de variation). Cependant, le type de sol n'explique que 3,1 % de la variation des traits biologiques de la poacée.

Pour ce qui est du test des sous-hypothèses, les résultats suivants sont obtenus :

- H3.1 : « Les traits végétaux, la macrofaune, la mésofaune et la chimie des sols sont négativement impactés par l'export de matière organique. »

La réponse à l'export de rémanents semble variable suivant le groupe étudié. Les traits végétaux et la macrofaune n'ont pas semblé être impactés par le retrait des rémanents tandis que la mésofaune présente, dans le sol acide uniquement, une diminution d'abondance des collemboles épédaphiques **validant partiellement l'hypothèse 3.1.**

- H3.2 : « L'apport de cendres ne compense pas les effets de l'export de matière organique sur la flore, la macrofaune, la mésofaune et la chimie des sols. »

L'apport de cendres ne semble pas impacter les vers de terre du sol en conditions expérimentales. La mésofaune présentait un impact négatif sur l'abondance ; effet qui était plus prononcé dans un sol acide, lors du retrait de rémanents, et qui n'était pas compensé par l'apport de cendres. Et surtout, les variations de taux de mycorrhization laissent supposer une modification dans un sol acide de la stratégie d'acquisition de ressources de la plante. Tous ces résultats **valident partiellement l'hypothèse 3.2**.

- H3.3 : « Les propriétés chimiques initiales du sol (pH, taux de saturation, capacité d'échange cationique) peuvent moduler l'impact de l'export de rémanents et d'un apport de cendres. »

Le type de sol a pu être identifié comme premier facteur structurant les paramètres chimiques des sols et de la biocénose des sols. Cependant, le type de sol n'explique que 3,1 % de la variation des traits végétaux ; ne **validant que partiellement l'hypothèse H3.3.**

Cette étude a aussi mis en avant un résultat surprenant : l'effet lié à des interactions entre la présence de rémanents et l'ajout de cendres sur la diminution des quantités de

cations échangeables du sol (principalement K^+). En effet, sur sol neutre, le K^+ échangeable diminue de moitié lors de l'application de rémanents et de cendres conjointement. Ceci peut être dû à la faible affinité ionique du K^+ au complexe argilo-humique au contraire d'autre cations comme le Ca^{2+} ou le Mg^{2+} (Gobat *et al.*, 1998; Varadachari *et al.*, 1994) et à la forte solubilité des cendres (Demeyer *et al.*, 2001). En présence de cendres uniquement, les éléments minéraux présents dans ces dernières seraient rapidement lessivés ne laissant que peu de temps à la mise en place d'échanges ioniques entre les cendres et le complexe argilo-humique. En revanche, dans un mélange de rémanents et de cendres, les rémanents absorberaient une partie de l'eau, entraînant une dissolution continue et plus lente des cendres et par conséquent un temps plus long pour la mise en place d'échanges entre le K^+ du sol et les éléments contenue dans les cendres ayant une affinité plus forte au complexe argilo-humique.

1. Bioindications

Dans le cadre de la recherche d'outils d'aide à l'évaluation de l'effet des nouvelles pratiques de gestion sur les écosystèmes, la définition de taxons bioindicateurs peut être une piste d'investigation. Dufrêne & Legendre (1997) ont défini deux paramètres aidant pour la définition de bioindicateurs : la fidélité et la spécificité. La fidélité est une mesure relative à l'occurrence des taxons spécifiques à une pratique ou une perturbation tandis que la mesure de la spécificité se concentre sur les variations d'abondance en réponse à cette même pratique ou même perturbation.

A partir de ces deux paramètres, plusieurs indices de bioindication peuvent être calculés. Durant ce travail de thèse, j'ai comparé trois indices de bioindication combinant ou non ces deux paramètres. Le premier d'entre eux, l'indice de SIMPER (Clarke, 1993) n'utilise que les données de spécificité correspondant à un focus sur les variations d'abondance de chaque taxon en réponse aux pratiques. L'indice du « point biserial corrélation coefficient (Rpb) » (De Cáceres *et al.*, 2010) n'utilise quant à lui que des données de fidélité correspondant à un focus sur les variations d'occurrence de chaque taxon en réponse aux pratiques. Et pour finir, l'indice IndVal (Dufrêne & Legendre, 1997) utilise une combinaison des données de spécificité et de fidélité afin de définir des bioindicateurs caractéristiques de pratiques.

L'indice IndVal a une faible proportion de faux positifs (*i.e.* probabilité qu'une espèce soit définie comme un bioindicateur alors que sa répartition est due au hasard) mais une forte proportion de faux négatifs (*i.e.* probabilité qu'une espèce ne soit pas définie comme un bioindicateur alors qu'elle en est un). Le fait que les indices SIMPER et Rpb ne se focalisent que sur un des deux paramètres de définition de bioindicateurs (respectivement spécificité et fidélité) augmente la probabilité d'obtenir des faux positifs, mais diminue le risque de faux négatifs. Il est donc essentiel de bien définir les objectifs attendus d'un bioindicateur. Pour une définition de bioindicateurs sur une étendue réduite (*i.e.* régionale), l'indice IndVal semble plus fiable du fait de la prise en compte à la fois des paramètres : fidélité et spécificité. Le paramètre de fidélité va permettre de pondérer les résultats de spécificité en orenant en compte les variations d'abondance des taxons dues aux variations climatiques saisonnières ou microclimatiques stationnelles (Kingsolver, 1989; Tauber *et al.*, 1998; Wolda, 1988). En effet, la variabilité saisonnière de la macrofaune peut avoir un fort impact sur l'abondance des différents taxons (spécificité) mais seule la disparition totale d'un taxon va impacter le paramètre de fidélité (McGeoch *et al.*, 2002). Sur une étendue spatiale plus importante, la grande variabilité dans la composition des assemblages spécifiques de la faune du sol est liée à l'essence forestière dominante (Aubert *et al.*, 2003; Elie *et al.*, 2018), aux types de formes d'humus (Scheu & Falca, 2000), aux contextes pédologiques (Lavelle & Spain, 2001) ou aux conditions climatiques (Wall *et al.*, 2008). Cette variabilité peut conduire à l'absence d'espèce indicatrice définie par l'indice IndVal car le paramètre fidélité devient trop restrictif. Par exemple sur l'étendue du réseau MOS, les assemblages spécifiques entre les massifs forestiers sont trop différents, cette différence induit une matrice de données avec de très nombreux zéros diminuant drastiquement la puissance des analyses de bioindication *via* IndVal.

Ainsi pour la recherche de taxons bioindicateurs sur de grandes étendues spatiales deux solutions sont envisageables. La première est une diminution de la précision taxonomique des mesures en restant à des niveaux supra-spécifique comme la famille. Les matrices de données seront alors composées d'un moins grand nombre de « zéros » augmentant *de facto* la puissance des analyses de bioindication. Toutefois, cette solution n'est pas parfaitement satisfaisante et peut aboutir à l'effet inverse de celui recherché, *i.e.* ne produire aucun bioindicateur. En se plaçant à un niveau taxonomique supra-spécifique comme la famille, la probabilité qu'au moins un représentant de chaque grande famille soit présent sur tous les points de l'étude augmente (*e.g.* la famille des Staphylinidae correspond

à 58 000 espèces). Ce grand nombre d'occurrences dans la matrice de données risque alors d'amener à un paramètre de fidélité trop faible, rendant inefficace l'indice IndVal.

La seconde solution consiste en l'utilisation d'indices moins restrictifs, tel que l'indice de SIMPER. Même si les bioindicateurs mis en avant par cette méthode ont une probabilité plus importante d'être des faux positifs, la probabilité d'obtenir un faux négatif est diminuée du fait qu'il ne repose que sur le paramètre de spécificité. La méthode SIMPER permet donc d'obtenir de plus nombreux taxons bioindicateurs, mais en contrepartie, la qualité de l'indication fournie par ces derniers est plus faible que par l'approche IndVal. L'utilisation d'un cortège d'espèces bioindicatrices mis en avant par l'analyse SIMPER, plutôt qu'une seule espèce bioindicatrice, permettrait d'augmenter la qualité de la bioindication. En effet, la qualité de la bioindication de l'ensemble des taxons sera plus fiable que celle de chaque taxon pris individuellement (De Cáceres *et al.*, 2012).

Un second paramètre essentiel à prendre en compte dans le choix d'un indice de bioindication est la variablilité qualitative ou quantitative des taxons dont on dispose. En effet, certaines méthodes d'analyses des communautés ne permettent pas d'obtenir des données d'abondance, mais uniquement des données de présence /absence de taxons (*e.g. metabarcoding*). Si ces méthodes peuvent être plus simples à mettre en œuvre à grande échelle car moins chronophages (non liées à un échantillonnage lourd et à un temps d'identification taxonomique important) et permettent d'obtenir des données préliminaires utiles pour, par exemple, faire des estimations d'impact de gestion ; elles ne permettent pas d'estimer le paramètre de spécificité (dépendant de l'abondance) nécessaire pour le calcul des indices IndVal et SIMPER. Dans ce cas, l'indice Rpb, basé uniquement sur le paramètre de fidélité peut être utilisé et permettre l'identification à grande échelle de potentielles espèces indicatrices à partir de données de *metabarcoding*. Mais, la faible précision de cet indice due à l'absence de prise en compte de données d'abondance, ne le rend utilisable que dans des approches préliminaires *i.e*. des phases de recherche de potentiels candidats à la bioindication nécessitant d'autres études plus poussées afin de confirmer (ou non) la fiabilité de ces candidats.

De manière générale, ce travail de thèse a permis de montrer l'importance de l'étendue spatiale des études (un contexte pédoclimatique *versus* plusieurs contextes pédoclimatiques), du type de données (présence-absence *versus* abondance) et surtout du

choix des indices utilisés dans le cadre d'une recherche de bioindicateurs d'effet de pratiques de gestion (Tableau 20).

Tableau 20 : Résumé des conditions optimales d'utilisation des trois indices utilisé lors de cette thèse.

Indice	Données	Paramètre(s) d'intérêt(s)	Niveau taxonomique optimal	Entendue spatiale	Précision
IndVal	Richesse/ abondance	Fidélité /spécificité	Espèce	Fine (région)	Elevée
SIMPER	Abondance	Spécificité	Famille	Large (pays)	Moyenne
Rpb	Richesse	Fidélité	Espèce	Large (pays)	Moyenne

Dans le cadre de cette étude, une multitude de taxons bioindicateurs de l'export de matière organique ou d'ajout de cendres ont pu être mis en avant sur différentes étendues (régionale ou inter-régionale) avec deux méthodes de caractérisation de la faune du sol (approche morphologique ou metabarcoding ; Tableau 21). Du fait de la fiabilité des différents indices, un nombre variable de bioindicateurs potentiels a été mis en lumière par chacun d'eux. L'indice SIMPER, ayant la fiabilité la plus faible car ne travaillant que sur le paramètre de spécificité et utilisé au niveau taxonomique de la famille, a mis en avant 35 familles pouvant contenir des potentiels bioindicateurs d'une perturbation correspondant à l'export de matière organique ou d'un ajout de cendres. L'indice Rpb, pouvant descendre au niveau spécifique du fait de l'utilisation du metabarcoding pour obtenir les données de composition des assemblages de faune du sol et reposant sur le paramètre de fidélité, a identifié douze espèces bioindicatrices des impacts de ces nouvelles gestions. Pour finir, l'indice Indval reposant sur les deux paramètres (fidélité et spécificité) a permis d'identifier, à une échelle régionale, six espèces indicatrices des perturbations entraînées par le retrait de matière organique ou l'apport de cendres.

Il faut cependant noter que, parmi cette multitude de potentiels bioindicateurs, seuls deux ordres ont été identifiés comme potentiels bioindicateurs par les trois indices : les Lithobiomorpha et les Geophilomorpha. Le fait que, quelle que soit l'échelle étudiée ou l'approche mise en œuvre, au moins un taxon de ces deux ordres soit mis en avant par tous les indices montre le rôle essentiel que peuvent avoir les Lithobiomorpha et les Geophilomorpha dans le cadre de la bioindication de pratiques de gestion/exploitation des écosystèmes forestiers. Leur place en tant que prédateurs généralistes se nourrissant de plusieurs niveaux trophiques du sol (Scheu & Falca, 2000) leur permet de présenter des variations de richesse ou d'abondance dès qu'un niveau trophique est impacté et fait d'eux

de très bons taxons « vigie » indiquant des perturbations fortes sur l'ensemble de la faune du sol et des nombreuses fonctions lui étant associées. Ainsi, il est extrêmement important de renseigner un maximum de caractéristiques écologiques de ces deux ordres afin de pourvoir affiner l'interprétation des indications données par ces derniers. Malheureusement, seul un faible nombre d'études portent sur l'écologie des espèces de ces deux ordres (Schreiner *et al.*, 2012; Voigtländer, 2015, 2005).

Tableau 21 : Synthèses des taxons bioindicateurs identifiés dans les différents chapitres de cette thèse grâce aux indices SIMPER, Rpb et IndVal en fonction des essences ou des régions climatiques sensu *Joly et al., (2010). Pour chaque taxon identifié, la statistique de l'indice, le sens de variations par rapport au témoin expérimental et la* p-*value sont précisés, seuls les résultats significatifs (*p-value *< 0,1) sont présentés. REX' : retrait des rémanents forestiers (résidus ligneux de diamètre inférieur à 7 cm), 'Ash' : retrait des rémanents forestiers avec compensation minérale par cendres et 's-WTH' : retrait de l'intégralité des rémanents forestiers et de la litière.*

Indices	Essences / région climatique	Modalité	Effets de la modalité (positif ou négatif en comparaison au témoin)	Taxon	Famille	Ordres	Statistique	p-value
SIMPER	Hêtre	REX	+	N.A.	Hahniidae	Aranea	0,91	0,06
			-	N.A.	Agriolomacinae	Stylommatophora	0,55	0,06
			-	N.A.	Cicadellidae	Hemiptera	0,86	0,04
			-	N.A.	Gastrodontidae	Stylommatophora	0,55	0,05
			-	N.A.	Miturgidae	Aranea	0,76	0,02
			-	N.A.	Oniscidea	Isopoda	2,40	0,02
		Ash	-	N.A.	Agriolomacinae	Stylommatophora	0,58	0,02
			-	N.A.	Anthribidea	Coleoptera	0,21	0,06
			-	N.A.	Brentidae	Coleoptera	0,34	0,05
			-	N.A.	Chrysomelidae	Coleoptera	0,47	0,07
			-	N.A.	Chrysopidae	Neuroptera	0,24	0,07
			-	N.A.	Cryptopidae	Scolopendropmorpha	2,90	0,05
			-	N.A.	Discidae	Stylommatophora	1,62	0,01
			-	N.A.	Fanniidae	Diptera	0,48	0,07
			-	N.A.	Miturgidae	Stylommatophora	0,80	0,01
			-	N.A.	Oniscidea	Isopoda	2,45	0,02
			-	N.A.	Ptiliidae	Coleoptera	0,15	0,08
		s-WTH	-	N.A.	Agelenidae	Aranea	1,86	0,07
			-	N.A.	Anisopidae	Diptera	0,22	0,001
			-	N.A.	Campodeidae	Diplura	2,45	0,01
			+	N.A.	Carabidae	Coleoptera	3,83	0,08
			-	N.A.	Cheiracanthium	Aranea	0,13	0,001
			-	N.A.	Cryptopidae	Scolopendropmorpha	2,59	0,05
			-	N.A.	Elateridae	Coleoptera	14,6	0,00
			-	N.A.	Liocranidae	Aranea	1,06	0,01
			-	N.A.	Philosciidae	Isopoda	1,87	0,00
			-	N.A.	Rhagionidae	Diptera	8,88	0,00
			-	N.A.	Scatopsidae	Diptera	0,38	0,00
			-	N.A.	Tipulidae	Diptera	1,71	0,01

Indices	Essences / région climatique	Modalité	Effets de la modalité (positif ou négatif en comparaison au témoin)	Taxon	Famille	Ordres	Statistique	p-value
SIMPER	Chêne	REX	+	N.A.	Agelenidae	Aranea	0,82	0,09
			+	N.A.	Dignathodontidae	Geophilomorpha	2,06	0,099
			-	N.A.	Forficulidae	Dermaptera	1,37	0,03
			+	N.A.	Rhagionidae	Diptera	2,39	0,05
		Ash	-	N.A.	Agelenidae	Aranea	3,96	0,01
			-	N.A.	Brentidae	Coleoptera	134	0,01
			-	N.A.	Chrysomelidae	Coleoptera	0,40	0,07
			-	N.A.	Clubionidae	Aranea	9,24	0,04
			-	N.A.	Cryptopidae	Scolopendromorpha	1,53	0,10
			-	N.A.	Curculionidae	Diptera	4,44	0,03
			-	N.A.	Forficulidae	Dermaptera	1,24	0,06
			-	N.A.	Formicidae	Hymenoptera	7,50	0,03
			-	N.A.	Ichneumonidae	Hymenoptera	0,37	0,07
			-	N.A.	Liocranidae	Aranea	9,76	0,07
			-	N.A.	Lithobiidae	Lithobiomorpha	2,98	0,07
			-	N.A.	Onaphosidae	Aranea	0,55	0,02
			-	N.A.	Trichoniscidae	Isopoda	2,04	0,08
		s-WTH	+	N.A.	Brentidae	Coleoptera	2,81	0,088
			-	N.A.	Cryptopidae	Scolopendromorpha	1,61	0,08
			-	N.A.	Curculionidae	Coleoptera	4,43	0,05
			-	N.A.	Forficulidae	Dermaptera	1,38	0,02
			-	N.A.	Schenydylidae	Geophilomorpha	1,78	0,02
Rpb	Hêtre	REX	-	Cecidomyiidae	Cecidomyiidae	Diptera	0,40	0,06
			-	Bryophaenocladius	Chironomidae	Diptera	0,39	0,07
			-	*Oppiella nova*	Oppidiidae	Oribata	0,41	0,06
		Ash	-	*Bradysia pectoralis*	Sciaridae	Diptera	0,39	0,09
			+	*Epidapus atomarius*	Sciaridae	Diptera	0,45	0,03
			+	*Cryptops parisi*	Cryptopidae	Scolopendromorpha	0,41	0,06
			+	*Buchholzia appendiculata*	Enchytreidae	Enchytreida	0,39	0,09
			-	*Lithobius tricuspis*	Lithobiidae	Lithobiomorpha	0,37	0,07
		s-WTH	+	Sminthurinus	Katiannidae	Collembola	0,60	0,00
	Chêne	REX	+	*Dendrobaena attemsi*	Lumbricidae	Annelida	0,49	0,04
			-	*Schendyla nemorensis*	Schendylidae	Geophilomorpha	0,54	0,04
		Ash	-	*Bradysia nitidicollis*	Sciaridae	Diptera	0,47	0,09
			+	*Ctenosciara lutea*	Sciaridae	Diptera	0,47	0,09
		s-WTH	-	*Isotomiella minor*	Isotomidae	Collembola	0,46	0,09
			-	*Gymnometriocnemus brumalis*	Chironomidae	Diptera	0,57	0,03
			+	*Lithobius tricuspis*	Lithobiidae	Lithobiomorpha	0,49	0,07
			+	*Epidapus absconditus*	Sciaridae	Diptera	0,54	0,03
			+	*Oribatula tibialis*	Oribatulidae	Oribata	0,46	0,03
IndVal	Climat Montagnard	REX	-	Lithobius borealis	Lithobiidae	Lithobiomorpha	50	0,28
			-	Campodea fragilis	Campodidae	Diplura	55,55	0,29
		Ash	N.S.	N.S.	N.S.	N.S.	N.S.	N.S.
		s-WTH	-	Geophilus insculptus	Geophiliidae	Geophilomorpha	64,81	0.025
			-	Campodea fragilis	Campodidae	Diplura	55,55	0.030
			-	Lithobius borealis	Lithobiidae	Lithobiomorpha	55,55	0.027
	Climat semi-continental avec des marges montagnardes	REX	+	Gnathomerium inopinatum	Geophiliidae	Geophilomorpha	69,44	0.075
		Ash	N.S.	N.S.	N.S.	N.S.	N.S.	N.S.
		s-WTH	-	Geophilus insculptus	Geophiliidae	Geophilomorpha	69,44	0,079
	Climat oceanique dégradé de plaines	REX	N.S.	N.S.	N.S.	N.S.	N.S.	N.S.
		Ash	+	Philoscia muscorum	Philosciidae	Isopoda	50,79	0.052
		s-WTH	N.S.	N.S.	N.S.	N.S.	N.S.	N.S.

2. Comparaison des deux méthodes d'étude utilisées pour caractériser la composition de la faune du sol

L'étude de la faune du sol via l'approche morphologique comprend certains biais ou contraintes. En effet, le travail en laboratoire pour mener de telles études est très important (Huang *et al.*, 2007). De plus, la grande diversité de la faune du sol nécessite le recours à de nombreux spécialistes de chaque groupe de la faune afin de pouvoir déterminer l'ensemble des taxons avec précision, car pour certains groupes, les clefs de détermination existantes sont très complexes et valables uniquement pour un seul stade de développement (Hebert *et al.*, 2003).

Afin de contourner ces contraintes qui sont probablement à l'origine de biais d'identification, une approche moléculaire, appelée metabarcoding (Taberlet *et al.*, 2012a), peut être réalisée. Cette méthode permet de détecter les espèces présentes dans le sol ou les sédiments grâce à l'ADN contenu dans les individus ou aux traces d'ADN qu'ils ont laissé dans ces matrices environnementales et ce, pour un coût financier relativement faible (2.5$ ~ 8$ par échantillon) (Valentini *et al.*, 2009). Cette méthode consiste en l'extraction de l'ADN à partir d'une faible quantité de sol (1-2 g) (Blum *et al.*, 1997; Lorenz & Wackernagel, 1987), suivie de l'amplification d'un locus spécifique, puis la diversité des amplicons obtenus est analysée par séquençage et comparée avec les bases de données existantes. De nombreux articles étudiant l'ADN d'espèces déjà déterminées morphologiquement ont permis d'obtenir une bonne complétude des taxons de la faune du sol dans des bases de données référençant des séquences génétiques de loci code-barres de chaque espèce telle que Bold system (Porco *et al.*, 2014; Ratnasingham & Hebert, 2007; Rowley *et al.*, 2007). Ces études ont aussi permis de mettre en avant un locus commun à la faune du sol : la séquence d'ADN mitochondrial codant la *Cytochrome Oxydase I* (*COI*) (Huang *et al.*, 2007; Moulton *et al.*, 2010; Read *et al.*, 2006). Cette séquence code pour un des gènes les plus conservés dans la faune du sol avec un temps d'évolution suffisant pour différencier les espèces (Folmer *et al.*, 1994).

Cette nouvelle approche de la caractérisation des cortèges faunistiques des sols est complémentaire à l'approche morphologique, en grande partie grâce à l'absence de biais communs aux deux approches (Tableau 3). En effet, l'approche morphologique décrit uniquement les espèces présentes à un instant donné dans un échantillon de sol alors que par l'approche metabarcoding, chaque taxon présent ou ayant laissé un fragment d'ADN dans le

substrat prélevé sera séquencé et donc identifié. L'approche moléculaire permet également d'identifier tous les individus au niveau spécifique (voir infra-spécifique si nécessaire) à partir du moment où les taxons sont renseignés dans les bases de données. Ce dernier point peut grandement améliorer la vitesse d'analyse des échantillons dont la détermination morphologique peut-être longue et complexe (*e.g.* larves d'insectes).

Cependant, cette approche novatrice ne permet pas d'obtenir des données d'abondance relatives car l'étape d'amplification de l'ADN par PCR crée un biais trop important pour l'estimation de l'abondance des espèces (Biernet *et al.*, 2012; Wu *et al.*, 2009). L'approche moléculaire peut aussi être plus difficile à mettre en œuvre à cause de l'outillage nécessaire (Spectrophotomètre, thermocycleur, séquenceur,…) entraînant un coût de traitement des échantillons supérieur à l'approche morphologique.

Tous ces arguments appuient la complémentarité des deux méthodes chacune apportant des informations sur la diversité faunistique des sols. Cependant la temporalité des résultats obtenus à l'aide de metabarcoding n'est pas clairement définie. En effet, ces derniers sont clairement reliés au temps de persistance de l'ADN dans les sols, cette information n'est que très peu étudiée à l'heure actuelle malgré son importance capitale dans l'analyse de données obtenues à l'aide d'une approche metabarcoding.

Table 22: Tableau comparatif des approches morphologiques et moléculaires pour description taxonomique de la faune du sol.

Variables	Approche morphologique	Approche metabarcoding
Quantité de sols nécessaires	Forte (300 g)	Faible (1 g)
Manipulations terrains	Longue (45 min)	Rapide (5 min)
Variables mesurables	Abondance, richesse, composition	Richesse, composition
Prélèvements	Uniquement les espèces présentes à l'instant du prélèvement	Toutes espèces ayant laissé un fragment d'ADN
Détermination	Difficile pour certains groupes	Automatisée si le groupe est renseigné dans les bases de données

Dans les chapitres concernant les travaux sur le réseau expérimental MOS lors du projet RESPIRE, la macrofaune du sol a pu être approchée via les deux méthodes (*i.e.*

morphologique et metabarcoding). Une comparaison des assemblages de macrofaune obtenus via les deux approches sur l'ensemble des dix sites a été réalisée à différents niveaux taxonomiques. L'approche morphologique a permis d'identifier 23 ordres tandis que l'approche *metabarcoding* n'en a identifié que 22. Sur l'ensemble des sites, 17 ordres ont été identifiés conjointement par les deux approches (Figure 15), 6 n'ont été détectés que par l'approche morphologique (Dilpura, Blattoda, Harpactinoidea, Neuroptera, Orthoptera et Opiliones) et 5 uniquement par l'approche de metabarcoding (Thysanoptera, Eupulmonata, Pseudoscorpiones, Chordeumatida et Psocodea). Cependant, les ordres présents uniquement dans une des deux approches ne représentent qu'une famille chacun, excepté pour les Psocodea et les Thysanoptera.

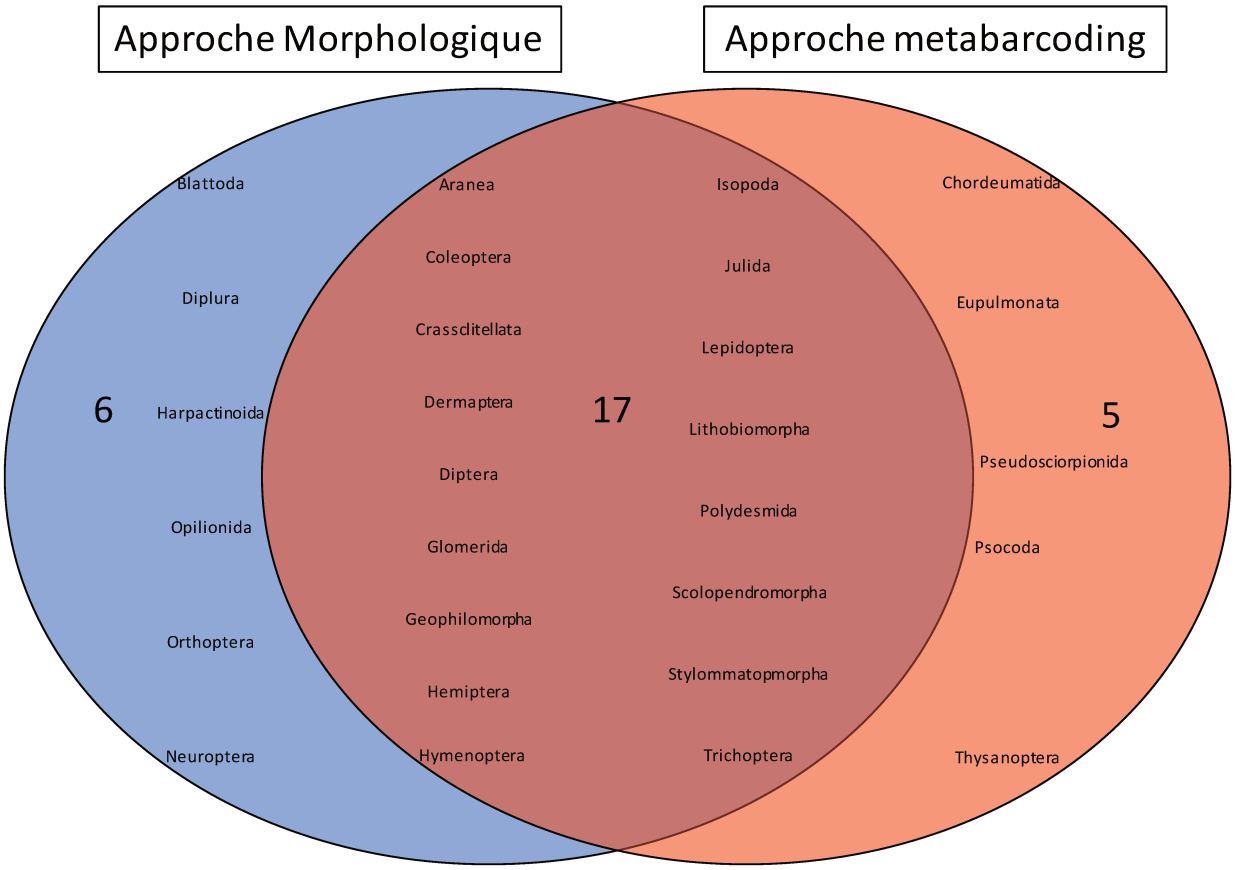


Figure 15 : Répartition des ordres détectés via l'approche morphologique et l'approche metabarcoding sur l'ensemble des dix sites du projet (n=120). Sur l'ensemble des sites, 17 ordres ont été détectés par les deux approches, six sont spécifiques à l'approche morphologique et cinq à l'approche de metabarcoding environnemental.

