

# Influence du peuplement forestier sur la faune et la microflore du sol et des humus\*

## I. – Description des stations et étude de la faune du sol

PAR

P. ARPIN\*, J.F. DAVID\*, G.G. GUITTONNEAU\*\*\*, G. KILBERTUS\*\*, J.F. PONGE\* et G. VANNIER\*

\* *Muséum National d'Histoire Naturelle – Laboratoire d'Ecologie générale – U.A. 0689 C.N.R.S.*

*4, avenue du Petit-Château, 91800 Brunoy (France)*

\*\* *Université de Nancy I – Laboratoire de Microbiologie – U.A. 0689 C.N.R.S.*

*Centre de 2e cycle – Case officielle n° 140 – 54037 Nancy Cedex (France)*

\*\*\* *Université d'Orléans U.E.R. de Sciences fondamentale s et appliquées*

*Laboratoire de Biologie et écologie végétales – 45046 Orléans Cedex (France)*

**Synopsis:** This paper is the first of two articles dealing with modifications of faunal and microfloral groups dwelling in the soil under different forest crops (Forêt d'Orléans, Loiret, France). Meso- and micro-faunal populations are mostly dependent on the transformation of humus type under pine-trees, while macrofaunal populations are rather dependent on quality of the forest litter.

**Keywords:** Soil fauna, temperate forest ecosystems, Scots pine, Oak, Hornbeam, Oribatei, Collembola, Nematoda, Millipeds, populations.

## INTRODUCTION

Dans le cadre de l'étude de l'influence des monocultures de résineux sur la biologie des sols forestiers et de la recherche d'alternatives possibles, le site de la Forêt domaniale d'Orléans, bien que ne possédant pas un grand nombre d'essences forestières (essentiellement du chêne rouvre et du pin sylvestre), nous a semblé

---

\* Cette étude a été réalisée dans le cadre du projet PJREN-C.N.R. .S. «Influence des monocultures de résineux et alternatives possibles»

particulièrement intéressant par sa richesse en peuplements mélangés, notamment dans le Massif d'Ingrannes (MILLERET, 1963). Le pin sylvestre a été introduit dans cette forêt en 1867, où décision a été prise de transformer certains taillis-sous-fûtaie en fûtaies résineuses. Ce reboisement a été intensifié en 1887, jusqu'à la fin du XIX<sup>e</sup> siècle. Depuis, la gestion s'est stabilisée autour du maintien des peuplements feuillus dans les meilleures parcelles et de l'extension progressive de l'enrésinement sur les sols les plus pauvres. Depuis une quinzaine d'années d'autres essences de conifères ont été plantées en plus du pin sylvestre: pin laricio, sapin de Douglas, *Abies grandis*, etc... Les peuplements mélangés de chêne et de pin sylvestre traduisent le succès de l'implantation du pin sylvestre et son bon voisinage avec le chêne et le charme (souvent très abondant en sous-étage même sur sols acides).

L'essentiel de notre étude a porté sur le suivi, pendant un an et un trimestre, de la faune et de la microflore du sol dans trois peuplements jeunes (35 ans d'âge en 1978, année du début des prospections) proches de Vitry-aux-Loges (Loiret), situés à proximité l'un de l'autre. Le peuplement mélangé considéré, situé en bordure de la parcelle enrésinée, constitue une relique (bien que les arbres les plus anciens y aient été coupés) de l'état de la parcelle avant la plantation du pin sylvestre. On y trouve aussi quelques arbres plus âgés (50-60 ans). Le choix de peuplements jeunes était dicté par le fait que nous souhaitions mettre en évidence les effets à court terme de l'enrésinement. Si les effets sur le sol des jeunes plantations de résineux sont très nets dès les 30 premières années (HAMILTON, 1965; PAGE, 1968; NIHLGÅRD, 1971), les effets à long terme sont parfois contradictoires et ont fait l'objet parfois de vives controverses (PAGE, 1968; NOIRFALISE et VANESSE, 1975; WILL et BALLARD, 1976; BONNEAU, 1978). Parallèlement à cette étude, une dizaine de peuplements adultes (100 ans ou plus) ont cependant été prospectés, dans le Massif d'Ingrannes et de Lorris, mais de façon ponctuelle et seulement sur les Collemboles (PONGE et PRAT, 1982).

