

Conception de mésocosmes édaphiques artificiels (MEA) pour expérimentations écologiques en milieu naturel

Marion Walbott¹, Ludovic Lacombe¹, Frédéric Bernier², Emmanuel Corcket¹

Résumé. Lors d'expérimentations *in situ*, nombreux sont les facteurs biotiques et abiotiques non contrôlés susceptibles d'altérer et de biaiser une manipulation. Nous avons conçu et utilisé des mésocosmes, milieux confinés semi-contrôlés, afin de pouvoir s'affranchir de la variabilité édaphique stationnelle, pouvant être considérable en milieux naturels. Ces mésocosmes édaphiques, percés et constitués d'un sol standard à plusieurs horizons, sont directement déposés sur le terrain afin de permettre le suivi de phytomètres durant plusieurs années. Ce système a été appliqué à l'étude de la régénération (germination, survie et croissance) du hêtre (*Fagus sylvatica*) pendant deux ans, en réponse au micro-environnement généré par la canopée forestière à l'échelle d'un paysage.

Mots clés : mésocosmes, sol standardisé, expérimentation, végétal, *in situ*

Abstract. During *in situ* experimentations, a lot of non-controlled biotic and abiotic factors are met and they may alter or distort an experimentation. We have developed and used experimental devices, semi-controlled confined surroundings, in order to control stationnal edaphic variations, which can be huge in natural surroundings. These edaphic experimental devices are drilled and made with standard ground with different horizons. They have been placed directly in the fields to follow phytometers for several years. This system has been implemented to regeneration (germination, survival and growing) of the beech (*Fagus sylvatica*) for two years, in response to micro-environment generated by the forest canopy at a landscape scale/measure.

Keywords : experimental device, standardized ground, experimentation, plant, *in situ*

Introduction

En laboratoire, les expérimentations en conditions contrôlées permettent de réaliser des tests facilement comparables et interprétables grâce à des méthodes standardisées. Néanmoins, il reste très difficile d'en faire émaner des extrapolations ou des interprétations valables en milieux naturels du fait de la simplification des expérimentations par rapport aux conditions biotiques et abiotiques hautement complexes dans l'environnement (Geffard et al., 2010). L'utilisation d'expérimentations *in situ* semble être un atout majeur dans la compréhension de processus écologiques, mais la difficulté d'interprétation des facteurs entrant en jeu dans les réponses observées n'est pas des moindres, par la difficulté à isoler des facteurs écologiques covariants. L'utilisation de microcosmes (dont Fraser et Keddy (1997) donnent une définition très large) ou de mésocosmes devient ainsi un bon compromis et une méthode intéressante pour l'analyse d'expérimentations écologiques en milieu naturel. Définis comme des écosystèmes en modèle réduit selon Pichon et Klumpp (2006), nous considérons ici un mésocosme comme un milieu confiné semi-contrôlé à l'échelle du m², disposé directement sur les sites d'études, dont l'intérêt majeur en écologie expérimentale est de pouvoir contrôler, isoler ou dissocier certains facteurs biotiques et/ou abiotiques. De même, le dépôt temporaire de ces « milieux d'étude portatifs » permet de limiter la destruction ou la perturbation des sites et de faciliter les manipulations.

¹ INRA, Université de Bordeaux, UMR BIOGECO, F-33610 Cestas, emmanuel.corcket@u-bordeaux.fr

² Unité Expérimentale Forêt Pierroton, F-33610 Cestas

Le Cahier des Techniques de l'Inra 2019 (96)

Au niveau des sols, nous distinguerons ici trois grands types de mésocosmes, impliquant trois types de substrats :

- les mésocosmes édaphiques naturels (MEN), qui sont en fait des monolithes de sols transposés sans être déstructurés à des fins d'expérimentations (Pichon et Krupp, 2006). Des monolithes issus d'un même milieu par excavation peuvent ainsi être disposés dans différents environnements et correspondre à une standardisation des conditions édaphiques dans ces environnements ;
- les mésocosmes édaphiques artificiels (MEA), façonnés par l'expérimentateur, mais dont le substrat inclut une proportion de sol naturel, que ce soit au niveau de l'humus (horizons O), des horizons organo-minéraux (A) ou minéraux (Walbott, 2018). Ce type de mésocosme garde un certain lien structurel et/ou fonctionnel avec le sol d'origine ;
- les mésocosmes édaphiques synthétiques (MES), dans lesquels le substrat est totalement fabriqué par l'opérateur à partir de matériaux non édaphiques (sable de carrière, billes d'argiles, compost...) ou à partir d'anthrosols.