-

Au niveau taxonomique de la famille, on peut voir des différences de détection dans les grands ordres de la faune du sol en fonction de la méthode utilisée (Tableau 23). Pour 7 ordres, le même nombre de familles ont été détectées par les deux approches (*i.e.* Haplotaxida, Dermaptera, Glomerida, Iulida, Lithobiomorpha, Polydesmida et Trychoptera). Pour les ordres détectés uniquement par une des deux approches, le nombre de taxons est extrêmement faible (inférieure à 3). Pour les ordres restant (*i.e.* Aranea, Diptera, Coleoptera, Hemiptera, Hymenoptera, Stylommatomorpha et Lepidoptera) le nombre de familles détectées variait de manière importante suivant l'approche utilisée. L'approche morphologique semble donc plus efficiente pour la détection des Aranea (approche morphologique : 24 familles ; approche *metabarcoding* : 11 familles), les Coleoptera (approche morphologique : 15 familles ; approche *metabarcoding* : 8 familles) et les Stylommatomorpha (approche morphologique : 9 familles ; approche *metabarcoding* : 5 familles), tandis que l'approche *metabarcoding* semble plus efficiente pour les Diptera (approche *metabarcoding* : 21 familles ; approche morphologique : 14 familles), les Hemiptera (approche *metabarcoding* : 6 familles ; approche morphologique : 4 familles), les Hymenoptera (approche *metabarcoding* : 7 familles ; approche morphologique : 5 familles), et surtout les Lepidoptera (approche *metabarcoding* : 10 familles ; approche morphologique : 1 famille ; Tableau 23).

Tableau 23 : Nombre de familles détectées dans chaque ordre de la macrofaune via les approches morphologiques et metabarcoding. Les familles sont séparées en trois groupes par ordre : i) Les familles détectées par les deux approches, celles spécifiques à l'approche morphologique et celles spécifique à l'approche metabarcoding (n = 120).

Ordre	Nombre de famille			Famille commune aux deux approches	Famille spécifique approche morphologique	Famille spécifique approche metabarcoding
	Commun	Approche morphologique	Approche metabarcoding			
Aranea	9	24	11	Agelenidae, Dictynidae, Hahniidae, Liocranidae, Linyphiidae, Lycosidae, Theridiidae, Thomisidae, Salticidae	Alopecosa, Anyphaena, Araneidae, Cheiracanthium, Clubionidae, Derodontidae, Drassodes, Dysderidae, Gnaphosidae, Miturgidae, Nesticidae, Onaphosidae, Oxyopidae, Phrurolithidae, Pisauridae,	Philodromidae, Tetragnathidae
Diptera	9	14	21	Asilidae, Bibionidae, Chironomidae, Fanniidae, Mycetophilidae, Rhagionidae, Scatopsidae, Sciaridae, Tipulidae	Anisopidae, Muscidae, Oncodidae, Tabanidae, Psilidae	Bombyliidae, Cecidomyiidae, Ceratopogonidae, Dolichopodidae, Empididae, Hybotidae, Keroplatidae, Lauxaniidae, Limoniidae, Lonchopteridae, Phoridae, Pipunculidae
Coleoptera	6	15	8	Elateridae, Carabidae, Curculionidae, Leiodidae,Staphylinidae, Tenebrionidae	Anthribidea, Brentidae,Byturidae, Chrysomelidae, Hydrophilidae, Lucanidae, Ptiliidae, Silphidae	Cantharidae, Melyridae
Hymenoptera	3	5	7	Cynipidae, Formicidae, Ichneumonidae	Andrenidae, Sciridae	Aphelinidae, Braconidae, Eulophidae, Mymaridae
Stylommatomorpha	3	9	5	Arionidae, Discidae, Limacidae	Agriolomacinae, Euconulidae, Gastrodontidae, Helicidae, Oxychikidae, Vittrinidae	Punctidae, Valloniidae
Geophiliomorpha	2	3	2	Geophilidae, Schenydylidae	Dignathodontidae	-
Hemiptera	2	4	6	Cicadellidae, Nabidae	Lygaeidae, Pentatomidae,	Adelgidae, Aphidiae, Issidae, Miridae
Isopoda	2	6	2	Trichoniscidae, Philosciidae	Armadillidiidae, Ligiidae, Oniscidea, Porcellionidae	-
Haplotaxida	1	1	2	Lumbricidae	-	Megascolecidae
Dermaptera	1	1	1	Forficulidae	-	-
Glomerida	1	1	1	Glomeridae	-	-
Iulida	1	1	1	Julidae	-	-
Lithobiomorpha	1	1	1	Lithobiidae	-	-
Polydesmida	1	1	1	Polydesmidae	-	-
Scolopendromorpha	1	1	2	Cryptopidae	-	Scolopendrellidae
Trichoptera	1	1	1	Limnephilidae	-	-
Chordeumatida	0	0	1	-	-	Chordeumatidae
Euplumonata	0	0	1	-	-	Ellobiodea
Pseudoscorpiones	0	0	2	-	-	Chthoniidae, Neobisiidae
Psocodea	0	0	4	-	-	Epipsocidae, Caeciliusidae, Peripsocidae, Stenopsocidae
Thysnoptera	0	0	2	-	-	Aeolothripidae, Phlaeothripidae
Blattoda	0	1	0	-	Ectobiidae	-
Diplura	0	1	0	-	Campodeidae	-
Harpactinoidea	0	1	0	-	Metidae	-
Lepidoptera	0	1	10	-	Crambidae	Adelidae, Bucculatricidae, Erebidae, Geometridae, Gracillariidae, Hepialidae, Nepticulidae, Noctuidae, Tischeriidae, Tortricidae
Neuroptera	0	1	0	-	Chrysopidae	-
Opiliones	0	1	0	-	Sclerosomotidae	-
Orthoptera	0	1	0	-	Tettigoniinae	-

On peut constater que toutes les familles qui semblent être détectées de manière plus efficace par l'approche morphologique sont des familles qui sont inféodées à la litière. La litière est particulièrement concentrée en molécules organiques complexes de type tanins et acides humiques (Loranger *et al.*, 2002) qui sont des inhibiteurs reconnus de PCR (Garland *et al.*, 2010). On peut donc supposer que dans la litière la concentration en inhibiteurs de PCR est trop forte entraînant une baisse dans l'efficacité de détection des familles les moins abondantes. A l'inverse, la meilleure détection de certaines familles par l'approche metabarcoding peut être due à trois facteurs. Premièrement, la difficulté à repérer dans du sol certains individus au vu de leur faible mobilité et de leur couleur proche de celle du substrat (*e.g.* larves d'hyménoptères ; Figure 16). Par ailleurs, la détermination de certaines larves peut être extrêmement complexe empêchant l'identification taxonomique à un niveau inférieur à l'ordre (*e.g.* dissection de pièces buccales à l'aide de microscope).

Figure 16 : Photo d'une larve d'hyménoptère.

Un second facteur peut être une amplification préférentielle de certaines familles due à une meilleure spécificité des amorces utilisées. Par exemple, Clarke *et al.* (2014) ont montré via une approche *in silico* qu'une amplification préférentielle des Lepidoptera prenait place lors de l'étape de PCR sur des communautés artificielles. Un dernier facteur pouvant rendre la détection via l'approche metabarcoding plus efficace est la grande mobilité de certains ordres (Hemiptera et Lepidoptera). Comme précédemment précisé, la détermination via l'approche metabarcoding ne repose pas sur les individus présents à un instant T, mais sur les fragments d'ADN laissés par ces individus à un instant T. Cette variation dans l'objet d'étude entraîne une variabilité de la temporalité de l'échantillonnage. L'approche morphologique

apportera des informations sur l'assemblage de la macrofaune du sol à l'instant précis de l'échantillonnage tandis que, la temporalité de l'approche metabarcoding dépendra du temps de persistance de l'ADN de la macrofaune du sol dans les sols. Or, Il n'existe pas d'étude relative au temps de persistance de l'ADN de la faune du sol dans les sols forestiers et les études sur le temps de persistance de l'ADN des groupes autres que la faune du sol et dans des sols non-forestiers montrent des résultats variables en fonction des groupes étudiés, des substrats, et des conditions pédoclimatiques (Levy-Booth *et al.*, 2007). Dans les études menées à ce jour, la persistance de l'ADN dans des systèmes aquatiques semble relativement faible (environ deux semaine dans les étangs d'Europe du Nord, Thomsen *et al.* (2012)). Cette faible persistance de l'ADN permet de fournir des estimations de fréquence des espèces en temps quasi réel (Dejean *et al.*, 2014; Takahara *et al.*, 2013). En revanche, dans des sols ou des sédiments lacustres, des traces d'ADN des plantes dans des systèmes boréaux peuvent être détectées jusqu'à des siècles voire des millénaires (Haile *et al.*, 2007; Hebsgaard *et al.*, 2009; Yoccoz *et al.*, 2012b) voire même des dizaine ou des centaines d'années après congélation (Giguet-Covex *et al.*, 2014; Jørgensen *et al.*, 2012b, 2012a). Nielsen (2007) et Barnes & Turner (2016) ont constaté que la présence de la paroi végétale augmente énormément la persistance de l'ADN quel que soit le type de sol (entre 77 jours et 2 ans pour les plantes et entre 4 h et 70 jours pour les micro-organismes). Le temps de persistance moyen de l'ADN bactérien est de 32 jours alors que celui d'une espèce végétale est de 8 mois.

Les paramètres du sol et les conditions climatiques locales jouent aussi un rôle important sur la vitesse de dégradation de l'ADN dans les sols. Les températures élevées augmentent l'activité des DNAses (Lorenz & Wackernagel, 1987; Yoccoz *et al.*, 2012). L'effet du pH a une influence sur la capacité du sol à absorber l'ADN et le protéger de la dégradation par les DNAses mais aussi du lessivage par les pluies (Andersen *et al.*, 2012). La protection physique de l'ADN dans le sol se fait grâce aux argiles qui peuvent être vue comme un « bouclier » protégeant l'ADN du lessivage (Andersen *et al.*, 2012). Un sol plus argileux absorbera plus d'ADN via ses nombreux ponts phosphates et cations (Taberlet *et al.*, 2012b). L'étude de Pietramellara (2009) a montré que quel que soit le type de sol, le maximum d'absorption d'ADN par les argiles se réalise 1 h après l'inoculation (donc trop rapidement pour permettre aux organismes de dégrader cet ADN) et que les sols argileux absorbent une plus grande quantité d'ADN que les sols non argileux. Les sols forestiers, ayant un pH<7 et des

horizons superficiels holorganiques limitant le lessivage par des précipitations, il est possible qu'ils soient le siège d'une bonne absorption de l'ADN dans les sols et donc d'une persistance importante de ce dernier.

Tous ces éléments montrent que le comportement de l'ADN au sein des sols forestiers reste sous-étudié et qu'une étude portant sur la persistance de l'ADN de la faune dans les sols forestiers peut être essentielle afin de pouvoir affiner l'interprétation de résultats de l'approche metabarcoding pour la caractérisation de la faune du sol.

Afin de déterminer le temps de persistance de l'ADN de la faune du sol dans les sols forestiers, l'expérimentation suivante est en cours de réalisation (mise en place en 2017). L'objectif de cette expérimentation est de déterminer le temps de détection de l'ADN de 2 espèces de macrofaune dans 3 sites forestiers de conditions pédoclimatiques contrastées (Normandie, Grand Est, PACA) via une approche moléculaire quantitative. En posant l'hypothèse d'une diminution de la vitesse de dégradation due à la présence de chitine, nous avons choisi 2 espèces absentes des sites étudiés, présentant ou non une cuticule chitineuse : la blatte américaine (*Periplaneta americana*) et le ver de fumier (*Eisenia foetida*). Un suivi de la cinétique de dégradation de leurs ADN respectifs sera réalisé durant 1 an à l'aide d'une PCR quantitative relative.

3. Conclusions – Perspectives

Une des grandes forces de ce travail de thèse fut la grande variété des sites sur laquelle il repose. Cette grande variété (climatique, édaphique, de peuplement) de sites a permis de mettre en avant l'importance des essences dominant les peuplements dans les choix de gestion des rémanents mais aussi l'importance des contextes climatiques sur la réponse des écosystèmes à une gestion accrue des rémanents et à un apport de cendres. Toutefois, de nombreuses études ont montré que la composition de la faune du sol entre les écosystèmes dominés par les feuillus et ceux dominés par les résineux est complétement différente (Badejo *et al.*, 1998; Jonsell, 2008; Korboulewsky *et al.*, 2016; Lassauce *et al.*, 2011; Nitterus *et al.*, 2004). Cette différence de composition faunistique peut entraîner des réponses variables de la faune du sol inféodées à ces deux grandes catégories d'essences forestières. Ainsi, une poursuite des analyses sur la globalité du réseau MOS (*i.e.* étendre aux six sites de sapin de

Douglas) pourrait permettre de renseigner de manière plus fine la réponse de la faune sous peuplements résineux tempérés qui représentent une partie importante des forêts françaises.

Un deuxième résultat important de cette thèse fut l'effet interaction fort entre la quantité de rémanents laissés sur place et la quantité des cendres apportée en compensation de l'export qui a entraîné des impacts extrêmement importants sur la communauté microbienne du sol. Cependant, ce résultat a été mis en lumière uniquement sur une expérimentation *ex situ*, il serait donc essentiel de reproduire une expérimentation similaire *in situ* afin de pourvoir confirmer (ou infirmer) les résultats de notre étude en mésocosme sur un écosystème en condition réelle et aussi sur plusieurs types de sols. De plus, notre étude en mésocosme ne portait que sur des sols avec un pH supérieur à 5, pour le plus acide des sols (pH = 5,20). Ce dernier présentait déjà une réponse plus importante au double gradient d'apport de matière organique et de cendres mis en place. Or, en système forestier de nombreux sols (surtout sous résineux) peuvent présenter des pH bien inférieurs à 5, il serait donc pertinent de poursuivre l'étude de cet effet interaction sur une plus grande gamme de variation de pH.

Afin de prévenir les impacts de l'export de rémanents et d'apport de cendres sur la faune du sol, la définition d'indicateur de gestion/exploitations peut être essentielle. Pour la définition de bioindicateur, les différents indices utilisés dans les différents chapitres de cette thèse ont tous mis en avant au moins un individu de Lithobiomorpha ou de Geophilomorpha. Ces deux ordres apparaissent donc comme une source potentielle très importante de bioindicateurs spécifiques dans les systèmes forestiers. Aussi, il semble important de poursuivre les études sur ces deux ordres afin de pouvoir affiner ce caractère indicateur *via* l'analyse des variations de spécificité et de fidélité des espèces comprises dans ces ordres.

Pour finir, cette étude a permis de mettre en avant la complémentarité des approches morphologique et de metabarcoding pour l'analyse de la faune du sol. En effet, certains taxons semblent être mieux détectés par l'approche morphologique (*i.e.* Aranea, Coleoptera et Stylommatomorpha) alors que d'autres sont mieux détectés par metabarcoding (*i.e.* Lepidoptera, Diptera et Hymenoptera). Cependant, pour l'approche metabarcoding, une analyse du temps de détection de l'ADN de la faune du sol exogène à un système forestier afin de déterminer le temps de persistance de l'ADN de la faune du sol dans les sols forestiers permettrait d'affiner l'interprétation des résultats obtenus.

Références

Achat, D.L., Deleuze, C., Landmann, G., Pousse, N., Ranger, J., Augusto, L., 2015. Quantifying consequences of removing harvesting residues on forest soils and tree growth - A meta-analysis. For. Ecol. Manage. 348, 124–141. doi:10.1016/j.foreco.2015.03.042

Achat, D.L., Martel, S., Picart, D., Moisy, C., Augusto, L., Bakker, M.R., Loustau, D., 2018. Modelling the nutrient cost of biomass harvesting under different silvicultural and climate scenarios in production forests. For. Ecol. Manage. 429, 642–653. doi:10.1016/j.foreco.2018.06.047

Adamczyk, B., Adamczyk, S., Kukkola, M., Tamminen, P., Smolander, A., 2015. Logging residue harvest may decrease enzymatic activity of boreal forest soils. Soil Biol. Biochem. 82, 74–80. doi:10.1016/j.soilbio.2014.12.017

AFES, 2008. Référentiel pédologique, Savoir Faire.

Afgan, E., Baker, D., van den Beek, D., Blankenberg, M., Bouvier, D., 2016. The Galaxy platform for accessible, reproducible and collaborative biomedical analyses: 2016 update. Nucleic Acids Res. 44.

Akroume, E., 2014. Impacts d ' un retrait intense des rémanents sur la fertilité des sols forestiers et sur leur biodiversité. Rev. For. Française 4, 573–578.

Akroume, E., Zeller, B., Buée, M., Saint-Adré, L., Reichard, A., Gehin, C., Bach, C., 2017. Le réseau MOS, un dispositif de suivi des effets des prélèvements de biomasse sur les sols et les peuplements forestiers. Connaisances.

Akroume, E., Zeller, B., Buée, M., Santenoise, P., Saint-andré, L., 2016. Improving the design of long-term monitoring experiments in forests : a new method for the assessment of local soil variability by combining infrared spectroscopy and dendrometric data. Ann. For. Sci. 73, 1005–1013. doi:10.1007/s13595-016-0572-3

Ameloot, N., Graber, E.R., Verheijen, F.G.A., De Neve, S., 2013. Interactions between biochar stability and soil organisms: Review and research needs. Eur. J. Soil Sci. 64, 379–390. doi:10.1111/ejss.12064

Andersen, K., Bird, K.L., Rasmussen, M., HAILE, J., Breuning-madsen, H., Kjaer, K.H., Orlando, L., Gilbert, M., P., T., Willerslev, E., 2012. Meta-barcoding of 'dirt' DNA from soil reflects vertebrate biodiversity. Mol. Ecol. 21, 1966–1979. doi:10.1111/j.1365-294X.2011.05261.x

André, H.M., Noti, M.I., Lebrun, P., 1994. The soil fauna: the other last biotic frontier. Biodivers. Conserv. 3, 45–56. doi:10.1007/BF00115332

Andújar, C., Arribas, P., Yu, D.W., Vogler, A.P., Emerson, B.C., 2018. Why the COI barcode should be the community DNA metabarcode for the metazoa. Mol. Ecol. 27, 3968–3975. doi:10.1111/mec.14844

Anslan, S., Bahram, M., Tedersoo, L., 2018. Seasonal and annual variation in fungal communities associated with epigeic springtails (Collembola spp.) in boreal forests. Soil Biol. Biochem. 116, 245–252. doi:10.1016/j.soilbio.2017.10.021

Arion, G., Cavaud, D., Coltier, Y., Guggemos, F., 2018. Chiffres clés des énergies renouvelables Édition 2018.

Arpin, P., Kilbertus, G., Ponge, J., Vannier, G., Verdier, B., 1985a. Réactions des populations animales et microbiennes du sol à la privation des apports annuels de litière: exemple d'une rendzine forestière. Bull. d' écologie 16, 95–115.

Arpin, P., Vannier, G., Bruno, V., Ponge, J.-F., 1985b. Réactions des populations animales et microbiennes du a la privation des apports annuels de litière : exemple d'une rendzine forestièere. Bull. d'Ecologie 16, 95–115.

Asif, N., Malik, M., Chaudhry, F.N., 2018. A Review of on Environmental Pollution Bioindicators. Pollution 4, 111–118. doi:10.22059/poll.2017.237440.296

Auber, L., 1999. Atlas des Coléoptères de France, Belgique, Suisse (4éme édition). N.Boubé & Cie, Paris.

Aubert, M., Bureau, F., 2018. Forest humus forms as a playground for studying aboveground-belowground relationships : Part 1 , theoretical backgrounds. Appl. Soil Ecol. 123, 391–397.

doi:10.1016/j.apsoil.2017.09.004
Aubert, M., Hedde, M., Decaëns, T., Bureau, F., Margerie, P., Alard, D., 2003. Effects of tree canopy composition on earthworms and other macro-invertebrates in beech forests of Upper Normandy (France). Pedobiologia (Jena). 47, 904–912.
Aubert, M., Margerie, P., Ernoult, A., Decaens, T., Bureau, F., 2006. Variability and heterogeneity of humus forms at stand level: Comparison between pure beech and mixed beech-hornbeam forest. Ann. des Sci. For. 63, 177.18. doi:10.1051/forest:2005110
Augusto, L., Bakker, M.R., Meredieu, C., 2008. Wood ash applications to temperate forest ecosystems - Potential benefits and drawbacks. Plant Soil 306, 181–198. doi:10.1007/s11104-008-9570-z
Augusto, L., Ranger, J., Binkley, D., Rothe, A., 2002. Impact of several common tree species of European temperate forests on soil fertility. Ann. des Sci. For. 59, 233–253. doi:10.1051/forest:2002020
Aussenac, G., 2000. Interactions between forest stands and microclimate: Ecophysiological aspects and consequences for silviculture. Ann. For. Sci. 57, 287–301. doi:10.1051/forest:2000119
Bååth, E., Arnebrant, K., 1994. Growth rate and response of bacterial communities to pH in limed and ash treated forest soils. Soil Biol. Biochem. 26, 995–1001. doi:10.1016/0038-0717(94)90114-7
Baath, E., Frostegard, A., Pennanen, T., Fritze, H., 1995. Microbial community structure and pH response in relation to soil organic matter quality in wood-ash fertilized, clear-cut or burned coniferous forest soils. Soil Biol. Biochem. 27, 229–240. doi:10.1016/0038-0717(94)00140-V
Baber, K., Otto, P., Kahl, T., Gossner, M.M., Wirth, C., Gminder, A., Bässler, C., 2016. Disentangling the effects of forest-stand type and dead-wood origin of the early successional stage on the diversity of wood-inhabiting fungi. For. Ecol. Manage. 377, 161–169. doi:10.1016/j.foreco.2016.07.011
Bachelier, G., 1973. Extraction et comptage des enchytreides du sol. ORSTOM, série pédologie 11, 79–84.
Badejo, M., Nathaniel, T., Tian, G., 1998. Abundance of springtails (Collembola) under four agroforestry tree species with contrasting litter quality. Biol. Fertil. soils 15–20Badejo, M., Nathaniel, T., Tian, G. (1998).
Barber, A.D., 2008. Key to the indentification of british centipedes. Field Studies Council (20 Dec. 2008).
Barber, A.D., 1992. Distribution and Habitat in British Centipedes. Berichte des naturwissenschaftlichen-medizinischen Verein Innsbruck 339–352.
Barbier, S., Gosselin, F., Balandier, P., 2008. Influence of tree species on understory vegetation diversity and mechanisms involved-A critical review for temperate and boreal forests. For. Ecol. Manage. 254, 1–15. doi:10.1016/j.foreco.2007.09.038
Bardgett, R.D., Putten, W.H. Van Der, 2014. Belowground biodiversity and ecosystem functioning. Nature 515, 505–511. doi:10.1038/nature13855
Bardgett, R.D., Wardle, D.A., 2002. Aboveground-BelowGround Linkages Biotic interactions, ecosystem preocesses and global changes, Oxford Ser. ed.
Barnes, M.A., Turner, C.R., 2016. The ecology of environmental DNA and implications for conservation genetics. Conserv. Genet. 17, 1–17. doi:10.1007/s10592-015-0775-4
Bates, D., Mächler, M., Bolker, B., Walker, S., 2015. Fitting Linear Mixed-Effects Models Using {lme4}. J. Stat. Softw. 67, 1–48. doi:10.18637/jss.v067.i01
Battigelli, J., Spence, J., 2004. Short-term impact of forest soil compaction and organic matter removal on soil mesofauna density and oribatid mite diversity. Can. J. … 1149, 1136–1149. doi:10.1139/X03-267
Battigelli, J.P., 2000. Impact of soil compaction and organic matter removal on soil fauna in the Sub-boreal Spruce zone of central British Columbia 167.
Bender, S.F., Wagg, C., Heijden, M.G.A. Van Der, 2016. An Underground Revolution : Biodiversity and Soil Ecological Engineering for Agricultural Sustainability. Trends Ecol. Evol. 31, 440–452. doi:10.1016/j.tree.2016.02.016
Beng, K.C., Tomlinson, K.W., Shen, X.H., Surget-Groba, Y., Hughes, A.C., Corlett, R.T., Slik, J.W.F.,

2016. The utility of DNA metabarcoding for studying the response of arthropod diversity and composition to land-use change in the tropics. Sci. Rep. 6, 1–13. doi:10.1038/srep24965
Bengtsson, J., 2002. Disturbance and resilience in soil animal communities. Eur. J. Soil Biol. 38, 119–125. doi:10.1016/S1164-5563(02)01133-0
Bengtsson, J., Lundkvist, H., Saetre, P., Sohlenius, B., Solbreck, B., 1998. Effects of organic matter removal on the soil food web: Forestry practices meet ecological theory. Appl. Soil Ecol. 9, 137–143. doi:10.1016/S0929-1393(98)00067-5
Bengtsson, J., Persson, T., Lundkvist, H., 1997. Long-Term Effects of Logging Residue Addition and Removal on Macroarthropods and Enchytraeids. J. Appl. Ecol. 34, 1014. doi:Doi 10.2307/2405290
Benito, B., Garciadeblás, B., Fraile-Escanciano, A., Rodríguez-Navarro, A., 2011. Potassium and sodium uptake systems in fungi. The transporter diversity of Magnaporthe oryzae. Fungal Genet. Biol. 48, 812–822. doi:10.1016/j.fgb.2011.03.002
Benson, D.A., Cavanaugh, M., Clark, K., Karsch-Mizrachi, I., Ostell, J., Pruitt, K.D., Sayers, E.W., 2018. GenBank. Nucleic Acids Res. 46, D41–D47. doi:10.1093/nar/gkx1094
Berg, M.P., Bengtsson, J., 2007. Temporal and spatial variability in soil food web structure. Oikos 116, 1789–1804. doi:10.1111/j.0030-1299.2007.15748.x
Biernet, F., De Danieli, S., Miquel, C., Coissac, E., Poillot, C., Brun, J.-J., Taberlet, P., 2012. Tracking earthworm communities from soil DNA. Mol. Ecol. 21, 2017–2030. doi:10.1111/j.1365-294X.2011.05407.x
Bird, S., Coulson, R.N., Crossley, D.A., 2000. Impacts of silvicultural practices on soil and litter arthropod diversity in a Texas pine plantation. For. Ecol. Manage. 131, 65–80. doi:10.1016/S0378-1127(99)00201-7
Björk G., R., Ernfors, M., Sikström, U., Nilsson, M.B., Andersson, M.X., Rütting, T., Klemedtsson, L., 2010. Contrasting effects of wood ash application on microbial community structure, biomass and processes in drained forested peatlands. FEMS Microbiol. Ecol. 73, 550–562. doi:10.1111/j.1574-6941.2010.00911.x
Bjørnlund, L., Vestergård, M., Johansson, S., Nyborg, M., Steffensen, L., Christensen, S., 2002. Nematode communities of natural and managed beech forests–a pilot survey. Pedobiologia (Jena). 62, 53–62. doi:10.1078/0031-4056-00113
Blondel, J., 2003. Guilds or functional groups : does it matter ? Oikos 100, 223–231.
Blum, S.A.E., Lorenz, M.G., Wackernagel, W., 1997. Mechanism of retarded DNA degradation and prokaryotic origin of DNases in nonsterile soils. Syst. Appl. Microbiol. 20, 513–521. doi:10.1016/S0723-2020(97)80021-5
Bokulich, N.A., Subramanian, S., Faith, J.J., Gevers, D., Gordon, J.I., Knight, R., Mills, D.A., Caporaso, J.G., 2013. Quality-filtering vastly improves diversity estimates from Illumina amplicon sequencing. Nat. Methods 10, 57–59. doi:10.1038/nmeth.2276
Bongers, T., Bongers, M., 1998. Functional diversity of nematodes. Appl. Soil Ecol. 10, 239–251. doi:10.1016/S0929-1393(98)00123-1
Bongers, T., Ferris, H., 1999. Nematode community structure as a bioindicator in environmental monitoring. Trends Ecol. Evol. 14, 224–228. doi:10.1016/S0169-5347(98)01583-3
Bouché, M.B., 1977. Strategies lombriciennes. Ecol. Bull. 122–132.
Bouget, C., Lassauce, A., Jonsell, M., 2012. Effects of fuelwood harvesting on biodiversity — a review focused on the situation in Europe. Can. J. For. Res. 42, 1421–1432. doi:10.1139/x2012-078
Bramryd, T., Fransman, B., 1995. Silvicultural use of wood ashes - effects on the nutrient and heavy metal balance in a pine (Pinus sylvestris, l) forest soil. Water, Air Soil Pollutions 85, 1039–1044.
Brandon-mong, G.-J., Gan, H., Sing, K., Lee, P., Lim, P., Wilson, J., 2013. DNA metabarcoding of insects and allies : an evaluation of primers and pipelines. Bull. Entomol. Res. doi:10.1017/S0007485315000681
Brin, A., Bouget, C., Brustel, H., Jactel, H., 2010. Diameter of downed woody debris does matter for saproxylic beetle assemblages in temperate oak and pine forests. J. Insect Conserv. 15, 653–669. doi:10.1007/s10841-010-9364-5

