

# UNIVERSITÉ LAVAL

Faculté de Foresterie et de Géomatique

## «*L'intersuffisance des écosystèmes épigé et hypogé.*»

### «*Bootstrapping in ecosystems*»

D.A. Perry, M.P. Amaranthus, J.G. Borchers, S.L. Borchers et R.E. Brainerd  
Department of Forest Science, Oregon State University, Corvallis 97331 USA

texte original publié dans  
BioScience **39** (4) : 230-237 (1989)

**traduction française et commentaires**

par le

**Professeur Gilles Lemieux**  
**Département des Sciences Forestières**

**Publication n° 16**  
**1990**

**<http://forestgeomat.for.ulaval.ca/brf>**

**2<sup>ième</sup> édition octobre 1996**

édité par le

**Groupe de Coordination sur les Bois Raméaux**

Département des Sciences du Bois et de la Forêt  
Université Laval  
Québec G1k 7P4  
QUÉBEC, Canada

# L'INTERSUFFISANCE DES ÉCOSYSTEMES ÉPIGÉ ET HYPOGÉ.

*(Bootstrapping in Ecosystems)*

par

D.A. Perry, M.P. Amaranthus, J.G. Borchers, S.L. Borchers et R.E. Brainerd  
Department of Forest Science, Oregon State University, Corvallis 97331 USA  
BioScience

**39 (4): 230-237 (1989)**

## INTRODUCTION

La publication en 1989 du présent travail de Perry et alii nous a semblé marquer un pas important tant du point de vue conceptuel que pratique dans les domaines forestier et agricole, bien que les auteurs ne touchent ce domaine que d'une façon indirecte et par analogie. Nous avons estimé que nous devions consacrer quelque temps non seulement à sa traduction en français mais également à commenter un grand nombre de paragraphes en fonction de ce que nous avons observé dans le domaine de l'utilisation des bois raméaux depuis plus d'une décennie.

Il nous a été beaucoup plus difficile que ne l'avions crû au départ de traduire en termes clairs les propos des auteurs avant de les commenter. Ceci nous a amené à produire le document qui suit, constitué de trois unités dont la première est le texte original des auteurs en langue anglaise. La seconde est la traduction française la plus fidèle à laquelle nous en sommes arrivés. La seule traduction du titre a été un défi que nous ne sommes pas sûr d'avoir réussi, c'est pourquoi nous y ajoutons le titre original. Quant à la troisième, elle est essentiellement constituée de commentaires sur le paragraphe qui porte le même numéro tant en anglais qu'en français.

Nos observations nous amènent à formuler des commentaires et des hypothèses sur l'influence et les mécanismes qui entrent en ligne de compte dans l'utilisation des BRF. Plusieurs de ces hypothèses sont ici marquées en clair dans les lignes d'observation des auteurs Perry et alii (1989). Une fois de plus, ces postulats se rapprochent de plus en plus de l'hypothèse de base que nous avons formulée dès 1985, à savoir que l'influence des BRF est strictement d'ordre biologique et n'a rien à voir avec les concepts de fertilisants ou d'amendements propres à l'agriculture. Bien que jusqu'ici, nous n'avons pas noté de travaux portant directement sur les mécanismes biologiques de la pédogénèse tout comme la notion de "perturbation optimum" d'un écosystème naturel ou artificiel, pas plus que de la notion de l'apport énergétique optimum, nous pensons que toute la question des BRF doit être liée aux mécanismes pédogénétiques plutôt qu'à la mécanique des nutriments.

Bien que les auteurs ne touchent pas cet aspect des BRF sur le sol, ils nous semblent mettre en place le savoir qui permet maintenant de percevoir un peu plus clairement vers quels champs de connaissances nous diriger. Nous voyons plus clairement l'importance de l'apport des BRF en milieu agricole. Il faut retourner au savoir fondamental et, avec humilité, recommencer à apprendre. C'est une qualité que nous avons tous, nous en sommes persuadés!

**1.1** • *Positive feedback is being increasingly recognized as an important component of ecosystem dynamics (De Angelis et al. [1986], Gutierrez & Fey [1980], Pastor & Post [198]). Within the constraints of resource supply mental factors, the biological system characterized by strong positive feedback among its components is in many respects selfgenerating its productivity and stability determined largely through its internal inter-actions. "The idea of a system.... generating [itself] in a self consistent loop of explanation is reminiscent of the story of the boy who fell into a bog and hauled himself out by pulling on his own bootstraps, so... such modes of explanation [are called] "bootstrapping" (Davies [1983]).*

**1.1** • On reconnaît de plus en plus qu'une rétroaction positive est un élément important de la dynamique des écosystèmes (De Angelis et al. [1986], Gutierrez & Fey [1980], Pastor & Post [1988]). A l'intérieur des contraintes inhérentes aux ressources ainsi qu'aux facteurs environnementaux, le système biologique, reconnu par la forte rétroaction positive de ses composantes, peut bien souvent se régénérer lui-même; sa productivité et sa stabilité sont fortement favorisés par les interactions internes du système. L'idée d'un système se régénérant lui-même en bouclant la boucle, présente une analogie avec l'homme qui tombe dans un marais et s'en sort en tirant sur les lacets de ses godasses. Cette façon d'expliquer s'appelle "bootstrapping" (Davis [1983]) que l'on peut également qualifier d'autosuffisance.

**1.1** • Dans l'optique du développement des connaissances autour de la question de l'influence des BRF sur la pédogénèse, la notion de rétroaction positive nous semble riche de perspectives. A bien y penser, c'est l'une des propriétés fondamentales de la vie où, par une série d'échanges et d'équilibres, nous arrivons à des édifices biologiques complexes et d'une grande stabilité. Ne serait-ce pas une autre définition de l'entropie en parallèle avec notre interprétation des lois de la thermodynamique? Le terme de "bootstrapping" ne peut avoir la même connotation qu'en anglais où il désigne surtout la débrouillardise. Le titre que nous avons choisi ici est en relation avec les mécanismes de base en cause.

////////////////////////////////////

**1.2** • *A bootstrapping view, neither reductionist nor holistic in its basic orientation, can yield useful insights into ecosystem processes, particularly as they relate to stability and resilience. Systems characterized by strong positive interactions among their components can be complex, productive, and quite stable under conditions to which they are adapted, but when key linkages are disrupted they are fragile and subject to threshold changes (De Angelis et al. [1986]).*

**1.2** • Cette vision d'intersuffisance ("bootstrapping") n'est au fond ni réductrice ni holistique et elle peut aider à pénétrer les mécanismes propres aux écosystèmes, surtout en ce qui a trait à la stabilité et à sa restauration à la suite de perturbations. Les systèmes qui se

caractérisent par de fortes interactions positives au sein de ses composantes, peuvent être complexes, productifs et très stables en milieu favorable, mais lorsque les liens essentiels sont rompus, ces écosystèmes deviennent fragiles et ils sont exposés à des changements de niveau (DeAngelis et al. [1986]).

**1.2 •** Nous avons tous observé que la rupture de l'équilibre d'un peuplement se manifeste à la reprise par l'arrivée d'une autre société végétale où généralement le nombre des espèces est beaucoup plus élevé et dont la qualité est le plus souvent discutable. Il est évident que les liens des communautés épigées et hypogées ont été rompus. Nous tenons, dès le début, à souligner que nos observations tendent à nous montrer dans le cas des expériences du site "Moulin" que les BRF avaient, après trois années, rétabli ou créé de nouveaux liens **positifs**.

////////////////////////////////////

*1.3 • In this article we review recent work on one particular relationship reciprocal interactions between plants and soils. We argue that some ecosystems are continually pulling themselves up by their own bootstraps. Through close mutual interactions between plants and soil organisms, these ecosystems create the conditions that allow the systems to persist. Severing the close links between plants and soils had contributed to degradation of many ecosystems, and restoring these links is an important step toward rehabilitation.*

**1.3 •** Le présent article passe en revue les travaux portant sur une forme de relation bien particulière nous postulons que certains écosystèmes sont autosuffisants et tirent constamment sur leurs "lacets de godasses" (*bootstrapping*). Par des actions mutuelles et complètes entre les plantes et les organismes du sol, ces écosystèmes créent des conditions qui leur permettent de persister. La rupture des liens étroits plantes-sols, a contribué à la dégradation de plusieurs écosystèmes. Le rétablissement de tels liens est une étape importante vers la réhabilitation.

**1.3 •** Il est exact à notre avis que cet article illustre et décrit bien l'interrelation entre les niveaux spatiaux épigés et hypogés dans l'optique de nos connaissances actuelles. Nous en estimons la valeur d'une façon très positive. Il nous semble de plus en plus évident que ce sont ces liens qui permettent aux écosystèmes forestiers de retrouver un équilibre perdu par le prélèvement des tiges à l'exploitation.

////////////////////////////////////

## The plant-soil system

*2.1 • The importance of soil to primary productivity is well known. Soils are banks of nutrient elements and water, and they provide the matrix for the biological process*

*involved in nutrient cycling. The role of plants in soil formation is also well known. They provide energy that fuels the biological processes and either directly or indirectly create much of the structure within soils. The picture now emerging is that, at least in some cases, the coupling of plants and soils is both intimate and vulnerable.*

## Le système plante-sol.

**2.1 •** On sait que le sol est de première importance en matière de productivité. Les sols sont des "banques de nutriments, d'éléments nutritifs et d'eau". Ils constituent la matrice dans laquelle s'inscrit le cycle biologique des nutriments. Le rôle des plantes dans la pédogénèse est aussi connu. Ces dernières apportent de l'énergie qui alimente les processus biologiques et ainsi, directement ou indirectement contribuent à former le sol. Ainsi, nous assistons, du moins dans certains cas, au jumelage plantes-sols, à la fois intime et vulnérable.

**2.1** L'apport de la plante au sol est directement lié au processus pédogénétique en fournissant l'énergie nécessaire à l'ensemble du processus. C'est probablement à ce niveau que l'apport des BRF au sol est si important; mais ce n'est qu'une hypothèse qui devrait être vérifiée. Ici encore nous voyons l'importance de bien caractériser le bois raméal de chaque essence en fonction de chaque saison et sa position dans l'écosystème, de l'âge de l'individu, etc... Ce sont là des paramètres d'une extrême importance pour comprendre les mécanismes auxquels nous nous attaquons.

////////////////////////////////////

**2.2 •** *Plants allocate a high proportion of photosynthate to roots, and a surprisingly large amount of that photosynthate is either diverted to mycorrhizal symbionts or exuded into the surrounding rhizosphere or mycorrhizosphere. Roots and mycorrhizal fungi account for 70% to 80% of new primary production in Pacific silver fir (*Abies amabilis*) ecosystems (Vogt et al. [1982]). Fogel & Hunt (1983) found similar values for Douglas fir (*Pseudotsuga menziesii*). Studies such as these, because they do not account for root exudates, underestimate the amount of energy diverted below ground by plants. Carbon labeling has shown that 10% to 40% of the total photosynthate fixed by cereals passes from roots into the rhizosphere (Whipps & Lynch [1986]). The value for trees is probably similar (Reid & Mexal [1977]). Both exudation rates and the character of exudates from a given plant vary, in part according to its nutrient status (Olsen et al. [1981], Ratnayake et al. [1978]) and whether it is infected by mycorrhizal fungi (Foster [1986], Meyer & Linderman, [1986]).*

**2.2 •** Un grande partie des produits de la photosynthèse se dirigent vers le système racinaire. D'une façon inattendue, une grande quantité de ces produits est ainsi détournée vers des organismes symbiotiques comme les mycorhizes ou encore exudés dans la rhizosphère environnante ou la mycorrhizosphère. Dans la forêt d'*Abies amabilis* de

la côte du Pacifique, de 70% à 80% de la productivité primaire du sol provient des racines et des champignons mycorhizateurs (**Vogt et al. [1982]**). Des valeurs analogues ont été observées par **Fogel & Hunt (1983)** dans le cas des forêts de *Pseudotsuga menziesii*. Ces études ne prennent pas en compte les exsudats racinaires et sous-estiment l'apport énergétique détourné au profit du sol par les plantes. L'utilisation de carbone marqué a montré que de 10 % à 40 % des produits de la photosynthèse fixés par les céréales passent des racines à la rhizosphère (**Whipps & Lynch [1986]**). Pour les arbres la valeur est probablement similaire (**Reid & Mexal [1977]**). Les taux d'exsudation ainsi que la nature des exsudats d'une plante donnée varient en partie selon les besoins en nutriments, (**Olsen et al. [1981]**, **Ratnayake et al. [1978]**), ou si la plante est contaminée par un champignon mycorhizateur (**Foster [1986]**, **Meyer & Linderman [1986]**).