L'approche par mésocosmes édaphiques artificiels a été appliquée à l'étude de la dynamique de régénération forestière du hêtre (*Fagus sylvatica*) en marge sud-ouest de son aire de distribution à l'échelle du paysage (Walbott, 2018) et elle est actuellement développée dans une expérimentation à l'échelle nationale (thèse de L. Lacombe). Plus particulièrement, l'utilisation de mésocosmes nous a permis de suivre la germination et la croissance de plantules de hêtre pendant deux ans (octobre 2016-2018) grâce à une standardisation du sol limitant les différences liées aux variations édaphiques, sous différentes modalités de canopées forestières et dans trois contextes géomorphologiques.

Nous nous proposons ici de présenter le protocole de conception et d'installation de ces mésocosmes édaphiques qui peut être adapté à une large gamme d'expérimentations écologiques en milieu naturel.

Les principes d'un ME sont les suivants :

- standardiser et contrôler les facteurs biologiques et physico-chimiques du sol, par la construction d'un sol standardisé partiellement issu de sols naturels ;
- être transportable et transposable sur le terrain dans différents types de milieux, correspondant à des conditions écosystémiques et/ou géographiques différentes ;
- pouvoir accueillir ou être en interaction avec des organismes (plantes, animaux, champignons) qui constituent la base fonctionnelle du « mésocosystème », ou qui constituent la variable de réponse à des processus écologiques testés lors de l'expérimentation (notion de phytomètre pour les plantes).

Un exemple de développement de MEA, directement applicable, est détaillé par la suite et peut servir de base à des développements ultérieurs.

Matériels et méthodes

Conception

Contenant et reconstitution du sol

Pour notre étude, nous avons utilisé des bacs en plastique superposables d'une dimension de L 55 x P 35 x H 24,5 cm (50 L) comme mésocosme. À une hauteur de 4 cm au-dessus du fond, on perce chaque côté de trois trous d'un diamètre de 5 mm. Ceci permet de drainer les bacs en cas de forte pluie, mais également de créer une petite réserve d'eau écrétant les assèchements de sols consécutifs au faible volume de sol contenu dans le mésocosme. Chaque unité expérimentale peut être composée d'un ou plusieurs bacs.