Brolemann, H.W., 1935. Faune de France 29 Myriapodes diplopodes (Chilognathes I). Paris.
Brussaard, L., Pulleman, M.M., Ouédraogo, É., Mando, A., Six, J., 2007. Soil fauna and soil function in the fabric of the food web. Pedobiologia (Jena). 50, 447–462. doi:10.1016/j.pedobi.2006.10.007
Bunnell, F.L., Houde, I., 2010. Down wood and biodiversity — implications to forest practices. Environ. Rev. 18, 397–421. doi:10.1139/A10-019
Cao, M.Q., Wu, Q.S., Zou, Y.N., 2013. An improved ink-acetic acid technique for staining arbuscular mycorrhizas of citrus. Int. J. Agric. Biol. 15, 386–388.
Carpenter, D., Hodson, M.E., Eggleton, P., Kirk, C., 2008. The role of earthworm communities in soil mineral weathering: a field experiment. Mineral. Mag. 72, 33–36. doi:10.1180/minmag.2008.072.1.33
Cassagne, N., Gers, C., Gauquelin, T., 2003. Relationships between Collembola, soil chemistry and humus types in forest stands (France). Biol. Fertil. Soils 37, 355–361. doi:10.1007/s00374-003-0610-9
Castracani, C., Maienza, A., Grasso, D.A., Genesio, L., Malcevschi, A., Miglietta, F., Vaccari, F.P., Mori, A., 2015. Science of the Total Environment Biochar – macrofauna interplay : Searching for new bioindicators. Sci. Total Environ. 536, 449–456. doi:10.1016/j.scitotenv.2015.07.019
Certini, G., 2005. Effects of fire on properties of forest soils: A review. Oecologia 143, 1–10. doi:10.1007/s00442-004-1788-8
Chauvat, M., Perez, G., Ponge, J.F., 2014. Foraging patterns of soil springtails are impacted by food resources. Appl. Soil Ecol. 82, 72–77. doi:10.1016/j.apsoil.2014.05.012
Ciesielski, H., Sterckeman, T., Santerne, M., Willery, J.P., 1997. A comparison between three methods for the determination of cation exchange capacity and exchangeable cations in soils A comparison between three methods and exchangeable cations in soils. Agron. EDP Ser. 17, 9–16.
Clarke, K.R., 1993. Non-parametric multivariate analyses of changes in community structure. Aust. J. Ecol. 18, 117–143.
Clarke, L.J., Soubrier, J., Weyrich, L.S., Cooper, A., 2014. Environmental metabarcodes for insects: *in silico* PCR reveals potential for taxonomic bias. Mol. Ecol. Resour. 14, 1160–1170. doi:10.1111/1755-0998.12265
Coleman, D.., Crosseley, J.D.A., Hendrix, P.F., 2017. Fundamentals of soils ecology.
Coleman, D.C., Crossley, D.A., Hendrix, P.F., 2004. 7 - Soil Biodiversity and Linkages to Soil Processes, in: Coleman, D.C., Crossley, D.A., Hendrix, P.F.B.T.-F. of S.E. (Second E. (Eds.), . Academic Press, Burlington, pp. 247–270. doi:https://doi.org/10.1016/B978-012179726-3/50008-3
Coleman, D.C., Wall, D.H., 2015. Soil Fauna, 4th ed, Soil Microbiology, Ecology and Biochemistry. Elsevier Inc. doi:10.1016/B978-0-12-415955-6.00005-0
Cortez, J., Demard, J.M., Jocteur, L., 1996. Decomposition of mediterranean leaf litters: a microcosm experiment investigating relationships between decomposition rates and litter quality. Soil Biol. Biochem. 28, 443–452.
Courty, P., Buée, M., Gamby, A., Frey-klett, P., Le, F., Rineau, F., Turpault, M., Uroz, S., Garbaye, J., 2010. Soil Biology & Biochemistry The role of ectomycorrhizal communities in forest ecosystem processes : New perspectives and emerging concepts. Soil Biol. Biochem. 42, 679–698. doi:10.1016/j.soilbio.2009.12.006
Cruz-Paredes, C., López-García, Á., Rubæk, G.H., Hovmand, M.F., Sørensen, P., Kjøller, R., 2017. Risk assessment of replacing conventional P fertilizers with biomass ash: Residual effects on plant yield, nutrition, cadmium accumulation and mycorrhizal status. Sci. Total Environ. 575, 1168–1176. doi:10.1016/j.scitotenv.2016.09.194
David, J.-F., Ponge, J.-F., Arpin, P., Vannier, G., 1991. Reactions of the Macrofauna of a Forest Mull to Experimental Perturbations of Litter Supply. Oikos 61, 316. doi:10.2307/3545239
David, J.F., Ponge, J.F., Delecour, F., 1993. The saprophagous macrofauna of different types of humus in beech forests of the Ardenne (Belgium). Pedobiologia (Jena). 37, 49–56.
De Caceres, M., Legendre, P., 2009. Associations between species and groups of sites: indices and statistical inference. Ecology 90, 3566–3574.

De Cáceres, M., Legendre, P., Moretti, M., 2010. Improving indicator species analysis by combining groups of sites. Oikos 119, 1674–1684. doi:10.1111/j.1600-0706.2010.18334.x

De Caceres, M., Legendre, P., Wiser, S.K., Brotons, L., 2012. Using species combinations in indicator value analyses. Methods Ecol. Evol. 3, 973–982. doi:10.1111/j.2041-210X.2012.00246.x

De Mendiburu, F., 2017. agricolae v1.2-8.

Decaëns, T., 2010. Macroecological patterns in soil communities. Glob. Ecol. Biogeogr. 19, 287–302. doi:10.1111/j.1466-8238.2009.00517.x

Decaëns, T., Jiménez, J.J., Gioia, C., Measey, G.J., Lavelle, P., 2006. The values of soil animals for conservation biology. Eur. J. Soil Biol. 42. doi:10.1016/j.ejsobi.2006.07.001

Dejean, T., Valentini, A., Duparc, A., Pellier-Cuit, S., Pompanon, F., Taberlet, P., Miaud, C., 2014. Persistence of Environmental DNA in Freshwater Ecosystems. PLoS One 97, 8–11. doi:10.1371/journal.pone.0023398

Demeyer, A., Voundi Nkana, J.C., Verloo, M.G., 2001. Characteristics of wood ash and influence on soil properties and nutrient uptake: An overview. Bioresour. Technol. 77, 287–295. doi:10.1016/S0960-8524(00)00043-2

Desmond Kime, R., Golovatch, sergei I., 2000. Trend in the ecological strategies and evolution of millipedes (Diplopoda). Biol. J. Linn. Soc. 69, 213–232. doi:10.1006/bijl.

Dighton, J., Helmisaari, H.-S., Maghirang, M., Smith, S., Malcolm, K., Johnson, W., Quast, L., Lallier, B., Gray, D., Setälä, H., Starr, M., Luiro, J., Kukkola, M., 2012. Impacts of forest post thinning residues on soil chemistry, fauna and roots: Implications of residue removal in Finland. Appl. Soil Ecol. 60, 16–22. doi:10.1016/j.apsoil.2012.02.023

Doran, J.W., Zeiss, M.R., 2000. Soil health and sustainability : managing the biotic component of soil quality. Appl. Soil Ecol. soil Ecol. 15, 3–11.

Döring, T.F., Kromp, B., 2003. Which carabid species benefit from organic agriculture? - A review of comparative studies in winter cereals from Germany and Switzerland. Agric. Ecosyst. Environ. 98, 153–161. doi:10.1016/S0167-8809(03)00077-X

Dray, S., Dufour, A.B., Thioulouse, J., 2007. ade4. J. Stat. Sorftware. doi:10.18637/jss.v022.i04>.License

Dubs, Garcin, 2002. Clés des larves d'insectes. UMR137 Biosol - IRD.

Dufrêne, M., Legendre, P., 1997. Species assemblages and indicator species: The need for a flexible asymmetrical approach. Ecol. Monogr. 67, 345–366.

Dunger, W., 2004. Possibilities of biological soil-quality assessment in reclaimed land. Peckiana 3, 47–67.

Duvigneaud, P., 1984. La synthèse écologique, 2nd ed. Paris.

Eaton, R.J., Barbercheck, M., Buford, M., Smith, W., 2004. Effects of organic matter removal, soil compaction, and vegetation control on Collembolan populations. Pedobiologia (Jena). 48, 121–128. doi:10.1016/j.pedobi.2003.10.001

Eggleton, P., Vanbergen, A.J., Jones, D.T., Lambert, M.C., Rockett, C., Hammond, P.M., Beccaloni, J., Marriott, D., Ross, E., Giusti, A., 2005. Assemblages of soil macrofauna across a Scottish land-use intensification gradient: Influences of habitat quality, heterogeneity and area. J. Appl. Ecol. 42, 1153–1164. doi:10.1111/j.1365-2664.2005.01090.x

Egnell, G., 2011. Is the productivity decline in Norway spruce following whole-tree harvesting in the final felling in boreal Sweden permanent or temporary? For. Ecol. Manage. 261, 148–153. doi:10.1016/j.foreco.2010.09.045

Eisenhauer, N., Sabais, A.C.W., Scheu, S., 2011. Collembola species composition and diversity effects on ecosystem functioning vary with plant functional group identity. Soil Biol. Biochem. 43, 1697–1704. doi:10.1016/j.soilbio.2011.04.015

Eitzinger, B., Traugott, M., 2011. Which prey sustains cold-adapted invertebrate generalist predators in arable land ? Examining prey choices by molecular gut-content analysis. J. Appl. Ecol. 48, 591–599. doi:10.1111/j.1365-2664.2010.01947.x

Elie, F., Vincenot, L., Berthe, T., Quibel, E., Zeller, B., Saint-André, L., Normand, M., Chauvat, M., Aubert, M., 2018. Soil fauna as bioindicators of organic matter export in temperate forests. For.

Ecol. Manage. 429, 549–557. doi:10.1016/j.foreco.2018.07.053
Elie, F., Vincenot, L., Saint-andré, L., Berthe, T., Aubert, M., n.d. Effects of increase in forest biomass export on soil fauna and associated functions.
Emilsson, S., 2011. nternational Handbook From Extraction of Forest Fuels to Ash Recycling, µSwedish f. ed.
Etzler, F.E., Wanner, K.W., Morales-rodriguez, A., Ivie, M.A., 2014. Barcoding to Improve the Species-Level Management of Wireworms (Coleoptera : Elateridae). F. Forage Crop. 107, 1476–1485. doi:10.1603/EC13312
FAO, IUSS, 2015. World reference base for soil resources 2014, Experimental Agriculture. FAO, Rome. doi:10.1017/S0014479706394902
Filser, J., 2002. The role of Collembola in carbon and nitrogen cycling in soil. Pedobiologia (Jena). 46, 234–245. doi:10.1078/0031-4056-00130
Folmer, O., Black, M., Hoeh, W., Lutz, R., Vrijenhoek, R., 1994. DNA primers for amplification of mitochondrial cytochrome c oxidase subunit I from diverse metazoan invertebrates. Mol. Mar. Biol. Biotechnol. 3, 294–299. doi:10.1371/journal.pone.0013102
Frelich, L.E., Peterson, R.O., Dovciac, M., Reich, P.B., Vucetich, J.A., Eisenhauer, N., 2012. Trophic cascades , invasive species and body-size hierarchies interactively modulate climate change responses of ecotonal temperate – boreal forest. Philos. Trans. R. Soc. B-Biological Sci. 367, 2955–2961. doi:10.1098/rstb.2012.0235
Friberg, H., Lagerlöf, J., Hedlund, K., Rämert, B., 2008. Effect of earthworms and incorporation of grass on Plasmodiophora brassicae. Pedobiologia (Jena). 52, 29–39. doi:10.1016/j.pedobi.2008.02.001
Fritze, H., Kapanen, A., Vanhala, P., 1995. Cadmium contamination of wood ash and fire-treated coniferous humus: Effect on soil respiration. Bull. Environ. Contam. Toxicol. 54, 775–782. doi:10.1007/BF00206112
Fritze, H., Perkiömäki, J., Saarela, U., Katainen, R., Tikka, P., Yrjälä, K., Karp, M., Haimi, J., Romantschuck, M., 2000. E ¡ ect of Cd-containing wood ash on the micro £ ora of coniferous forest humus. Fems Microbiol. Ecol. 32, 43–51.
Fritze, H., Smolander, A., Levula, T., Kitunen, V., Mälkönen, E., 1994. Wood-ash fertilization and fire treatments in a Scots pine forest stand: Effects on the organic layer, microbial biomass, and microbial activity. Biol. Fertil. Soils 17, 57–63. doi:10.1007/BF00418673
Frostegård, Å., Bååth, E., Tunlio, A., 1993. Shifts in the structure of soil microbial communities in limed forests as revealed by phospholipid fatty acid analysis. Soil Biol. Biochem. 25, 723–730. doi:10.1016/0038-0717(93)90113-P
Fusaro, S., Squartini, A., Paoletti, M.G., 2017. Functional biodiversity, environmental sustainability and crop nutritional properties: A case study of horticultural crops in north-eastern Italy. Appl. Soil Ecol. 0–1. doi:10.1016/j.apsoil.2017.06.023
Garay, I., 1981. Étude d ' un écosystème forestier mixte IV . - Données générales sur les Microarthropodes édaphiqueset structure du peuplement d ' Acariens Oribates. Rev. Ecol. Biol .Sol 18, 339–356.
Garland, S., Baker, A., Phillott, A.D., Skerratt, L.F., 2010. BSA reduces inhibition in a TaqMan®assay for the detection of Batrachochytrium dendrobatidis. Dis. Aquat. Organ. 92, 113–116. doi:10.3354/dao02053
Gedminas, A., Lynikienė, J., Zeniauskas, R., 2007. Cambio-xylofauna abundance and species diversity of cutting residues in Scots pine and Norway spruce clear-cuts in Lithuania. Biomass and Bioenergy 31, 733–738. doi:10.1016/j.biombioe.2007.06.010
Gerlach, J., Samways, M., Pryke, J., 2013. Terrestrial invertebrates as bioindicators: An overview of available taxonomic groups. J. Insect Conserv. 17, 831–850. doi:10.1007/s10841-013-9565-9
Gessner, M.O., Swan, C.M., Dang, C.K., McKie, B.G., Bardgett, R.D., Wall, D.H., Hättenschwiler, S., 2010. Diversity meets decomposition. Trends Ecol. Evol. 25, 372–380. doi:10.1016/j.tree.2010.01.010
Giglio, A., Cavaliere, F., Giulianini, P.G., Mazzei, A., Talarico, F., Vommaro, M.L., Brandmayr, P., 2017.

Impact of agrochemicals on non-target species: Calathus fuscipes Goeze 1777 (Coleoptera: Carabidae) as model. Ecotoxicol. Environ. Saf. 142, 522–529. doi:10.1016/j.ecoenv.2017.04.056

Giguet-Covex, C., Pansu, J., Arnaud, F., Rey, P.J., Griggo, C., Gielly, L., Domaizon, I., Coissac, E., David, F., Choler, P., Poulenard, J., Taberlet, P., 2014. Long livestock farming history and human landscape shaping revealed by lake sediment DNA. Nat. Commun. 5, 1–7. doi:10.1038/ncomms4211

Gobat, J.-M., Aragno, M., Matthey, W., 1998. Le sol vivant, Presse pol. ed. Laussanne.

Gomez-Eyles, J.L., Sizmur, T., Collins, C.D., Hodson, M.E., 2011. Effects of biochar and the earthworm Eisenia fetida on the bioavailability of polycyclic aromatic hydrocarbons and potentially toxic elements. Environ. Pollut. 159, 616–622. doi:10.1016/j.envpol.2010.09.037

Gong, P., Guan, X., Witter, E., 2001. A rapid method to extract ergosterol from soil by physical disruption. Appl. Soil Ecol. 17, 285–289. doi:10.1016/S0929-1393(01)00141-X

Grosso, F., Bååth, E., De Nicola, F., 2016. Bacterial and fungal growth on different plant litter in Mediterranean soils: Effects of C/N ratio and soil pH. Appl. Soil Ecol. 108, 1–7. doi:10.1016/j.apsoil.2016.07.020

Gunnarsson, B., Nittérus, K., Wirdenäs, P., 2004. Effects of logging residue removal on ground-active beetles in temperate forests. For. Ecol. Manage. 201, 229–239. doi:10.1016/j.foreco.2004.06.028

Günther, B., Rall, B.C., Ferlian, O., Scheu, S., Eitzinger, B., 2014. Variations in prey consumption of centipede predators in forest soils as indicated by molecular gut content analysis. Oikos 123, 1192–1198. doi:10.1111/j.1600-0706.2013.00868.x

Haile, J., Holdaway, R., Oliver, K., Bunce, M., Gilbert, M.T.P., Nielsen, R., Munch, K., Ho, S.Y.W., Shapiro, B., Willerslev, E., 2007. Ancient DNA chronology within sediment deposits: Are paleobiological reconstructions possible and is DNA leaching a factor? Mol. Biol. Evol. 24, 982–989. doi:10.1093/molbev/msm016

Haimi, J., Fritze, H., Moilanen, P., 2000. Responses of soil decomposer animals to wood-ash fertilisation and burning in a coniferous forest stand. For. Ecol. Manage. 129, 53–61. doi:10.1016/S0378-1127(99)00158-9

Harrington, T.B., Slesak, R. a., Schoenholtz, S.H., 2013. Variation in logging debris cover influences competitor abundance, resource availability, and early growth of planted Douglas-fir. For. Ecol. Manage. 296, 41–52. doi:10.1016/j.foreco.2013.01.033

Hättenschwiler, S., Tiunov, A.V., Scheu, S., 2005. Biodiversity and litter decomposition in terrestrial ecosystems. Annu. Rev. Ecol. Syst. 87, 321–340.

Hebert, P.D.N., Cywinska, A., Ball, S.L., deWaard, J.R., 2003. Biological identifications through DNA barcodes. Proc. R. Soc. B Biol. Sci. 270, 313–321. doi:10.1098/rspb.2002.2218

Hebsgaard, M.B., Gilbert, M.T.P., Arneborg, J., Heyn, P., Allentoft, M.E., Bunce, M., Munch, K., Schweger, C., Willerslev, E., 2009. 'The Farm Beneath the Sand' – an archaeological case study on ancient 'dirt' DNA. Antiquity 83, 430–444. doi:DOI: 10.1017/S0003598X00098537

Heide, O.M., 1986. Long day control of flowering in Poa nemoralis in controlled and natural environments. New Phytol. 10, 225–232.

Heijden, M.G.A. Van Der, Martin, F.M., Sanders, I.R., 2015. Tansley review Mycorrhizal ecology and evolution : the past , the present , and the future. New Phytol. 205, 1406–1423.

Helmisaari, H.-S., Hanssen, K.H., Jacobson, S., Kukkola, M., Luiro, J., Saarsalmi, A., Tamminen, P., Tveite, B., 2011. Logging residue removal after thinning in Nordic boreal forests: Long-term impact on tree growth. For. Ecol. Manage. 261, 1919–1927. doi:10.1016/j.foreco.2011.02.015

Henneron, L., Chauvat, M., Archaux, F., Akpa-Vinceslas, M., Bureau, F., Dumas, Y., Mignot, L., Ningre, F., Perret, S., Richter, C., Balandier, P., Aubert, M., 2017. Plant interactions as biotic drivers of plasticity in leaf litter traits and decomposability of Quercus petraea. Ecol. Monogr. 87, 321–340. doi:10.1002/ecm.1252

Hodge, A., Helgason, T., Fitter, A.H., 2010. Nutritional ecology of arbuscular mycorrhizal fungi. Fungal Ecol. 3, 267–273. doi:10.1016/j.funeco.2010.02.002

Hodge, A., Robinson, D., Fitter, A., 2000. Are microorganisms more effective than plants at

competing for nitrogen? Trends Plant Sci. 5, 304–308. doi:10.1016/S1360-1385(00)01656-3
Holt, E.A., Miller, S.W., 2010. Using Organisms to Measure Environmental Impacts. Nat. Educ. Knowl. 3.
Holtkamp, R., Kardol, P., van der Wal, A., Dekker, S.C., van der Putten, W.H., de Ruiter, P.C., 2008. Soil food web structure during ecosystem development after land abandonment. Appl. Soil Ecol. 39, 23–34. doi:10.1016/j.apsoil.2007.11.002
Homan, C., Beier, C., McCay, T., Lawrence, G., 2016. Application of lime (CaCO3) to promote forest recovery from severe acidification increases potential for earthworm invasion. For. Ecol. Manage. 368, 39–44. doi:10.1016/j.foreco.2016.03.002
Hopkins, 1991. A key to the woodlice of Britain and Ireland. Field Studies Council.
Horton, C.G., 2015. insect and Other Terrestrial Athropods: Biology, Chemistry and Behavior, Nova Sciences publishers new york.
Huang, J., Xu, Q., Sun, Z.J., Tang, G.L., Su, Z.Y., 2007. Identifying earthworms through DNA barcodes. Pedobiologia (Jena). 51, 301–309. doi:10.1016/j.pedobi.2007.05.003
Hunt, H.W., Wall, D.H., 2002. Modelling the effects of loss of soil biodiversity on ecosystem function. Glob. Chang. Biol. 8, 33–50. doi:10.1046/j.1365-2486.2002.00425.x
IGN, 2013. Résultats d'inventaire forestier - Méthodologie - Les résultats des campagnes d'inventaire 2008 à 2012 [WWW Document].
Iwai, C.B., Pratad, Y., Sereepong, S., Noller, B., 2008. Earthworm : Potential Bioindicator for Monitoring Diffuse Pollution. KKU Res J 13, 1081–1088.
Jabin, M., Mohr, D., Kappes, H., Topp, W., 2004. Influence of deadwood on density of soil macro-arthropods in a managed oak – beech forest. For. Ecol. Manage. 194, 61–69. doi:10.1016/j.foreco.2004.01.053
Jabiol, B., Brêthes, A., Brun, J.J., Jean-françois, P., Toutain, F., Zanella, A., Aubert, M., Bureau, F., 2009. Typologie des formes d ' humus forestières (sous climats tempérés), in: Référentiel Pédologique 2008. Association Française pour l'Étude du Sol, pp. 327–355. doi:978-2-7592-0186-0
Johnson, J., Pannatier, E.G., Clarke, N., Carnicelli, S., Cools, N., Titeux, H., Pihl-karlsson, G., Vanguelova, E., Jonard, M., Verstraeten, A., Waldner, P., 2018. The response of soil solution chemistry in European forests to decreasing acid deposition. Glob. Chang. Biol. 24, 3603–3619. doi:10.1111/gcb.14156
Joly, D., Brossard, T., Cardot, H., Cavailhes, J., Hilal, M., Wavresky, P., 2010. Les types de climats en France, une construction spatiale. CyberGeo 2010. doi:10.4000/cybergeo.23155
Jonsell, M., 2008. Saproxylic beetle species in logging residues: which are they and which residues do they use? Nor. J. Entomol. 55, 109–122.
Jonsell, M., Hansson, J., Wedmo, L., 2007. Diversity of saproxylic beetle species in logging residues in Sweden – Comparisons between tree species and diameters. Biol. Conserv. 138, 89–99. doi:10.1016/j.biocon.2007.04.003
Jordan, D., Hubbard, V.C., Ponder, F., Berry, E.C., 2000. The influence of soil compaction and the removal of organic matter on two native earthworms and soil properties in an oak-hickory forest. Biol. Fertil. Soils 43, 802–807.
Jørgensen, T., Haile, J., Möller, P., Andreev, A., Boessenkool, S., Rasmussen, M., Kienast, F., Coissac, E., Taberlet, P., Brochmann, C., Bigelow, N.H., Andersen, K., Orlando, L., Gilbert, M.T.P., Willerslev, E., 2012a. A comparative study of ancient sedimentary DNA, pollen and macrofossils from permafrost sediments of northern Siberia reveals long-term vegetational stability. Mol. Ecol. 21, 1989–2003. doi:10.1111/j.1365-294X.2011.05287.x
Jørgensen, T., Kjær, K.H., Haile, J., Rasmussen, M., Boessenkool, S., Andersen, K., Coissac, E., Taberlet, P., Brochmann, C., Orlando, L., Gilbert, M.T.P., Willerslev, E., 2012b. Islands in the ice: Detecting past vegetation on Greenlandic nunataks using historical records and sedimentary ancient DNA Meta-barcoding. Mol. Ecol. 21, 1980–1988. doi:10.1111/j.1365-294X.2011.05278.x
Kibblewhite, M.G., Ritz, K., Swift, M.J., 2008. Soil health in agricultural systems. Philos. Trans. R. Soc. B Biol. Sci. 363, 685–701. doi:10.1098/rstb.2007.2178

Kingsolver, J.G., 1989. of Insects : and the Population Weather Dynamics and Population Ecology Integrating Physiological Introduction : Physiol. Zool. 62, 314–334.

Klironomos, J.N., Kendrick, W.B., 1995. Relationships among microartropods, fungi, and their environment. Plant Soil 170, 183–197. doi:10.1007/BF02183066

Korboulewsky, N., Perez, G., Chauvat, M., 2016. How tree diversity affects soil fauna diversity: A review. Soil Biol. Biochem. 94, 94–106. doi:10.1016/j.soilbio.2015.11.024

Kreuzer, K., Bonkowski, M., Langel, R., Scheu, S., 2004. Decomposer animals (Lumbricidae, Collembola) and organic matter distribution affect the performance of Lolium perenne (Poaceae) and Trifolium repens (Fabaceae). Soil Biol. Biochem. 36, 2005–2011. doi:10.1016/j.soilbio.2004.05.019

Kubartová, A., Ranger, J., Berthelin, J., Beguiristain, T., 2009. Diversity and decomposing ability of saprophytic fungi from temperate forest litter. Microb. Ecol. 58, 98–107. doi:10.1007/s00248-008-9458-8

Kubosova, K., Brabec, K., Jarkovsky, J., Syrovatka, V., 2010. Selection of indicative taxa for river habitats: A case study on benthic macroinvertebrates using indicator species analysis and the random forest methods. Hydrobiologia 651, 101–114. doi:10.1007/s10750-010-0280-1

Kula, E., Lazorík, M., 2016. Relationship Between Soil Type , Humus Form and Macro- fauna Communities (Myriapoda and Isopoda) in Forests of the Moravskoslezské Beskydy Mountains , Czech Republic. Teerestrial Ecol. Behav. 68, 269–280.

Landmann, G., Nivet, C., 2014. Projet Resobio gestion de rémanents forestiers: preservations des sols et de la biodiversité.

Lassauce, A., Lieutier, F., Bouget, C., 2012. Woodfuel harvesting and biodiversity conservation in temperate forests: Effects of logging residue characteristics on saproxylic beetle assemblages. Biol. Conserv. 147, 204–212. doi:10.1016/j.biocon.2012.01.001

Lassauce, A., Paillet, Y., Jactel, H., Bouget, C., 2011. Deadwood as a surrogate for forest biodiversity: Meta-analysis of correlations between deadwood volume and species richness of saproxylic organisms. Ecol. Indic. 11, 1027–1039. doi:10.1016/j.ecolind.2011.02.004

Lauga-Reyrel, F., Deconchat, M., 1999. Diversity within the Collembola community in fragmented coppice forests in south-western France. Eur. J. Soil Biol. 35, 177–187. doi:10.1016/S1164-5563(10)70004-2

Lavelle, P., 1996. Diversity of Soil Fauna and Ecosystem Function. Biol. Int. 33, 3–16.

Lavelle, P., Bignell, D., Lepage, M., Wolters, V., Roger, P., Ineson, P., Heal, O.W., Dhillion, S., 1997. Soil function in a changing world: the role of invertebrate ecosystem engineers : Eur. J. Soil Biol. 33, 159–193.

Lavelle, P., Blanchart, E., Martin, a, Martin, S., Spain, a, Toutain, F., Barois, I., Schaefer, R., 1993. A Hierarchical Model for Decomposition in Terrestrial Ecosystems - Application to Soils of the Humid Tropics. Biotropica 25, 130–150. doi:Doi 10.2307/2389178

Lavelle, P., Decaëns, T., Aubert, M., Barot, S., Blouin, M., Bureau, F., Margerie, P., 2006. Soil invertebrates and ecosystem services. Eur. J. Soil Biol. 42. doi:10.1016/j.ejsobi.2006.10.002

Lavelle, P., Spain, A. V., 2001. Soil ecology, Springer Science & Business Media. Springer, Dordhrecht. doi:1-4020-0490-7

Lee, K.E., 1985. Earthworms: their ecology and relationships with soils and land use. Academic Press Inc., London.

Lee, P., 2006. Atlas of the Millipedes (Diplopoda) of Britain and Ireland.