**2.2 •** Les 70 % à 80 % des produits de la photosynthèse qui sont dirigés vers les racines et les mycorhizes selon **Voigt, Grier et Meir (1982)** pour *Abies amabilis*, sont nouveaux à notre connaissance et sont d'autant plus significatifs qu'il recourent ceux de **Fogel et Hunt (1986)** pour *Pseudotsuga menziesii*, alors de 10 % à 40 % le sont chez les graminées d'après **Whipps et Lynch (1986)**. Ce sont là des chiffres qui nous portent à penser que le sol est tributaire de l'énergie fournie par la strate épigée, mais que la distribution des nutriments, à son tour, est tributaire de la microbiologie du sol dont les mycorhizes forment le chaînon central.

////////////////////////////////////

**2.3 •** *Photosynthate flowing from roots and mycorrhizal hyphae supports a diverse community of soil organisms. Mycorrhizal fungi, symbiotic with roughly 90% of plant species, from a first trophic level and, through influences on the character of exudates, shape the composition of the surrounding rhizosphere community (Meyer & Linderman [1986], Rambelli [1973]). Mycorrhizal plants, for example have fewer pathogens and perhaps more nitrogen-fixers in their rhizosphere than do nonmycorrhizal plants. Bacterial grazing by protozoa, amoebae, nematodes and microarthropods accelerate release of nutrients in plant available form (Anderson & al. [1985], Clarholm [1985], Coleman et al. [1984], Ingham et al. [1985]).*

**2.3 •** Les produits de la photosynthèse qui circulent à partir des racines et des hyphes de mycorhizes maintiennent une grande variété de colonies de microorganismes du sol. Les mycorhizes sont en symbiose avec 90 % des espèces végétales. Elles forment un premier niveau trophique, et grâce à leur influence sur la nature des exsudats, ces derniers modulent la composition des colonies de la rhizosphère environnante (**Meyer & Linderman [1986]**, **Rambelli [1973]**). A titre d'exemple, les plantes mycorhizées comptent moins d'organismes pathogènes et possèdent peut-être plus d'organismes fixateurs d'azote

dans leur rhizosphère que celles qui ne sont pas mycorhizées, les bactéries faisant l'objet de prédation par les amibes, nématodes et microarthropodes, accélérant ainsi la mise en disponibilité des nutriments pour les plantes, (**Anderson & al. [1985]**, **Clarholm [1985]**, **Coleman & al. [1984]**, **Ingham & al. [1985]**).

**2.3•** D'après les auteurs, ce sont les exsudats racinaires qui seraient à la base de la stabilité de la relation plante-nutriments. Ils notent bien que le début de la chaîne trophique se situe au niveau des exsudats. Toutefois, nous sommes d'avis qu'il y a un autre moyen d'activer le fonctionnement ordonné de cette chaîne à travers le processus pédogénétique lui-même. Les travaux de **Leisola et Garcia (1989)**, de **Kirk & Farrell (1987)** et ceux de **Tien et Kirk (1983)** nous montrent qu'à partir de la lignine, on aboutit aux acides humiques et fulviques qui alimentent toute une flore bactérienne, elle-même à la base de la chaîne trophique. Nous pensons que l'application de BRF au sol joue un rôle voisin ou analogue à celui des exsudats racinaires en apportant nutriments et surtout énergie à l'écosystème hypogé, mais par des mécanismes qui devraient différer. Ceci devrait être en fait le "**véritable rôle de la matière organique**" qui serait de participer à la pédogénèse biologique dont le résultat serait la nutrition végétale comme c'est malheureusement l'inverse actuellement.

////////////////////////////////////

*2.4 • Of 6507 species of angiosperms that have been studied, 70% are consistently found to be mycorrhizal and 12% are apparently facultatively mycorrhizal, sometimes forming mycorrhizae and sometimes not (Trappe [1987]). A high proportion of the world's worst weeds are facultatively mycorrhizal. Coniferous species that have been studied are always mycorrhizal in the wild.*

**2.4 •** Parmi les 6 507 espèces d'Angiospermes qui ont été étudiées, 70 % sont régulièrement mycorhizées et 12 % sont mycorhizées occasionnellement (**Trappe [1987]**). Un grand nombre des pires mauvaises herbes peuvent être mycorhizées ou non. Les conifères qui ont été étudiés dans leur milieu naturel sont mycorhizés.

**2.4•** Bien que les chiffres fournis par **Trappe (1987)** soient des plus impressionnants, ils sont le pâle reflet du rôle de la complexité biologique du sol.

*2.5 • The most common mycorrhizal types are formed by two quite distinct groups of fungi. Ectomycorrhizae (EM), which are characterized by extensive hyphal development external to the root and by (usually) lack of penetration of host cells, are formed by several thousand species in the subdivisions Basidiomycotina and Ascomycotina. Vesicular arbuscular mycorrhizae (VAM), which penetrate host cells but do not modify the external appearance of the root, are formed by several hundred species in the family Endogonaceae, sub-division Zygomycotina. Trees are the predominant hosts of EM, whereas a wide range of herbs, shrubs and trees host VAM. Some plant species host both types.*

2.5 • Les plantes sont généralement mycorhizées par deux types distincts de fungus. Ce sont les ectomycorhizes (EM) caractérisées par des hyphes abondants qui se développent à l'extérieur des racines sans pénétrer les cellules des plants hôtes. Ces mycorhizes sont formées par plusieurs milliers d'espèces de Basidiomycètes et d'Ascomycètes. Le second groupe composé de mycorhizes en forme de vésicules et d'arbuscules (VAM) ou endomycorhizes pénètrent les cellules de l'hôte sans modifier l'apparence extérieure des racines. Ce groupe est composé de plusieurs centaines d'espèces d'Endogonacées, une subdivision des Zygomycètes. Les arbres sont surtout ectomycorhizés (EM) tandis qu'un grand nombre de plantes herbacées, d'arbustes et d'arbres le sont par les endomycorhizes (VAM). Quelques rares espèces sont mycorhizées par les deux groupes.



2.6 • *Although the role played by mycorrhizal fungi in plant nutrition and defense against pathogens has been much studied, little is known about the cost benefit relations of energy loss from plant roots under field conditions. A burst of research activity within the past few years, however has provided evidence that numerous rhizosphere processes contribute significantly to the health of both individual plants and the ecosystem as a whole, (Bowen [1980], Coleman [1985], Janos [1980], Linderman [1986], Malloch et al. [1987], Saint-John & Coleman [1982]). Among the important processes occurring in the rhizosphere or mediated by rhizosphere organisms are nitrogen fixation; production of hormones antibiotics and metal chelators; grazing-enhanced nutrient turnover; material transfer between plants through mycorrhizal hyphae; and creation and maintenance of soil structure through the production of humic compounds and polysaccharide glues. Of course not all rhizosphere organisms benefit plants, not do they necessarily prove the same benefits at all times. The healthy rhizosphere is likely to be characterized by dynamic balance rather than rigid structure.*

2.6 • Bien que le rôle joué par les mycorhizes dans la nutrition des plantes et le contrôle des maladies ait fait l'objet de nombreuses études, on connaît bien peu la relation coût-bénéfice occasionnée par la perte d'énergie au niveau du système racinaire en milieu naturel. Une augmentation rapide des recherches ces dernières années ont mis en évidence qu'un grand nombre de processus au niveau de la rhizosphère, contribuent d'une façon significative à la santé et à l'équilibre, tant de la plante que de l'écosystème dans son ensemble, (Bowen [1980], Coleman [1985], Janos [1980], Linder, Perry et al. [1987], St-John & Coleman [1982]). Parmi les processus importants de la rhizosphère, il faut bien remarquer la présence des organismes fixateurs d'azote. Il faut également ajouter la production de diverses hormones, d'antibiotiques et de chélateurs de métaux; l'accélération du

cyclage des nutriments; le passage de divers matériaux à travers les hyphes mycorhiziens de même que l'élaboration et le maintien de la structure du sol par la production de composés humiques et de liants faits de polysaccharides. Il est entendu que ce ne sont pas tous les organismes du sol qui soient et ceux qui le sont, apportent une contribution variable en fonction du temps. Il est plus correct de soutenir qu'une rhizosphère en bonne santé soit le résultat d'un équilibre dynamique plutôt que d'une structure rigide.

**2.6** • Si on regarde de près l'ensemble des phénomènes propres à la rhizosphère outre les exsudats, il faut reconnaître celui des microorganismes. Ils sont le complément ou plutôt le moteur du "système digestif" qu'ils représentent. A ce chapitre, les travaux de **Ingham, Trofymow [1985], Ingham et Coleman (1985)** apportent un éclairage nouveau sur tout cet aspect trophique du transfert des nutriments vers la plante en croissance. On ne peut dissocier les travaux de **Leisola et Garcia (1989)** qui apportent de l'eau au moulin des auteurs précédents. Nous pensons actuellement que, tout comme la rhizosphère, les BRF sont capables de générer ou d'entretenir ou de provoquer des phénomènes comme la chélation, la croissance de colonies bactériennes capables de fixer l'azote, ou tout simplement la croissance et le maintien d'une grande diversité biologique apte à produire les équilibres trophiques propres à un haut degré de sophistication.

////////////////////////////////////

*2.7 • What happens when the energy that fuels rhizosphere processes is eliminated, as for example, when a forest is clear-cut or a wheat field is harvested? The same thing happens as when any, nonequilibrium system is cut off from its energy source: entropy increases and, if the energy source is not restored, the systems eventually reaches a new state that is likely to be quite different from the original. In soils, organisms that use root exudates for energy either are replaced by saprophytes, become saprophytic themselves, or enter a resting state. Rhizosphere organisms do not, in general appear to switch successfully from living plant substrates to detritus, hence they decline in the absence of plants.*

**2.7** • Qu'advient-il lorsque la source d'énergie qui alimente les processus biologiques de la rhizosphère disparaît après un feu de forêt, une coupe à blanc ou une récolte de céréales? Le même phénomène se produit lorsqu'un système ouvert qui n'est pas en équilibre, est coupé de sa source énergétique qui alimente les processus biologiques; l'entropie augmente et, si la source d'énergie n'est pas rétablie, le système atteint un nouvel équilibre qui risque d'être fort différent du système original. Dans les sols, les organismes qui utilisent les exsudats racinaires comme source énergétique ou qui sont remplacés par des organismes saprophytiques deviennent saprophytes eux-mêmes, ou encore deviennent dormants. Les

organismes de la rhizosphère semblent passer difficilement d'un substrat de plantes vivantes à celui de détritrus.