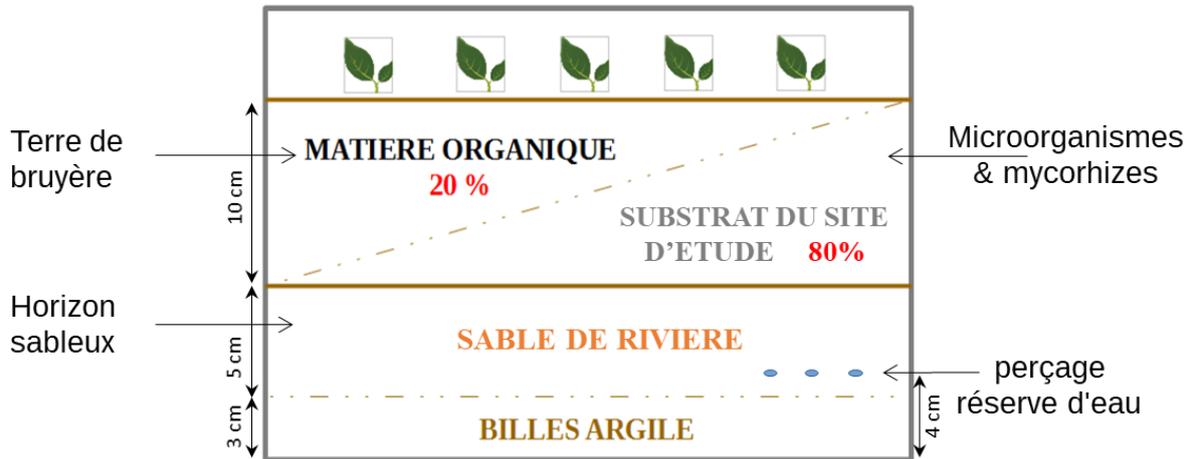


Figure 1. Schéma de la composition du sol standardisé

Plusieurs couches de matériaux (ou horizons) ont été déposées successivement dans les bacs (Figure 1). Dans le fond, on a déposé une couche de 3 cm de billes d'argile afin de garder un peu d'humidité (texture argileuse) et de créer un drain (billes). Ensuite, on a déposé une couche de 5 cm de sable de rivière afin de créer un horizon sableux communément observé dans notre site d'étude (Landes de Gascogne, Nouvelle-Aquitaine), mais également d'apporter un peu de profondeur avec un substrat standard facile à obtenir et à manipuler. Ce substrat sableux est particulièrement adapté à la manipulation végétale et notamment à la manipulation de biomasses racinaires en fin d'expérimentation. Enfin, un mélange en bétonnière entre 20 % de matière organique et 80 % du substrat du site d'étude a été préparé. Dix centimètres de ce mélange a été déposé en surface, reconstituant un horizon organominéral incluant les micro-organismes et mycorhizes des sols d'origine (Figure 2). Dans notre cas, nous avons utilisé un mélange de terre de bruyère comme matière organique afin d'enrichir légèrement notre substrat tout en évitant la fonte des semis de hêtre (particulièrement importante sur des sols riches en matières organiques et surtout en matières azotées), ainsi que du sable naturel non autoclavé (prélevé sur le site d'étude) contenant les micro-organismes et mycorhizes nécessaires au bon développement des plantules. Attention néanmoins lors du prélèvement du substrat *in situ*, il est important d'exclure la litière sur les premiers



centimètres ainsi que de ne prélever que le premier horizon organominéral sur les 30 premiers centimètres.

Figure 2. Confection des mésocosmes (crédit photo Lacombe et Walbott).

Mise en place

Le poids d'un bac étant d'environ 40 kg, l'utilisation d'une claie de portage type « brancard » est vivement recommandée pour le transport sur les différents sites d'études (**Figure 3**). Afin de pouvoir circuler plus facilement sur le terrain, le brancard doit être conçu de sorte à bloquer les mouvements du bac grâce à des cales de chaque côté.

Figure 3. Brancard confectionné pour le transport des mésocosmes in situ (crédit photo Walbott)



Une fois sur site, les bacs ont été enterrés de façon à ce que le niveau du sol reconstitué soit au niveau du sol du site d'étude (**Figure 4**). De cette façon, le sol du mésocosme n'est pas exposé aux variations atmosphériques de climat. La température du sol reste plus stable, limitant la surchauffe des bacs et donc une trop forte évaporation artificielle, mais aussi les températures basses atmosphériques et donc le gel édaphique.

Figure 4. Installation des mésocosmes en milieux naturels (crédit photo Walbott).

De plus, afin de protéger les phytomètres lors de l'expérimentation de la faune, de l'apport extérieur de litière ou de manipulations intempestives des mésocosmes par des personnes, des cages de 1 x 1 x 1 m (V = 1 min 3 s) ont été construites à l'aide de grillage métallique de maille 19 x 19 mm sur des fers à béton. Les fers à béton sont enterrés sur 10-15 cm de sorte que la cage soit fixée et que la base du grillage se replie sur le sol avant d'être lestée par des rondins de bois ou des mottes de terre par exemple (**Figure 5**).



Figure 5. Cages pour la protection des mésocosmes (crédit photo Walbott).