Levy-Booth, D.J., Campbell, R.G., Gulden, R.H., Hart, M.M., Powell, J.R., Klironomos, J.N., Pauls, K.P., Swanton, C.J., Trevors, J.T., Dunfield, K.E., 2007. Cycling of extracellular DNA in the soil environment. Soil Biol. Biochem. 39, 2977–2991. doi:10.1016/j.soilbio.2007.06.020

Lewis, J.G.E., 2010. On the function of the ultimate legs of Cryptops and Th eatops (Chilopoda , Scolopendromorpha). Int. J. Myriap. 3, 145–151. doi:10.1163/187525410X12578602960542

Li, D., Hockaday, W.C., Masiello, C.A., Alvarez, P.J.J., 2011. Earthworm avoidance of biochar can be mitigated by wetting. Soil Biol. Biochem. 43, 1732–1737. doi:10.1016/j.soilbio.2011.04.019

Liesch, A., Weyers, S., Gaskin, J., 2010. Impact of two different biochars on earthworm growth and

survival. Ann. Environ. 4, 1–9.
Liiri, M., Haimi, J., Setälä, H., 2002. Community composition of soil microarthropods of acid forest soils as affected by wood ash application. Pedobiologia (Jena). 46, 108–124. doi:10.1078/0031-4056-00118
Liiri, M., Ilmarinen, K., Setälä, H., 2007. Variable impacts of enchytraeid worms and ectomycorrhizal fungi on plant growth in raw humus soil treated with wood ash. Appl. Soil Ecol. 35, 174–183. doi:10.1016/j.apsoil.2006.04.005
Lindahl, B.D., Ihrmark, K., Boberg, J., Trumbore, S.E., Ihrmark, K., Hogberg, P., Finlay, R.D., Stenlid, J., 2007. Spatial separation of litter decomposition and mycorrhizal nitrogen \nuptake in a boreal forest. New Phytol. 173, 611–620. doi:10.1111/j.1469-8137.2006.01936.x
Lindo, Z., Visser, S., 2004. Forest floor microarthropod abundance and oribatid mite (Acari: Oribatida) composition following partial and clear-cut harvesting in the mixedwood boreal forest. Can. J. For. Res. 34, 998–1006. doi:10.1139/x03-284
Lladó, S., López-Mondéjar, R., Baldrian, P., 2017. Forest Soil Bacteria: Diversity, Involvement in Ecosystem Processes, and Response to Global Change. Microbiol. Mol. Biol. Rev. 81, e0063-16. doi:10.1128/MMBR.00063-16
Lock, K., Adriaens, T., Stevens, M., 2010. Distribution and ecology of the Belgian Campodea species (Diplura: Campodeidae). Eur. J. Soil Biol. 46, 62–65. doi:10.1016/j.ejsobi.2009.09.003
Loranger, G., Bandyopadhyaya, I., Razaka, B., Ponge, J.F., 2001. Does soil acidity explain altitudinal sequences in collembolan communities? Soil Biol. Biochem. 33, 381–393. doi:10.1016/S0038-0717(00)00153-X
Loranger, G., Ponge, J.F., Imbert, D., Lavelle, P., 2002. Leaf decomposition in two semi-evergreen tropical forests: Influence of litter quality. Biol. Fertil. Soils 35, 247–252. doi:10.1007/s00374-002-0467-3
Lorenz, K., Preston, C.M., Krumrei, S., Freger, K.-H., 2004. Decomposition of needle / leaf litter from Scots pine , black cherry , common oak and European beech at a conurbation forest site. Eur. J. For. Ressources 123, 177–188. doi:10.1007/s10342-004-0025-7
Lorenz, M.G., Wackernagel, W., 1987. Adsorption of DNA to sand and variable degradation rates of adsorbed DNA. Appl. Environ. Microbiol. 53, 2948–2952.
Maathuis, F.J., 2009. Physiological functions of mineral macronutrients. Curr. Opin. Plant Biol. 12, 250–258. doi:10.1016/j.pbi.2009.04.003
Magura, T., Elek, Z., Tóthmérész, B., 2003. Diversity and composition of carabids during a forestry cycle. Biodivers Conserv. Biodivers. Conserv. 12, 73–85. doi:10.1023/A
Mahmood, S., Finlay, R.D., Fransson, A.M., Wallander, H., 2003. Effects of hardened wood ash on microbial activity, plant growth and nutrient uptake by ectomycorrhizal spruce seedlings. Fems Microbiol. Ecol. 43, 121–131. doi:Pii S0168-6496(02)00380-X\rDoi 10.1016/S0168-6496(02)00380-X
Majdi, H., Truus, L., Johansson, U., Nylund, J.E., Wallander, H., 2008. Effects of slash retention and wood ash addition on fine root biomass and production and fungal mycelium in a Norway spruce stand in SW Sweden. For. Ecol. Manage. 255, 2109–2117. doi:10.1016/j.foreco.2007.12.017
Malmström, A., Persson, T., Ahlström, K., Gongalsky, K.B., Bengtsson, J., 2009. Dynamics of soil meso- and macrofauna during a 5-year period after clear-cut burning in a boreal forest. Appl. Soil Ecol. 43, 61–74. doi:10.1016/j.apsoil.2009.06.002
Maraun, M., Martens, H., Migge, S., Theenhaus, A., Scheu, S., 2003. Adding to “the enigma of soil animal diversity”: Fungal feeders and saprophagous soil invertebrates prefer similar food substrates. Eur. J. Soil Biol. 39, 85–95. doi:10.1016/S1164-5563(03)00006-2
Mariani, L., Chang, S.X., Kabzems, R., 2006. Effects of tree harvesting, forest floor removal, and compaction on soil microbial biomass, microbial respiration, and N availability in a boreal aspen forest in British Columbia. Soil Biol. Biochem. 38, 1734–1744. doi:10.1016/j.soilbio.2005.11.029
Marscher, H., 1995. Mineral nutrition of higher plants, Elsevier. ed. Amsterdam.
Martin, S., César, I., Liberto, R., 2009. Distribution of Deroceras reticulatum (Müller, 1774)

(Pulmonata Stylommatophora) in Argentina with first record of the Reserva de Usos Múltiples Isla Martin Garcia, Río de la Plata superior. Brazilian J. Biol. 69, 1115–1119.
Martins Simões, P., 2012. Diversity and dynamics of Wolbachia-host associations in arthropods from the Society archipelago, French Polynesia 151.
Matlack, G.R., 2001. Factors determining the distribution of soil nematodes in a commercial forest landscape. For. Ecol. Manage. 146, 129–143. doi:10.1016/S0378-1127(00)00454-0
Mc Cormack, S.A., Ostle, N., Bardgett, R.D., Hopkins, D.W., Vanbergen, A.J., 2013. Biochar in bioenergy cropping systems: Impacts on soil faunal communities and linked ecosystem processes. GCB Bioenergy 5, 81–95. doi:10.1111/gcbb.12046
McGeoch, M.A., Rensburg, B.J.V.A.N., Botes, A., 2002. The verification and application of bioindicators : a case study of dung beetles in a savanna ecosystem. J. Appl. Ecol. 39, 661–672.
McGeogh, M.A., 1998. The selection, testing and application of terrestrial insects as bioindicators. Biol. Rev. 73, 181–201. doi:10.1111/j.1469-185X.1997.tb00029.x
McKendry, P., 2002. Energy production from biomass (part 1): Overview of biomass. Bioresour. Technol. 83, 37–46. doi:10.1016/S0960-8524(01)00118-3
Moore, J.C., McCann, K., De Ruiter, P.C., 2005. Modeling trophic pathways, nutrient cycling, and dynamic stability in soils. Pedobiologia (Jena). 49, 499–510. doi:10.1016/j.pedobi.2005.05.008
Moulton, M.J., Song, H., Whitting, M.F., 2010. Assessing the effects of primer specificity on eliminating numt coamplification in DNA barcoding: a case study from Orthoptera (Arthropoda: Insecta). Mol. Ecol. Resour. 10, 615–627. doi:10.1111/j.1755-0998.2009.02823.x
Mulder, C., 2006. Driving forces from soil invertebrates to ecosystem functioning: The allometric perspective. Naturwissenschaften 93, 467–479. doi:10.1007/s00114-006-0130-1
Murphy, D.J., Hall, C.A.S., 2011. Energy return on investment, peak oil, and the end of economic growth. Ann. N. Y. Acad. Sci. 1219, 52–72. doi:10.1111/j.1749-6632.2010.05940.x
Nambiar, E.K.S., 2008. Sustained productivity of plantation forests in the tropics: a decade of research partnership. Site Manag. Product. Trop. Plant. For. Proc. Work. Piracicaba (Brazil), 22-26 Novemb. 2004 Bogor (Indonesia), 6-9 Novemb. 2006.
Nielsen, K.M., Johnsen, P.J., Bensasson, D., Daffonchio, D., 2007. Release and persistence of extracellular DNA in the environment. Environ. Biosafety Res. 6, 37–53. doi:10.1051/ebr:2007031
Nieminen, J.K., 2008. Labile carbon alleviates wood ash effects on soil fauna. Soil Biol. Biochem. 40, 2908–2910. doi:10.1016/j.soilbio.2008.07.025
Nieminen, J.K., Räisänen, M., Haimi, J., 2012. Spot mounding and granulated wood ash increase inorganic N availability and alter key components of the soil food web in clear-cut Norway spruce forests. For. Ecol. Manage. 263, 24–30. doi:10.1016/j.foreco.2011.09.023
Nitterus, K., Gunnarsson, B., Axelsson, E., 2004. Insects reared from logging residue on clear-cuts. Entomol. Fenn. 15, 53–61.
Nittérus, K., Gunnarsson, B., Axelsson, E., 2004. Insects reared from logging residue on clear-cuts. Entomol. Fenn. 15, 53–61.
Ober, H.K., DeGroote, L.W., 2011. Effects of litter removal on arthropod communities in pine plantations. Biodivers. Conserv. 20, 1273–1286. doi:10.1007/s10531-011-0027-y
Oksanen, J., Blanchet, F.G., Friendly, M., Kindt, R., Legendre, P., McGlinn, D., Minchin, P.R., O'Hara, R.B., Simpson, G.L., Solymos, P., Stevens, M.H.H., Szoecs, E., Wagner, H., 2017. Community Ecology packages.
Paoletti, M.G., 1999. The role of earthworms for assessment of sustainability and as bioindicators. Agric. Ecosyst. Environ. 74, 137–155.
Peck, R.W., Niwa, C.G., 2005. Longer-Term Effects of Selective Thinning on Microarthropod Communities in a Late-Successional Coniferous Forest. Environ. Entomol. 34, 646–655. doi:10.1603/0046-225X-34.3.646
Peel, M.C., Finlayson, B.L., McMahon, T.A., 2007. Updated world map of the Köppen-Geiger climate classification. Hydrol. Earth Syst. Sci. 11, 1633–1644.
Pelosi, C., Römbke, J., 2018. Enchytraeids as bioindicators of land use and management. Appl. Soil

Ecol. 123, 775–779. doi:10.1016/j.apsoil.2017.05.014
Penczak, T., 2009. Fish assemblage compositions after implementation of the IndVal method on the Narew River system. Ecol. Modell. 220, 419–423. doi:10.1016/j.ecolmodel.2008.11.005
Perkiömäki, J., Fritze, H., 2000. Short and long-term effects of wood ash on the boreal forest humus microbial community. Soil Biol. Biochem. 34, 426–428. doi:10.1016/S0038-0717(02)00079-2
Pflug, A., Wolters, V., 2002. Collembola communities along a European transect. Eur. J. Soil Biol. 38, 301–304. doi:10.1016/S1164-5563(02)01163-9
Pietramellara, G., Ascher, J., Borgogni, F., Ceccherini, M.T., Guerri, G., Nannipieri, P., 2009. Extracellular DNA in soil and sediment: Fate and ecological relevance. Biol. Fertil. Soils 45, 219–235. doi:10.1007/s00374-008-0345-8
Piron, D., Boizard, H., Heddadj, D., Pérès, G., Hallaire, V., Cluzeau, D., 2017. Indicators of earthworm bioturbation to improve visual assessment of soil structure. Soil Tillage Res. 173, 53–63. doi:10.1016/j.still.2016.10.013
Pitman, R.M., 2006. Wood ash use in forestry - A review of the environmental impacts. Forestry 79, 563–588. doi:10.1093/forestry/cpl041
Pollierer, M.M., Dyckmans, J., Scheu, S., Haubert, D., 2012. Carbon flux through fungi and bacteria into the forest soil animal food web as indicated by compound-specific13C fatty acid analysis. Funct. Ecol. 26, 978–990. doi:10.1111/j.1365-2435.2012.02005.x
Ponder, F., Fleming, R.L., Berch, S., Busse, M.D., Elioff, J.D., Hazlett, P.W., Kabzems, R.D., Marty Kranabetter, J., Morris, D.M., Page-Dumroese, D., Palik, B.J., Powers, R.F., Sanchez, F.G., Andrew Scott, D., Stagg, R.H., Stone, D.M., Young, D.H., Zhang, J., Ludovici, K.H., McKenney, D.W., Mossa, D.S., Sanborn, P.T., Voldseth, R.A., 2012. Effects of organic matter removal, soil compaction and vegetation control on 10th year biomass and foliar nutrition: LTSP continent-wide comparisons. For. Ecol. Manage. 278, 35–54. doi:10.1016/j.foreco.2012.04.014
Ponge, J.F., 2003. Humus forms in terrestrial ecosystems: A framework to biodiversity. Soil Biol. Biochem. 35, 935–945. doi:10.1016/S0038-0717(03)00149-4
Ponge, J.F., 2000. Vertical distribution of collembola (Hexapoda) and their food resources in organic horizons of beech forests. Biol. Fertil. Soils 32, 508–522. doi:10.1007/s003740000285
Ponge, J.F., Gillet, S., Dubs, F., Fedoroff, E., Haese, L., Sousa, J.P., Lavelle, P., 2003. Collembolan communities as bioindicators of land use intensification. Soil Biol. Biochem. 35, 813–826. doi:10.1016/S0038-0717(03)00108-1
Porco, D., Skarzyński, D., Decaëns, T., Hebert, P.D.N., Deharveng, L., 2014. Barcoding the Collembola of Churchill: A molecular taxonomic reassessment of species diversity in a sub-Arctic area. Mol. Ecol. Resour. 14, 249–261. doi:10.1111/1755-0998.12172
Pulleman, M., Creamer, R., Hamer, U., Helder, J., 2012. Soil biodiversity , biological indicators and soil ecosystem services — an overview of European approaches Ce. Environ. Sustain. 4, 529–538. doi:10.1016/j.cosust.2012.10.009
Purahong, W., Wubet, T., Lentendu, G., Schloter, M., Pecyna, M.J., Kapturska, D., Hofrichter, M., 2016. Life in leaf litter : novel insights into community dynamics of bacteria and fungi during litter decomposition. Mol. Ecol. 25, 4059–4074. doi:10.1111/mec.13739
Qin, J., Hovmand, M.F., Ekelund, F., Rønn, R., Christensen, S., Groot, G.A. de, Mortensen, L.H., Skov, S., Krogh, P.H., 2017. Wood ash application increases pH but does not harm the soil mesofauna. Environ. Pollut. 224, 581–589. doi:10.1016/j.envpol.2017.02.041
R Core Team, 2014. R: A language and environment for statistical computing.
Rameau, J.., Mansion, D., Dumé, G., Timbal, J., Lecointe, A., Dupont, P., Keller, R., 1994. flore forestière française guide écologique illustré 1 plaines et collines, institut p. ed.
Ranger, J., Turpault, M.P., 1999. Input-output nutrient budgets as a diagnostic tool for sustainable forest management. For. Ecol. Manage. 122, 139–154. doi:10.1016/S0378-1127(99)00038-9
Ratnasingham, S., Hebert, P.D.N., 2007. BARCODING, BOLD : The Barcode of Life Data System (www.barcodinglife.org). NPR Mol. Ecol. Notes 7, 355–364. doi:10.1111/j.1471-8286.2006.01678.x
Read, D.S., Sheppard, S.K., Bruford, M.W., Glen, D.M., Symondson, W.O.C., 2006. Molecular

detection of predation by soil micro-arthropods on nematodes. Mol. Ecol. 15, 1963–1972. doi:10.1111/j.1365-294X.2006.02901.x

Reid, C., Watmough, S., 2014. Evaluating the effects of liming and wood-ash treatment on forest ecosystems through systematic meta-analysis. Can. J. For. … 44, 867–885. doi:10.1139/cjfr-2013-0488.

Reuter, H.I., Lado, L.R., Hengl, T., Montanarella, L., 2008. Continental-scale digital soil mapping using European soil profile data: soil pH. Contrib. to Phys. Geogr. Landsc. Ecol. - Hambg. 91–102. doi:10.5664/jcsm.3808

Robert, D.W., 2016. labdsv: Ordination and Multivariate Analysis for Ecology.

Roberts, M.J., 1969. Structure of the mouthparts of the larvae of the flies Rhagio and Sargus in relation to feeding habits. J. Zool. 159, 381–398. doi:10.1111/j.1469-7998.1969.tb08453.x

Röhring, E., Ulrich, B., 1991. Ecosystems of the world 7 Temperate deciduous forest, Elsevier. ed.

Rosén, K., Lundmark-Thelin, A., 1987. Increased nitrogen leaching under piles of slash— a consequence of modern forest harvesting techniques. Scand. J. For. Res. 2, 21–29. doi:10.1080/02827588709382443

Rossi, L., Lascio, A., Carlino, P., Calizza, E., Costantini, M.L., 2015. Predator and detritivore niche width helps to explain biocomplexity of experimental detritus-based food webs in four aquatic and terrestrial ecosystems. Ecol. Complex. 23, 14–24. doi:10.1016/j.ecocom.2015.04.005

Rousseau, L., Fonte, S.J., Téllez, O., Hoek, R. Van Der, Lavelle, P., 2013. Soil macrofauna as indicators of soil quality and land use impacts in smallholder agroecosystems of western Nicaragua. Ecol. Indic. 27, 71–82. doi:10.1016/j.ecolind.2012.11.020

Rousseau, L., Venier, L., Hazlett, P., Fleming, R., Morris, D., Handa, I.T., 2018. Forest floor mesofauna communities respond to a gradient of biomass removal and soil disturbance in a boreal jack pine (Pinus banksiana) stand of northeastern Ontario (Canada). For. Ecol. Manage. 407, 155–165. doi:10.1016/j.foreco.2017.08.054

Rowley, D.L., Coddington, J. a., Gates, M.W., Norrbom, A.L., Ochoa, R. a., Vandenberg, N.J., Greenstone, M.H., 2007. Vouchering DNA-barcoded specimens: Test of a nondestructive extraction protocol for terrestrial arthropods. Mol. Ecol. Notes 7, 915–924. doi:10.1111/j.1471-8286.2007.01905.x

Rusek, J., 2001. Microhabitats of Collembola (Insecta: Entognatha) in beech and spruce forests and their influence on biodiversity. Eur. J. Soil Biol. 37, 237–244. doi:10.1016/S1164-5563(01)01090-1

Rusek, J., 1998. Biodiversity of Collembola and their functional role in the ecosystem. Biodivers. Conserv. 7, 1207–1219. doi:10.1023/A:1008887817883

Saarsalmi, A., Mälkönen, E., Kukkola, M., 2004. Effect of wood ash fertilization on soil chemical properties and stand nutrient status and growth of some coniferous stands in Finland. Scand. J. For. Res. 19, 217–233. doi:10.1080/02827580410024124

Saint-André, L., Abildtrup, J., Akroume, E., Aubert, M., Bach, C., Berthe, T., Bilot, N., Bouvet, A., Buée, M., Chauvat, M., Deleuze, C., Dreyfus, P., Echevarria, G., Elie, F., Fauchery, L., Fuente, P., Gérant, D., Lauvin, D., Leban, J.-M., Leblanc, M., Leduc, V., Maillard, F., Normand, M., Quibel, E., Rakotoarison, H., Raveloson, C., Renaud, J.-P., Richter, C., Roy, S., Stenger, A., Viaud, P., Viotti, C., Vincenot, L., Zeller, B., 2018. RESPIRE - Recolte des menus bois en forêt Potentiel, impact, idacteurs et remediations par épandage de cendres (Projet ADEME n° de convention : 13-60-C0091).

Salmon, S., Geoffroy, J.J., Ponge, J.F., 2005. Earthworms and collembola relationships: Effects of predatory centipedes and humus forms. Soil Biol. Biochem. 37, 487–495. doi:10.1016/j.soilbio.2004.08.011

Sariyildiz, T., Anderson, J.M., 2003. Interactions between litter quality , decomposition and soil fertility : a laboratory study. Soil Biol. Biochem. 35, 391–399. doi:10.1016/S0038-0717(02)00290-0

Sariyildiz, T., Anderson, J.M., Kucuk, M., 2005. Effects of tree species and topography on soil chemistry, litter quality, and decomposition in Northeast Turkey. Soil Biol. Biochem. 37, 1695–

1706. doi:10.1016/j.soilbio.2005.02.004
Sayer, E.J., Tanner, E.V.J., Lacey, A.L., 2006. Effects of litter manipulation on early-stage decomposition and meso-arthropod abundance in a tropical moist forest. For. Ecol. Manage. 229, 285–293. doi:10.1016/j.foreco.2006.04.007
Schaefer, M., Schauermann, J., 1990. The soil fauna of beech forests: comparison between a mull and a moder soil. Pedobiologia (Jena). 34, 299–314.
Scheu, S., 1987a. The influence of earthworms (Lumbricidae) on the nitrogen dynamics in the soil litter system of a deciduous forest. Oecologia 72, 197–201. doi:10.1007/BF00379267
Scheu, S., 1987b. The role of substrate feeding earthworms (Lumbricidae) for bioturbation in a beechwood soil. Oecologia 72, 192–196. doi:10.1007/BF00379266
Scheu, S., Falca, M., 2000. The soil food web of two beech forests (Fagus sylvatica) of contrasting humus type: stable isotope analysis of a macro- and a mesofauna-dominated community. Oecologia 123, 285–286. doi:10.1007/s004420051015
Schimel, J.P., Bennett, J., 2004. Nitrogen mineralization: challenges of a changing paradigm. Ecology 85, 591–602.
Schloss, P.D., Westcott, S.L., Ryabin, T., Hall, J.R., Hartmann, M., Hollister, E.B., Lesniewski, R.A., Oakley, B.B., Parks, D.H., Robinson, C.J., Sahl, J.W., Stres, B., Thallinger, G.G., Van Horn, D.J., Weber, C.F., 2009. Introducing mothur: Open-source, platform-independent, community-supported software for describing and comparing microbial communities. Appl. Environ. Microbiol. 75, 7537–7541. doi:10.1128/AEM.01541-09
Schreiner, A., Decker, P., Hannig, K., Schwerk, A., 2012. Millipede and centipede (Myriapoda : Diplopoda , Chilopoda) assemblages in secondary succession : variance and abundance in Western German beech and coniferous forests as compared to fallow ground. Web Ecol. 9–17. doi:10.5194/we-12-9-2012
Setiawan, N.N., Vanhellemont, M., De Schrijver, A., Schelfhout, S., Baeten, L., Verheyen, K., 2016. Mixing effects on litter decomposition rates in a young tree diversity experiment. Acta Oecologica 70, 79–86. doi:10.1016/j.actao.2015.12.003
Sharon, R., Degani, G., Warburg, M., 2001. Comparing the soil macro-fauna in two oak-wood forests: Does community structure differ under similar ambient conditions? Pedobiologia (Jena). 45, 355–366. doi:10.1078/0031-4056-00092
Sherlock, E., 2012. Key to the earthworms of the UK and Ireland. Field Studies Council.
Siira-Pietikäinen, A., Pietikäinen, J., Fritze, H., Haimi, J., 2001. Short-term responses of soil decomposer communities to forest management: clear felling versus alternative forest harvesting methods. Can. J. For. Res. 99, 88–99.
Smith, S.E., Jakobsen, I., Gronlund, M., Smith, F.A., 2011. Roles of Arbuscular Mycorrhizas in Plant Phosphorus Nutrition: Interactions between Pathways of Phosphorus Uptake in Arbuscular Mycorrhizal Roots Have Important Implications for Understanding and Manipulating Plant Phosphorus Acquisition. Plant Physiol. 156, 1050–1057. doi:10.1104/pp.111.174581
Smolander, A., Kitunen, V., Kukkola, M., Tamminen, P., 2013. Response of soil organic layer characteristics to logging residues in three Scots pine thinning stands. Soil Biol. Biochem. 66, 51–59. doi:10.1016/j.soilbio.2013.06.017
Smolander, A., Kitunen, V., Tamminen, P., Kukkola, M., 2010. Removal of logging residue in Norway spruce thinning stands: Long-term changes in organic layer properties. Soil Biol. Biochem. 42, 1222–1228. doi:10.1016/j.soilbio.2010.04.015
Smolander, A., Levula, T., Kitunen, V., 2008. Response of litter decomposition and soil C and N transformations in a Norway spruce thinning stand to removal of logging residue. For. Ecol. Manage. 256, 1080–1086. doi:10.1016/j.foreco.2008.06.008
Snipes, M., Taylor, D.C., 2014. Model selection and Akaike Information Criteria : An example from wine ratings and prices. Wine Econ. Policy 3, 3–9. doi:10.1016/j.wep.2014.03.001
Sorensen, J.N., Larsen, J., Jakobsen, I., 2008. Pre-inoculation with arbuscular mycorrhizal fungi increases early nutrient concentration and growth of field-grown leeks under high productivity conditions. Plant Soil 307, 135–147. doi:10.1007/s11104-008-9591-7

Sousa, J.P., Bolger, T., da Gama, M.M., Lukkari, T., Ponge, J.F., Simón, C., Traser, G., Vanbergen, A.J., Brennan, A., Dubs, F., Ivitis, E., Keating, A., Stofer, S., Watt, A.D., 2006. Changes in Collembola richness and diversity along a gradient of land-use intensity: A pan European study. Pedobiologia (Jena). 50, 147–156. doi:10.1016/j.pedobi.2005.10.005

Spelda, J., 2015. Order Chordeumatida [WWW Document]. SEA-entomologia. URL www.sea-entomologia.org/IDE

Stevens, A.P.A., Hornung, M., Stevens, P.A., 2013. Effect of harvest intensity and ground flora establishment on in north leaching from a Sitka spruce plantation 10, 53–65.

Strahm, B.D., Harrison, R.B., Terry, T.A., Flaming, B.L., Licata, C.W., Petersen, K.S., 2005. Soil solution nitrogen concentrations and leaching rates as influenced by organic matter retention on a highly productive Douglas-fir site. For. Ecol. Manage. 218, 74–88. doi:10.1016/j.foreco.2005.07.013

Stupak, I.I., Lattimore, B., Titus, B.D., Tattersal, l S.C., 2011. Criteria and indicators for sustainable forest fuel production and harvesting: A review of current standards for sustainable forest management. Biomass and Bioenergy 35, 3287–3308. doi:10.1016/j.biombioe.2010.11.032

Swift, M.J., H., O.W., A., J.M., 1979a. Decomposition in Terrestrial Ecosystems. Univ. Calif. Press. Berkeley 5, 167–219.

Swift, M.J., Heal, O.W., Anderson, J.M., 1979b. Decomposition in Terrestrial Ecosystems., Blackwell,. ed.

Taberlet, P., Coissac, E., Hajibabaei, M., Rieseberg, L.H., 2012a. Environmental DNA. Mol. Ecol. 21, 1789–1793. doi:10.1111/j.1365-294X.2012.05542.x

Taberlet, P., Prud'homme, S.M., Campione, E., Roy, J., Miquel, C., Shehzad, W., Gielly, L., Rioux, D., Choler, P., Clément, J.-C., Melodelima, C., Pompanon, F., Coissac, E., 2012b. Soil sampling and isolation of extracellular DNA from large amount of starting material suitable for metabarcoding studies. Mol. Ecol. 21, 1816–1820. doi:10.1111/j.1365-294X.2011.05317.x

Takahara, T., Minamoto, T., Doi, H., 2013. Using Environmental DNA to Estimate the Distribution of an Invasive Fish Species in Ponds. PLoS One 8. doi:10.1371/journal.pone.0056584

Talbot, J.M., Allison, S.D., Treseder, K.K., 2008. Decomposers in disguise : mycorrhizal fungi as regulators of soil C dynamics in ecosystems under global change. Funct. Ecol. 955–963. doi:10.1111/j.1365-2435.2008.01402.x

Talbot, J.M., Bruns, T.D., Taylor, J.W., Smith, D.P., Branco, S., Glassman, S.I., Erlandson, S., Vilgalys, R., Liao, H., Smith, M.E., Peay, K.G., 2014. Endemism and functional convergence across the North American soil mycobiome. PNAS 1–6. doi:10.1073/pnas.1402584111

Tauber, M.J., Tauber, C.A., Nyrop, J.P., Villani, M.G., 1998. Moisture , a Vital but Neglected Factor in the Seasonal Ecology of Insects : Hypotheses and Tests of Mechanisms. Envirnomental Entomol. 27, 523–530.