**2.7** • Nos observations de 1990 dans le cadre du projet "Séminaire" semblent nous indiquer, encore une fois, que les BRF mis au sol sont capables de jouer un rôle transitoire. Ainsi, dans un peuplement de bouleau jaune dont l'ensemble des bois raméaux ont été fragmentés et épandus, la flore a été stabilisée et les espèces caractéristiques du stade trophique inférieur ne sont pas apparus par opposition à la parcelle témoin. C'est un temps de latence que nous ne pouvons caractériser par rapport à la microbiologie, faute de moyens, mais qui semble traduire un arrêt de la minéralisation. Au point de vue microbiologique, il semble donc que les BREF produisent un effet semblable à celui des exsudats racinaires en empêchant l'ensemble de la microfaune et de la microflore de devenir saprophyte ou saprovoire. Ainsi, serions-nous capables de maintenir la souplesse et le dynamisme microbiologiques plutôt que la rigidité de la structure.

////////////////////////////////////

*2.8 • Composition of the bacterial community clearly differs between rhizosphere and soils not influenced by living plant roots. Rhizobacteria have different nutritional requirements than those of open soil (Atlas and Bartha, [1987]). Populations of both mycorrhizal fungi and Rhizobium sp., the nitrogen-fixing partners of legumes, decline rapidly in the absence of hosts (Corman et al. [1987], Janos [1988] Perry et al. [1987]). Fungi and some rhizobacteria do produce resting stages, but unless they are protected in some fashion, for example in large soil aggregates, these organisms are vulnerable to consumption by saprophytes and to loss by soil erosion.*

**2.8** • Il y a une différence dans la composition des colonies bactériennes de la rhizosphère et celles d'un sol qui n'a pas été influencé par les racines de plantes vivantes. Les bactéries de la rhizosphère ont des besoins nutritionnels bien différents de celles qui vivent en sols ouverts (**Atlas & Bartha [1987]**). A la fois, les populations de mycorhizes et de *Rhizobium* qui sont des fixateurs d'azote chez les Légumineuses, disparaissent rapidement en absence de plante-hôte, (**Corman et al. [1987], Janos [1988], Perry et al. [1987]**). Les fungus et certaines rhizobactéries deviennent dormants à moins d'être protégés par de gros agrégats du sol, car ces organismes peuvent être l'objet de prédation de la part des saprophytes ou être emportés par l'érosion du sol.

**2.8** • L'utilisation du bois raméal fragmenté provenant des arbres en place lors de l'exploitation nous semble donc capable d'empêcher de glisser vers des stades forestiers de qualité inférieure en maintenant la latence nécessaire tout en "autorisant" une source énergétique compatible avec les exigences du système hypogé, ce qui reste à prouver d'une façon non équivoque.

////////////////////////////////////

**2.9 •** *Eliminating energy inputs may significantly affect the physical as well as the biotic structure of soils. Various microbes, including mycorrhizal fungi, produce extra-cellular saccharides (ECP) that glue mineral together into water-stable aggregates, 0.25-10mm in diameter. These aggregates are important components of soil structure (Lynch & Bragg [1985]). Unless protected by clays or polyphenols, ECPs are readily metabolized by soil microbes. Therefore, soil aggregations is a none-equilibrium phenomenon, maintained by periodic influx of fresh ECPs to replace those metabolized.*

**2.9 •** L'élimination d'apports énergétiques peut, d'un façon significative, influencer la structure physique et biologique du sol. Différents microorganismes, incluant les fungus mycorrhiziens, produisent des polysaccharides extracellulaires (PEC) qui lient les particules minérales du sol en agrégats de 0,25 mm à 10 mm, stables à l'eau. Ces agrégats sont des composantes importantes de la structure du sol, (Lynch & Bragg [1985]). Si ces polysaccharides extracellulaires (PEC) ne sont pas protégés par des argiles ou des polyphénols, ils sont rapidement métabolisés par les microorganismes du sol. Ceci explique le fait que les agrégats ne sont pas en équilibre, mais qu'ils sont maintenus par l'apport régulier de nouveaux PEC remplaçant ceux qui ont été métabolisés.

**2.9 •** Il nous semble également probable que l'apport des BRF maintiennent la qualité des colonies bactériennes de la rhizosphère en leur permettant de modifier lentement leur mode de vie ou, tout au moins, en évitant de devenir l'objet de prédation de la part de concurrents.

**2.10 •** *The stability of large aggregates is thought to rely on plants (Tisdall & Oades [1982]), and loss of aggregates in this size range unfortunately little studied, may be quite rapid in the absence of plants. Grassland soils put under fallow lose more of their large aggregates within one year (Low [1955]). Large aggregated diminished in 15 to 20 year old unforested clear-cuts in southern Oregon although we do not know rapidly this loss occurs (Borchers & Perry [1987]).*

**2.10 •** La stabilité des gros agrégats serait donc attribuable aux plantes (Tisdall & Oades [1982]), et leur perte de volume serait très rapide en l'absence de couverture végétale. Les sols de prairies une fois en jachère perdent la majorité de leurs gros agrégats en moins d'une année (Low [1955]). Les gros agrégats ont perdu de leur volume dans les forêts d'Oregon, coupées à blanc il y a 15 à 20 ans, et qui ne se sont pas régénérées (Borchers & Perry [1987]). On ne sait pas à quel rythme ces pertes se sont produites.

**2.10** • Sauf dans le cas des prairies à graminées, nous n'avons pas noté de ces agrégats stables à l'eau partout où nous avons des sols podsolisés dégradés ou des régosols. Par contre, dans le cas de sols brunisoliques comme à Saint-Sylvestre où les lombrics étaient très actifs, les agrégats sont nombreux, bien que nous n'ayons pas encore eu la possibilité de tester la résistance à l'eau de ces derniers. Il est possible que la chute du pH que nous avons observée soit liée à la métabolisation des petits agrégats. Nous avons négligé l'apport successif de BRF, ce qui a peut-être permis la destruction des agrégats de néoformation. Il nous faudra songer à des applications régulières de petites quantités de BRF pour stabiliser le gain obtenu les premières années.

////////////////////////////////////

**2.11** • *Recovery of ecosystems after disturbance includes reestablishing the energy source for belowground organisms and process and therefore stabilizing the soil ecosystem before key elements are lost. This stabilization does not necessarily imply that the species composition of the belowground community is unaltered. In fact, disturbance probably initiated successional change below ground much as it does above ground, at least for mycorrhizal fungi (Mason et al. [1983]). It is not the species composition but the functional aspects of the rhizosphere community the positive feedback to the plant host that is critical to maintain.*

**2.11** • Le redressement d'écosystèmes, ayant été perturbés, nécessite le rétablissement d'une source d'énergie pour les organismes du sol et les processus en cause dans le but de stabiliser l'écosystème et ainsi éviter la perte de nutriments majeurs. Cette stabilisation ne veut pas nécessairement dire que la composition des espèces de microorganismes du sol ne soit pas altérée. En réalité, la perturbation du sol engendre probablement des changements successifs aussi importants dans le sol et en surface, au moins chez les mycorhizes (Mason et al. [1983]). Ce n'est pas la composition des espèces qui importe, mais bien les aspects fonctionnels de la rhizosphère, la rétroaction positive de la plante-hôte qu'il faut maintenir.

**2.11** Il y aurait donc une relation entre la coupe à blanc et l'imposition d'une jachère. L'application de BRF pourrait donc être l'intermédiaire qui préviendrait cette dégradation première de la diversité microbiologique. Comme le mentionnent **Borchers & Perry (1987)**, 20 ans plus tard, les gros agrégats des sols de l'Oregon ne se sont pas encore reformés.

### **Diversity stabilizes the plant-soil system.**

**3.1** • *The source of strength for a bootstrapping system, is strong self helping links among system components, is also an Achilles heel. Stress in one part can be rapidly amplified and spread to the whole system through the positive feedback links that tie the system together.*

## La diversité stabilise le système plante-sol.

**3.1 •** La force d'un système autosuffisant réside dans l'entraide que se manifestent les différentes composantes, mais c'est également son talon d'Achille. Une forte tension portée sur une composante peut rapidement s'amplifier et se transmettre à tout le système, suivant ainsi le même chemin que celui de la rétroaction positive.

**3.1** Il est maintenant clair que le redressement de l'écosystème, après une perturbation majeure comme la coupe à blanc, nécessite une source d'énergie. Encore une fois nos observations du projet "Séminaire" semblent nous indiquer que nous avons réussi à stabiliser l'écosystème hypogé en fragmentant l'ensemble du bois raméal. Un regard sur les mycorhizes de la parcelle et du témoin non perturbé pourrait être intéressant. Nous aurions donc contribué au maintien des aspects fonctionnels de la rhizosphère, ce qui pourrait nous amener à la régénération d'arbres d'une plus grande valeur que ceux que nous obtenons déjà dans la parcelle où les biosurplus ont été exportés.

////////////////////////////////////

**3.2 •** *If disturbance and stresses are common features of ecosystems, how does the plant-soil system avoid the continual threat of a small perturbation turning into a disaster? Little research has been done along these lines. However, it seems likely that diversity in both the plant and microbial communities stabilizes the plant-soil system during environmental fluctuations or other periods of potential stress. For example the mycorrhizal fungal community on a given site is composed of numerous species and genotypes that differ in their environmental tolerances, physiological requirements, and microhabitat preferences (Perry et al. [1987], Pirozynski [1981], Trappe [1962]). An altered environment frequently results in replacement of one mycorrhizal fungal species by another, but the plant retains a belowground partner throughout its life. Physiologically diverse mutualists are likely to further buffer the plant-soil system by extending the range of environments in which the plant is able to maintain positive net photosynthesis (Perry et al. [1987]).*

**3.2 •** Si perturbations et stress sont choses communes chez les écosystèmes, le système plante-sol semble éviter les perturbations qui mènent au désastre. Peu de recherches y ont été consacrées. Il est vraisemblable que la diversité, à la fois végétale et microbienne, stabilise le système plante-sol durant les périodes de fluctuation ou de stress potentiel. A titre d'exemple, les mycorhizes d'une colonie donnée sont composées d'un grand nombre de génotypes et d'espèces qui ont de grandes différences concernant la tolérance environnementale, leurs besoins physiologiques ainsi que leurs préférences pour les microhabitats (Perry et al. [1987], Trappe [1962]). Les modifications de l'environnement provoquent fréquemment le remplacement d'une espèce de mycorhizes par une autre, mais les racines des plantes demeurent mycorhizées tout au long de leur

existence. Physiologiquement les mutualistes semblent exercer un effet tampon sur le système plante-sol en repoussant les limites où la plante peut maintenir un bilan positif de son activité photosynthétique (**Perry et al. [1987]**).

**3.2** Il semble bien que selon nos observations, l'effet des BRF serai non seulement d'apporter de l'énergie nécessaire dans un période critique lors d'une perturbation, mais également de permettre le passage d'une espèce de mycorhizes à une autre mieux adaptée au nouvel habitat et au nouveau système trophique. C'est probablement au niveau des génotypes d'une même espèce que le premier ajustement s'effectue. Il y a ici matière à réflexion, puisque si un système est soumis à plusieurs perturbations, non seulement perd-t-il beaucoup de nutriments, mais également la diversité génétique et spécifique du système hypogé. Ce sont là des observations importantes sur la dégradation des sols à long terme.

////////////////////////////////////

**3.3 •** *Diversity in the plant community can be quite important in stabilizing belowground mutual after catastrophic disturbance, and certain plant species appear to form guilds (association for mutual aid and the promotion of common interests) defined by common belowground mutualists. In forest of Oregon and California, growth of conifer seedlings is significantly enhanced in soils previously occupied by some species of early successional hardwoods (**Amaranthus & Perry [1987] in press, Borchers and Perry [1987]**). This enhancement is not due to inherent site differences between areas with and without hardwoods, but to biological inprints: mycorrhizae, nitrogen-fixing *Azospirillum sp.* siderophore producers, and perhaps other microflora shared between the hardwoods and the conifers (none were symbiotic nitrogen fixers).*

**3.3 •** La diversité de la communauté végétale peut être également très importante en stabilisant le commensalisme après une perturbation catastrophique. Certaines espèces végétales semblent former des ghildes sur la base d'un mutualisme au niveau du sol. Dans les forêts d'Oregon et de Californie, la croissance des plantules de conifères est fortement accrue dans les sols qui auparavant ont porté des peuplements successifs de certaines essences feuillues (**Amaranthus et al. [1987], Amaranthus & Perry [sous presse], Borchers & Perry [1987]**). Cette augmentation n'est pas causée par la différence entre les parterres, mais plutôt par les empreintes biologiques; les mycorhizes associées à *Azospirillum sp.* fixateur d'azote ou une autre microflore commune aux feuillus et aux conifères peuvent être cette empreinte, bien que ni les feuillus ni les conifères ne possèdent d'organismes fixateurs d'azote.