Cette étape de lestage est importante, car elle permet d'éviter les intrusions par les rongeurs ou autres mammifères. De même, les cages ont été refermées sur le dessus pour éviter l'intrusion par les oiseaux. La maille de la grille peut être adaptée au type d'organismes manipulés, les insectes pouvant être également exclus (Giffard et al. 2012, Oecologia). L'utilisation d'une pince et d'agrafes à grillage est une méthode simple et rapide pour la fixation du grillage ainsi que pour son entretien au cours de la manipulation (**Figure 6**).



Figure 6. Fermeture des cages sur la face supérieure (crédit photo Walbott).

Application : étude de la régénération du hêtre

Les MEA peuvent être utilisés dans un grand nombre d'expérimentations. Nous avons développé cette approche pour l'étude de la régénération d'une essence forestière, le hêtre, à deux échelles d'étude correspondant à des gradients environnementaux différents. Les stades précoces de régénération ont été abordés par installation dans les bacs de fâines (graines) de hêtre, et de plants de moins de trois ans.

A l'échelle du paysage, des mésocosmes ont d'abord été disposés dans la vallée du Ciron (sud-Gironde) (**Figure 7**) avec manipulation du microclimat généré par la canopée forestière (milieux ouverts, pinèdes, mixtures et forêts de feuillus ; Walbott, 2018). L'intérêt de ces MEA a été de pouvoir suivre différents stades de développement tels que la germination, la mortalité ainsi que la croissance de plantules sur plusieurs mois (24 mois) dans des sols standardisés, mais avec des microclimats différents dus à des différences de canopées et de positions géomorphologiques. Ces bacs servent donc aussi bien pour des semis que pour des plantations et peuvent être couplés à des études déjà en place telle qu'à une étude microclimatique à long terme mise en place progressivement depuis 2013 dans notre site d'étude. Le sol reconstitué contenait du sol issu de peuplements de hêtres du Ciron, afin de pouvoir inoculer les hêtres phytomètres des MEA en mycorhizes.



Figure 7. Application des mésocosmes au suivi de la régénération du hêtre pendant deux ans (crédit photo Walbott). De gauche à droite : plants âgés de 1 an et semis de fâines, germination des fâines, plants âgés de 3 ans et plantules de 18 mois.

En outre, l'utilisation d'un sol standardisé permet d'effectuer des mesures abiotiques comme des mesures d'humidité du sol dans des conditions édaphiques comparables entre les sites, c'est-à-dire dont la variabilité n'est due qu'aux différences microclimatiques liées aux peuplements, à la topographie ou à la position géomorphologique.

A l'échelle biogéographique, un réseau national de suivi de la germination, croissance et survie de hêtres (*Fagus sylvatica*) a été mise en place en mars 2019 dans le cadre de la thèse de L. Lacombe (Université de Bordeaux) afin de tester les variations de régénération du hêtre le long d'un gradient biogéographique. Des mésocosmes ont ainsi été placés dans le cœur d'aire de distribution du hêtre en plaine française (Seine-Maritime, Meurthe-et-

Le Cahier des Techniques de l'Inra 2019 (96)

Moselle) et dans sa marge sud (Gironde, Drôme). Le mésocosme nous permet de nous affranchir de la variabilité des sols de ces quatre régions. Ainsi les variations observées sur la survie, croissance et germination pourront être corrélées au gradient biogéographique sur lequel nous nous plaçons. Toujours dans l'optique de manipuler le microclimat généré par la canopée forestière et suivant le protocole de Walcott 2018, les mésocosmes ont été placés par paire dans des forêts de feuillus et des milieux ouverts (champs, prairies, trouées forestières).



Une particularité a été de prendre en compte « l'effet sol » en appariant les mésocosmes sous forêt avec une modalité forestière « en pleine terre », c'est-à-dire dans le sol local au voisinage des bacs (**Figure 8**). Cet appariement permettra de comparer directement l'effet sol local par rapport à un standard édaphique que constitue le MEA. Les premiers résultats en Gironde (juin 2019) montrent une dynamique de germination nettement plus importante dans les MEA par rapport aux situations en pleine terre (respectivement nombre moyen de germinations et écarts types : $9,8 \pm 6,7$ et $1,4 \pm 2,4$; $p = 0.012$, test de Wilcoxon avec $N=20$ graines semées pour chacun des 8 sites).