Tawaraya, K., 2003. Arbuscular mycorrhizal dependency of different plant species and cultivars. Soil Sci. Plant Nutr. 49, 655–668. doi:10.1080/00380768.2003.10410323

Thiffault, E., Hannam, K.D., Paré, D., Titus, B.D., Hazlett, P.W., Maynard, D.G., Brais, S., 2011. Effects of forest biomass harvesting on soil productivity in boreal and temperate forests — A review. Environ. Rev. 19, 278–309. doi:10.1139/a11-009

Thomsen, P.F., Kielgast, J., Iversen, L.L., Wiuf, C., Rasmussen, M., Gilbert, M.T.P., Orlando, L., Willerslev, E., 2012. Monitoring endangered freshwater biodiversity using environmental DNA. Mol. Ecol. 21, 2565–2573. doi:10.1111/j.1365-294X.2011.05418.x

Titus, B.D., Roberts, B.A., Deering, K.W., 1997. Soil solution concentrations on three white birch sites in central Newfoundland following different harvesting intensities. Biomass and Bioenergy 13, 313–330. doi:10.1016/S0961-9534(97)10018-6

Topp, W., Kappes, H., Kulfan, J., Zach, P., 2006. Distribution pattern of woodlice (Isopoda) and millipedes (Diplopoda) in four primeval forests of the Western Carpathians (Central Slovakia). Soil Biol. Biochem. 38, 43–50. doi:10.1016/j.soilbio.2005.04.012

Trap, J., Bureau, F., Akpa-Vinceslas, M., Decaens, T., Aubert, M., 2011a. Changes in humus forms and soil N pathways along a 130-year-old pure beech forest chronosequence. Ann. For. Sci. 68, 595–

606. doi:10.1007/s13595-011-0063-5
Trap, J., Hättenschwiler, S., Gattin, I., Aubert, M., 2013. Forest ageing: An unexpected driver of beech leaf litter quality variability in European forests with strong consequences on soil processes. For. Ecol. Manage. 302, 338–345. doi:10.1016/j.foreco.2013.03.011
Trap, J., Laval, K., Akpa-Vinceslas, M., Gangneux, C., Bureau, F., Decaëns, T., Aubert, M., 2011b. Humus macro-morphology and soil microbial community changes along a 130-yr-old Fagus sylvatica chronosequence. Soil Biol. Biochem. 43, 1553–1562. doi:10.1016/j.soilbio.2011.04.005
Tuf, I.H., Tufova, J., 2008. Proposal of ecological classification of centipede , millipede and terrestrial isopod faunas for evaluation of habitat quality in Czech Republic. ISSN 57, 37–44.
Uroz, S., Buée, M., Deveau, A., Mieszkin, S., Martin, F., 2016. Ecology of the forest microbiome: Highlights of temperate and boreal ecosystems. Soil Biol. Biochem. 103, 471–488. doi:10.1016/j.soilbio.2016.09.006
Valentini, A., Pompanon, F., Taberlet, P., 2009. DNA barcoding for ecologists. Trends Ecol. Evol. 24, 110–117. doi:10.1016/j.tree.2008.09.011
Van Der Heijden, M.G.A., Bardgett, R.D., Van Straalen, N.M., 2008. The unseen majority: Soil microbes as drivers of plant diversity and productivity in terrestrial ecosystems. Ecol. Lett. 11, 296–310. doi:10.1111/j.1461-0248.2007.01139.x
Van Der Plas, F., Manning, P., Allan, E., Scherer-Lorenzen, M., Verheyen, K., Wirth, C., Zavala, M.A., Hector, A., Ampoorter, E., Baeten, L., Barbaro, L., Bauhus, J., Benavides, R., Benneter, A., Berthold, F., Bonal, D., Bouriaud, O., Bruelheide, H., Bussotti, F., Carnol, M., Castagneyrol, B., Charbonnier, Y., Coomes, D., Coppi, A., Bastias, C.C., Muhie Dawud, S., De Wandeler, H., Domisch, T., Finér, L., Gessler, A., Granier, A., Grossiord, C., Guyot, V., Hättenschwiler, S., Jactel, H., Jaroszewicz, B., Joly, F.X., Jucker, T., Koricheva, J., Milligan, H., Müller, S., Muys, B., Nguyen, D., Pollastrini, M., Raulund-Rasmussen, K., Selvi, F., Stenlid, J., Valladares, F., Vesterdal, L., Zielínski, D., Fischer, M., 2016. Jack-of-all-trades effects drive biodiversity-ecosystem multifunctionality relationships in European forests. Nat. Commun. 7, 1–11. doi:10.1038/ncomms11109
Vance, E.D., Brookes, P.C., Jenkinson, D.S., 1987. An extraction method for measuring soil microbial biomass C. Soil Biol. Biochem. 19, 703–707. doi:10.1016/0038-0717(87)90052-6
Vanguelova, E., Pitman, R., Luiro, J., Helmisaari, H.-S., 2010. Long term effects of whole tree harvesting on soil carbon and nutrient sustainability in the UK. Biogeochemistry 101, 43–59. doi:10.1007/s10533-010-9511-9
Varadachari, C., Mondal, A.H., Dulal C., N., Ghosh, K., 1994. Clay-humus complexation: Effect of pH and the nature of bonding. Soil Biol. Biochem. 26, 1145–1149. doi:10.1016/0038-0717(94)90136-8
Verhoef, H.A., Brussaard, L., 1990. Decomposition and nitrogen mineralization in natural and agro-ecosystems: the contribution of soil animals. Biogeochemistry 11, 175–211.
Vlug, H., Borden, J.H., 1973. Soil Acari and Collembola populations affected by logging and slash burning in a coastal British Columbia coniferous forest. Natl. Res. Counc. canada 1016–1023.
Voigtländer, K., 2015. Chapter 15 Chilopoda Ecology, in: Minelli, A. (Ed.), Treatise on Zoology _ Anatomy, Taxonomy, Biology. The Myraiapoda Volume 2. pp. 309–311.
Voigtländer, K., 2009. Soil fauna (Lumbricidae , Collembola , Diplopoda and Chilopoda) as indicators of soil ecosubsystem development in ... Soil Org. 81, 1–51.
Voigtländer, K., 2005. Habitat preferences of selected Central European centipedes. Peckiana 4, 163–179.
Wagg, C., Bender, S.F., Widmer, F., van der Heijden, M.G.A., 2014. Soil biodiversity and soil community composition determine ecosystem multifunctionality. Proc. Natl. Acad. Sci. 111, 5266–5270. doi:10.1073/pnas.1320054111
Wall, A., 2008. Effect of removal of logging residue on nutrient leaching and nutrient pools in the soil after clearcutting in a Norway spruce stand. For. Ecol. Manage. 256, 1372–1383. doi:10.1016/j.foreco.2008.06.044
Wall, D.H., Bardgett, R.D., Behan-Pelletier, V., Herrick, J.E., Hefin Jones, T., Ritz, K., Six, J., Strong, D.R.,

van der Putten, W.H., 2012. Soil Ecology and ecosystems services, Oxford uni. ed.
Wall, D.H., Bradford, M.A., John, M.G.S., Trofymows, J.A., Behan-Pelletier, V., Bignell, D.E., Dangerfield, J.M., Parton, W.J., Rusek, J., Voigt, W., Wolters, V., Beljakova, O.I., Ayuke, F.O., Bashford, R., Flemming, S., Henschnel, J.R., Jonhson, D.L., Hefin Jones, T., Kovarova, M., Kranabetters, J.M., Kutny, L., Lin, K.-C., Maryati, M., Masse, D., Pokarzhevskii, A., Rahman, H., Sabara, M.G., Salamon, J.-A., Swift, M.J., Varela, A., Vasconcelos, L., H., White, D., Zou, X., 2008. Global decomposition experiment shows soil animal impacts on decomposition are climate-dependent. Glob. Chang. Biol. 14, 2661–2677. doi:10.1111/j.1365-2486.2008.01672.x
Wallander, H., Mahmood, S., Hagerberg, D., Johansson, L., Pallon, J., 2003. Elemental composition of ectomycorrhizal mycelia identified by PCR-RFLP analysis and grown in contact with apatite or wood ash in forest soil. FEMS Microbiol. Ecol. 44, 57–65. doi:10.1016/S0168-6496(02)00456-7
Walters-jones, L.M., 1989. Key to the families of British spiders. Field Studies Council.
Wanner, M., Xylander, W.E.R., 2003. Transient fires useful for habitat-management do not affect soil microfauna (testate amoebae) - A study on an active military training area in eastern Germany. Ecol. Eng. 20, 113–119. doi:10.1016/S0925-8574(02)00124-6
Wardle, D.A., 2006. The influence of biotic interactions on soil biodiversity. Ecol. Lett. 9, 870–886. doi:10.1111/j.1461-0248.2006.00931.x
Wardle, D.A., Bardgett, D.G., Klironomos, J.N., Setälä, H., van der Putten, W.H., Wall, D.H., 2004. Ecological linkage between aboveground and belowground biota. Sciences (New. York). 304, 1629–1633.
Wardle, D.A., Yeates, G.W., Barker, G.M., Bonner, K.I., 2006. The influence of plant litter diversity on decomposer abundance and diversity. Soil Biol. Biochem. 38, 1052–1062. doi:10.1016/j.soilbio.2005.09.003
Weyers, S.L., Spokas, K.A., 2011. Impact of Biochar on Earthworm Populations: A Review. Appl. Environ. Soil Sci. 2011, 1–12. doi:10.1155/2011/541592
Wolda, H., 1988. INSECT SEASONALITY : WHy ? Annu. Rev. Ecol. Syst. 1–18.
Work, T.T., Klimaszewski, J., Thiffault, E., Bourdon, C., Paré, D., Bousquet, Y., Venier, L., Titus, B., 2013. Initial responses of rove and ground beetles (Coleoptera, Staphylinidae, Carabidae) to removal of logging residues following clearcut harvesting in the boreal forest of Quebec, Canada. Zookeys 258, 31–52. doi:10.3897/zookeys.258.4174
Wu, T., Ayres, E., Li, G., Bardgett, R.D., Wall, D.H., Garey, J.R., 2009. Molecular profiling of soil animal diversity in natural ecosystems: Incongruence of molecular and morphological results. Soil Biol. Biochem. 41, 849–857. doi:10.1016/j.soilbio.2009.02.003
Yan, S., Singh, a. N., Fu, S., Liao, C., Wang, S., Li, Y., Cui, Y., Hu, L., 2012. A soil fauna index for assessing soil quality. Soil Biol. Biochem. 47, 158–165. doi:10.1016/j.soilbio.2011.11.014
Yan, T., Zhu, J., Yang, K., Yu, L., Zhang, J., 2017. Nutrient removal under different harvesting scenarios for larch plantations in northeast China: Implications for nutrient conservation and management. For. Ecol. Manage. 400, 150–158. doi:10.1016/j.foreco.2017.06.004
Yeates, G.W., Bongers, T., De Goede, R.G.M., Freckman, D.W., Georgoeva, S.S., 1993. Feeding habits in soil nematods families and genera - An outline for soil ecologists. J. Nematol. 25, 315–331.
Yoccoz, N.G., Brathen, K.A., Gielly, L., Haile, J., Edwards, M.E., Goslar, T., Von Steding, H., Brysting, A.K., Coissac, E., Pompanon, F., Sonstebo, J.H., Miquel, C., Valentini, A., De bello, F., Chave, J., Thuiller, W., Wincker, P., Cruaud, C., Gavory, F., Rasmussen, M., Gilbert, M.T.P., Oralndo, L., Brochmann, C., Willerslev, E., Taberlet, P., 2012a. DNA from soil mirrors plant taxonomic and growth form diversity. Mol. Ecol. 21, 3647–3655. doi:10.1111/j.1365-294X.2012.05545.x
Yoccoz, N.G., Brathen, K.A., Gielly, L., Haile, J., Edwards, M.E., Goslar, T., Von stedings H., Brysting, A.K., Coissac, E., Pompanon, F., Sonstebo, J.H., Miquel, C., Valentini, A., De Bello, F., Chave, J., Thuiller, W., Wincker, P., Cruaud, C., Gavory, F., Rasmussen, M., Gilbert, M.T.P., Oralndo, L., Brochmann, C., Willerslev, E., Taberlet, P., 2012b. DNA from soil mirrors plant taxonomic and growth form diversity. Mol. Ecol. 21, 3647–3655. doi:10.1111/j.1365-294X.2012.05545.x
Zanella, A., Ponge, J., Jabiol, B., Sartori, G., Kolb, E., Gobat, J., Bayon, R. Le, Aubert, M., Waal, R. De, Delft, B. Van, 2018a. Humusica 1 , article 4 : Terrestrial humus systems and forms - Specific

terms and diagnostic horizons To cite this version : HAL Id : hal-01658651. Appl. Soil Ecol. 122, 56–74.

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., Kõlli, R., Brun, J.J., Cools, N., Englisch, M., Hager, H., Katzensteiner, K., Brêthes, A., De Nicola, C., Testi, A., Bernier, N., Graefe, U., Wolf, U., Juilleret, J., Garlato, A., Obber, S., Galvan, P., Zampedri, R., Frizzera, L., Tomasi, M., Banas, D., Bureau, F., Tatti, D., Salmon, S., Menardi, R., Fontanella, F., Carraro, V., Pizzeghello, D., Concheri, G., Squartini, A., Cattaneo, D., Scattolin, L., Nardi, S., Nicolini, G., Viola, F., 2018b. Humusica 1, article 5: Terrestrial humus systems and forms — Keys of classification of humus systems and forms. Appl. Soil Ecol. 122, 75–86. doi:10.1016/j.apsoil.2017.06.012

Zhao, J., Wang, X., Shao, Y., Xu, G., Fu, S., 2011. Effects of vegetation removal on soil properties and decomposer organisms. Soil Biol. Biochem. 43, 954–960. doi:10.1016/j.soilbio.2011.01.010

Zimmer, M., Topp, W., 1999. Relationships between woodlice (Isopoda: Oniscidea) and microbial density and activity in the field. Biol. Fertil. Soils 30, 117–123. doi:10.1007/s003740050597

Annexes

Annexe 1 : Ensemble des taxons de macro, -méso et microfaune déterminé via l'approche metabarcoding. Ces résultats ont été obtenue par séquençage d'amplicons obtenues à partir d'une PCR de la séquence codant pour le gène COI *de l'ADN total des sols sur les sites feuillus du réseau MOS (quatre site de chêne et six sites de hêtre, n = 210). Les OTUs obtenue par séquençage unidirectionnelle (technologie Illumina MiSeq2000, kit v3) ont été assigné par blast avec la bases de données Bold system.V3 (Ratnasingham & Hebert, 2007). B : Ban d'Harol, C : Champenoux, Coc : Compiègne chêne, Coh : Compiègne hêtre, D : Darney, F : Fontainebleau, G : Gaillefontaine, Q : Saint-Quirin, R : Reichshoffen, V : Verrières-du-Grobois.* II
Annexe 2 : Ensemble des taxon de macrofaune identifié via l'approche morphologique sur l'ensemble des sites feuillues du réseux MOS (quatre site de chêne et six sites de hêtre ; n = 210). Chaque échantillon de sols correspond à la somme des individus présent dans trois monolithe de sols de 25 cm de coté et de la litère sus-jacente. B : Ban d'Harol, C : Champenoux, Coc : Compiègne chêne, Coh : Compiègne hêtre, D : Darney, F : Fontainebleau, G : Gaillefontaine, Q : Saint-Quirin, R : Reichshoffen, V : Verrières-du-Grobois. XI

Annexe 1 : Ensemble des taxons de macro, -méso et microfaune déterminé via l'approche metabarcoding. Ces résultats ont été obtenue par séquençage d'amplicons obtenues à partir d'une PCR de la séquence codant pour le gène COI *de l'ADN total des sols sur les sites feuillus du réseau MOS (quatre site de chêne et six sites de hêtre, n = 210). Les OTUs obtenue par séquençage unidirectionnelle (technologie Illumina MiSeq2000, kit v3) ont été assigné par blast avec la bases de données Bold system.V3 (Ratnasingham & Hebert, 2007). B : Ban d'Harol, C : Champenoux, Coc : Compiègne chêne, Coh : Compiègne hêtre, D : Darney, F : Fontainebleau, G : Gaillefontaine, Q : Saint-Quirin, R : Reichshoffen, V : Verrières-du-Grobois.*

Meilleur niveau déterminé	Espèces	Genre	Famille	Ordre	Classe	Phylum	Groupe	Site
Acanthinula aculeata	Acanthinula aculeata	Acanthinula	Valloniidae	Stylommatomorpha	Gasteropoda	Mollusca	Macrofauna	Coh, V
Achaeta aberrans	Achaeta aberrans	Acheta	Enchytraeidae	Enchytraeida	Clitellata	Annelida	Mesofauna	Coc, Coh, F, G, R
Achaeta bibulba	Achaeta bibulba	Acheta	Enchytraeidae	Enchytraeida	Clitellata	Annelida	Mesofauna	B, C, D, G, R, V
Achaeta bifollicula	Achaeta bifollicula	Acheta	Enchytraeidae	Enchytraeida	Clitellata	Annelida	Mesofauna	Q, R
Achaeta brevivasa	Achaeta brevivasa	Acheta	Enchytraeidae	Enchytraeida	Clitellata	Annelida	Mesofauna	Coc, Coh, F
Achaeta camerani	Achaeta camerani	Acheta	Enchytraeidae	Enchytraeida	Clitellata	Annelida	Mesofauna	B, C, Coc, Coh, D, F, G, Q, R, V
Achaeta danica	Achaeta danica	Acheta	Enchytraeidae	Enchytraeida	Clitellata	Annelida	Mesofauna	Coh, D, F, G, Q, R, V
Achaeta unibulba	Achaeta unibulba	Acheta	Enchytraeidae	Enchytraeida	Clitellata	Annelida	Mesofauna	C, Coc, Coh, D, F, Q, R, V
Acheta		Acheta	Enchytraeidae	Enchytraeida	Clitellata	Annelida	Mesofauna	B, C, Coc, Coh, D, Q, V
Acheta affinis	Acheta affinis	Acheta	Enchytraeidae	Enchytraeida	Clitellata	Annelida	Mesofauna	B, C, Coc, Coh, D, F, G, Q, R, V
Achrysocharoides cilla	Achrysocharoides cilla	Achrysocharoides	Eulophidae	Hymenoptera	Hexapoda	Arthropoda	Macrofauna	R
Adelges abietis	Adelges abietis	Adelges	Adelgidae	Hemiptera	Hexapoda	Arthropoda	Macrofauna	R
Aeolothrips		Aeolothrips	Aeolothripidae	Thysanoptera	Hexapoda	Arthropoda	Macrofauna	Coc, D, G
Alaptus		Alaptus	Mymaridae	Hymenoptera	Hexapoda	Arthropoda	Macrofauna	B, D, R, V
Alebra wahlbergi	Alebra wahlbergi	Alebra	Cicadellidae	Hemiptera	Hexapoda	Arthropoda	Macrofauna	C
Allacma fusca	Allacma fusca	Allacma	Sminthuridae	Collembola	Hexapoda	Arthropoda	Mesofauna	B, C, Coc, Coh, D, F, G, Q, R, V
Allajulus nitidus	Allajulus nitidus	Allajulus	Julidae	Julida	Diplopoda	Arthropoda	Macrofauna	Coh, R, V
Allolobophora longa	Allolobophora longa	Allolobophora	Lumbricidae	Haplotaxida	Clitellata	Annelida	Macrofauna	D, Q, V
Anthobium atrocephalum	Anthobium atrocephalum	Anthobium	Staphylinidae	Coleoptera	Hexapoda	Arthropoda	Macrofauna	Coh, R
Aporrectodea		Aporrectodea	Lumbricidae	Haplotaxida	Clitellata	Annelida	Macrofauna	D, F, Q, R
Aporrectodea caliginosa	Aporrectodea caliginosa	Aporrectodea	Lumbricidae	Haplotaxida	Arachnida	Arthropoda	Macrofauna	C, Coc, Q
Aporrectodea nocturna	Aporrectodea nocturna	Aporrectodea	Lumbricidae	Haplotaxida	Clitellata	Annelida	Macrofauna	C, Coh, Q
Aporrectodea rosea	Aporrectodea rosea	Aporrectodea	Lumbricidae	Haplotaxida	Clitellata	Annelida	Macrofauna	C, Coc, Coh, G, Q, R, V
Apostenus fuscus	Apostenus fuscus	Apostenus	Liocranidae	Araneae	Arachnida	Arthropoda	Macrofauna	C
Apporectodea caliginose	Apporectodea caliginose	Aporrectodea	Lumbricidae	Haplotaxida	Clitellata	Annelida	Macrofauna	Coc, Coh
Aprionus		Aprionus	Cecidomyiidae	Diptera	Hexapoda	Arthropoda	Macrofauna	B, C, Coh, D, Q, V
Arion intermedius	Arion intermedius	Arion	Arionidae	Stylommatomorpha	Gasteropoda	Mollusca	Macrofauna	Coh, Q, V
Arion silvaticus	Arion silvaticus	Arion	Arionidae	Stylommatomorpha	Gasteropoda	Mollusca	Macrofauna	Coh, G

B : Ban d'Harol, C : Champenoux, Coc : Compiègne chêne, Coh : Compiègne hêtre, D : Darney, F : Fontainebleau, G : Gaillefontaine, Q : Saint-Quirin, R : Reichshoffen, V : Verrières-du-Grobois.

Meilleur niveau déterminé	Espèces	Genre	Famille	Ordre	Classe	Phylum	Groupe	Site
Arion		Arion	Arionidae	Stylommatomorpha	Gasteropoda	Mollusca	Macrofauna	Coh, Q
Arrhopalitidae			Arrhopalitidae	Collembola	Collembola	Arthropoda	Mesofauna	B, Coh
Ascidae			Ascidae	Mesostigmata	Arachnida	Arthropoda	Mesofauna	Coh, G, R, V
Athous haemorrhoidalis	Athous haemorrhoidalis	Athous	Elateridae	Coleoptera	Hexapoda	Arthropoda	Macrofauna	C
Athous vittatus	Athous vittatus	Athous	Elateridae	Coleoptera	Hexapoda	Arthropoda	Macrofauna	R
Atrichopogon		Atrichopogon	Ceratopogonidae	Diptera	Hexapoda	Arthropoda	Macrofauna	Coc, Coh, R
Austrolimnophila ochracea	Austrolimnophila ochracea	Austrolimnophila	Limoniidae	Diptera	Hexapoda	Arthropoda	Macrofauna	B, D, G, Q, R, V
Ballus chalybeius	Ballus chalybeius	Ballus	Salticidae	Araneae	Arachnida	Arthropoda	Macrofauna	B, D, Q, V
Barypeithes araneiformis	Barypeithes araneiformis	Barypeithes	Curculionidae	Coleoptera	Hexapoda	Arthropoda	Macrofauna	B, C, Coh, D, F, Q, R, V
Bertkauia lucifuga	Bertkauia lucifuga	Bertkauia	Epipsocidae	Psocodea	Hexapoda	Arthropoda	Macrofauna	G
Bibionidae			Bibionidae	Diptera	Hexapoda	Arthropoda	Macrofauna	Coh
Boletina griphoides	Boletina griphoides	Boletina	Mycetophilidae	Diptera	Hexapoda	Arthropoda	Macrofauna	D, R
Bombylius major	Bombylius major	Bombylius	Bombyliidae	Diptera	Hexapoda	Arthropoda	Macrofauna	Q, V
Bradysia brevispina	Bradysia brevispina	Bradysia	Sciaridae	Diptera	Hexapoda	Arthropoda	Macrofauna	Coh
Bradysia confinis	Bradysia confinis	Bradysia	Sciaridae	Diptera	Hexapoda	Arthropoda	Macrofauna	B, C, Coc, Coh, D, F, Q, R, V
Bradysia nitidicollis	Bradysia nitidicollis	Bradysia	Sciaridae	Diptera	Hexapoda	Arthropoda	Macrofauna	B, C, Coc, Coh, D, F, G, Q, R, V
Bradysia pectoralis	Bradysia pectoralis	Bradysia	Sciaridae	Diptera	Hexapoda	Arthropoda	Macrofauna	B, C, Coc, Coh, F, G, Q, R, V
Bradysia urticae	Bradysia urticae	Bradysia	Sciaridae	Diptera	Hexapoda	Arthropoda	Macrofauna	Coh, Q
Bryophaenocladius		Bryophaenocladius	Chironomidae	Diptera	Hexapoda	Arthropoda	Macrofauna	B, C, Coc, Coh, D, F, Q, R, V
Bryophaenocladius ictericus	Bryophaenocladius ictericus	Bryophaenocladius	Chironomidae	Diptera	Hexapoda	Arthropoda	Macrofauna	Coh, D
Bucculatrix ulmella	Bucculatrix ulmella	Bucculatrix	Bucculatricidae	Lepidoptera	Hexapoda	Arthropoda	Macrofauna	Coc, V
Buchholzia appendiculata	Buchholzia appendiculata	Buchholzia	Enchytraeidae	Enchytraeida	Clitellata	Annelida	Mesofauna	B, C, Coc, Coh, D, F, Q, V
Carabodidae			Carabodidae	Sarcoptiformes	Arachnida	Arthropoda	Mesofauna	V
Carychium tridentatum	Carychium tridentatum	Carychium	Ellobiodea	Eupulmonata	Gasteropoda	Mollusca	Macrofauna	Coh, D, Q, V
Cecidomyiidae			Cecidomyiidae	Diptera	Hexapoda	Arthropoda	Macrofauna	B, C, Coc, Coh, D, F, G, Q, R, V
Centromerus serratus	Centromerus serratus	Centromerus	Linyphiidae	Araneae	Arachnida	Arthropoda	Macrofauna	C
Cephennium gallicum	Cephennium gallicum	Cephennium	Staphylinidae	Coleoptera	Hexapoda	Arthropoda	Macrofauna	C, D
Ceratophysella denticulata	Ceratophysella denticulata	Ceratophysella	Hypogastruridae	Collembola	Hexapoda	Arthropoda	Mesofauna	F, Q, R, V
Ceratozetidae			Ceratozetidae	Sarcoptiformes	Arachnida	Arthropoda	Mesofauna	Coh
Chalarus		Chalarus	Pipunculidae	Diptera	Hexapoda	Arthropoda	Macrofauna	Coh, D, V
Chamaedrilus cognettii	Chamaedrilus cognettii	Chamaedrilus	Enchytraeidae	Enchytraeida	Clitellata	Annelida	Mesofauna	B, Q, V
Chamobates		Chamobates	Chamobatidae	Sarcoptiformes	Arachnida	Arthropoda	Mesofauna	B, Q, R
Chamobates cuspidatus	Chamobates cuspidatus	Chamobates	Chamobatidae	Sarcoptiformes	Arachnida	Arthropoda	Mesofauna	B, C, Coc, Coh, D, F, G, Q, R, V
Chelidura guentheri	Chelidura guentheri	Chelidura	Forficulidae	Dermaptera	Hexapoda	Arthropoda	Macrofauna	Coc, R
Chironomidae			Chironomidae	Diptera	Hexapoda	Arthropoda	Macrofauna	C, D, F, Q, R, V
Chordeuma sylvestre	Chordeuma sylvestre	Chordeuma	Chordeumatidae	Chordeumatida	Diplopoda	Arthropoda	Macrofauna	R

B : Ban d'Harol, C : Champenoux, Coc : Compiègne chêne, Coh : Compiègne hêtre, D : Darney, F : Fontainebleau, G : Gaillefontaine, Q : Saint-Quirin, R : Reichshoffen, V : Verrières-du-Grobois.