**3.3** A première vue, nous sommes ici devant un paradoxe, mais la complémentarité des systèmes épigé et hypogé vient contredire cette première impression. Ce sont les fonctions assumées par le système hypogé qu'il faut préserver, non pas toutes les pièces

du casse-tête. Il nous semble de plus en plus évident que les BRF sont capables, non seulement de maintenir un équilibre positif, mais également d'instaurer un nouveau partenariat en apportant une grande diversité microbologique au sol qui en était dépourvu à la suite de dégradations successives. Ce phénomène est d'autant plus important que, ni conifères ni feuillus sont capables de fixer l'azote, étant dépendants des microorganismes de la rhizosphère pour ce faire.

////////////////////////////////////

**3.4•** *In these systems, bootstrapping becomes a phenomenon of the community rather than a two-way system between a single plant species and the soil. The redundancy provided by shared microflora means that any one guild member is able to maintain the soil organisms required by all. In most ecosystems, variability in the nature of timing of disturbance leads to uncertainty in the composition of the pioneering community and such redundancy benefits both individual plants and the community as a whole.*

**3.4•** Dans ces systèmes intersuffisants ("bootstrapping"), l'intersuffisance devient un phénomène propre à la communauté plutôt qu'une interaction entre une espèce et le sol. La surabondance produite par la microflore signifie qu'un membre de la gilde, ou du système d'entraide, peut maintenir les organismes du sol nécessaires à tous. Dans la plupart des écosystèmes, la variabilité dans la nature et la synchronisation des perturbations provoquent un certain flottement et une telle surabondance profite tant aux plantes individuelles qu'à l'ensemble de la colonie.

////////////////////////////////////

**3.5 •** *It does not follow the description above that all species in a community necessarily share the same below-ground mutualists. Forest composed of both EM and VAM trees are not uncommon. Mixtures are found for example, in many forests of eastern North America and also throughout much of southern Africa, where the balance between EM and VAM tree species within a given community is determined by the characteristics of the disturbance regime (Hogberg & Pearce [1986]).*

**3.5 •** Il ne faut pas conclure que toutes les espèces partagent nécessairement le même commensalisme dans le sol. Les forêts mycorhizées à la fois par des ectomycorhizes et des endomycorhizes, sont assez fréquentes. C'est le cas des forêts nord américaines et la presque totalité des forêts sud africaines, où l'équilibre entre les ectomycorhizes et les endomycorhizes semble être déterminé par le caractère des perturbations (**Hogberg & Pierce [1986]**).

////////////////////////////////////

**3.6 •** *Various biotic and abiotic components of ecosystems may contribute to maintaining the links between plants and their belowground mutualists during*

*disturbance and recovery. Mammals that feed on the belowground fruiting bodies of mycorrhizal fungi defecate fungal spores, associated nitrogen-fixing bacteria, and essential yeasts (Li & al. [1986], Malajczuk & al. [1987] Maser & al. [1978], Warner & al. [1987]). After the eruption of Mount Saint-Helen, small mammals increased the availability of mycorrhizal spores to pioneering plants by bringing buried soil to the surface (McMahon & Warner [1984]).*

3.6 • Plusieurs facteurs biologiques ou non peuvent contribuer au maintien des liens entre les plantes épigées et les commensaux hypogés pendant la perturbation et le redressement. Les mammifères qui se nourrissent de fructifications de champignons mycorrhizateurs rejettent des spores dans leurs défécations et des bactéries fixatrices d'azote y sont associées ainsi que certaines levures essentielles, (Li & al. [1986], Malajczuk & al [1987], Maser & al. [1978], Warner & al. [1987]). Après l'éruption du mont Sainte-Hélène, les petits mammifères ont facilité la dispersion des spores de mycorrhizes en les remontant à la surface du sol, favorisant ainsi la reprise de la végétation.

3.6 Nous n'avons pas fait d'observations majeures à propos des liens qui unissent les animaux et le système hypogé. Toutefois l'abondance de lombrics dans certaines parcelles comme celles de Saint-Sylvestre ou de Fortierville nous indique que la flore bactérienne est largement redistribuée par leur activité. Dans de nombreuses parcelles, nous y avons noté la présence d'une petite fourmi noire de 2 à 4 mm de longueur, dont l'ensemble de la colonie était logée dans les BRF y compris les larves et les pupes. Dès que la transformation des BRF s'est amorcée la seconde année, toutes les colonies ont disparues.

////////////////////////////////////

3.7 • *Partially decayed logs are common in soils of some ecosystems, where they act as water reservoirs for roots and hyphae during drought periods (Harvey & al. [1983]). These logs probably protect mycorrhizal fungi and associated microflora during stand-destroying fires; therefore they may serve as foci for re-establishing populations of the organisms. After the extensive wildfires of 1987 in Oregon and California, logs within one stand that had been completely destroyed averaged 150% moisture content ([wet weight dry weight]/dry weight) and contained living mycorrhizae and fungal hyphae.*

3.7 • Dans plusieurs écosystèmes forestiers, les grumes en voie de décomposition agissent comme réservoir d'eau pour les racines et les hyphes de fungus durant les périodes de sécheresse, (Harvey & al. [1983]). Ces grumes protègent probablement les champignons mycorrhizateurs et la microflore associée lors de la destruction du peuplement par le feu, permettant ainsi le rétablissement de ces organismes. A la suite des grands feux de 1987 en Oregon et en

Californie, les grumes restant au sol contenaient 150 % d'humidité de même que des mycorhizes et des hyphes de différents fungus, (Amaranthus, Parrish & Perry [1989]).

**3.7** Nous sommes obligé de regarder avec attention les propos de **Harvey (1983)**, ainsi que ceux d'**Amaranthus, Parish & Perry (1989)** en ce qui regarde la dimension des BRF et des prescriptions en ce qui regarde le diamètre des tiges à fragmenter. A la lumière de ces auteurs, nous pensons que la présence de gros copeaux ou de grumes fortement attaquées par les microorganismes est une quasi obligation. C'est en partie le cas de tous les peuplements sur sable comme la pineraie grise ou sur des régosols qui sont rapidement soumis à des stress hydriques importants après les grandes perturbations de prélèvement. Il en est de même pour la question agricole où les stress de toutes sortes sont monnaie courante. Nous sommes enclins à penser que l'apport de grumes fortement attaquées par les microorganismes dans les cultures sur sols légers en culture biologiques pourrait être important. Ces grumes agiraient à la fois d'inoculum et de refuge pour la microflore et la microfaune après l'épandage des BRF.

////////////////////////////////////

*3.8 • If for some reasons the close links between plants and soils are weakened during disturbance, alteration of the belowground may lead to poor recovery of the original plant guild, which leads in turn to further reductions in populations of belowground mutualists. Positive feed-back the pushes the system rapidly toward some new state.*

**3.8•** Si pour certaines raisons les liens étroits entre le sol et les plantes sont affaiblis lors des perturbations, le changement du système dans le sol peut conduire à une faible reprise du peuplement original avec comme conséquence une diminution du commensalisme hypogé. C'est alors qu'une rétroaction positive pousse très tôt le système vers un nouvel état.

### **Breaking the plant- soil link: an example.**

*4.1 • A broad band of granitic bedrock caps high elevations of the Klamath Mountains of southern Oregon and northern California. Although the soils are coarse textured and growing seasons are short and droughty, the granitic support productive forests, some of which were clear-cut in the 1960s. Despite numerous attempts, these clear-cuts have not been successfully reforested.*

### **Un exemple de la rupture du lien plante-sol.**

4.1 • Un large secteur granitique des mont Klamath se situe en haute altitude dans le sud de l'Oregon et le nord de la Californie. Même si les sols y sont de texture grossière et que la saison de croissance soit courte et sèche, on y trouve des forêts productives même si certaines furent coupées à blanc dans les années 60. Malgré plusieurs essais, ces forêts coupées à blanc n'ont pu être régénérées.

////////////////////////////////////

### *The clear-cut.*

4.2 • One of these sites, Cedar Camp, has been intensively studied over the past few years (Amaranthus & Perry [1987], Perry & al. [1984], Perry & Rose [1983]). It illustrates the role of close links between plants and soil in maintaining system integrity. Cedar camp a 10 to 15 ha clear-cut dating from 1968. It is on a 30% southerly aspect with a 1700 meter elevation. The adjacent forest, on the same slope and aspect is dominated by 80 year old white fir (*Abies concolor*) and is classed Site I, or the highest productivity level for that species and elevation. The clear-cut has been planted four times, all failures.

### **La coupe à blanc.**

4.2 • Un de ces sites forestiers appelé "Cedar Camp" a fait l'objet d'études approfondies ces dernières années (Amaranthus & Perry [1983], Perry & al. [1984], Perry & Rose [1983]). Ces travaux illustrent le lien étroit entre les plantes et le sol dans le maintien de l'intégrité d'un système. Le site de "Cedar Camp" compte de 10 à 15 hectares où la coupe à blanc remonte à 1968. A une altitude moyenne de 1 700 m., 30 % du site présente un aspect méridional. Comparable au point de vue aspect général, le site voisin est constitué d'une vieille futaie de 80 ans d'*Abies concolor* et classée comme site I, c'est-à-dire le site qui a la productivité la plus élevée pour cette essence et à cette altitude. La partie qui a été coupée à blanc a été depuis replantée quatre fois sans succès.

////////////////////////////////////

4.3 • Current vegetation consists of approximately 30% cover of annual grass (*Bromus tectorum*), scattered patches of braken fern (*Pteridium aquilinum*), and occasional manzanita bush (*Arctostaphylos viridis*). Manzanita are more frequent at the clear-cut forest boundary, where they apparently were protected from the slash burning and herbicides used to prepare the site for planting. The only encroachment of natural conifer seedlings from the forest into the clear-cut is in association with manzanita.

4.3 • La végétation actuelle est composée de 30 % de graminées annuelles comme *Bromus tectorum*, ainsi que de colonies de *Pteridium*

*aquilinum* et occasionnellement de broussailles d'*Arctostaphylos viridis*. Ces dernières sont plus abondantes à la limite de la forêt coupée à blanc, puisqu'elles ont moins subi le choc du feu et des herbicides utilisés lors de la préparation du site pour la plantation. Le seul empiètement des semis naturels de conifères par la forêt dans la parcelle coupée à blanc, c'est l'association avec *Arctostaphylos viridis*.

////////////////////////////////////

**4.4 •** *Forests of this area regenerated successfully after previous wildfires. The consistent failure of regeneration after clear-cutting is probably related to two factors in the natural system that are not present in the managed area. First, early successional hardwoods of the natural system stabilize important soil organisms, and these hardwoods' cover ameliorates temperature and moisture regimes. Second, standing dead snags (fire-killed trees) also shade the site and dampen temperature fluctuations.*

**4.4•** Les forêts de cette région se sont régénérées avec succès à la suite d'incendies antérieurs. L'échec persistant de la régénération dans les parties coupées à blanc est probablement relié à deux facteurs présents dans l'écosystème naturel et qui sont absents dans la région sous aménagement. Le premier facteur serait d'abord lié à la succession de feuillus dans le système naturel qui stabilise les principaux organismes du sol, et qui améliorent à la fois la teneur en humidité ainsi que la température du sol. Le second facteur est la présence de "chicots" qui contribuent naturellement à réduire les variations de température.