Les chercheurs travaillant au sein de notre groupe sur les peuplements de la faune du sol avaient mis en évidence la valeur indicatrice de divers groupes zoologiques vis-à-vis du type de sol (ARPIN, 1979; PONGE, 1980). Il nous a donc paru fondé d'utiliser ces connaissances, et en tester ainsi la validité, sur des sites nouveaux, dans le cadre d'un problème d'écologie appliquée. De même, l'un d'entre nous, grâce à la connaissance des rapports entre le métabolisme des Collemboles et leur substrat nutritif, acquise dans le cadre de recherches fondamentales (KILBERTUS et VANNIER, 1981; TOUCHOT *et al.*, 1983; VANNIER, 1985) a pu utiliser une espèce élevée au laboratoire comme outil pour tester la valeur alimentaire de la litière (feuilles, aiguilles, écorce) dans les 3 stations étudiées. L'intérêt des résultats des études faunistiques nous a d'ailleurs incité à approfondir la

connaissance du rôle des organismes du sol dans la formation des humus forestiers et des études sont en cours, que nous évoquerons brièvement dans cet article, pour mieux comprendre le fonctionnement de ces humus d'un point de vue biologique (PONGE, 1984, 1985a et b).

## I. – DESCRIPTION DES STATIONS FORESTIÈRES

### A) Situation géographique et climatologie locale.

La forêt d'Orléans s'étend sur un vaste arc de cercle au nord de la vallée de la Loire. Couvrant une superficie de 34 565 ha, elle est divisée en trois ensembles: à l'ouest le massif d'Orléans (6 550 ha), à l'est le massif de Lorris (14 385 ha) et au centre le massif d'Ingrannes (13 620 ha). En raison de sa richesse en peuplements mélangés (notamment en fûtaies et taillis-sous-fûtaie mixtes de chênes rouvres (*Quercus petraea* et *Q. robur*) et de pins sylvestres (*Pinus sylvestris*) jouxtant des peuplements purs de ces espèces, c'est dans le massif d'Ingrannes que nous avons choisi d'implanter les trois stations de l'étude principale (Fig. 1). Elles sont situées près de Vitry-aux-Loges, à 28 km à l'est d'Orléans. Il s'agit des parcelles 740 (résineuse et mixte) et 697 (feuillue).

La température a été enregistrée au-dessus et en-dessous de la litière dans la parcelle feuillue (de janvier 1981 à août 1982). On remarque un réchauffement progressif à partir du mois de février (moyenne mensuelle minimale 0 à 1,5°C), jusqu'aux mois de juillet ou d'août (moyenne mensuelle maximale 18 à 18,5°C) suivi d'un abaissement rapide de la température en novembre. L'influence de la litière se manifeste uniquement par l'abaissement des écarts thermiques journaliers (1°C sous la litière contre 3°C au-dessus) et des moyennes mensuelles minimales plus hautes (0,5 à 2,5°C sous la litière, soit 0,5 à 1°C en plus).

La pluviométrie, mesurée dans deux stations météorologiques voisines (Combreux et Chambon-la-Forêt) montre, outre les variations saisonnières du climat tempéré atlantique, de grandes irrégularités, elles aussi typiques de ce climat, avec des précipitations mensuelles anormalement basses en avril 1980 (15 mm à Combreux, 7 mm à Chambon, identiques au mois d'août de la même année) et en avril 1982 (10 mm), et anormalement élevées en juillet 1980 (80 mm), mai 1981 (145 mm) et juin 1982 (125 mm), le maximum absolu sur la période 1980–1982 étant en octobre 1982 (155 mm). D'une manière générale, on peut dire que, si l'année 1980 correspond à peu près aux normes régionales (50 mm par mois en moyenne), faibles comparativement à

l'ensemble du Bassin parisien (MILLERET, 1963), l'année 1981 s'est avérée nettement plus pluvieuse (840 mm contre 640 mm à Bricy, moyenne calculée sur 40 ans).