Meilleur niveau déterminé	Espèces	Genre	Famille	Ordre	Classe	Phylum	Groupe	Site
Chrysotus femoratus	Chrysotus femoratus	Chrysotus	Dolichopodidae	Diptera	Hexapoda	Arthropoda	Macrofauna	C, Coc, Coh
Chthonius ischnocheles	Chthonius ischnocheles	Chthonius	Chthoniidae	Pseudoscorpiones	Arachnida	Arthropoda	Macrofauna	Coh, F, Q, V
Claustropyga abblanda	Claustropyga abblanda	Claustropyga	Sciaridae	Diptera	Hexapoda	Arthropoda	Macrofauna	B, Coh
Clitellata					Clitellata	Annelida	Macrofauna	B, D, F, G, R,
Coelotes terrestris	Coelotes terrestris	Coelotes	Agelenidae	Araneae	Arachnida	Arthropoda	Macrofauna	B, C, Coc, Coh, D, F, Q, R, V
Cognettia sphagnetorum	Cognettia sphagnetorum	Cognettia	Enchytraeidae	Enchytraeida	Clitellata	Annelida	Mesofauna	C, Coc, F, Q, R, V
Conistra vaccinii	Conistra vaccinii	Conistra	Noctuidae	Lepidoptera	Hexapoda	Arthropoda	Macrofauna	V
Contarinia		Contarinia	Cecidomyiidae	Diptera	Hexapoda	Arthropoda	Macrofauna	Coh
Corynoptera		Corynoptera	Sciaridae	Diptera	Hexapoda	Arthropoda	Macrofauna	C, Coh, V
Corynoptera forcipata	Corynoptera forcipata	Corynoptera	Sciaridae	Diptera	Hexapoda	Arthropoda	Macrofauna	Coh, V
Corynoptera globiformis	Corynoptera globiformis	Corynoptera	Sciaridae	Diptera	Hexapoda	Arthropoda	Macrofauna	B, Coc, Coh, V
Corynoptera membranigera	Corynoptera membranigera	Corynoptera	Sciaridae	Diptera	Hexapoda	Arthropoda	Macrofauna	C, Coc, Coh, Q, R, V
Corynoptera trepida	Corynoptera trepida	Corynoptera	Sciaridae	Diptera	Hexapoda	Arthropoda	Macrofauna	B, Coh, D, R, V
Corynoptera verrucifera	Corynoptera verrucifera	Corynoptera	Sciaridae	Diptera	Hexapoda	Arthropoda	Macrofauna	V
Cratyna uliginosoides	Cratyna uliginosoides	Cratyna	Sciaridae	Diptera	Hexapoda	Arthropoda	Macrofauna	Coh, D, F, G, Q, V
Cryptops		Cryptops	Cryptopidae	Scolopendromorpha	Chilopoda	Arthropoda	Macrofauna	B, Coc, D, F, Q, R, V
Cryptops parisi	Cryptops parisi	Cryptops	Cryptopidae	Scolopendromorpha	Chilopoda	Arthropoda	Macrofauna	B, C, Coc, Coh, D, F, G, Q, R, V
Ctenosciara hyalipennis	Ctenosciara hyalipennis	Ctenosciara	Sciaridae	Diptera	Hexapoda	Arthropoda	Macrofauna	Coc, Q, V
Ctenosciara lutea	Ctenosciara lutea	Ctenosciara	Sciaridae	Diptera	Hexapoda	Arthropoda	Macrofauna	B, Coc, Coh, D, F, G, Q, R, V
Curculionidae			Curculionidae	Coleoptera	Hexapoda	Arthropoda	Macrofauna	V
Cydia fagiglandana	Cydia fagiglandana	Cydia	Tortricidae	Lepidoptera	Hexapoda	Arthropoda	Macrofauna	B, C, Coh, D, F, G, Q, R, V
Cynipidae			Cynipidae	Hymenoptera	Hexapoda	Arthropoda	Macrofauna	B, C, Coc, F
Damaeus onustus	Damaeus onustus	Damaeus	Damaeidae	Sarcoptiformes	Arachnida	Arthropoda	Mesofauna	B, Coc, Coh, D, G, Q
Dasytes cyaneus	Dasytes cyaneus	Dasytes	Melyridae	Coleoptera	Hexapoda	Arthropoda	Macrofauna	Coh
Dendrobaena attemsi	Dendrobaena attemsi	Dendrobaena	Lumbricidae	Haplotaxida	Clitellata	Annelida	Macrofauna	B, C, Coc, Coh, D, F, G, Q, R, V
Dendrobaena octaedra	Dendrobaena octaedra	Dendrobaena	Lumbricidae	Haplotaxida	Clitellata	Annelida	Macrofauna	B, C, Coc, Coh, D, F, Q, R, V
Dendrodrilus rubidus	Dendrodrilus rubidus	Dendrodrilus	Lumbricidae	Haplotaxida	Clitellata	Annelida	Macrofauna	F
Diapterobates humeralis	Diapterobates humeralis	Diapterobates	Ceratozetidae	Sarcoptiformes	Arachnida	Arthropoda	Mesofauna	C, R, V
Dicyrtomidae			Dicyrtomidae	Collembola	Hexapoda	Arthropoda	Mesofauna	Coc, Coh, D, F, V
Dicyrtomina		Dicyrtomina	Dicyrtomidae	Collembola	Hexapoda	Arthropoda	Mesofauna	B, C, D
Dinotrema		Dinotrema	Braconidae	Hymenoptera	Hexapoda	Arthropoda	Macrofauna	F
Dioctria linearis	Dioctria linearis	Dioctria	Asilidae	Diptera	Hexapoda	Arthropoda	Macrofauna	C, Coc, Coh, D, F, Q, R, V
Diphascon higginsi	Diphascon higginsi	Diphascon	Hypsibiidae	Parachaela	Eutardigrada	Tardigrada	Mesofauna	Coh, G, R
Diphascon pingue	Diphascon pingue	Diphascon	Hypsibiidae	Parachaela	Eutardigrada	Tardigrada	Mesofauna	B, C, Coc, D, F, G, Q, R, V
Diplocephalus picinus	Diplocephalus picinus	Diplocephalus	Linyphiidae	Araneae	Arachnida	Arthropoda	Macrofauna	B, Coc, Coh
Diptera				Diptera	Hexapoda	Arthropoda	Macrofauna	Coc, R, V

B : Ban d'Harol, C : Champenoux, Coc : Compiègne chêne, Coh : Compiègne hêtre, D : Darney, F : Fontainebleau, G : Gaillefontaine, Q : Saint-Quirin, R : Reichshoffen, V : Verrières-du-Grobois.

Meilleur niveau déterminé	Espèces	Genre	Famille	Ordre	Classe	Phylum	Groupe	Site
Discus rotundatus	Discus rotundatus	Discus	Discidae	Stylommatomorpha	Gasteropoda	Mollusca	Macrofauna	C, F, G, Q
Dolichopodidae			Dolichopodidae	Diptera	Hexapoda	Arthropoda	Macrofauna	Coc, Coh, D, F, R
Dryodromia		Dryodromia	Empididae	Diptera	Hexapoda	Arthropoda	Macrofauna	B, C, D, G, Q, R, V
Ectropis crepuscularia	Ectropis crepuscularia	Ectropis	Geometridae	Lepidoptera	Hexapoda	Arthropoda	Macrofauna	D, V
Eisenia andrei	Eisenia andrei	Eisenia	Lumbricidae	Haplotaxida	Clitellata	Annelida	Macrofauna	B, Coh, D
Empididae			Empididae	Diptera	Hexapoda	Arthropoda	Macrofauna	C, Coh, D, F, R
Empis chioptera	Empis chioptera	Empis	Empididae	Diptera	Hexapoda	Arthropoda	Macrofauna	B, F, G, V
Enantiulus nanus	Enantiulus nanus	Enantiulus	Julidae	Julida	Diplopoda	Arthropoda	Macrofauna	R
Encarsia inaron	Encarsia inaron	Encarsia	Aphelinidae	Hymenoptera	Hexapoda	Arthropoda	Macrofauna	R
Enchytraeidae			Enchytraeidae	Enchytraeida	Clitellata	Annelida	Mesofauna	B, C, Coc, Coh, Q, R, V
Enchytraeus buchholzi	Enchytraeus buchholzi	Enchytraeus	Enchytraeidae	Enchytraeida	Clitellata	Annelida	Mesofauna	C
Enchytraeus christenseni	Enchytraeus christenseni	Enchytraeus	Enchytraeidae	Enchytraeida	Clitellata	Annelida	Mesofauna	B, Coh
Enchytraeus norvegicus	Enchytraeus norvegicus	Enchytraeus	Enchytraeidae	Enchytraeida	Clitellata	Annelida	Mesofauna	B, Coh, D, R, V
Enchytronia parva	Enchytronia parva	Enchytronia	Enchytraeidae	Enchytraeida	Clitellata	Annelida	Mesofauna	B, C, Coc, Coh, D, Q, R, V
Enchytronia		Enchytronia	Enchytraeidae	Enchytraeida	Clitellata	Annelida	Mesofauna	Coc, Coh, Q
Enoicyla pusilla	Enoicyla pusilla	Enoicyla	Limnephilidae	Trichoptera	Hexapoda	Arthropoda	Macrofauna	Q
Enoplognatha ovata	Enoplognatha ovata	Enoplognatha	Theridiidae	Araneae	Arachnida	Arthropoda	Macrofauna	Coh, R
Entomobrya nivalis	Entomobrya nivalis	Entomobrya	Entomobryidae	Collembola	Hexapoda	Arthropoda	Mesofauna	C, Coc, F
Entomobryidae			Entomobryidae	Collembola	Hexapoda	Arthropoda	Mesofauna	C, Coc, Coh, V
Epagoge grotiana	Epagoge grotiana	Epagoge	Tortricidae	Lepidoptera	Hexapoda	Arthropoda	Macrofauna	B, C, Coc, Coh, D, F, R, V
Epidapus absconditus	Epidapus absconditus	Epidapus	Sciaridae	Diptera	Hexapoda	Arthropoda	Macrofauna	B, C, Coc, Coh, D, F, G, Q, R, V
Epidapus atomarius	Epidapus atomarius	Epidapus	Sciaridae	Diptera	Hexapoda	Arthropoda	Macrofauna	D, Q, R, V
Erioptera		Erioptera	Limoniidae	Diptera	Hexapoda	Arthropoda	Macrofauna	F, Q, V
Euceraphis betulae	Euceraphis betulae	Euceraphis	Aphidiae	Hemiptera	Hexapoda	Arthropoda	Macrofauna	Q
Eulohmanniidae			Eulohmanniidae	Sarcoptiformes	Arachnida	Arthropoda	Mesofauna	B, C, D, Q, R, V
Eulophidae			Eulophidae	Trombidiformes	Arachnida	Arthropoda	Mesofauna	B, C, Coh, G, Q, R, V
Fagocyba douglasi	Fagocyba douglasi	Fagocyba	Cicadellidae	Hemiptera	Hexapoda	Arthropoda	Macrofauna	Q
Fannia pallitibia	Fannia pallitibia	Fannia	Fanniidae	Diptera	Hexapoda	Arthropoda	Macrofauna	B, C, Coc, Coh, D, G, Q, R, V
Fannia polychaeta	Fannia polychaeta	Fannia	Fanniidae	Diptera	Hexapoda	Arthropoda	Macrofauna	C, D, Q, R
Folsomia candida	Folsomia candida	Folsomia	Isotomidae	Collembola	Hexapoda	Arthropoda	Mesofauna	Coh
Folsomia quadrioculata	Folsomia quadrioculata	Folsomia	Isotomidae	Collembola	Hexapoda	Arthropoda	Mesofauna	C, Coh, Q, R, V
Forcipomyia aristolochiae	Forcipomyia aristolochiae	Forcipomyia	Ceratopogonidae	Diptera	Hexapoda	Arthropoda	Macrofauna	Coh
Forcipomyia nigra	Forcipomyia nigra	Forcipomyia	Ceratopogonidae	Diptera	Hexapoda	Arthropoda	Macrofauna	F
Forcipomyia squamigera	Forcipomyia squamigera	Forcipomyia	Ceratopogonidae	Diptera	Hexapoda	Arthropoda	Macrofauna	V
Forcipomyia titillans	Forcipomyia titillans	Forcipomyia	Ceratopogonidae	Diptera	Hexapoda	Arthropoda	Macrofauna	V
Fridericia		Fridericia	Enchytraeidae	Enchytraeida	Clitellata	Annelida	Mesofauna	Coc, F, R

B : Ban d'Harol, C : Champenoux, Coc : Compiègne chêne, Coh : Compiègne hêtre, D : Darney, F : Fontainebleau, G : Gaillefontaine, Q : Saint-Quirin, R : Reichshoffen, V : Verrières-du-Grobois.

Meilleur niveau déterminé	Espèces	Genre	Famille	Ordre	Classe	Phylum	Groupe	Site
Fridericia connata	Fridericia connata	Fridericia	Enchytraeidae	Enchytraeida	Clitellata	Annelida	Mesofauna	Coc
Fridericia cylindrica	Fridericia cylindrica	Fridericia	Enchytraeidae	Enchytraeida	Clitellata	Annelida	Mesofauna	Coc, R
Fridericia ratzeli	Fridericia ratzeli	Fridericia	Enchytraeidae	Enchytraeida	Clitellata	Arthropoda	Mesofauna	B, Coc, Coh
Fridericia striata	Fridericia striata	Fridericia	Enchytraeidae	Enchytraeida	Clitellata	Annelida	Mesofauna	Coh, V
Glomeris klugii	Glomeris klugii	Glomeris	Glomeridae	Glomerida	Diplopoda	Arthropoda	Macrofauna	V
Glomeris marginata	Glomeris marginata	Glomeris	Glomeridae	Glomerida	Diplopoda	Arthropoda	Macrofauna	D, Q, V
Gongylidiellum latebricola	Gongylidiellum latebricola	Gongylidiellum	Linyphiidae	Araneae	Arachnida	Arthropoda	Macrofauna	Coc, D
Graphopsocus cruciatus	Graphopsocus cruciatus	Graphopsocus	Stenopsocidae	Psocodea	Hexapoda	Arthropoda	Macrofauna	D, F, G, Q, R
Gymnometriocnemus brumalis	Gymnometriocnemus brumalis	Gymnometriocnemus	Chironomidae	Diptera	Hexapoda	Arthropoda	Macrofauna	B, C, Coc, Coh, D, F, G, Q, R, V
Gymnometriocnemus subnudus	Gymnometriocnemus subnudus	Gymnometriocnemus	Chironomidae	Diptera	Hexapoda	Arthropoda	Macrofauna	Coh, Q, V
Gymnometriocnemus		Gymnometriocnemus	Chironomidae	Diptera	Hexapoda	Arthropoda	Macrofauna	B, C, Coh, F, Q, R, V
Habrocerus capillaricornis	Habrocerus capillaricornis	Habrocerus	Staphylinidae	Coleoptera	Hexapoda	Arthropoda	Macrofauna	G, R, V
Hahnia helveola	Hahnia helveola	Hahnia	Hahniidae	Araneae	Arachnida	Arthropoda	Macrofauna	R
Hahnia pusilla	Hahnia pusilla	Hahnia	Hahniidae	Araneae	Arachnida	Arthropoda	Macrofauna	B, C, D
Haplothrips		Haplothrips	Phlaeothripidae	Thysanoptera	Hexapoda	Arthropoda	Macrofauna	V
Hartigiola annulipes	Hartigiola annulipes	Hartigiola	Cecidomyiidae	Diptera	Hexapoda	Arthropoda	Macrofauna	C, Coh, G, Q, R, V
Heminothrus peltifer	Heminothrus peltifer	Heminotrus	Camisiidae	Sarcoptiformes	Arachnida	Arthropoda	Mesofauna	V
Hemiptera				Hemiptera	Hexapoda	Arthropoda	Macrofauna	B, C, Coc, Coh, Q
Hilara intermedia	Hilara intermedia	Hilara	Empididae	Diptera	Hexapoda	Arthropoda	Macrofauna	D
Hilara litorea	Hilara litorea	Hilara	Empididae	Diptera	Hexapoda	Arthropoda	Macrofauna	D
Himacerus apterus	Himacerus apterus	Himacerus	Nabidae	Hemiptera	Hexapoda	Arthropoda	Macrofauna	C
Hybos culiciformis	Hybos culiciformis	Hybos	Hybotidae	Diptera	Hexapoda	Arthropoda	Macrofauna	B, V
Hymenoptera				Hymenoptera	Hexapoda	Arthropoda	Macrofauna	B, C, Coc, F, Q, R, V
Hyperlasion wasmanni	Hyperlasion wasmanni	Hyperlasion	Sciaridae	Diptera	Hexapoda	Arthropoda	Macrofauna	Coh, F, V
Hypoaspis aculeifer	Hypoaspis aculeifer	Hypoaspis	Laelapidae	Mesostigmata	Arachnida	Arthropoda	Mesofauna	F
Ichneumoninae		Ichneumoninae	Ichneumonidae	Hymenoptera	Hexapoda	Arthropoda	Macrofauna	Q, V
Idaea aversata	Idaea aversata	Idaea	Geometridae	Lepidoptera	Hexapoda	Arthropoda	Macrofauna	F
Isotomiella minor	Isotomiella minor	Isotomiella	Isotomidae	Collembola	Hexapoda	Arthropoda	Mesofauna	B, C, Coc, Coh, D, F, G, Q, R, V
Isotomiella		Isotomiella	Isotomidae	Collembola	Hexapoda	Arthropoda	Mesofauna	V
Issus coleoptratus	Issus coleoptratus	Issus	Issidae	Hemiptera	Hexapoda	Arthropoda	Macrofauna	D
Julus scandinavius	Julus scandinavius	Julus	Julidae	Julida	Diplopoda	Arthropoda	Macrofauna	R
Lagria atripes	Lagria atripes	Lagria	Tenebrionidae	Coleoptera	Hexapoda	Arthropoda	Macrofauna	B, C, Coc, Coh, D, F, G, Q, R, V
Lasius niger	Lasius niger	Lasius	Formicidae	Hymenoptera	Hexapoda	Arthropoda	Macrofauna	C, Q
Lauxaniidae			Lauxaniidae	Diptera	Hexapoda	Arthropoda	Macrofauna	Coh
Lepidocyrtus		Lepidocyrtus	Entomobryidae	Collembola	Hexapoda	Arthropoda	Mesofauna	B, C, Coc, Coh, D, F, G, Q, R, V
Lepidocyrtus lignorum	Lepidocyrtus lignorum	Lepidocyrtus	Entomobryidae	Collembola	Hexapoda	Arthropoda	Mesofauna	C

B : Ban d'Harol, C : Champenoux, Coc : Compiègne chêne, Coh : Compiègne hêtre, D : Darney, F : Fontainebleau, G : Gaillefontaine, Q : Saint-Quirin, R : Reichshoffen, V : Verrières-du-Grobois.

Meilleur niveau déterminé	Espèces	Genre	Famille	Ordre	Classe	Phylum	Groupe	Site
Leptusa ruficollis	Leptusa ruficollis	Leptusa	Staphylinidae	Coleoptera	Hexapoda	Arthropoda	Macrofauna	Q, R
Lestremia cinerea	Lestremia cinerea	Lestremia	Cecidomyiidae	Diptera	Hexapoda	Arthropoda	Macrofauna	Coh, G
Limnophyes habilis	Limnophyes habilis	Limnophyes	Chironomidae	Diptera	Hexapoda	Arthropoda	Macrofauna	B, Coc, D, G, V
Limnophyes minimus	Limnophyes minimus	Limnophyes	Chironomidae	Diptera	Hexapoda	Arthropoda	Macrofauna	V
Limonia nubeculosa	Limonia nubeculosa	Limonia	Limoniidae	Diptera	Hexapoda	Arthropoda	Macrofauna	V
Limonia phragmitidis	Limonia phragmitidis	Limonia	Limoniidae	Diptera	Hexapoda	Arthropoda	Macrofauna	B, C, D, F, Q, R
Lithobius		Lithobius	Lithobiidae	Lithobiomorpha	Chilopoda	Arthropoda	Macrofauna	Coh, F
Lithobius aeruginosus	Lithobius aeruginosus	Lithobius	Lithobiidae	Lithobiomorpha	Chilopoda	Arthropoda	Macrofauna	C, Coh, Q, V
Lithobius tricuspis	Lithobius tricuspis	Lithobius	Lithobiidae	Lithobiomorpha	Chilopoda	Arthropoda	Macrofauna	B, C, Coc, Coh, D, F, G, Q, R, V
Lonchoptera lutea	Lonchoptera lutea	Lonchoptera	Lonchopteridae	Diptera	Hexapoda	Arthropoda	Macrofauna	Coc
Loricera pilicornis	Loricera pilicornis	Loricera	Carabidae	Coleoptera	Hexapoda	Arthropoda	Macrofauna	C
Lumbricidae			Lumbricidae	Haplotaxida	Arachnida	Arthropoda	Macrofauna	Coc, R
Lumbricus rubellus	Lumbricus rubellus	Lumbricus	Lumbricidae	Haplotaxida	Clitellata	Annelida	Macrofauna	Coh, R
Lumbricus terrestris	Lumbricus terrestris	Lumbricus	Lumbricidae	Haplotaxida	Clitellata	Annelida	Macrofauna	Coc, Coh
Lycoriella sativae	Lycoriella sativae	Lycoriella	Sciaridae	Diptera	Hexapoda	Arthropoda	Macrofauna	Coh, Q
Macrargus rufus	Macrargus rufus	Macrargus	Linyphiidae	Araneae	Arachnida	Arthropoda	Macrofauna	G, R
Macrobiotidae			Macrobiotidae	Parachaela	Eutardigrada	Tardigrada	Mesofauna	R
Malacolimax tenellus	Malacolimax tenellus	Malacolimax	Limacidae	Stylommatomorpha	Gasteropoda	Mollusca	Macrofauna	V
Malthinus seriepunctatus	Malthinus seriepunctatus	Malthinus	Cantharidae	Coleoptera	Hexapoda	Arthropoda	Macrofauna	R
Malthodes pumilus	Malthodes pumilus	Malthodes	Cantharidae	Coleoptera	Hexapoda	Arthropoda	Macrofauna	Q
Marionina argentea	Marionina argentea	Marionina	Enchytraeidae	Enchytraeida	Clitellata	Annelida	Mesofauna	Coh
Marionina clavata	Marionina clavata	Marionina	Enchytraeidae	Enchytraeida	Clitellata	Annelida	Mesofauna	B, C, Coc, Coh, D, F, G, Q, R, V
Marionina simillima	Marionina simillima	Marionina	Enchytraeidae	Enchytraeida	Clitellata	Annelida	Mesofauna	R
Marionina		Marionina	Enchytraeidae	Enchytraeida	Clitellata	Annelida	Mesofauna	C, Coc, Coh, F, G, Q, R, V
Medon brunneus	Medon brunneus	Medon	Staphylinidae	Coleoptera	Hexapoda	Arthropoda	Macrofauna	B
Megalothorax minimus	Megalothorax minimus	Megalothorax	Neelidae	Collembola	Hexapoda	Arthropoda	Mesofauna	Coh
Megalothorax willemi	Megalothorax willemi	Megalothorax	Neelidae	Collembola	Hexapoda	Arthropoda	Mesofauna	B, C, Coc, Coh, R
Megascolecidae			Megascolecidae	Haplotaxida	Clitellata	Annelida	Macrofauna	C, D
Megaselia altifrons	Megaselia altifrons	Megaselia	Phoridae	Diptera	Hexapoda	Arthropoda	Macrofauna	G
Mesaphorura		Mesaphorura	Tullbergiidae	Collembola	Hexapoda	Arthropoda	Mesofauna	B, C, Coc, Coh, D, F, G, Q, R, V
Mesostigmata				Mesostigmata	Arachnida	Arthropoda	Mesofauna	B, C, Coh, D, F, Q, V
Metastrongylus salmi	Metastrongylus salmi	Metastrongylus	Metastrongylidae	Strongylida	Chromadorea	Nematoda	Microfauna	Coc
Metellina mengei	Metellina mengei	Metellina	Tetragnathidae	Araneae	Arachnida	Arthropoda	Macrofauna	R
Metriocnemus albolineatus	Metriocnemus albolineatus	Centromerus	Linyphiidae	Diptera	Hexapoda	Arthropoda	Macrofauna	Coh, D, R
Miastor metraloas	Miastor metraloas	Miastor	Cecidomyiidae	Diptera	Hexapoda	Arthropoda	Macrofauna	Q
Micranurida		Micranurida	Neanuridae	Collembola	Hexapoda	Arthropoda	Mesofauna	Coh

B : Ban d'Harol, C : Champenoux, Coc : Compiègne chêne, Coh : Compiègne hêtre, D : Darney, F : Fontainebleau, G : Gaillefontaine, Q : Saint-Quirin, R : Reichshoffen, V : Verrières-du-Grobois.

Meilleur niveau déterminé	Espèces	Genre	Famille	Ordre	Classe	Phylum	Groupe	Site
Microgyniidae			Microgyniidae	Mesostigmata	Arachnida	Arthropoda	Mesofauna	Coh, F, G, Q, R, V
Microneta viaria	Microneta viaria	Microneta	Linyphiidae	Araneae	Arachnida	Arthropoda	Macrofauna	R, V
Micropeplus staphylinoides	Micropeplus staphylinoides	Micropeplus	Staphylinidae	Coleoptera	Hexapoda	Arthropoda	Macrofauna	Coh
Microtydeus		Microtydeus	Tydeidae	Trombidiformes	Arachnida	Arthropoda	Mesofauna	B, C, Coc, Coh, D, F, Q, R, V
Miltochrista miniata	Miltochrista miniata	Miltochrista	Erebidae	Lepidoptera	Hexapoda	Arthropoda	Macrofauna	D, V
Minibiotus furcatus	Minibiotus furcatus	Minibiotus	Macrobiotidae	Parachaela	Eutardigrada	Tardigrada	Mesofauna	C, D, F, Q, R, V
Mycetophilidae			Mycetophilidae	Diptera	Hexapoda	Arthropoda	Macrofauna	F
Nargus wilkini	Nargus wilkini	Nargus	Leiodidae	Coleoptera	Hexapoda	Arthropoda	Macrofauna	Coc, F, Q
Neanuridae			Neanuridae	Collembola	Hexapoda	Arthropoda	Mesofauna	F, G, Q
Nemastoma bimaculatum	Nemastoma bimaculatum	Nemastoma	Nemastomatidae	Opiliones	Arachnida	Arthropoda	Mesofauna	B, Coc
Nemastoma lugubre	Nemastoma lugubre	Nemastoma	Nemastomatidae	Opiliones	Arachnida	Arthropoda	Mesofauna	V
Nematopogon adansoniella	Nematopogon adansoniella	Nematopogon	Adelidae	Lepidoptera	Hexapoda	Arthropoda	Macrofauna	G
Nematopogon swammerdamella	Nematopogon swammerdamella	Nematopogon	Adelidae	Lepidoptera	Hexapoda	Arthropoda	Macrofauna	C, Coh, D, F, Q, R, V
Neobisium carcinoides	Neobisium carcinoides	Neobisium	Neobisiidae	Pseudoscorpiones	Arachnida	Arthropoda	Macrofauna	Coh, V
Neolimonia dumetorum	Neolimonia dumetorum	Neolimonia	Limoniidae	Diptera	Hexapoda	Arthropoda	Macrofauna	V
Neoplatyura nigricauda	Neoplatyura nigricauda	Neoplatyura	Keroplatidae	Diptera	Hexapoda	Arthropoda	Macrofauna	C, R
Nigma flavescens	Nigma flavescens	Nigma	Dictynidae	Araneae	Arachnida	Arthropoda	Macrofauna	B
Nothrus silvestris	Nothrus silvestris	Nothrus	Nothridae	Sarcoptiformes	Arachnida	Arthropoda	Mesofauna	B, C, Coc, Coh, D, F, G, R, V
Oconnorella cambrensis	Oconnorella cambrensis	Oconnorella	Enchytraeidae	Enchytraeida	Clitellata	Annelida	Mesofauna	B, C, Coc, Coh, D, F, G, Q, R, V
Oconnorella tubifera	Oconnorella tubifera	Oconnorella	Enchytraeidae	Enchytraeida	Clitellata	Annelida	Mesofauna	Coc, G, Q
Octolasion cyaneum	Octolasion cyaneum	Octolasion	Lumbricidae	Haplotaxida	Clitellata	Annelida	Macrofauna	Q
Odontellidae			Odontellidae	Collembola	Hexapoda	Arthropoda	Mesofauna	B
Oedalea zetterstedti	Oedalea zetterstedti	Oedalea	Hybotidae	Diptera	Hexapoda	Arthropoda	Macrofauna	R
Olethreutes arcuella	Olethreutes arcuella	Olethreutes	Tortricidae	Lepidoptera	Hexapoda	Arthropoda	Macrofauna	B, C, Coc, Coh, D, F, G, Q, R, V
Onychiuidae			Onychiuidae	Collembola	Hexapoda	Arthropoda	Mesofauna	V
Operophtera brumata	Operophtera brumata	Operophtera	Geometridae	Lepidoptera	Hexapoda	Arthropoda	Macrofauna	R
Operophtera fagata	Operophtera fagata	Operophtera	Geometridae	Lepidoptera	Hexapoda	Arthropoda	Macrofauna	C, Coc, V
Oppiella nova	Oppiella nova	Oppiella	Oppiidae	Sarcoptiformes	Arachnida	Arthropoda	Mesofauna	B, C, Coc, Coh, D, F, G, Q, R, V
Orchesella cincta	Orchesella cincta	Orchesella	Entomobryidae	Collembola	Hexapoda	Arthropoda	Mesofauna	Coc
Orchesella flavescens	Orchesella flavescens	Orchesella	Entomobryidae	Collembola	Hexapoda	Arthropoda	Mesofauna	C
Orchestes fagi	Orchestes fagi	Orchestes	Curculionidae	Coleoptera	Hexapoda	Arthropoda	Macrofauna	V
Oribatula tibialis	Oribatula tibialis	Oribatula	Oribatulidae	Sarcoptiformes	Arachnida	Arthropoda	Mesofauna	B, C, Coc, Coh, D, F, G, Q, R, V
Oribatulidae			Oribatulidae	Sarcoptiformes	Arachnida	Arthropoda	Mesofauna	G, R
Othius myrmecophilus	Othius myrmecophilus	Othius	Staphylinidae	Coleoptera	Hexapoda	Arthropoda	Macrofauna	Coh, F, Q, R, V
Parasitidae			Parasitidae	Mesostigmata	Arachnida	Arthropoda	Mesofauna	B, C, Coc, Coh, D, F, G, Q, R, V
Pardosa lugubris	Pardosa lugubris	Pardosa	Lycosidae	Araneae	Arachnida	Arthropoda	Macrofauna	Coh

B : Ban d'Harol, C : Champenoux, Coc : Compiègne chêne, Coh : Compiègne hêtre, D : Darney, F : Fontainebleau, G : Gaillefontaine, Q : Saint-Quirin, R : Reichshoffen, V : Verrières-du-Grobois.