////////////////////////////////////

#### ***Soil comparisons.***

**4.5 •** *Various factors may have contributed to reforestation failures at Cedar Camp, but two in particular seem likely to underlie the inability of seedlings to secure a foothold in the clear-cut. First, loss of aggregation reduced the capacity of soils to store and deliver resources, particularly water. Second, reductions or outright loss of essential rhizosphere organisms diminished the capacity of tree seedlings to exploit sufficient soil volume to compensate for the lower resource levels per unit of soil volume. Active antagonism by actinomycetes against mycorrhizal fungi and rhizobacteria may have exacerbated the inability of trees to reoccupy the clear-cut (Freidman & al. [1988]). These factors are consequences of breaking the link between plant and soil.*

### **Une comparaison des sols.**

**4.5** • Plusieurs facteurs peuvent avoir contribué à l'échec de la régénération de la forêt à "Cedar Camp", dont deux en particulier, semblent montrer l'incapacité des plantules à s'établir après une coupe à blanc. Premièrement la disparition des agrégats diminue considérablement la capacité du sol à retenir et restituer les ressources, particulièrement l'eau. Deuxièmement, la réduction ou la perte subite des organismes de la rhizosphère diminue du même coup la capacité des plantules d'arbres d'avoir accès à un volume suffisant de sol qui compenserait pour la baisse des ressources nécessaires. Il est également possible que l'antagonisme entre Actinomycètes d'une part et les mycorhizes et rhizobactéries d'autre part, ait inhibé la possibilité des semis forestiers à réoccuper le site de la coupe à blanc (**Friedman & al. [1988]**). Ces facteurs sont la conséquence directe de la rupture du lien entre les plantes et le sol.

**4.5** • Les types de matériaux qui sont à la base de la formation de nos sols sont presque toujours à structure grossière avec des taux d'argile pédologique assez bas. Cette caractéristique est peu favorable à la formation d'agrégats argilo-humiques dont la stabilité est bien connue. Nous avons rencontré les agrégats uniquement dans la prairie à agrostide du site "Huitième Rang". Partout ailleurs, les grains grossiers étaient entourés de substance humique noire. Il nous faudra regarder très attentivement la formation de ces agrégats. Dans le cas du site "Moulin", nous pensons que ce sont les actinomycètes qui ont occupé la place depuis des décennies inhibant tous développements subséquents, en particulier celui de la fixation de l'azote. Pour ce qui est du site "Séminaire", nous pensons que l'absence de végétation spontanée après une saison de croissance tient plus à un maintien d'équilibre momentané que de l'antagonisme.

////////////////////////////////////

**4.6** • *Soils under the forest at Cedar Camp are highly aggregated. Scanning electron micrographs show diverse pore sizes permitting both water retention and water drainage (therefore aeration), which are important to soil fertility. Clear-cut soils, in contrast, resemble beach sands, having virtually no pore structure. Loss of soil structure is not due to differences in total organic matter, which does not differ significantly between forest and clear-cut soil (Perry & Rose [1983]), but apparently to the removal of living tree roots and associated ectomycorrhizal hyphae.*

**4.6** • Les sols sous couvert forestier à "Cedar Camp" contiennent beaucoup d'agrégats. L'utilisation du microscope électronique à balayage montre des pores de grandeurs variables permettant à la fois la rétention de l'eau et son écoulement (donc aération du sol), facteurs très importants en fertilité du sol. Le contraste est saisissant du côté de la parcelle dénudée par une coupe à blanc et dont les sols ressemblent davantage à du sable de plage, sans structure ni porosité. La perte de la structure du sol n'est pas due à une déficience en matière organique puisqu'il y a peu de différence entre le sol du peuplement d'*Abies*

*concolor* et la parcelle dénudée par une coupe à blanc. (**Perry & Rose [1983]**), mais plutôt par la disparition des racines d'arbres ainsi que des hyphes d'ectomycorhizes qui leur sont associés.

**4.6** • L'expérience que citent ici les auteurs est du même ordre que les observations que **Guay, Lachance et Lapointe (1982)** ont fait, il y a près d'une décennie déjà, lors de l'expérimentation sur la ferme Fournier à Beaumont. Après l'application de 150m<sup>3</sup>/ha de BRF donnant, après 3 ans, un taux presque analogue de matière organique entre le témoin et la parcelle. Cette dernière avait une productivité de 25% supérieure avec un sol mélanisé et montrant un grand nombre d'agrégats absents du témoin. Nous pensons que les BRF sont capables de provoquer la formation d'agrégats stables en favorisant la diversité de l'écosystème hypogé. Ainsi, est-il possible d'atteindre un équilibre dans le sol qui ne soit pas factice mais bien réel, où après plus de 8 années, on note encore l'effet de l'application de ces BRF. Toutefois, nous pensons avoir commis une erreur par ignorance en n'appliquant pas à tous les ans une nouvelle couche de BRF de l'ordre 10 à 15m<sup>3</sup>/ha. Une telle application aurait pu être utilisée par la microflore et la microfaune pour la formation et le remplacement des agrégats du système, fournissant autant de niches stables pour le maintien de la diversité génétique des mycorhizes et la diversité biologique de la microfaune.

////////////////////////////////////

**4.7**• *Soil microbial communities differ dramatically between forest and clear-cut at Cedar Camp. The ratio of bacterial to fungal colonies is nearly 10 times greater in the clear-cut, and mycorrhizal formation on planted seedlings is reduced (Perry & Rose [1983]). Actinomycetes are a common class of filamentous bacteria that are noted for production of chemicals that inhibit growth of other microbes and of plants (Katz et al. [1987]). These bacteria are more abundant in clear-cut than in forest soil, and a higher proportion of colonies express allelopathy in bioassay (Friedman et al. [1988], Perry & Rose [1983]). Concentration of hydroxymate siderophores microbially produced iron chelators that are important in plant nutrition and resistance to pathogenes are also reduced in clear-cut soils (Perry & al. 1984).*

**4.7**• Il y a une très grande différence à "Cedar Camp" entre les colonies microbiennes du site forestier et celles du site coupé à blanc. Le ratio entre colonies bactériennes et colonies fongiques est près de 10 fois supérieur sur le site coupé à blanc que sur le site forestier; de même le nombre de mycorhizes sur les plantules d'arbres est très faible (**Perry & Rose [1983]**). Les Actinomycètes représentent un groupe de bactéries filamenteuses qui sont reconnues pour la production de substances chimiques qui inhibent la croissance d'autres bactéries et d'autres plantes (**Katz et al. [1987]**). Ce type de bactérie est plus abondant dans les sols de la parcelle coupée à blanc que ceux de la parcelle forestière et un plus grand nombre de colonies manifestent de l'allélopathie lors des essais (**Friedman et al [1988], Perry & Rose [1983]**). La concentration des chélateurs ferriques importants pour la

nutrition et la résistance aux pathogènes est également réduite dans les sols de la parcelle coupée à blanc (**Perry et al. [1984]**).

**4.7**• Les remarques des auteurs au niveau des différences de la composition microbiologique entre la parcelle où les tiges ont été prélevées et le témoin est d'une grande importance. Nous avons ici l'"empreinte" microbiologique de la perturbation. Il nous paraît souhaitable de regarder de près ce que pourrait être la notion de "**perturbation optimum**" pour un peuplement donné exprimée en termes biologiques de l'écosystème hypogé. Nous sommes d'avis qu'une telle notion où les BRF interviendraient comme agent de contrôle et de stabilisation seraient un apport économique et environnemental en tant que norme d'intervention.

////////////////////////////////////

**4.8** • *Had the first planting been successful, or had sprouting manzanita not been sprayed with herbicide, soil structure and microbial communities might have been stabilized at Cedar Camp. Without the proper plant guild, however, the system entered a downward spiral in which deterioration within the soil resulted in further planting failures that in turn lead to further soil deterioration. Rehabilitation of such a site requires that mycorrhizal fungi and other microbes that interact positively with the trees to be reestablished.*

**4.8**• La première plantation eut-elle réussi et les rejets d'*Arctostaphylos viridis* n'eussent pas été traités aux herbicides, la structure du sol et les communautés microbiennes auraient été sauvées à "Cedar Camp". Sans la gilde des plantes appropriées, le système entrerait dans une spirale négative où la détérioration du sol, entraînant l'échec des plantations nouvelles, causerait ensuite une plus grande détérioration du sol. La réhabilitation d'un tel site exige que les mycorhizes et autres microbes dont les interactions avec les arbres sont positives soient rétablies.

**4.8** Il est intéressant de noter l'importance que peut avoir sur le système hypogé l'application de sylvicides alors que nous pensons qu'ils sont utiles dans l'élimination de la compétition. Il semble bien qu'ils soient tout simplement des réducteurs de diversité. En termes clairs, ce seraient des agents importants de dégradation du milieu pour imposer une éducation précise à la végétation. Toutefois, il faut souligner nos observations sur la parcelle 146 à Saint-Sylvestre, comté de Lotbinière. A l'automne 1989, cette parcelle d'excellente venue a été traitée aux sylvicides par voie aérienne en fin de saison en même temps que tout le bloc où elle se trouvait. En 1990, la diversité de la flore est toujours beaucoup plus grande que celle des témoins où cette dernière a été réduite à l'état de prairie à agrostide. Dans ce cas il est clair que la présence des BRF et leur influence sur la pédogénèse est un facteur important dans la stabilisation de la diversité et de la résistance aux perturbations.

**Soil transfer experiments.**

**4.9** • *In experiments at Cedar Camp, adding less than 150 ml of soil from the root zone of a healthy conifer plantation to each planting hole doubled growth increased survival*

*of conifer seedlings nearly 50% in the first year at outplanting (Amaranthus & Perry [1987]). By the third year, only the seedlings receiving soil transfer remained alive. Clear-cut transfer soils did not differ significantly in macronutrient concentrations, and the small amount of soil added to planting holes further suggests that seedlings were not responding to fertilization but rather to addition of critical organisms whose numbers had been reduced in or eliminated from the clear-cut soil.*

#### **Les expériences de transferts de sol.**

4.9 • A titre d'expérience à "Cedar Camp" on a ajouté à chaque plant lors de la plantation 150ml de sol provenant de la rhizosphère de conifères sains et on a obtenu une augmentation de 50% de la croissance et de la survie dès la première année (Amaranthus & Perry [1987]). Après trois ans, seuls les plantules qui avaient poussé dans le sol transféré ont survécu. Le contenu en nutriments du sol transféré et celui de la parcelle coupée à blanc ne montraient pas de différence significative quant au contenu en macronutriments. Les petites quantités de sol transférés lors de la plantation n'ont pas réagi à la fumure mais plutôt à l'apport de microorganismes nécessaires dont le nombre a été réduit, sinon éliminé dans la parcelle coupée à blanc.

4.9 Les expériences d'Amaranthus et Perry (1987) portant sur le transfert de sol de la rhizosphère d'un peuplement en équilibre vers les plantations, sur des sols devenus infertiles après plusieurs perturbations, nous permettent de poser plusieurs hypothèses qu'il nous était impossible de formuler auparavant. Ainsi l'apport de BRF ne serait-il pas le déclencheur d'une série de mécanismes microbiologiques utilisant saccharides, polysaccharides, acides aminés et protéines comme source de diversification et comme source d'énergie. Comme le souligne avec justesse Fyles & McGill, (1986) la partie supérieure des arbres contient de 7 à 9 fois plus de nutriments que le sol lui-même. L'apport de sol, équilibré biologiquement agit donc comme inoculum. En comparaison l'apport de BRF agirait en partie comme inoculum, mais également comme apport énergétique et nutritif, en plus de provoquer la remise en activité de microorganismes sporulés ou tout simplement dormants. Il est tout à fait plausible que nous allions au-delà de l'apport mycorhizien, touchant tout le domaine de la fixation de l'azote et ainsi déclencher tout le cycle biologique de la pédogénèse.