## B) Végétation et chute annuelle de litière.

La station feuillue (parcelle 697) est constituée par un haut-perchis de chêne sessile de 35 ans d'âge, provenant de la conversion d'un ancien peuplement à *Quercus petraea*. La végétation correspond à la forêt thermo-acidiphile de chêne et d'alisier (*Peucedano-Quercetum* Br.-Bl. 1967): cette association est sous la dépendance d'un climat atlantique déjà atténué, résultant d'une diminution des précipitations et d'une augmentation des écarts thermiques et des températures estivales, et se différencie par la présence de *Peucedanum gallicum* et *Sorbus torminalis*. Cette association, d'abord rattachée à l'alliance du *Quercion occidentale* par BRAUN-BLANQUET (1967) appartient maintenant, selon DELELIS-DUSOLLIER et GEHU (1974) à l'alliance atlantique des *Ilici-Fagion*, caractérisée dans notre parcelle par la présence des différentielles suivantes: *Ilex aquifolium*, *Hedera helix* et *Ruscus aculeatus*. Nous y retrouvons la plupart des espèces de la chênaie atlantique acidophile: *Quercus petraea*, *Carpinus betulus*, *Frangula alnus* (= *Rhamnus frangula*), *Betula pendula* (= *B. alba* = *B. verrucosa*), *Deschampsia flexuosa*, *Teucrium scorodonia*, *Solidago virgaurea*, *Festuca tenuifolia* (= *F. capillata*), *Hieracium umbellatum*, *Hypericum pulchrum* et *Lathyrus montanus*. Un certain nombre d'espèces compagnes, dont quelques-unes caractérisent généralement un humus plus doux, sont présentes: *Euphorbia dulcis* et *Dactylis polygama* (= *D. glomerata*), avec aussi *Rubus fruticosus*, *Rosa canina*, *Populus tremula*, *Viola sp.* et un semis naturel d'*Abies grandis* (une souche de cette espèce est encore présente dans la parcelle). La strate muscinale se compose de *Pseudoscleropodium purum*, *Polytrichum commune*, *Dicranum scoporia* et *Thuidium tamariscinum*.

La station mixte est un peuplement mélangé de *Pinus sylvestris*, *Quercus petraea* et *Q. robur* âgé de 35 ans, avec quelques arbres plus âgés (50-60 ans) situé dans la parcelle 740. Ce type de peuplement est très fréquent dans le massif d'Ingrannes et tend d'ailleurs à être subspontané, remplaçant les peuplements résineux et feuillus purs en l'absence de gestion. La végétation appartient à la même association que la station feuillue mais, ayant subi un début de dégradation, elle correspond à la variante à fougère aigle de la forêt thermo-acidiphile de chêne et d'alisier. La strate arbustive est constituée par *Betula pubescens*, *Sorbus torminalis*, *Carpinus betulus*, *Cytisus scoparius* (= *Sarothamnus scoparius*) et *Lonicera periclymenum*. La strate herbacée est de type

nettement acidophile avec *Pteridium aquilinum*, *Peucedanum gallicum*, *Teucrium scorodonia*, *Calluna vulgaris*, *Hypericum pulchrum*, *Deschampsia flexuosa*. On note cependant la présence d'espèces moins acidophiles (*Rubus fruticosus*, *Brachypodium silvaticum*, *Viola sp.*) ainsi que des espèces indicatrices de sols humides en faible abondance: *Frangula alnus* et *Molinia coerulea*. La strate muscinale est presque uniquement composée de *Pseudoscleropodium purum* en tapis non continu.