Figure 8. Modalités des mésocosmes reproduites en pleine terre

(crédit photo L. Lacombe).

Conclusion et perspectives

Améliorations

Utilisée ici pour l'étude et le suivi de phytomètres au cours du temps, cette méthode pourrait très bien être appliquée ou couplée à l'étude de communautés végétales. De même, l'utilisation de bacs peut permettre l'expérimentation sur des communautés d'organismes et donc de niveaux trophiques. Un grillage solide du bac peut servir à exclure ou sélectionner insectes, mammifères et avifaune. Des tests sur la macrofaune du sol pourraient également être envisagés à condition de rajouter des filtres devant les trous afin d'éviter le transfert de microfaune entre l'intérieur et l'extérieur des bacs.

Le suivi à long terme de phytomètres peut nécessiter un entretien extérieur plus ou moins régulier en fonction du type de milieu naturel hébergeant les mésocosmes. En effet, certains bacs peuvent être envahis par des ronciers en milieux ouverts ou recouverts par des herbacées hautes telles que les fougères en pinèdes au cours de l'expérimentation. La végétation avoisinante peut modifier le microclimat des mésocosmes, apporter de la litière malgré la protection par le grillage, et boucher les trous de drainage des bacs par leurs racines. Ce dernier problème, très minoritaire, a été observé dans moins de 5 % de nos mésocosmes.

En fonction du type de sol reconstitué utilisé, il est important de faire des tests sur le diamètre du trou à réaliser. En effet, plus un sol est sableux plus il y a de pertes possibles lors du transport ou de l'installation des bacs. À l'inverse, un sol argileux pourrait colmater des trous d'un diamètre trop faible, et altérer le drainage du bac.

Avantages

La mise en place de ce genre de manipulations est relativement lourde (dans tous les sens du terme : environ 50 kg par mésocosme), mais présente l'avantage d'être expérimentalement très satisfaisante et modulable. En

effet, la taille et le nombre de bacs ainsi que la durée de l'expérimentation peuvent être ajustés selon le dispositif expérimental. Ce système permet l'étude de différents stades de développement des individus (germination, croissance...) à l'échelle de l'individu, de la population, voire de la communauté. Néanmoins, il est important de noter que sur ce genre de phytomètres (arbre forestier), la durée d'expérimentation reste limitée à deux ou trois ans du fait du développement racinaire et aérien des espèces, qui monopolisent le bac du fait de sa relativement faible taille.

Bibliographie

Fraser LF, Keddy P. (1997) The role of experimental microcosms in ecological research. *Trends in Ecology & Evolution* 12(12), 478–481

Geffard O, Ferrari B, Chaumot A, Montuelle B (2010) Les expérimentations in situ : principes et perspectives. *Science Eaux et Territoires*, 1(1), 20-25.

Giffard B, Corcket E, Barbaro L, Jactel H (2012) Bird predation enhances tree seedling resistance to insect herbivores in contrasting forest habitats. *Oecologia* 168, 415–424.

Lacombe L (2018-2021) thèse en cours de préparation, Importance des interactions végétales et de l'utilisation des terres dans la dynamique et la restauration écologique de communautés de hêtre en marge d'aire de répartition. Université de Bordeaux.

Pichon P, Klumpp K (2006) *Méthode d'extraction de monolithes de prairie*. Cahier des Techniques de l'INRA, numéro spécial Méthodes et outils pour l'observation et l'évaluation des milieux forestiers, prairiaux et aquatiques.

Walbott M (2018) *Rôles des facteurs locaux dans la distribution et la persistance des communautés à hêtre (Fagus sylvatica) en marge d'aire de répartition*. Biodiversité et Ecologie. Université de Bordeaux, Français, 199 p.

Cet article est publié sous la licence Creative Commons (CC BY-SA).



<https://creativecommons.org/licenses/by-sa/4.0/>

Pour la citation et la reproduction de cet article, mentionner obligatoirement le titre de l'article, le nom de tous les auteurs, la mention de sa publication dans la revue « Le Cahier des Techniques de l'INRA », la date de sa publication et son URL).