////////////////////////////////////

4.10• *In a similar study conducted on another site in southwest Oregon improved growth of conifer seedlings after inoculation with soils from an EM hardwood stand was accompanied by significantly enhanced mycorrhiza formation and free-living nitrogen fixation in seedling rhizospheres. This effect was eliminated by pasteurizing transfer soils (Amaranthus & al.[1987], Amaranthus & Perry in press).*

4.10 • Dans une étude analogue menée sur un autre site dans le sud-ouest de l'Oregon, on a amélioré la croissance de semis de conifères après inoculation avec des sols provenant de peuplements feuillus

ectomycorhizés. On a noté une augmentation significative des mycorhizes et des organismes fixateurs d'azote dans la rhizosphère des plantules. Cet effet disparaissait en pasteurisant le sol transféré (**Amaranthus & Perry (sous presse)**).

////////////////////////////////////

## Implications of the close link.

**5.1** • *Close, self-reinforcing links between plants and soil organisms are likely to exist in numerous ecosystems. The importance of belowground mutualists to trees was clearly demonstrated some years ago, when biologists learned that species planted outside of their normal habitat (e.g., trees planted in grassland or temperate zone trees planted in the tropics) did not grow well and often did not survive unless inoculated with soil from a forest of the same or similar tree species (Mikola, [1970], Shemakanova, [1967]). Similarly, trees planted on mine spoils frequently do not succeed unless given a suitable below-ground partner (Marx [1975]). These examples present rather extraordinary physical disruption of the plant-soil link.*

### Les implications des liens étroits.

**5.1** • Il nous semble évident que des liens étroits se renforcent entre les plantes et les microorganismes du sol dans de nombreux écosystèmes. L'importance du commensalisme entre les arbres a été démontré lorsque des biologistes constatèrent que des essences, plantées en dehors de leur habitat normal, pouvaient difficilement survivre à moins que le sol fut inoculé avec de la terre provenant d'un peuplement analogue comptant les mêmes espèces (**Mikola [1970], Shemakanova [1967]**). De même, les arbres plantés sur des terrils de mine ne croissent que si on leur fournit les microorganismes du sol appropriés (**Marx [1975]**). Ces exemples mettent en lumière la rupture physique extraordinaire du lien plante-sol.

////////////////////////////////////

**5.2** • *As our studies at Cedar Camp indicate, the link between plants and soils can also be weakened or severed and sites degraded by other kind of disturbance to which the system is not well adapted. For example, mycorrhiza formation is reduced by pollution (Kowalski, [1987], Meyer [1985]), suggested that positive feedback develops in polluted forests: weakened trees lead to fewer mycorrhizae and fewer mycorrhizae lead to trees that are more susceptible to pests and pathogens. Following are three other examples in which disruption of the links between plants and soils may have led to ecosystem degradation.*

• *In the niombo woodlands that cover much of southern Africa, sites cleared and burned for cultivation then grazed or left fallow for as little as one year, no longer support growth of the original tree species. Extensive areas around lake Victoria are*

*well on their way toward semi-desert, whereas throughout northern Zambia such sites return to an open savanna vegetation (Stromgaard [1986]).*

- *In western North America, some annual grassland, which had been converted from perennial grasslands by overgrazing, no longer support perennial grasses even when planted. Perennial grasses require mycorrhizae, at least when certain nutrients are in short supply, but invading annual grasses probably do not (Reeves & al. [1979]). It is reasonable to hypothesize that overgrazing eventually reduces energy flow to mycorrhizal fungi and associated organisms, weakening the link until annuals successfully invade.*

- *Intensified shifting cultivation (longer periods of cultivation and more frequent return to a given spot than was the historic norm) has converted large areas of moist tropical forest to scrublands (Blaike & Brookfield [1987]) As with grasslands, late successional trees in moist tropical forests are mycorrhizal, whereas invaders often are not (Janos 1980).*

5.2 • Comme nos études à "Cedar Camp" l'indiquent, le lien entre les plantes et le sol peut être grandement affaibli par d'autres sortes de perturbations auxquelles le système n'est pas bien adapté. A titre d'exemple, mentionnons que la pollution affaiblit les mycorhizes (Kowalski [1987], Meyer, [1985]). Ceci indique qu'une rétroaction positive se manifeste dans les forêts polluées: les arbres affaiblis ont une mycorhization moindre: ils deviennent plus sensibles aux insectes et maladies. Mentionnons trois autres exemples où la rupture du lien plante-sol a mené à la dégradation des écosystèmes.

- Dans les forêts du Niombo qui couvrent une grande partie du sud du continent Africain, les parcelles sont défrichées, puis brûlées pour que le sol soit cultivé; ensuite on les abandonne au pâturage ou on les laisse en jachère pendant une année. Ces parcelles ne peuvent plus favoriser la croissance des essences d'origine. De larges secteurs de la région du lac Victoria sont en voie de devenir semi-désertiques (Maghembe 1987), alors que dans la partie nord de la Zambie, des sites analogues retournent à la végétation de savane (Stromgaard [1986]).

- Dans l'ouest de l'Amérique du Nord, des prairies d'herbages annuels dues au surpâturage d'herbes vivaces. ne supportent plus ces dernières même si on les resèment (Krueger [1987]). Les graminées vivaces ont besoin d'être mycorhizées, tout au moins lorsque certains nutriments viennent à manquer, ce qui n'est pas nécessaire aux graminées annuelles (Reeves et al. [1979]). Il nous semble raisonnable de formuler l'hypothèse que le surpâturage réduit l'énergie disponible au niveau des mycorhizes et les microorganismes associés, affaiblissant ainsi le lien plante-sol jusqu'à ce que les herbages annuels s'installent.

- La conversion aux cultures intensives a transformé de grandes étendues de forêts tropicales humides en véritables maquis (Blaike &

**Brookfield, [1987]**). Tout comme dans le cas des prairies, les derniers arbres installés dans les forêts tropicales humides sont mycorhizés, alors que les plantes spontanées ne le sont pas (**Janos [1980]**).

*5.3 • Under what circumstances is maintaining a strong link between plants and soils likely to be important to ecosystem stability? Clearly, resource availability is a key factor. Where water or nutrients are in short supply, belowground mutualists are particularly important to perennial plants. The mutualists influence resource availability both directly, through gathering and nitrogen fixation, and indirectly, through effects on soil physical characteristics. In coarse-textured soils, mycorrhizal fungi provide much of the structure (Rose [1988]) and therefore the capacity to store nutrients and water.*

5.3 • Dans quelles circonstances est-il important de maintenir un lien étroit entre les plantes et le sol pour assurer la stabilité de l'écosystème? Il est évident que c'est la disponibilité des ressources qui est le facteur principal. Lorsque l'eau ou les nutriments sont limités, les commensaux hypogés sont particulièrement importants pour les plantes vivaces. Les commensaux ont une influence directe sur la disponibilité des ressources en contribuant à la collecte et à la fixation de l'azote. Ils ont également une influence indirecte sur les caractéristiques physiques du sol. Dans les sols à structure grossière, les fungus mycorhizateurs contribuent à la structure (**Rose [1988]**), donc à la capacité.

////////////////////////////////////

*5.4 • Because of seasonal constraints, some environments have a relatively narrow window during which perennial plants may successfully reestablish after a disturbance. In these situations, maintenance of a strong link between plants and their belowground mutualists is likely to be most critical.*

5.4 • A cause de contraintes saisonnières, certains milieu ne disposent que d'un petit créneau permettant l'installation de plantes vivaces à la suite d'une perturbation. Dans ces cas le maintien d'un fort lien entre les plantes et leurs commensaux dans le sol est particulièrement critique.

////////////////////////////////////

*5.5 • For example, despite their many differences, the high elevation granitics of western North America and the niombo woodlands of southern Africa share certain important characteristics. Both have short growing seasons, drought and under their natural disturbance regime are dominated by EM trees. In the granitics, and probably in the niombo woodlands, newly established seedlings must exploit soils resources quickly to develop sufficient vigor to survive drought and other stresses (e.g. grazing*

*and pathogens). Trees and shrubs are likely to need mycorrhizae and associated organisms such as nitrogen-fixing bacteria, to satisfy these requirements (Malloch & al. [1980], St-John & Coleman [1982]).*

**5.5 •** A titre d'exemple, malgré leur nombreuses différences, les forêts sur sol granitique en haute altitude, de l'ouest de l'Amérique du Nord et du Niombo du sud de l'Afrique, partagent plusieurs caractéristiques importantes. Les deux ont des saisons de végétation courtes, de la sécheresse et dans leurs régimes naturels de perturbation, elles possèdent surtout des arbres endomycorhizés. Il est probable qu'en Afrique, tout comme en Amérique, les nouveaux semis ont besoin de puiser très rapidement dans les ressources du sol pour se développer et survivre à la sécheresse et autres stress comme la paissance et les pathogènes. Les arbres et les arbustes doivent avoir recours aux mycorhizes et d'autres microorganismes associés comme les bactéries fixatrices d'azote pour satisfaire des besoins (Malloch et al. [1980], St. John and Coleman [1982]).

**5.6 •** *It is perhaps a testament to the strength of a healthy link between plant and rhizosphere organisms that, despite stressful environments, these ecosystems are not necessarily unproductive. On the contrary, ring widths on stumps at Cedar Camp showed that the previous forest had grown surprisingly well for that elevation and soil type probably because of strong, positive feedback links within the tree-soil system.*

**5.6 •** C'est probablement une preuve de la puissance du lien vigoureux entre la plante et les organismes de la rhizosphère que, en dépit des dures variations environnementales ces écosystèmes ne sont pas nécessairement improductifs. Les souches de "Cedar Camp" montrent que la forêt qui existait avait une croissance surprenante pour le type de sol et l'altitude, probablement à cause d'une forte rétroaction positive à l'intérieur du système plantes-sol.

**5.7 •** *The biotic, as well as the abiotic, environments bears on the significance of bootstrapping. Some plants, including many annuals and weeds, do require mycorrhizae (Trappe [1987]), hence they may gain competitive advantage when mycorrhizal fungus and associated rhizosphere organisms decline in abundance. Once such plants gain dominance, the weakened links between the original plant community and its belowground mutualists are likely to break, and regenerating the original plant community, may require simultaneously reestablishing the proper microbial complex. In the Himalayan foothills of northeast India, inoculation with soils from established forests enhanced rehabilitation of sites degraded by intensified shifting agriculture (Sharma [1983]).*

**5.7** Le milieu biotique de même qu'abiotique a une influence sur l'intersuffisance (*bootstrapping*). Des plantes, dont plusieurs annuelles et des mauvaises herbes n'ont pas besoin de mycorhizes (Trappe

[1987]), ce qui leur confère des avantages lorsque les mycorhizes et les microorganismes de la rhizosphère diminuent. Quand les plantes non mycorhizées dominent, le lien s'affaiblit entre la communauté végétale d'origine et celle des mutualistes du sol, pouvant permettre la rupture. Pour rétablir les colonies de plantes originales, on devra reconstituer le complexe microbiologique convenable. Au pied du massif himalayen au nord-est de l'Inde, l'inoculation de sites dégradés par les cultures intensives avec des sols forestiers a grandement contribué à la réhabilitation (Sharma [1983]).