Meilleur niveau déterminé	Espèces	Genre	Famille	Ordre	Classe	Phylum	Groupe	Site
Parisotoma notabilis	Parisotoma notabilis	Parisotoma	Isotomidae	Collembola	Hexapoda	Arthropoda	Mesofauna	Coh, F, Q, R, V
Peripsocus subfasciatus	Peripsocus subfasciatus	Peripsocus	Peripsocidae	Psocodea	Hexapoda	Arthropoda	Macrofauna	D, Q
Peromyia edwardsi	Peromyia edwardsi	Peromyia	Cecidomyiidae	Diptera	Hexapoda	Arthropoda	Macrofauna	C
Philodromus dispar	Philodromus dispar	Philodromus	Philodromidae	Araneae	Arachnida	Arthropoda	Macrofauna	C
Philoscia muscorum	Philoscia muscorum	Philoscia	Philosciidae	Isopoda	Malacostraca	Arthropoda	Macrofauna	Coc, Coh, D, F, G, Q, R, V
Phoridae			Phoridae	Diptera	Hexapoda	Arthropoda	Macrofauna	Q
Phronia		Phronia	Mycetophilidae	Diptera	Hexapoda	Arthropoda	Macrofauna	Coh, D, F, Q, R, V
Phthiracarus borealis	Phthiracarus borealis	Phthiracarus	Phthiracaridae	Sarcoptiformes	Arachnida	Arthropoda	Mesofauna	B, C, Coc, Coh, D, F, G, Q, R, V
Phthiracarus longulus	Phthiracarus longulus	Phthiracarus	Phthiracaridae	Sarcoptiformes	Arachnida	Arthropoda	Mesofauna	R
Phthiracarus nitens	Phthiracarus nitens	Phthiracarus	Phthiracaridae	Sarcoptiformes	Arachnida	Arthropoda	Mesofauna	B, R, V
Phyllodromia melanocephala	Phyllodromia melanocephala	Phyllodromia	Empididae	Diptera	Hexapoda	Arthropoda	Macrofauna	C, F, G, Q, R
Phyllonorycter esperella	Phyllonorycter esperella	Phyllonorycter	Gracillariidae	Lepidoptera	Hexapoda	Arthropoda	Macrofauna	B, C, Coh, D, G, Q, R, V
Phyllonorycter maestingella	Phyllonorycter maestingella	Phyllonorycter	Gracillariidae	Lepidoptera	Hexapoda	Arthropoda	Macrofauna	Coh
Phyllonorycter quercifoliella	Phyllonorycter quercifoliella	Phyllonorycter	Gracillariidae	Lepidoptera	Hexapoda	Arthropoda	Macrofauna	R
Phytosciara flavipes	Phytosciara flavipes	Phytosciara	Sciaridae	Diptera	Hexapoda	Arthropoda	Macrofauna	F
Platygastridae				Hymenoptera	Hexapoda	Arthropoda	Macrofauna	Coh
Platynothrus peltifer	Platynothrus peltifer	Platynothrus	Crotoniidae	Sarcoptiformes	Arachnida	Arthropoda	Mesofauna	V
Pogonognathellus flavescens	Pogonognathellus flavescens	Pogonognathellus	Tomoceridae	Collembola	Hexapoda	Arthropoda	Mesofauna	Coc, G
Polydesmus		Polydesmus	Polydesmidae	Polydesmida	Diplopoda	Arthropoda	Macrofauna	B, Coh, D, G, Q, R, V
Prionolabis		Prionolabis	Limoniidae	Diptera	Hexapoda	Arthropoda	Macrofauna	B, Coh, Q, V
Prociphilus		Prociphilus	Aphidiae	Hemiptera	Hexapoda	Arthropoda	Macrofauna	V
Psallus varians	Psallus varians	Psallus	Miridae	Hemiptera	Hexapoda	Arthropoda	Macrofauna	Coc, V
Pseudisotoma		Pseudisotoma	Isotomidae	Collembola	Hexapoda	Arthropoda	Mesofauna	V
Pseudolycoriella		Pseudolycoriella	Sciaridae	Diptera	Hexapoda	Arthropoda	Macrofauna	R
Pseudosmittia		Pseudosmittia	Chironomidae	Diptera	Hexapoda	Arthropoda	Macrofauna	B, C, Coh, D, G, Q, V
Punctum pygmaeum	Punctum pygmaeum	Punctum	Punctidae	Stylommatomorpha	Gasteropoda	Mollusca	Macrofauna	C, Coh, Q, R, V
Punctum randolphi	Punctum randolphi	Punctum	Punctidae	Stylommatomorpha	Gasteropoda	Mollusca	Macrofauna	B, C, Coc, Coh, G, Q, R, V
Ramazzottius oberhaeuseri	Ramazzottius oberhaeuseri	Ramazzottius	Hypsibiidae	Parachaela	Eutardigrada	Tardigrada	Mesofauna	D, F, G, V
Rhabditidae			Rhabditidae	Rhabditida	Chromadorea	Nematoda	Microfauna	C, Coc, Coh, Q, V
Rhagio lineola	Rhagio lineola	Rhagio	Rhagionidae	Diptera	Hexapoda	Arthropoda	Macrofauna	B, C, Coh, F, G, Q, R, V
Rhagio scolopaceus	Rhagio scolopaceus	Rhagio	Rhagionidae	Diptera	Hexapoda	Arthropoda	Macrofauna	B, Coh, D, F, G, Q, R, V
Robertus lividu	Robertus lividu	Robertus	Theridiidae	Araneae	Arachnida	Arthropoda	Macrofauna	V
Sarcoptiformes				Sarcoptiformes	Arachnida	Arthropoda	Mesofauna	V
Scatopsidae			Scatopsidae	Diptera	Hexapoda	Arthropoda	Macrofauna	B, D, Q, R, V
Scheloribatidae			Scheloribatidae	Sarcoptiformes	Arachnida	Arthropoda	Mesofauna	V
Schendyla nemorensis	Schendyla nemorensis	Schendyla	Schendylidae	Geophilomorpha	Chilopoda	Arthropoda	Macrofauna	B, C, Coc, Coh, D, F, Q, R

B : Ban d'Harol, C : Champenoux, Coc : Compiègne chêne, Coh : Compiègne hêtre, D : Darney, F : Fontainebleau, G : Gaillefontaine, Q : Saint-Quirin, R : Reichshoffen, V : Verrières-du-Grobois.

Meilleur niveau déterminé	Espèces	Genre	Famille	Ordre	Classe	Phylum	Groupe	Site
Sciapus platypterus	Sciapus platypterus	Sciapus	Dolichopodidae	Diptera	Hexapoda	Arthropoda	Macrofauna	B, C, Coc, Coh, D, F, G, Q, R, V
Sciaridae			Sciaridae	Diptera	Hexapoda	Arthropoda	Macrofauna	B, Coh, D, F, Q, R, V
Scolopendrellidae			Scolopendrellidae		Symphyla	Arthropoda	Macrofauna	Coc, Coh, Q
Scutigerella		Scutigerella	Scutigerellidae		Symphyla	Arthropoda	Macrofauna	Coh, D, F, Q, R, V
Secernentea					Secernentea	Nematoda	Microfauna	B, C, Coc, Coh, D, F, G, R
Sminthurinus		Sminthurinus	Katiannidae	Collembola	Hexapoda	Arthropoda	Mesofauna	B, Coc, Coh, D, Q, R, V
Sminthurinus aureus	Sminthurinus aureus	Sminthurinus	Katiannidae	Collembola	Diplopoda	Arthropoda	Mesofauna	B, C, Coc, Coh, D, F, Q, V
Smittia		Smittia	Chironomidae	Diptera	Hexapoda	Arthropoda	Macrofauna	B, C, Coc, Coh, D, F, G, Q, R, V
Steganacarus magnus	Steganacarus magnus	Steganacarus	Phthiracaridae	Sarcoptiformes	Arachnida	Arthropoda	Mesofauna	C, Coc, Coh, D, F, G, Q, R, V
Stenamma debile	Stenamma debile	Stenamma	Formicidae	Hymenoptera	Hexapoda	Arthropoda	Macrofauna	F, V
Stenopsocus		Stenopsocus	Stenopsocidae	Psocodea	Hexapoda	Arthropoda	Macrofauna	C, Coh
Stenotaenia linearis	Stenotaenia linearis	Stenotaenia	Geophilidae	Geophilomorpha	Chilopoda	Arthropoda	Macrofauna	R
Stigmalla		Stigmalla	Nepticulidae	Lepidoptera	Hexapoda	Arthropoda	Macrofauna	C, Coh, D, F
Strophedra weirana	Strophedra weirana	Strophedra	Tortricidae	Lepidoptera	Hexapoda	Arthropoda	Macrofauna	B, C, Coc, Coh, D, V
Strophosoma melanogrammum	Strophosoma melanogrammum	Strophosoma	Curculionidae	Coleoptera	Hexapoda	Arthropoda	Macrofauna	Coh, D, G, Q, R, V
Suctobelba subtrigona	Suctobelba subtrigona	Suctobelba	Suctobelbidae	Sarcoptiformes	Arachnida	Arthropoda	Mesofauna	R
Suctobelbella suncornigera	Suctobelbella suncornigera	Suctobelbella	Suctobelbidae	Sarcoptiformes	Arachnida	Arthropoda	Mesofauna	Coh, G, R, V
Suctobelbidae			Suctobelbidae	Sarcoptiformes	Arachnida	Arthropoda	Mesofauna	Coc, Coh, V
Synergus		Synergus	Cynipidae	Hymenoptera	Hexapoda	Arthropoda	Macrofauna	B, C, Coc, F, Q
Tenuiphantes flavipes	Tenuiphantes flavipes	Tenuiphantes	Linyphiidae	Araneae	Arachnida	Arthropoda	Macrofauna	C, D, F, G, R
Tenuiphantes zimmermanni	Tenuiphantes zimmermanni	Tenuiphantes	Linyphiidae	Araneae	Arachnida	Arthropoda	Macrofauna	Coh
Tetragoneura sylvatica	Tetragoneura sylvatica	Tetragoneura	Mycetophilidae	Diptera	Hexapoda	Arthropoda	Macrofauna	Coh
Tipula submarmorata	Tipula submarmorata	Tipula	Tipulidae	Diptera	Hexapoda	Arthropoda	Macrofauna	V
Tischeria ekebladella	Tischeria ekebladella	Tischeria	Tischeriidae	Lepidoptera	Hexapoda	Arthropoda	Macrofauna	B, C, D, G, R, V
Tomocerus minor	Tomocerus minor	Tomocerus	Tomoceridae	Collembola	Hexapoda	Arthropoda	Mesofauna	Coh, V
Trichoniscus pusillus	Trichoniscus pusillus	Trichoniscus	Trichoniscidae	Isopoda	Malacostraca	Arthropoda	Macrofauna	C, Coc, Coh, D, F, Q, R, V
Triodia		Triodia	Hepialidae	Lepidoptera	Hexapoda	Arthropoda	Macrofauna	C, Coc, Coh, F, R, V
Trombidiformes				Trombidiformes	Arachnida	Arthropoda	Mesofauna	Coh, D, Q, R
Tullbergiidae			Tullbergiidae	Collembola	Hexapoda	Arthropoda	Mesofauna	C, Coc, Coh, D, F, G, Q, R, V
Valenzuela flavidus	Valenzuela flavidus	Valenzuela	Caeciliusidae	Psocodea	Hexapoda	Arthropoda	Macrofauna	B, C, Coc, Coh, D, F, G, Q, R, V
Veigaia nemorensis	Veigaia nemorensis	Veigaia	Veigaiidae	Mesostigmata	Arachnida	Arthropoda	Mesofauna	B, Coc, Coh, D, F, R, V
Xantholinus laevigatus	Xantholinus laevigatus	Xantholinus	Staphylinidae	Coleoptera	Hexapoda	Arthropoda	Macrofauna	C
Xenylla tullbergi	Xenylla tullbergi	Xenylla	Hypogastruridae	Collembola	Hexapoda	Arthropoda	Mesofauna	B, C, Coc, Q, R, V
Xysticus lanio	Xysticus lanio	Xysticus	Thomisidae	Araneae	Arachnida	Arthropoda	Macrofauna	C, D, F, R, V
Xysticus luctator	Xysticus luctator	Xysticus	Thomisidae	Araneae	Arachnida	Arthropoda	Macrofauna	C, Coh, D, F, G, R, V

B : Ban d'Harol, C : Champenoux, Coc : Compiègne chêne, Coh : Compiègne hêtre, D : Darney, F : Fontainebleau, G : Gaillefontaine, Q : Saint-Quirin, R : Reichshoffen, V : Verrières-du-Grobois.

Annexe 2 : Ensemble des taxon de macrofaune identifié via l'approche morphologique sur l'ensemble des sites feuillues du réseux MOS (quatre site de chêne et six sites de hêtre ; n = 210). Chaque échantillon de sols correspond à la somme des individus présent dans trois monolithe de sols de 25 cm de coté et de la litère sus-jacente. B : Ban d'Harol, C : Champenoux, Coc : Compiègne chêne, Coh : Compiègne hêtre, D : Darney, F : Fontainebleau, G : Gaillefontaine, Q : Saint-Quirin, R : Reichshoffen, V : Verrières-du-Grobois.

Meilleurs niveau taxonomique	Espèces	Genre	Famille	Ordre	Classe	Phylum	Mode dalimentation	Site
Abax parallelepipedus	*Abax parallelepipedus*	Abax	Carabidae	Coleoptera	Hexapoda	Arthropoda	Prédateur	Coh, R
Abax parallelus	*Abax parallelus*	Abax	Carabidae	Coleoptera	Hexapoda	Arthropoda	Prédateur	C, D, R, V
Abax sp.		Abax	Carabidae	Coleoptera	Hexapoda	Arthropoda	Prédateur	C, V
Acrotrichinae sp.			Ptiliidae	Coleoptera	Hexapoda	Arthropoda	Phytophage	G
Aegopinella pura	*Aegopinella pura*	Aegopinella	Gastrodontidae	Stylommatophora	Gasteropoda	Mollusca	Omnivore	B, F, G
Agelenidae sp.			Agelenidae	Araneae	Arachnida	Arthropoda	Prédateur	C, Coh, Coc, D, F, G, Q, R, V
Agonum muelleri	*Agonum mueleri*	Agonum	Carabidae	Coleoptera	Hexapoda	Arthropoda	Prédateur	R
Allolobophora chlorotica	*Allolobophora chlorotica*	Allolobophora	Lumbricidae	Haplotaxida	Clitellata	Annelida	Détritivore	Coh, Coc, F
Alopecosa sp.			Alopecosa	Araneae	Arachnida	Arthropoda	Prédateur	B
Amara aenea	*Amara aenea*	Amara	Carabidae	Coleoptera	Hexapoda	Arthropoda	Phytophage	Coh, Coc
Amara communis	*Amara communis*	Amara	Carabidae	Coleoptera	Hexapoda	Arthropoda	Phytophage	F
Amara convexior	*Amara convexior*	Amara	Carabidae	Coleoptera	Hexapoda	Arthropoda	Phytophage	Coh
Amara familiaris	*Amara familiaris*	Amara	Carabidae	Coleoptera	Hexapoda	Arthropoda	Phytophage	Coh, G
Amara sp.		Amara	Carabidae	Coleoptera	Hexapoda	Arthropoda	Phytophage	Coc, D, F, Q, R, V
Andrena morio	*Andrena morio*	Andrena	Andrenidae	Hymenoptera	Hexapoda	Arthropoda	Nectarivore	D
Anomalon sp.		Anomalon	Ichneumonidae	Hymenoptera	Hexapoda	Arthropoda	Nectarivore	C
Antheminia sp.		Antheminia	Pentatomidae	Hemiptera	Hexapoda	Arthropoda	Phytophage	R
Anyphaena sp.			Anyphaena	Araneae	Arachnida	Arthropoda	Prédateur	B
Anyphaenidae sp.			Anyphaena	Araneae	Arachnida	Arthropoda	Prédateur	B, C, R
Apion frumentarium	*Apion frumentarium*	Apion	Brentidae	Coleoptera	Hexapoda	Arthropoda	Phytophage	Coh, Coc, D
Apion sp.		Apion	Brentidae	Coleoptera	Hexapoda	Arthropoda	Phytophage	B, Coh
Aporrectodea longa	*Aporrectodea longa*	Apporectodea	Lumbricidae	Haplotaxida	Clitellata	Annelida	Détritivore	Coh, V
Apostenus fuscus	*Apostenus fuscus*	Apostenus	Liocranidae	Araneae	Arachnida	Arthropoda	Prédateur	Q
Apporectodea caliginosa	*Aporrectodea longa*	Apporectodea	Lumbricidae	Haplotaxida	Clitellata	Annelida	Détritivore	B, C, Coh, Coc, F
Apporectodea rosea	*Aporrectodea longa*	Apporectodea	Lumbricidae	Haplotaxida	Clitellata	Annelida	Détritivore	B, Coh, R
Apterygida media	*Apterygida media*	Apterygida	Forficulidae	Dermaptera	Hexapoda	Arthropoda	Prédateur	B, C, Coc, D, F, Q, R
Araneidae sp.			Araneidae	Araneae	Arachnida	Arthropoda	Prédateur	F
Arion circumscriptus	*Arion circumscriptus*	Arion	Arionidae	Stylommatophora	Gasteropoda	Mollusca	Omnivore	V
Arion sp.		Arion	Arionidae	Stylommatophora	Gasteropoda	Mollusca	Omnivore	B, Coh, Coc, V
Arion subfuscus		Arion	Arionidae	Stylommatophora	Gasteropoda	Mollusca	Omnivore	Coc
Armadillidium vulgare	*Armadillidium vulgare*	Amradillidium	Armadillidiidae	Isopoda	Malacostraca	Arthropoda	Détritivore	Coh, F
Asilidae sp.			Asilidae	Diptera	Hexapoda	Arthropoda	Prédateur	D, V
Athous vittatus	*Athous vittatus*	Athous	Elateridae	Coleoptera	Hexapoda	Arthropoda	Phytophage	B, Q
Badister bullatus	*Badister bullatus*	Badbister	Carabidae	Coleoptera	Hexapoda	Arthropoda	Prédateur	G
Bembidion chalceum	*Bembidion chalceum*	Bembidion	Carabidae	Coleoptera	Hexapoda	Arthropoda	Prédateur	Coc

B : Ban d'Harol, C : Champenoux, Coc : Compiègne chêne, Coh : Compiègne hêtre, D : Darney, F : Fontainebleau, G : Gaillefontaine, Q : Saint-Quirin, R : Reichshoffen, V : Verrières-du-Grobois.

Meilleurs niveau taxonomique	Espèces	Genre	Famille	Ordre	Classe	Phylum	Mode dalimentation	Site
Bembidion sp.		Bembidion	Carabidae	Coleoptera	Hexapoda	Arthropoda	Prédateur	Q
Brachygeophilus truncorum	*Brachygeophilus truncorum*	Geophilus	Geophilidae	Geophilomorpha	Chilopoda	Arthropoda	Prédateur	B, C, Q, R
Bradycellus verbasci	*Bradycellus verbasci*	Bradycellus	Carabidae	Coleoptera	Hexapoda	Arthropoda	Phytophage	Coc
Bruchela sp.		Bruchela	Anthribidea	Coleoptera	Hexapoda	Arthropoda	Phytophage	G
Byturus sp.		Byturus	Byturidae	Coleoptera	Hexapoda	Arthropoda	Phytophage	V
Campodea fragilis	*Campodea fragilis*	Campodea	Campodeidae	Diplura	Hexapoda	Arthropoda	Détritivore	B
Carabus nemoralis	*Carabus nemoralis*	Carabus	Carabidae	Coleoptera	Hexapoda	Arthropoda	Prédateur	B, D, Q, R, V
Catopidae sp.			Leiodidae	Coleoptera	Hexapoda	Arthropoda	Détritivore	Coh
Cepaea hortensis	*Cepaea hortensis*	Cepea	Helicidae	Stylommatophora	Gasteropoda	Mollusca	Omnivore	C, G
Cheiracanthium sp.			Cheiracanthium	Araneae	Arachnida	Arthropoda	Prédateur	Coh, Coc
Chelidurella acanthopygia	*Chelidurella acanthopygia*	Chelidurella	Forficulidae	Dermaptera	Hexapoda	Arthropoda	Prédateur	B
Chironomus sp.		Chirnomus	Chironomidae	Diptera	Hexapoda	Arthropoda	Prédateur	G
Chrysolina sp.		Chrysolina	Chrysomelidae	Coleoptera	Hexapoda	Arthropoda	Phytophage	Q
Chrysomelidae sp.			chrysomelidae	Coleoptera	Hexapoda	Arthropoda	Phytophage	Coh
Chrysopidae sp.			Chrysopidae	Neuroptera	Hexapoda	Arthropoda	Prédateur	Q
Clubionidae sp.			Clubionidae	Araneae	Arachnida	Arthropoda	Prédateur	B
Coelotes sp.		Coelotes	Agelenidae	Araneae	Arachnida	Arthropoda	Prédateur	B, C, Coh, Coc, D, F, G, Q, R, V
Coleoptera sp.				Coleoptera	Hexapoda	Arthropoda	N.A.	B
Crambidae sp.			Crambidae	Lepidoptera	Hexapoda	Arthropoda	Nectarivore	B
Cryptops hortensis	*Cryptops hortensis*	Cryptops	Cryptopidae	Scolopendromorpha	Chilopoda	Arthropoda	Prédateur	B
Curculio sp.		Curculio	Curculionidae	Coleoptera	Hexapoda	Arthropoda	Phytophage	B, C, Coc, D, F, Q, R, V
Curculionoidae sp.			Curculionidae	Coleoptera	Hexapoda	Arthropoda	Phytophage	Q, R
Cychrus attenuatus	*Cychrus attenuatus*	Cychrus	Carabidae	Coleoptera	Hexapoda	Arthropoda	Prédateur	G
Cynipidae sp.			Cynipidae	Hymenoptera	Hexapoda	Arthropoda	Phytophage	Q
Dalopius marginatus	*Dalopius marginatus*	Daplodius	Elateridae	Coleoptera	Hexapoda	Arthropoda	Phytophage	B
Dendrobaena octaedra	*Dendrobaena octaedra*	Dendrobaena	Lumbricidae	Haplotaxida	Clitellata	Annelida	Détritivore	Q
Dendrobaena rubidus	*Dendrobaena rubidus*	Dendrobaena	Lumbricidae	Haplotaxida	Clitellata	Annelida	Détritivore	C, Coh, Coc
Dendroxena quadrimaculata	*Dendroxena quadrimaculata*	Dendroxena	Silphidae	Coleoptera	Hexapoda	Arthropoda	Prédateur	G
Denticollis sp.		Denticollis	Elateridae	Coleoptera	Hexapoda	Arthropoda	Phytophage	C, Coc
Deroceras agreste	*Deroceras agreste*	Derocera	Agriolomacinae	Stylommatophora	Gasteropoda	Mollusca	Omnivore	Q
Derodontidae sp.			Derodontidae	Araneae	Arachnida	Arthropoda	Prédateur	C, Q, V
Diachromus germanus	*Diachromus germanus*	Diachromus	Carabidae	Coleoptera	Hexapoda	Arthropoda	Prédateur	F
Dictynidae sp.			Dictynidae	Araneae	Arachnida	Arthropoda	Prédateur	C, Q, R
Dignathodon microcephalum	*Dignathodon microcephalum*	Dignathodon	Dignathodontidae	Geophilomorpha	Chilopoda	Arthropoda	Prédateur	Coh
Diplura sp.				Diplura	Hexapoda	Arthropoda	Détritivore	C, D, F, R, V
Diptera sp.				Diptera	Hexapoda	Arthropoda		G
Discus rotundatus	*Discus rotundatus*	Discus	Discidae	Stylommatophora	Gasteropoda	Mollusca	Omnivore	C, Coc, R
Drassodes sp.			Drassodes	Araneae	Arachnida	Arthropoda	Prédateur	Coh, Coc, D, F, G, R, V
Dylochoris baccarum	*Dylochoris baccarum*	Dylochoris	Pentatomidae	Hemiptera	Hexapoda	Arthropoda	Phytophage	B
Dysderidae sp.			Dysderidae	Araneae	Arachnida	Arthropoda	Prédateur	G
Ectobius sylvestris	*Ectobius sylvestris*	Ectobius	Ectobiidae	Blattodea	Hexapoda	Arthropoda	Omnivore	C, Coc, F, R, V
Eisenia fetida	*Eisenia fetida*	Eiseniea	Lumbricidae	Haplotaxida	Clitellata	Annelida	Détritivore	Coh
Elateridae sp.			Elateridae	Coleoptera	Hexapoda	Arthropoda	Phytophage	Coc, D
Enoicyla pusilla	*Enoicyla pusilla*	Enoicyla	Limnephilidae	Trichoptera	Hexapoda	Annelida	Prédateur	B, C, Coh, Coc, D, G, Q, R, V

B : Ban d'Harol, C : Champenoux, Coc : Compiègne chêne, Coh : Compiègne hêtre, D : Darney, F : Fontainebleau, G : Gaillefontaine, Q : Saint-Quirin, R : Reichshoffen, V : Verrières-du-Grobois.

Meilleurs niveau taxonomique	Espèces	Genre	Famille	Ordre	Classe	Phylum	Mode dalimentation	Site
Euconulus fulvus	*Euconulus fulvus*	Euconulus	Euconulidae	Stylommatophora	Gasteropoda	Mollusca	Omnivore	D
Eurygeophilus pinguis	*Eurygeophilus pinguis*	Eurygeophilus	Geophilidae	Geophilomorpha	Chilopoda	Arthropoda	Prédateur	Coc
Eusphalerum sp.		Eusphalerum	Staphylinidae	Coleoptera	Hexapoda	Arthropoda	Prédateur	Coh, Coc, G, V
Forficula auricularia	*Forficula auricularia*	Forficula	Forficulidae	Dermaptera	Hexapoda	Arthropoda	Prédateur	B, C, D, Q, R
Forficulidae sp.			Forficulidae	Dermaptera	Hexapoda	Arthropoda	Prédateur	R
Formica sp.		Formica	Formicidae	Hymenoptera	Hexapoda	Arthropoda	Omnivore	G
Formicinae sp.			Formicidae	Hymenoptera	Hexapoda	Arthropoda	Omnivore	Coh
Geophilomorpha sp.				Geophilomorpha	Chilopoda	Arthropoda	Prédateur	Coc
Géophilomorphe juvénile				Geophilomorpha	Chilopoda	Arthropoda	Prédateur	B, C, D, G, Q, R, V
Geophilus carpophagus	*Geophilus carpophagus*	Geophilus	Geophilidae	Geophilomorpha	Chilopoda	Arthropoda	Prédateur	Coh, F, G
Geophilus flavus	*Geophilus flavus*	Geophilus	Geophilidae	Geophilomorpha	Chilopoda	Arthropoda	Prédateur	Coc
Geophilus insculptus	*Geophilus insculptus*	Geophilus	Geophilidae	Geophilomorpha	Chilopoda	Arthropoda	Prédateur	G
Glomerida sp.			Glomeridae	Glomerida	Diplopoda	Arthropoda	Détritivore	B, C, D, F, Q, R, V
Glomeris marginata			Glomeridae	Glomerida	Diplopoda	Arthropoda	Détritivore	Coh, G
Glomeris sp.			Glomeridae	Glomerida	Diplopoda	Arthropoda	Détritivore	C, Coc, D, F, R, V
Glomeris valesiaca			Glomeridae	Glomerida	Diplopoda	Arthropoda	Détritivore	V
Gnaphosidae sp.			Gnaphosidae	Araneae	Arachnida	Arthropoda	Prédateur	F
Gnathomerium inopinatum	*Gnathomerium inopinatum*	Gnathomerium	Geophilidae	Geophilomorpha	Chilopoda	Arthropoda	Prédateur	G, Q, R
Hahnia helveola			Hahniidae	Araneae	Arachnida	Arthropoda	Prédateur	B, C, Q, R, V
Hahnia montana			Hahniidae	Araneae	Arachnida	Arthropoda	Prédateur	B
Hahnia sp.			Hahniidae	Araneae	Arachnida	Arthropoda	Prédateur	Q
Hahniidae sp.			Hahniidae	Araneae	Arachnida	Arthropoda	Prédateur	B, Q
Haplophilus dimidiatus angustus	*Haplophilus dimidiatus angustus*	Haplophilus	Geophilidae	Geophilomorpha	Chilopoda	Arthropoda	Prédateur	D, F, G, Q, R
Haplophilus subterraneus	*Haplophilus subterraneus*	Haplophilus	Geophilidae	Geophilomorpha	Chilopoda	Arthropoda	Prédateur	C, D, F, R, V
Harpalus latus	*Harpalus latus*	Harpalus	Carabidae	Coleoptera	Hexapoda	Arthropoda	Phytophage	C, D
Harpalus sp.		Harpalus	Carabidae	Coleoptera	Hexapoda	Arthropoda	Phytophage	B, Coc
Henia bicarinata	*Henia bicarinata*	Henia	Geophilidae	Geophilomorpha	Chilopoda	Arthropoda	Prédateur	B, C, F, Q, R, V
Hymenoptera sp.				Hymenoptera	Hexapoda	Arthropoda	Phytophage	D, V
Ichneumonidae sp.			Ichneumonidae	Hymenoptera	Hexapoda	Arthropoda	Nectarivore	C, R, V
Isopoda sp.				Isopoda	Diplopoda	Arthropoda	Détritivore	B, Q
Julida sp.				Julida	Diplopoda	Arthropoda	Détritivore	G
Larve Campodéiforme				Coleoptera	Hexapoda	Arthropoda	Prédateur	B, C, Coh, Coc, D, F, G, Q, R, V
Larve Cyclorrhaphe				Diptera	Hexapoda	Arthropoda	Prédateur	C
Larve dAnisopidae			Anisopidae	Diptera	Hexapoda	Arthropoda	Prédateur	Coc, D, F
Larve dApioninae			Brentidae	Coleoptera	Hexapoda	Arthropoda	Phytophage	V
Larve dAsilidae			Asilidae	Diptera	Hexapoda	Arthropoda	Prédateur	Coh, Coc
Larve de Bibionidae			Bibionidae	Diptera	Hexapoda	Arthropoda	Détritivore	B
Larve de Blattodea				Blattodea	Hexapoda	Arthropoda	Omnivore	B, D, G, Q, V
Larve de Carabidae			Carabidae	Coleoptera	Hexapoda	Arthropoda	Phytophage	Coh, Coc, F
Larve de Chironomidae			Chrysomelidae	Coleoptera	Hexapoda	Arthropoda	Prédateur	C, Coc, D

B : Ban d'Harol, C : Champenoux, Coc : Compiègne chêne, Coh : Compiègne hêtre, D : Darney, F : Fontainebleau, G : Gaillefontaine, Q : Saint-Quirin, R : Reichshoffen, V : Verrières-du-Grobois.