La station résineuse est une futaie de pin sylvestre, âgée de 35 ans et située à proximité de la station mixte dans la parcelle 740, sur une surface précédemment occupée par un mélange de chênes et de pins que l'on trouve à l'état relictuel en bordure. La végétation est du même type que celle de la station mixte mais sous une forme plus dégradée, se traduisant par une acidification plus prononcée et une hydromorphie proche de la surface. La strate arbustive éparsée se compose de *Betula pubescens*, *Ilex aquifolium*, *Lonicera periclymenum*, *Salix aurita* et *Frangula alnus* avec quelques pieds de *Sorbus torminalis* et *Quercus robur*. La strate herbacée est représentée par *Molinia coerulea*, *Teucrium scorodonia* et *Pteridium aquilinum*; enfin, la strate muscinale est formée d'un tapis continu de *Pseudoscleropodium purum*.

Les chutes annuelles de litière (Fig. 2), exprimées en poids de matière sèche (moyenne sur deux années consécutives: août 1980 à août 1982) font apparaître des retombées plus grandes sous peuplement mélangé (5 830 kg/ha/an) que sous pin sylvestre (5 502 kg/ha/an), la chênaie pure ayant les moins fortes retombées (5 083 kg/ha/an). Il est nécessaire cependant de souligner l'apport très important des fougères et des mousses dans la station résineuse: bien qu'estimée à partir des chiffres d'une seule année, la productivité de *Pseudoscleropodium purum* a été estimée à 330 kg/ha/an (poids sec total divisé par 5). Ajoutons également qu'au cours de la seconde année d'étude, on a pu constater une diminution de la production de feuilles et d'aiguilles sur les trois stations: 12% en moins pour la chênaie, 10% et 5% respectivement pour le mixte et le résineux. Cependant, au niveau des chiffres de la litière totale, cette réduction a été compensée par une retombée nettement plus importante de bois mort.

Si l'on compare les retombées annuelles de litière mesurées sur la station de pin sylvestre pur à des valeurs prises dans la littérature sur des peuplements d'âge voisin, on constate que l'on cite souvent des quantités plus importantes: 8 235 kg/ha/an pour un peuplement de 20 ans en Bretagne (GLOAGUEN ET TOUFFET, 1976), 8 095 kg/ha/an pour un peuplement de 35 ans en Angleterre (OVINGTON, 1959). Par contre, en Lorraine, un peuplement similaire de 30 ans (mais sur calcaire, qui ne convient peut-être pas très bien au pin sylvestre) fournit 4890 kg/ha/an (KILBERTUS, 1973), ce qui est légèrement inférieur à nos valeurs. Ce même auteur

(KILBERTUS, 1968; 1973) a également mesuré, de manière directe, la production annuelle de *Pseudoscleropodium purum* (en tapis continu comme ici), et fournit le chiffre de 385,5 kg/ha/an, ce qui est très proche de l'estimation fournie par la station résineuse.

Les observations sur la phénologie des chutes de litière indiquent une grande similarité des trois stations: les apports de litière au sol présentent deux maxima (Fig. 2), l'un principal de septembre à novembre (octobre ou novembre selon les années pour la station feuillue), l'autre moins important en avril. Ceci montre que les conditions climatiques, identiques sur les trois stations, sont ici prépondérantes, les chutes automnales correspondant aux tempêtes d'équinoxe et les chutes printanières à la reprise de l'activité végétale. Précisons enfin que la chute des feuilles dans la chênaie est généralement plus tardive que dans le peuplement mixte ou la pinède (retard d'un mois). Ceci n'apparaît pas totalement (sauf en ce qui concerne l'automne 1980) sur les courbes présentées, qui prennent en compte la litière totale, bois mort compris.