////////////////////////////////////

*5.8 • Although soil transfer has a long history of success as a means of introducing or reintroducing beneficial organisms to a site, the solution is not always that simple. In southwest Oregon, soils collected from beneath Pacific madrone (*Arbutus menziesii* Pursh) greatly stimulate growth and rhizosphere nitrogen fixation on conifer seedlings when they are planted in association with manzanita, but when seedlings are planted in annual grass meadows, soils from madrone have no effect on growth and actually depress rhizosphere nitrogen fixation (Amaranthus & al. [1987], Amaranthus & Perry in press). Much more knowledge about the dynamics of the belowground ecosystems is needed to explain results such as these. Madrone and manzanita, both EM plants, probably support compatible rhizosphere microbes. In contrast, microbial communities in soils beneath annual grasses (probably nonmycorrhizal, perhaps facultatively VA mycorrhizal) are likely to differ from, and perhaps be actively antagonistic to, those that were transferred to the meadow site in the madrone soils.*

5.8 • Bien que des transferts de sols aient toujours été bénéfiques comme moyen d'introduire ou de réintroduire des microorganismes nécessaires au sol dans un site, la solution n'est pas toujours aussi simple. Ainsi, au sud-ouest de l'Orégon, des apports de sol prélevés sous des arbousiers (*Arbutus menziesii*), améliorent grandement la fixation de l'azote des semis de conifères ainsi que leur croissance lorsqu'ils sont associés avec *Arctostaphylos viridis*. Toutefois, lorsque les plantules sont mises en terre dans des prairies de graminées annuelles, la terre provenant d'*Arbutus menziesii* n'a pas influencé la croissance mais elle a ralenti la fixation de l'azote au niveau de la rhizosphère (Amaranthus et al. [1987], Amaranthus & Perry, sous presse). On manque de connaissances sur les écosystèmes du sol pour expliquer de tels résultats. *Arbutus menziesii* et *Arctostaphylos viridis* possèdent tous deux des endomycorhizes qui entretiennent probablement dans leur rhizosphère, une flore compatible aux deux. A l'inverse, il semble que les communautés microbiennes des sols portant des graminées annuelles non mycorhizées ou simplement endomycorhizées, sont très différentes ou simplement antagonistes au sol d'*Arbutus menziesii* qui fut transféré dans le site de la prairie.

////////////////////////////////////

## **Bootstrapping and ecosystem stability.**

**6.1** • *Strong, self-reinforcing links may characterize many interactions in nature. Subsystems comprised of strongly interacting components, termed "holons" by Koestler (1969), play a central role in hierarchy theory and have long been thought to account for the stability of complex systems (Allen & Starr [1982], O'Neill & al. [1986], Roberts & Tregonning [1980], Simon [1962]).*

### **La stabilité des écosystème et l'intersuffisance. (bootstrapping)**

**6.1** • Des liens solides qui renforcent les composantes d'un système sont propres à plusieurs interactions dans la nature. Des sous-systèmes comprenant des composantes à fortes interactions appelées "holons" par Koestler (1969), jouent un rôle central dans la théorie de la hiérarchie. On pense depuis longtemps que ces liens sont responsables de la stabilité de systèmes complexes (Allen & Starr [1982], O'Neill et al. [1986], Roberts et Tregonning [1980], Simon, [1962]).

**6.2** • *May (1973) argued, "Complex communities contain much more information than can be estimated by counting the links in the trophic web". This information appears as structure within the network of community interactions; some interactions are stronger than others, and some are strong enough that the health and often the continued existence of the participants resides in the interaction (i.e., they are bootstrapping relationships). The latter may range from classic mutualisms such as those between plants and mycorrhizal fungi or pollinators, through the extended mutualisms that exist between plants and their rhizospheres, to interactions that may not fit the standard definition of mutualism at all, but nonetheless are characterized by strong positive feedback among the system components (De Angelis & al. [1986]). Though a bootstrapping system may be quite stable, it is also poised; its stability is not of a ball lying in the bottom of a potential well, but of a dancer in arabesque. Like the little boy in the bog, such a system drave on the strength of its internal interactions to rise above the limitations of its environment and maintain order.*

**6.2** • **May (1973)**, soutient: "les communautés complexes possèdent beaucoup plus d'information qu'il n'en paraître en comptant les liens trophiques." Cette information apparaît comme la structure à l'intérieur du réseau des intercommunications de la communauté: certaines sont plus fortes que d'autres. D'autres sont assez fortes pour que la "santé voire l'existence des microorganismes participant réside dans l'interaction même (ce sont des relations d'intersuffisance). Ceci peut aller du commensalisme classique comme celui existant entre la plante

et les mycorhizes ou les pollénisateurs grâce au commensalisme entre les plantes et la rhizosphère. Ceci peut aller jusqu'aux interactions qui ne correspondent pas à la définition standard du commensalisme, mais néanmoins, sont caractérisés par une forte rétroaction positive au sein des composantes du système, (**DeAngelis et al.[1986]**). Même si un système intersuffisant peut être très stable, il est en équilibre. Sa stabilité n'est pas celle d'une balle au fond d'un puits, mais plutôt celle d'un danseur d'arabesque. Comme le petit garçon dans le marais, un tel système tire sa force de ses interactions internes pour s'élever au-dessus des limitations de son environnement tout en maintenant l'ordre.

**6.3 •** *The stability of such a system resides in internal communication: the efficiency with which fluctuating regions are detected and damped (**DeAngelis et al. [1986], Prigogine & Stengers [1984]**). In southwest Oregon and northern California, for example several plant species with quite different adaptations such as thick bark, buried seed, or sprouting from roots stocks also are capable of stabilizing the same sets of soil mutualists after disturbance. This redundancy minimizes the extent of fluctuating region areas where belowground mutualists are lost after catastrophic disturbance, and it buffers the plant-soil link at least to some degree against uncertainties in the disturbance regime.*

**6.3 •** La stabilité d'un tel système repose sur la communication interne; l'efficacité avec laquelle les zones qui fluctuent sont décelées et équilibrées, (**De Angelis et al. [1986], Prigogine & Stengers, [1984]**). Dans le sud-ouest de l'Orégon et le nord de la Californie plusieurs espèces de plantes différentes quant à leur adaptation, comme celles qui ont une écorce épaisse, des graines profondément enfouies, ou encore qui produisent des rejets à partir des racines, peuvent stabiliser les mêmes commensaux hypogés après une perturbation. Cette qualité qu'ont certaines espèces tend à réduire les fluctuations régionales où les commensaux hypogés sont disparus après des perturbations catastrophiques, tout en agissant comme tampon sur les liens plante-sol et ce jusqu'à un certain point, malgré les incertitudes qui entourent une perturbation.

**6.4 •** *Although stable against the disturbances that characterize its environment, the bootstrapping system may be quite vulnerable to foreign disturbance patterns. There are numerous examples of change in the nature or frequency of disturbance resulting in a drastic and rapid alteration of system structure (**Amaranthus & Perry 1987, Trappe, [1959], Zedler & al.[1983]**). Such threshold effects, typical of positive feedback systems whose internal stabilizing mechanisms are disrupted can be avoided only if we understand and protect the critical interactions that bind diverse ecosystem components into a whole.*

**6.4** Bien que stable en regard des perturbations qui caractérisent son environnement, le système d'intersuffisance (bootstrapping) peut être très vulnérable aux perturbations qui lui sont étrangères ou à des formes de perturbations. Il y a de nombreux exemples de changement dans la nature et la fréquence des perturbations dont les résultats donnent un changement draconien et rapide de la structure du système (**Amaranthus & Perry [1987], Trappe, [1959] Zedler & al. [1983]**). De tels effets sont caractéristiques des systèmes à rétroaction positive dont les mécanismes internes de stabilisation sont désorganisés. On peut les éviter en comprenant et protégeant les interactions critiques qui lient les diverses composantes de l'écosystème en un tout.

**6.4** Il nous semble de plus en plus probable que l'application au sol de BRF en milieu agricole augmente non seulement les nutriments disponibles mais surtout l'énergie et la composition biochimique du milieu, permettant un "**bouleversement vers le haut**" du système hypogé, donnant par la suite une même impulsion sur système épigé. C'est l'inverse de toutes les actions anthropiques actuelles. L'impulsion donnée par l'exploitation va toujours dans le même sens c'est-à-dire "**vers le bas**". Du côté forestier, l'apport des BRF serait du même ordre qu'en milieu agricole mais se ferait sentir surtout sur la germination et la composition microbiologique directement responsables du cyclage biologique le plus souvent exprimé en termes chimiques ou biochimiques actuellement. L'autre effet des BRF serait de stabiliser le système hypogé en période de perturbation, ce qui laisse supposer l'importance que jouera probablement la fragmentation dans l'aménagement forestier voire même des techniques sylvicoles.

////////////////////////////////////

**6.5** • *Much still needs to be learned but one conclusion already seems warranted. Diversity in the plant community, the microbial community, and the ecosystem as a whole play a seminal role in buffering against disturbance and maintaining healthy links between plants and soils. Management systems aimed at protecting diversity are an important step toward sustainable resource utilization.*

**6.5** • Il nous reste encore beaucoup à apprendre, mais une conclusion semble être justifiée. La diversité dans la communauté végétale épigée, la communauté hypogée et l'écosystème dans son ensemble, joue un rôle primordial comme tampon contre les perturbations et maintient un lien vital entre le sol et les plantes. Les systèmes d'aménagement qui visent à protéger la diversité représente une étape importante dans le maintien et l'utilisation des ressources.

-----

## Bibliographie

- Allen, T.F.H. and Starr, T.B.** (1982) "*Hierarchy: Perspectives for Ecological Complexity*". University of Chicago Press, Chicago.
- Amaranthus, M.P., C.Y. Li, and D.A. Perry** (1987) Nitrogen fixation within mycorrhizae of Douglas-fir seedlings. Page 79 in D.M. Sylvia, L.L. Hung and J.H. Graham eds. *Mycorrhizae in the Next Decade: Practical Applications and Research Priorities*. University of Florida, Gainesville.
- Amaranthus, and D.A. Perry** (1987) "The effect of soil transfers on ectomycorrhizal formation and the survival and growth of conifer seedlings on old, none reforested clear-cuts". *Can. Jour. For. Res.* **17: 944-950**.
- Amaranthus, and D.A. Perry.** In press. Interaction between vegetation type and madrone soil inocula in the growth, survival and mycorrhizal formation of Douglas-fir. *Can. J. For. Res.*
- Anderson, J.M., S.A. Huish, P. Ineson, M.A. Leonard and P.R. Splatt** (1985) "Interactions of invertebrates, microorganisms and tree roots in nitrogen and mineral element fluxes in deciduous woodland soils." Pages 377-392 in A.H. Fitter, D. Atkinson, D.J. Read and M.B. Ushers eds. *Ecological Interactions in Soil*. Blackwell Scientific Publications, Oxford UK.
- Atlas, R.M. and R. Bartha** (1987) "*Microbial Ecology: Fundamentals and Applications*." Benjamin/Cummins Publ. Menlo Park CA.
- Blaikie, P., and H. Brookfield** (1987) "*Land degradation and Society*." Methuen, London.
- Borchers, S and D.A. Perry** (1987) "Early successional hardwoods as refugia for ectomycorrhizal fungi in clearcut Douglas-fir forests of southwest Oregon". Page 84 in D.M. Sylvia, L.L. Hung and J.H. Graham eds, *Mycorrhizae in the Next Decade: Practical applications and Research Priorities*. University of Florida Gainesville.
- Bowen, G.D.** (1980) "Misconceptions, concepts and approaches in rhizosphere biology". Pages 283-304 in D.C. Ellwood, J.N. Hedger, M. J. Latham, J.M. Lynch and J.M. Slater eds. *Contemporary Microbial Ecology*. Academic Press London.
- Clarholm, M.** (1985) "Possible roles for roots, bacteria, protozoa and fungi in supplying nitrogen to plants". Pages 355-365 in A.H. Fitter, D. Atkinson, D.J. Read and M.B. Usher eds, *Ecological Interactions in Soil*. Blackwell Scientific Publications, Oxford UK.
- Coleman, D.C.** (1985) "Through a ped darkly: an ecological assessment of root-soil-microbial-faunal interactions. Page 1-21 in A.H. Fitter, D. Atkinson, D.J. Read and M.B. Usher eds, *Ecological Interactions in Soil*. Blackwell Scientific Publications, Oxford UK.
- Coleman, D.C., R.V. Anderson, C.V. Cole, J.F. McLellan, L.E. Woods and E.T. Elliott** (1984) "Role of protozoa and nematodes in nutrient cycling." Pages 17-28 in *Microbial-plant Interactions*. Soil Science Society of America, Madison WI.
- Corman, A., Y. Crozat and J.C. Cleyet-Marel** (1987). "Modeling of survival kinetics of some *Bradyrhizobium japonicum* strains in soils." *Biol. Fertil. Soils* **4: 79-84**.
- Davies, Paul.** (1983) "*God and the New Physics*". Simon & Schuster, New-York.
- DeAngelis, D.L., W.M. Post and C.C. Travis** (1986) "*Positive feedback in Natural Systems*". Springer-Verlag Berlin.
- Fogel, R. and G. Hunt** (1983) "Contribution of mycorrhizae and soil fungi to nutrient cycling in a Douglas-fir ecosystem". *Can. Journ. For. Res.* **13: 219-232**.
- Freidman J., A Hutchins, C.Y. Li and D. Perry** (1988) "Phytotoxic actinomycetes and their possible role in regeneration failure of Douglas-fir in the Siskiyou Mountains of southern Oregon. Page 201 in *Proceedings of the 14th International Congress of Biochemistry*. Vol. V Prague, Czechoslovakia, 10-15 July 1988.
- Harvey, A. E., M.F. Jurgensen and M.J. Larsen** (1983) "Effect of soil organic matter on regeneration in northern Rocky Mountain forests". Pages 239-242 in R. Ballard and S.P. Gessel eds. *International Union of Forest Research Organizations Symposium on Forest Site and Continuous Productivity*. USDA Forest Service General Technical Report PNW-163, Portland Or.