Meilleurs niveau taxonomique	Espèces	Genre	Famille	Ordre	Classe	Phylum	Mode dalimentation	Site
Larve de Chrysomelidae			Chrysomelidae	Coleoptera	Hexapoda	Arthropoda	Phytophage	F
Larve de Cicadellidae			Cicadellidae	Hemiptera	Hexapoda	Arthropoda	Phytophage	B, Q
Larve de Curculionidae			Curculionidae	Coleoptera	Hexapoda	Arthropoda	Phytophage	B, Coc, G
Larve de Diptera				Diptera	Hexapoda	Arthropoda	Phytophage	B, Coc, D, F, R, V
Larve de Faniidae			Fanniidae	Diptera	Hexapoda	Arthropoda	Prédateur	B, C, Coh, Coc, F, G, Q, R, V
Larve de Lepidoptera				Lepidoptera	Hexapoda	Arthropoda	Phytophage	B, G
Larve de Muscidae			Muscidae	Diptera	Hexapoda	Arthropoda	Prédateur	B
Larve de Mycetophilidae			Mycetophilidae	Diptera	Hexapoda	Arthropoda	Mycophage	B, C, Coh, D, F, R, V
Larve de Psilidae			Psilidae	Diptera	Hexapoda	Arthropoda	Prédateur	B, Coh, R
Larve de Rhagionidae			Rhagionidae	Diptera	Hexapoda	Arthropoda	Prédateur	B, C, Q, R
Larve de Scarabeoidea				Coleoptera	Hexapoda	Arthropoda	Phytophage	Q
Larve de Scatopsidae			Scatopsidae	Diptera	Hexapoda	Arthropoda	Détritivore	C, Coh, Coc, D, F, Q, R, V
Larve de Silphidae			Silphidae	Coleoptera	Hexapoda	Arthropoda	Phytophage	Coh, Coc, D, F, R
Larve de Staphylinidae			Staphylinidae	Coleoptera	Hexapoda	Arthropoda	Prédateur	Coh, Coc, F
Larve de Tabanidae			Tabanidae	Diptera	Hexapoda	Arthropoda	Prédateur	Coc
Larve de Tenebrionidae			Tenebrionidae	Coleoptera	Hexapoda	Arthropoda	Phytophage	B, C, Coh, Coc, D, F, G, Q, R, V
Larve de Tipulidae			Tipulidae	Diptera	Hexapoda	Arthropoda	Phytophage	B, C, Q
Larve de Trechidae			Carabidae	Coleoptera	Hexapoda	Arthropoda	Phytophage	C, D, F, Q, R
Larve dElateridae			Elateridae	Coleoptera	Hexapoda	Arthropoda	Phytophage	C, G, Q, R, V
Larve dHymenoptera				Hymenoptera	Hexapoda	Arthropoda	Phytophage	Coh
Larve dOncodidae			Oncodidae	Diptera	Hexapoda	Arthropoda	Prédateur	B, C, Coh, Coc, D, F, G, Q, R, V
Larve Nématocère				Diptera	Hexapoda	Arthropoda	Prédateur	G
Lehmannia marginata	*Lehmannia marginata*	Lehmannia	Limacidae	Stylommatophora	Gasteropoda	Arthropoda	Omnivore	Coc, F
Leiobunum sp.		Leiobunum	Sclerosomotidae	Opiliones	Arachnida	Arthropoda	Prédateur	C, G, Q
Lepidoptera sp.				Lepidoptera	Hexapoda	Arthropoda	Phytophage	B
Leptanillinae sp.			Formicidae	Hymenoptera	Hexapoda	Arthropoda	Omnivore	F
Leptothorax communis	*Leptothorax communis*	Lepthophorax	Formicidae	Hymenoptera	Hexapoda	Arthropoda	Omnivore	V
Leptothorax muscorum	*Leptothorax muscorum*	Lepthophorax	Formicidae	Hymenoptera	Hexapoda	Arthropoda	Omnivore	Coc, D, F
Leptothorax sp.		Lepthophorax	Formicidae	Hymenoptera	Hexapoda	Arthropoda	Omnivore	C
Lesteva sp.		Lesteva	Staphylinidae	Coleoptera	Hexapoda	Arthropoda	Phytophage	B, C, Q, R, V
Ligidium hypnorum	*Ligidium hypnorum*	Ligiumium	Ligiidae	Isopoda	Malacostraca	Arthropoda	Détritivore	C, Coh
Limax tenellus	*Limax tenellus*	Malacolimax	Limacidae	Stylommatophora	Gasteropoda	Mollusca	Omnivore	Coh
Linyphiidae sp.			Linyphiidae	Araneae	Arachnida	Arthropoda	Prédateur	G, V
Liocranidae sp.			Liocranidae	Araneae	Arachnida	Arthropoda	Prédateur	Q
Lithobie juvénile			Lithobiidae	Lithobiomorpha	Chilopoda	Arthropoda	Prédateur	G
Lithobiomorpha sp.			Lithobiidae	Lithobiomorpha	Chilopoda	Arthropoda	Prédateur	C, Coh, Coc, D, F, Q, R, V
Lithobius agilis	*Lithobius agilis*	Lithobius	Lithobiidae	Lithobiomorpha	Chilopoda	Arthropoda	Prédateur	B, C, D, F, Q, R, V
Lithobius allotyphlus	*Lithobius allotyphlus*	Lithobius	Lithobiidae	Lithobiomorpha	Chilopoda	Arthropoda	Prédateur	B, C, V
Lithobius borealis	*Lithobius borealis*	Lithobius	Lithobiidae	Lithobiomorpha	Chilopoda	Arthropoda	Prédateur	C, D, V
Lithobius calcaratus	*Lithobius calcaratus*	Lithobius	Lithobiidae	Lithobiomorpha	Chilopoda	Arthropoda	Prédateur	F

B : Ban d'Harol, C : Champenoux, Coc : Compiègne chêne, Coh : Compiègne hêtre, D : Darney, F : Fontainebleau, G : Gaillefontaine, Q : Saint-Quirin, R : Reichshoffen, V : Verrières-du-Grobois.

Meilleurs niveau taxonomique	Espèces	Genre	Famille	Ordre	Classe	Phylum	Mode dalimentation	Site
Lithobius castaneus	*Lithobius castaneus*	Lithobius	Lithobiidae	Lithobiomorpha	Chilopoda	Arthropoda	Prédateur	B, C, Coh, Coc, D, F, G, Q, V
Lithobius crassipes	*Lithobius crassipes*	Lithobius	Lithobiidae	Lithobiomorpha	Chilopoda	Arthropoda	Prédateur	Coh, F, V
Lithobius curtipes	*Lithobius curtipes*	Lithobius	Lithobiidae	Lithobiomorpha	Chilopoda	Arthropoda	Prédateur	Coc, D, F, Q, V
Lithobius duboscqui	*Lithobius duboscqui*	Lithobius	Lithobiidae	Lithobiomorpha	Chilopoda	Arthropoda	Prédateur	B, G, Q, V
Lithobius erythrocephalus	*Lithobius erythrocephalus*	Lithobius	Lithobiidae	Lithobiomorpha	Chilopoda	Arthropoda	Prédateur	G
Lithobius forficatus	*Lithobius forficatus*	Lithobius	Lithobiidae	Lithobiomorpha	Chilopoda	Arthropoda	Prédateur	B, D, F
Lithobius macilentus	*Lithobius macilentus*	Lithobius	Lithobiidae	Lithobiomorpha	Chilopoda	Arthropoda	Prédateur	D
Lithobius microps	*Lithobius microps*	Lithobius	Lithobiidae	Lithobiomorpha	Chilopoda	Arthropoda	Prédateur	Coc, D, F, G, V
Lithobius muticus	*Lithobius muticus*	Lithobius	Lithobiidae	Lithobiomorpha	Chilopoda	Arthropoda	Prédateur	G
Lithobius nicoeensis	*Lithobius nicoeensis*	Lithobius	Lithobiidae	Lithobiomorpha	Chilopoda	Arthropoda	Prédateur	B, Coh, F, G, V
Lithobius pilicornis	*Lithobius pilicornis*	Lithobius	Lithobiidae	Lithobiomorpha	Chilopoda	Arthropoda	Prédateur	Coh, Coc, G
Lithobius pusillus	*Lithobius pusillus*	Lithobius	Lithobiidae	Lithobiomorpha	Chilopoda	Arthropoda	Prédateur	B, C, D
Lithobius s. occidentalis	*Lithobius s. occidentalis*	Lithobius	Lithobiidae	Lithobiomorpha	Chilopoda	Arthropoda	Prédateur	F
Lithobius sp.		Lithobius	Lithobiidae	Lithobiomorpha	Chilopoda	Arthropoda	Prédateur	F, V
Lithobius speluncarum	*Lithobius speluncarum*	Lithobius	Lithobiidae	Lithobiomorpha	Chilopoda	Arthropoda	Prédateur	F
Lithobius tenebrosus	*Lithobius tenebrosus*	Lithobius	Lithobiidae	Lithobiomorpha	Chilopoda	Arthropoda	Prédateur	Coh, Coc, D, F, V
Lithobius tricuspis	*Lithobius tricuspis*	Lithobius	Lithobiidae	Lithobiomorpha	Chilopoda	Arthropoda	Prédateur	F
Lithobius tricuspis mononyx	*Lithobius tricuspis mononyx*	Lithobius	Lithobiidae	Lithobiomorpha	Chilopoda	Arthropoda	Prédateur	Coh
Loricera pilicornis	*Loricera pilicornis*	Loricera	Carabidae	Coleoptera	Hexapoda	Arthropoda	Prédateur	B, C, Coc, D
Lumbricus castaneus	*Lumbricus castaneus*	Lumbricus	Lumbricidae	Haplotaxida	Clitellata	Annelida	Détritivore	D
Lumbricus rubellus	*Lumbricus rubellus*	Lumbricus	Lumbricidae	Haplotaxida	Clitellata	Annelida	Détritivore	G
Lumbricus rubellus	*Lumbricus rubellus*	Lumbricus	Lumbricidae	Haplotaxida	Clitellata	Annelida	Détritivore	C, Coh, F, G, V
Lumbricus terrestris	*Lumbricus terrestris*	Lumbricus	Lumbricidae	Haplotaxida	Clitellata	Annelida	Détritivore	B, C, Coh, D, G, Q, R, V
Lycosidae sp.			Lycosidae	Araneae	Arachnida	Arthropoda	Prédateur	G
Melanotus vilosus	*Melanotus vilosus*	Melatonus	Elateridae	Coleoptera	Hexapoda	Arthropoda	Phytophage	B, V
Metidae sp.			Lycosidae	Araneae	Arachnida	Arthropoda	Prédateur	C, Coh, Coc, D, F, Q, R, V
Muscidae sp.			Muscidae	Diptera	Hexapoda	Arthropoda	Omnivore	Coh
Nabis sp.		Nabis	Nabidae	Hemiptera	Hexapoda	Arthropoda	Phytophage	Coh, G
Neon sp.		Neon	Salticidae	Araneae	Arachnida	Arthropoda	Prédateur	Q
Nesticidae sp.			Nesticidae	Araneae	Arachnida	Arthropoda	Prédateur	Coh
Notiophilus rufipes	*Notiophilus rufipes*	Notiophilus	Carabidae	Coleoptera	Hexapoda	Arthropoda	Prédateur	B, Q
Notiophilus sp.		Notiophilus	Carabidae	Coleoptera	Hexapoda	Arthropoda	Prédateur	Coh, G
Octolasion cyaneum	*Octolasion cyaneum*	Octolasion	Lumbricidae	Haplotaxida	Clitellata	Annelida	Détritivore	Coh
Octolasion lacteum	*Ocydromus deletus*	Octolasion	Lumbricidae	Haplotaxida	Clitellata	Annelida	Détritivore	C
Ocydromus deletus	*Ocydromus latinus*	Ocydromus	Carabidae	Coleoptera	Hexapoda	Arthropoda	Prédateur	Coh, Coc
Ocydromus latinus	*Ocydromus latinus*	Ocydromus	Carabidae	Coleoptera	Hexapoda	Arthropoda	Prédateur	G
Ocypus olens	*Ocypus olens*	Ocypus	Staphylinidae	Coleoptera	Hexapoda	Arthropoda	Prédateur	D
Onaphosidae sp.			Onaphosidae	Araneae	Arachnida	Arthropoda	Prédateur	Coc
Oniscus asellus	*Oniscus asellus*	Oniscus	Oniscidea	Isopoda	Malacostraca	Arthropoda	Détritivore	G
Opiliones sp.				Opiliones	Arachnida	Arthropoda	Prédateur	Coh
Oritoniscus flavus	*Oritoniscus flavus*	Oritoniscus	Trichoniscidae	Isopoda	Malacostraca	Arthropoda	Détritivore	B, Coh, Coc, F, G
Oulema lichenis	*Oulema lichenis*	Oulema	Chrysomelidae	Coleoptera	Hexapoda	Arthropoda	Phytophage	B, C, Coh, D, F, G, R
Oxychilus alliarius	*Oxychilus alliarius*	Oxychilus	Oxychikidae	Stylommatophora	Gasteropoda	Mollusca	Omnivore	Coc, F, G, R, V
Oxyopidae sp.			Oxyopidae	Araneae	Arachnida	Arthropoda	Prédateur	G
Pachymerium ferrugineum	*Pachymerium ferrugineum*	Pachymerium	Geophilidae	Geophilomorpha	Chilopoda	Arthropoda	Prédateur	Coh
Palomena prasina	*Palomena prasina*	Palomena	Pentatomidae	Hemiptera	Hexapoda	Arthropoda	Phytophage	D

B : Ban d'Harol, C : Champenoux, Coc : Compiègne chêne, Coh : Compiègne hêtre, D : Darney, F : Fontainebleau, G : Gaillefontaine, Q : Saint-Quirin, R : Reichshoffen, V : Verrières-du-Grobois.

Meilleurs niveau taxonomique	Espèces	Genre	Famille	Ordre	Classe	Phylum	Mode dalimentation	Site
Pardosa sp.		Pardosa	Lycosidae	Araneae	Arachnida	Arthropoda	Prédateur	B, R
Patrobus atrorufus	*Patrobus atrorufus*	Patrobus	Carabidae	Coleoptera	Hexapoda	Arthropoda	Prédateur	C, Coc
Perpolita hammonis	*Perpolita hammonis*	Perpoplita	Gastrodontidae	Stylommatophora	Gasteropoda	Mollusca	Omnivore	Q
Philonthus atratus	*Philonthus atratus*	Philonthus	Staphylinidae	Coleoptera	Hexapoda	Arthropoda	Prédateur	G
Philonthus carbonarius	*Philonthus carbonarius*	Philonthus	Staphylinidae	Coleoptera	Hexapoda	Arthropoda	Prédateur	Coh, Coc, F, G
Philonthus cognatus	*Philonthus cognatus*	Philonthus	Staphylinidae	Coleoptera	Hexapoda	Arthropoda	Prédateur	C, R
Philonthus decorus	*Philonthus decorus*	Philonthus	Staphylinidae	Coleoptera	Hexapoda	Arthropoda	Prédateur	G
Philonthus fimetarius	*Philonthus fimetarius*	Philonthus	Staphylinidae	Coleoptera	Hexapoda	Arthropoda	Prédateur	G
Philonthus sordidus	*Philonthus sordidus*	Philonthus	Staphylinidae	Coleoptera	Hexapoda	Arthropoda	Prédateur	G
Philonthus sp.		Philonthus	Staphylinidae	Coleoptera	Hexapoda	Arthropoda	Prédateur	Coh, Coc, G
Philonthus splendens	*Philonthus splendens*	Philonthus	Staphylinidae	Coleoptera	Hexapoda	Arthropoda	Prédateur	G
Philoscia muscorum	*Philoscia muscorum*	Philoscia	Philosciidae	Isopoda	Malacostraca	Arthropoda	Détritivore	B, Coc, F, Q, R
Pholidoptera griseopaptera	*Pholidoptera griseopaptera*	Pholidoptera	Tettigoniinae	Orthptera	Hexapoda	Arthropoda	Prédateur	G
Phrurolithus sp.		Phrurolithus	Phrurolithidae	Araneae	Arachnida	Arthropoda	Prédateur	Coh, Coc, F, G, R
Phyllobius sp.		Phyllobius	Curculionidae	Coleoptera	Hexapoda	Arthropoda	Phytophage	D
Phyllodromica maculata	*Phyllodromica maculata*	Phyllodromica	Ectobiidae	Blattodea	Hexapoda	Arthropoda	Omnivore	B
Pisauridae sp.			Pisauridae	Araneae	Arachnida	Arthropoda	Prédateur	B, Coh, Coc, D, F, Q, R, V
Platycerus caraboides	*Platycerus caraboides*	Platycerus	Lucanidae	Coleoptera	Hexapoda	Arthropoda	Phytophage	Coh
Poecilus cupreus	*Poecilus cupreus*	Poecilus	Carabidae	Coleoptera	Hexapoda	Arthropoda	Prédateur	Coc
Poecilus versicolor	*Poecilus versicolor*	Poecilus	Carabidae	Coleoptera	Hexapoda	Arthropoda	Prédateur	D
Polydesmida sp.				Polydesmida	Diplopoda	Arthropoda	Détritivore	Coh, G
Polydesmidae sp.				Polydesmida	Diplopoda	Arthropoda	Détritivore	F
Porcellio laevis	*Porcellio laevis*	Porcellio	Porcellionidae	Isopoda	Malacostraca	Arthropoda	Détritivore	Coh, Coc, R
Porcellio spinicornis	*Porcellio spinicornis*	Porcellio	Porcellionidae	Isopoda	Malacostraca	Arthropoda	Détritivore	F
Porcellionides cingendus	*Porcellionides cingendus*	Porcellio	Porcellionidae	Isopoda	Malacostraca	Arthropoda	Détritivore	F
Porcellionides pruinosus	*Porcellionides pruinosus*	Porcellio	Porcellionidae	Isopoda	Malacostraca	Arthropoda	Détritivore	F
Proteinus sp.		Porcellio	Porcellionidae	Isopoda	Malacostraca	Arthropoda	Prédateur	Coc
Pseudoophonus rufipes	*Pseudoophonus rufipes*	Pseudoophonus	Carabidae	Coleoptera	Hexapoda	Arthropoda	Prédateur	Coc
Pterostichus cupreus	*Pterostichus cupreus*	Pterostichus	carabidae	Coleoptera	Hexapoda	Arthropoda	Prédateur	C, G
Pterostichus diligens	*Pterostichus diligens*	Pterostichus	carabidae	Coleoptera	Hexapoda	Arthropoda	Prédateur	G
Pterostichus macer	*Pterostichus macer*	Pterostichus	carabidae	Coleoptera	Hexapoda	Arthropoda	Prédateur	G
Pterostichus madidus	*Pterostichus madidus*	Pterostichus	carabidae	Coleoptera	Hexapoda	Arthropoda	Prédateur	Coh, G
Pterostichus ovoïdeus	*Pterostichus ovoïdeus*	Pterostichus	carabidae	Coleoptera	Hexapoda	Arthropoda	Prédateur	G
Pyramica sp.			Formicidae	Hymenoptera	Hexapoda	Arthropoda	Omnivore	Coh
Rhagionidae sp.			Rhagionidae	Diptera	Hexapoda	Arthropoda	Prédateur	Coh, G
Rhynchaenus fagi	*Orchestes fagi*	Orchestes	Curculionidae	Coleoptera	Hexapoda	Arthropoda	Phytophage	R
Salticidae sp.			Salticidae	Araneae	Arachnida	Arthropoda	Prédateur	C, Coc, D, F, G, V
Satchellius mammalis	*Sphaeridium scarabaeoides*	Sphaeridium	Hydrophilidae	Coleoptera	Hexapoda	Arthropoda	Détritivore	V
Schendyla nemorensis	*Schendyla nemorensis*	Schenydela	Schenydylidae	Geophilomorpha	Chilopoda	Arthropoda	Prédateur	C, Q, R, V
Sciaridae sp.			Sciaridae	Diptera	Hexapoda	Arthropoda	Prédateur	Coh, V
Scolopendromorpha sp.				Scolopendromorpha	Chilopoda	Arthropoda	Prédateur	C, G
Scolytinae sp.			Curculionidae	Coleoptera	Hexapoda	Arthropoda	Phytophage	G
Silphidae sp.			Silphidae	Coleoptera	Hexapoda	Arthropoda	Nécrophage	B, C, Coc, Q, R
Sirex sp.		Sirex	Sciridae	Hymenoptera	Hexapoda	Arthropoda	Phytophage	Q, R
Sphaeridium scarabaeoides	*Sphaeridium scarabaeoides*	Sphaeridium	Hydrophilidae	Coleoptera	Hexapoda	Arthropoda	Détritivore	B, Q, R

B : Ban d'Harol, C : Champenoux, Coc : Compiègne chêne, Coh : Compiègne hêtre, D : Darney, F : Fontainebleau, G : Gaillefontaine, Q : Saint-Quirin, R : Reichshoffen, V : Verrières-du-Grobois.

Meilleurs niveau taxonomique	Espèces	Genre	Famille	Ordre	Classe	Phylum	Mode dalimentation	Site
Stenamma sp.		Stenamma	Formicidae	Hymenoptera	Hexapoda	Arthropoda	Omnivore	D
Stenus sp.		Stenus	Staphylinidae	Coleoptera	Hexapoda	Arthropoda	Prédateur	G
Stygnocoris sp.		Stygnocoris	Lygaeidae	Hemiptera	Hexapoda	Arthropoda	Phytophage	Coh
Symphita sp.				Hymenoptera	Hexapoda	Arthropoda	Phytophage	B, C, Coc, D, F, Q, R, V
Tachyporus obtusus	*Tachyporus obtusus*	Tachyporus	Staphylinidae	Coleoptera	Hexapoda	Arthropoda	Prédateur	Q
Tegenaria sp.		Tegenaria	Agelenidae	Araneae	Arachnida	Arthropoda	Prédateur	B
Tetragnathidae sp.		Tetragnathidae	Agelenidae	Araneae	Arachnida	Arthropoda	Prédateur	G
Tetramonium sp.		Tetramorium	Formicidae	Hymenoptera	Hexapoda	Arthropoda	Omnivore	B
Theridiidae sp.			Theridiidae	Araneae	Arachnida	Arthropoda	Prédateur	G
Thomisidae sp.			Thomisidae	Araneae	Arachnida	Arthropoda	Prédateur	C
Tipulidae sp.			Tipulidae	Diptera	Hexapoda	Arthropoda	Prédateur	Coc
Trichoniscus pusillus	*Trichoniscus pusillus*	Trichoniscus	Trichoniscidae	Isopoda	Malacostraca	Arthropoda	Détritivore	C, Coh, Coc, D, F, Q, R, V
Ver de terre juvénile			Lumbricidae	Haplotaxida	Clitellata	Annelida	Détritivore	B, C, Q, R
Vitrina pellucida	*Vitrina pellucida*	Vitrina	Vittrinidae	Stylommatophora	Gasteropoda	Mollusca	Omnivore	Coh, Coc, F, G, V
Xantholinus sp.		Xantholinus	Staphylinidae	Coleoptera	Hexapoda	Arthropoda	Prédateur	B, C, Coh, Coc, D, F, G, Q, R, V
Xysticus sp.		Xysticus	Thomisidae	Araneae	Arachnida	Arthropoda	Prédateur	B
Zoridae sp.			Miturgidae	Araneae	Arachnida	Arthropoda	Prédateur	B, C, Coh, Coc, D, F, G, R, V

B : Ban d'Harol, C : Champenoux, Coc : Compiègne chêne, Coh : Compiègne hêtre, D : Darney, F : Fontainebleau, G : Gaillefontaine, Q : Saint-Quirin, R : Reichshoffen, V : Verrières-du-Grobois.

Abstract

In the current contextof energetic transition, public policies commit to reduce fossil fuel consumption and develop renewable energies in order to reduce CO_2 emission. Woody biomass can be one of the solutions in order to increase the share of renewable energu ressources in energetic mix. In order to increase woody biomass production, an export of logging residues (under 7 cm of diameter) is investigated. Furthermore, in order to offset th export of organic matter with logging residue, mineral compensation by wood ash application is investigated. Nevertheless, the effect of such management practices on temperate forest ecosystem were understudied. The aims of this thesis were to study the impact of logging residues management intensity and wood ash offset on soil biota and to investigate potential bioindicators of disturbance led by these practices.

First, the study on macrofauna and mesofauna at various scales (regional then northen French) highlited the importance of tree species (oak or beech) the response of soil biota to logging residue export. Furthermore, this first part showed a strong negative impact on the whole soil community when logging residues and litter were exported and wood ash application did not compensate the impacts of logging residues export on macro and mesofauna.

Second, a mesocosm study with a cross-gradient of logging residue and wood ash input highlighted the importance of mineral fertility in the response of soil-plant interface. In neutral soil, logging residue export or wood ash application did not impact soil-plant interface, conversely to acidic soil. Furthermore, in acidic soil, a strong structural disturbance of microfloral assemblage was showed when logging residue and wood ash were added together.

Third, this thesis highlighted Litobiomorpha and Geophilomorpha orders as potential sources of bioindicators of disturbance of trophic networks in logging residue export and wood ash offset context of forest management practices

Keywords: Logging residue export, wood ash offset, bioindication, metabarcoding, soil fauna

Résumé

Dans le contexte énergétique actuel, les pouvoirs publics s'engagent à réduire la consommation des énergies fossiles et à développer le marché des énergies renouvelables afin de diminuer les émissions de CO_2 et de faire face à la raréfaction des sources d'énergie fossile. La demande en bois-énergie, notamment de plaquettes forestières, est appelée à s'accroître dans les années à venir. Afin d'augmenter la production forestière une exploitation des résidus de coupe de diamètre inférieur à 7 cm, appelés rémanents forestiers, est envisagée. De plus, pour compenser la perte de matière organique exportée avec les rémanents, une compensation minérale sous forme de cendres provenant des chaufferies est envisagée. Cependant, l'impact de telles pratiques de gestion sur les écosystèmes forestiers tempérés ne sont que très peu étudiés. Les objectifs de cette thèse étaient donc d'étudier l'impact d'un export des rémanents forestiers et d'une compensation par les cendres sur la biocénose du sol à différentes échelles et de tenter d'identifier des indicateurs biologiques pouvant mettre en lumière les perturbations de l'écosystème créées par ces gestions.

Dans un premier temps, l'étude de la macrofaune et de la mésofaune du sol à une échelle régionale puis nationale a permis de mettre en avant l'importance de l'essence dominante (hêtre ou chêne) dans la réponse du macrofaune à l'export de rémanents. Cette partie a aussi montré que l'export de la totalité des rémanents et de la litière a un impact négatif sur toute la communauté de la faune du sol et que l'apport de cendres ne compensait pas, voire aggravait, l'effet de l'export de rémanents.

Dans un second temps, une étude en mésocosme d'un double gradient de quantité de rémanents et de cendres a mis en avant l'importance de la fertilité minérale du sol dans la réponse de l'interface sol-végétation. Dans un sol neutre, l'export des rémanents ou l'apport de cendres ne présentait pas d'impact sur l'interface sol-plante au contraire du sol acide. De plus, dans le sol acide, une importante modification structurelle de la communauté microbienne a été mise en avant lors du mélange entre les rémanents et les cendres.

Pour finir cette étude a permis de mettre en lumière les ordres des Lithobiomopha et des Geophilomorpha comme potentielles sources de bioindicateurs des perturbations des réseaux trophiques dans le cadre d'une gestion des rémanents ou d'un apport de cendres

Mots clefs : Export des rémanents, compensation par les cendres, bioindications, metabarcoding, faune du sol.