- Hogberg, P. and G.D. Pearce** (1986) "Mycorrhizas in Zambian trees in relation to host taxonomy, vegetation type and successional patterns". *J. Ecol.* **74:775-785.**
- Ingham, R.E., J.A. Trofymow, E.R. Ingham and D.C. Coleman** (1985) "Interactions of bacteria, fungi, and their nematode grazers; effects on nutrient cycling and plant growth". *Ecol. Monogr.* **55: 119-140.**
- Janos, D.P.** (1980) "Mycorrhizae influence tropical succession". *Biotropica* **12(Suppl.): 56-64.**
- Janos, D.P.** (1988) "Mycorrhiza applications in tropical forestry: are temperate-zone approaches appropriate? Pages 133-188 in S.P. Ng ed. *Tress and Mycorrhiza*. Forest Research Institute, Kuala Lumpur, Malaysia.
- Katz, D.A., B. Sneh and J. Friedman** (1987) "The allelopathic potential of *Coridothymus capitatus* L. (*Labiatae*). Preliminary studies on the roles of the shrubs in the inhibition of annuals germination and/or to promote allelopathically active actinomycetes. *Plant-Soil* **98:53-66.**
- Koestler, A.** (1969) "Beyond atomism and holism—the concept of the holon". Pages 192-232 in A. Koestler and J.R. Smythies eds. *Beyond reductionism*. Hutchinson, London.
- Kowalski, S.** (1987) "Mycotrophy of trees in converted stands remaining under strong pressure of industrial pollution". *Angew. Bot.* **61:65-83.**
- Li, C.Y., C. Masser and H. Fay** (1986) Initial survey of acetylene reduction and selected microorganisms in the feces of 19 species of mammals". *Great Basin Naturalist* **46: 646-650.**
- Linderman, R.G.** (1986) "Managing rhizosphere microorganisms in the production of horticultural crops. *Hortscience* **21: 1299-1302.**
- Low, A.J.** (1955) "Improvements in the structural state of soils under leys". *Soil Sci.* **6: 179-199.**
- Lynch, J.M. and E Bragg** (1985) "Microorganisms and soil aggregate stability". *Adv. Soil. Sci.* **2: 133-171.**
- Malajczuk, N., J.M. Trappe and R. Molina** (1987) "Interrelationships among some ectomycorrhizal trees, hypogeous fungi and small mammals: western Australian and northwest American parallels". *Aust. J. Ecol.* **12: 53-55.**
- Malloch, D.W., K.A. Pirozynski and P.H. Raven** (1980) "Ecological and evolutionary significance of mycorrhizal symbioses in vascular plants". *Proc. Natl. Acad. Sci.* **77: 2112-2118.**
- Marx, D.H.** (1975) "Mycorrhiza and establishment of trees on strip-mined land". *Ohio J. Sci.* **75: 288-297.**
- Maser, C., J. M. Trappe and R.A. Nussbaum** (1978) "Fungal-small mammal interrelationships with emphasis on Oregon coniferous forests. *Ecology* **59: 799-809.**
- Mason, P.A., J. Wilson and C. Walker** (1983) "The concept of succession in relation to the spread of sheathing mycorrhizal fungi inoculated tree seedlings growing in unsterile soil". *Plant Soil* **71:247-256.**
- May, R.M.** (1973) "*Stability and Complexity in Model Ecosystems*". Princeton University Press Princeton NJ.
- McMahon, J.A. and N.J. Warner** (1984) "Dispersal of mycorrhizal fungi: processes and agents." Pages 28-41 in S. Williams and M. Allen, eds. *VA Mycorrhizae and Reclamation of Arid and Semiarid Lands*. University of Wyoming Press, Laramie.
- Meyer, F.H.** (1985) "Einfluss des Stickstofffaktors auf den Mykorrhizabebatz von Fichtensaemlingen im Humus einer Waldschadensflaeche". *Allg. Forst-zeitschrift* **9/10.**
- Meyer, J.R. and R.G. Linderman** (1986) "Selective influence on population of rhizosphere or rhizoplane bacteria and actinomycetes by mycorrhizas formed by *Glomus fasciculatum*. *Soil Biol. Biochem.* **18: 191-196.**
- Mikola, P.** (1970) "Mycorrhizal inoculation in afforestation". *Int. Rev. For. Res.* **3: 123-196.**
- Olsen, R.A., R.B. Clark and J.H. Bennet** (1981) "The enhancement of soil fertility by plant roots". *Am. Sci.* **69: 378-384.**
- O'Neill, R.V, D.L. DeAngelis, J.B Waide and T.F.H. Allen** (1986) "*A Hierarchical Concept of Ecosystems*". Princeton University Press, Princeton NJ.

- Pastor, J. and W.M. Post** (1988) Response of northern forests to CO<sub>2</sub>-induced climate change". *Nature* **334**: 55-58.
- Perry, D.A., R. Molina and M.P. Amaranthus** (1987) "Mycorrhizae, mycorrhizospheres, and reforestation: current knowledge and research needs." *Can. Journ. For. Res.* **17**:929-940.
- Perry, D.A. and S.L. Rose** (1983) "Soil Biology and forest productivity: oppoportunities and constraints". Pages 229-238 in R. Ballard and S.P. Gessel eds. *International Union of Forest Research Organizations Symposium on Forest Site and Continuous Productivity*. USDA Forest Service General Technical Report PNW-163, Portland Or.
- Perry, D.A., S.L. Rose, D. Pilz and M.M. Schoenberger** (1984) "Reduction of natural ferric iron chelators in disturbed forest soils. *Soil Sci. Soc. Am. J.* **48**: 379-382.
- Pirozynski, K.A.** (1981) "Interactions between fungi and plants through the ages". *Can. Journ. Bot.* **59**:1824-1827.
- Prigogine, I, and I. Stengers** (1984) " Order Out of Chaos". Bantam, Toronto, Ontario Canada.
- Rambelli, A.** (1973) " The rhizosphere of mycorrhizae". Pages 229-249 in A.C. Marks and T.T. Kozlowski, eds. *Ectomycorrhizae: Their Ecology and Physiology*. Academic Press London.
- Ratnayake, M., R.T. Leonard and J.A. Menge** (1978) "Root exudation in relation to supply of phosphorus and its possible relevance to mycorrhizal formation. *New Phytol.* **81**: 543-552.
- Reeves, F.B., D. Wagner' T. Moorman and J. Kiel** (1979) "The role of endomycorrhizae in revegetation practices in the semi-arid west. I. A comparision of incidence of mycorrhizae in severely disturbed vs. natural environments". *Am. Journ. Bot.* **66**: 6-13.
- Reid, C.P.P. and J.G. Mexal** (1977) "Water stress effects on root exudation by lodgepole pine". *Soil Biol. Biochem.* **9**: 417-422.
- Roberts, A. and K. Tregonning** (1980) "The robustness of natural systems". *Naturre* **288**:265-266.
- Rose, S.L.** (1988) "Above and belowground community development in a marine sand dune ecosystem". *Plant Soil* **109**: 215-226.
- Sharma, G.D.** (1983) "Influence of humming on the structure and function of microorganisms in a forested ecosystem". *Hill Geography* **2**:1-11.
- Shemakhanova, N.M.** (1967) "Mycotrophy of Woody Plants". Israel Program for Scientific Translations, Jerusalem.
- Simon H.A.** (1962) "The architecture of complexity". *Proc. Am. Philos. Soc.* **106**:467-482.
- St. John, T.V. and D.C. Coleman** (1982) "The role of mycorrhizae in plant ecology." *Can. Journ. Bot.* **61**: 1005-1014.
- Tisdall, J.M. and J.M. Oades** (1982) "Organic matter and water stable aggregates in soils. *Soil Sci.* **33**:141-164.
- Trapnell, C.G.** (1959) " Ecological results of woodland burning experiments in north Rhodesia". *J. Ecol.* **47**:129-168.
- Trappe, J.M.** (1962) "Fungus associates of ectotrophic mycorrhizae". *Bot. Rev.* **28**: 538-602.
- Trappe, J.M.** (1987) " Phylogenic and ecological aspects of mycotrophy in the Magnoliophae (angiosperms) from an evolutionary stand point". Pages 5-25 in G. Safir, ed *Ecophysiology of Vesicular-Arbuscular Mycorrhizal plants*. CRC. Press Boca Raton FL.
- Vogt, K.A., C.C. Grier and C.E. Meier**(1982) "Mycorrhizal role in net primary products and nutrient cycling in *Abies amabilis* ecosystems in western Washington." *Ecology* - **370-380**.
- Warner, N.J., M.F. Allen and J.A. McMahon** (1987) "Dispersal agents of vesicular mycorrhizal fungi in a disturbed arid ecosystem". *Mycologia* **79**: 721-730.
- Whipps, J.M. and J.M. Lynch** (1986) "The influence of the rhizosphere on crop productivity". *Adv. Microb. Ecol.* **9**:187-244.

**Zedler, P.H., C.R. Gautier and G.S. McMaster** (1983) "Vegetation change in response to extreme events: the effect of a short interval between fires in California chaparral and coastal scrub." *Ecology* **64**: 809-818.

.....

Publication n° 16  
novembre 1990  
réédité par  
**Le Groupe de Coordination sur les Bois Raméaux**  
Département des Sciences du Bois et de la Forêt  
Faculté de Foresterie et de Géomatique  
**Université Laval**  
Québec G1K 7P4  
QUÉBEC  
Canada  
courriel:  
gilles.lemieux@sbf.ulaval.ca  
<http://forestgeomat.for.ulaval.ca/brf>  
FAX 418-656-3177  
tel. 418-656-2131 poste 2837  
Deuxième édition 1996