### C) Pédologie.

Les trois peuplements étudiés sont installés sur les sables et argiles miocènes (Burdigalien) de l'Orléanais. Les sols sont constitués par une couche sableuse de 30 à 60 cm d'épaisseur, passant à un sable argileux puis une argile sableuse. Les eaux de pluie s'infiltrant mal, une nappe perchée apparaît, évoluant en fonction de la pluviométrie. De juillet à septembre la nappe phréatique descend en-dessous de 50 cm, puis remonte d'octobre à février où elle atteint moins de 10 cm de profondeur dans la station résineuse. De fortes taches d'oxydo-réduction et d'accumulation du fer sont présentes dans cette station au niveau de l'horizon A<sub>12</sub> (pseudo-gley temporaire).

L'analyse chimique des trois sols souligne leur pauvreté en bases échangeables ainsi que leur forte acidité. En effet, au niveau 0–5 cm le rapport S/T du complexe absorbant ne représente que 32% sous chêne, 27% sous peuplement mixte et 18% sous pin sylvestre. Les valeurs correspondantes du rapport C/N sont respectivement 17,9/17,8/26,2. Le pH de l'horizon A<sub>11</sub> (mesuré à l'humidité équivalente de 200%, en trois points, au mois de juin 1981) est de

Chênaie: 3,68/3,78/4,19 (moy = 3,88 ± 0,67)

Mixte: 3,67/3,64/3,91 (moy = 3,74 ± 0,37)

Pinède: 3,24/3,22/3,29 (moy = 3,25 ± 0,09)

Il est intéressant de noter une plus grande constance des valeurs du pH sous résineux, la variabilité augmentant lorsque l'on passe au peuplement mélangé puis à la chênaie.

La microstratification de l'humus effectuée au mois d'août 1981 permet de distinguer nettement les trois peuplements et de dégager des ressemblances morphologiques entre l'humus de la chênaie et celui du peuplement mixte (Fig. 3).

#### *Chênaie:*

— couche L: 4 mm d'épaisseur, constituée par une sous-couche L<sub>1</sub> (2 mm) représentée par des feuilles de chêne de l'année écoulée, non blanchies, avec de nombreuses perforations dues à l'action de la macrofaune (Lombrics), et une sous-couche L<sub>2</sub> (2 mm) représentée par les feuilles de même âge mais en grande partie décolorées par les pourritures blanches.

— couche F: 2 mm d'épaisseur, constituée par des feuilles fragmentées (F<sub>1</sub>) mêlées à des déjections de la mésofaune, présence de nombreuses racines. L'ensemble de la couche est rendu cohérent par la présence de nombreux filaments mycéliens blancs venant du bois mort et d'un tapis blanc recouvrant les feuilles fragmentées. Par endroits il existe une couche F<sub>2</sub> représentée par une accumulation de déjections et de fragments végétaux auxquels sont déjà mêlés des grains de sable.

— horizon A<sub>I</sub> : il existe une transition nette entre la couche F et un sous-horizon A<sub>I1</sub>: de couleur brune, très grumeleux, celui-ci a une dizaine de cm d'épaisseur. Il est constitué par de nombreuses déjections de petits Lombrics, avec présence de très nombreuses racines. Le sous-horizon A<sub>I2</sub>, de couleur plus claire, présente des accumulations de fer, et au niveau de certaines racines des amas de déjections.

#### *Peuplement mixte*

— couche L: 5 mm d'épaisseur, constituée, à l'intérieur du tapis de *Pseudoscleropodium purum*, par un mélange de feuilles de chêne, de bouleau et d'aiguilles de pin. On distingue une sous-couche L<sub>1</sub> (5 mm), représentée par les aiguilles encore intactes du pin ainsi que des feuilles de chêne en partie déjà fragmentées. La transition est nette avec la couche F.

— couche F: 5 mm d'épaisseur, constituée par une sous-couche F<sub>1</sub>, qui est en fait un mélange de feuilles

de chêne fragmentées (cf. F<sub>1</sub> et F<sub>2</sub> de la station feuillue) et d'aiguilles noires de pin (cf. L<sub>2</sub> de la station résineuse). On note la présence de nombreuses déjections ainsi qu'un grand nombre de racines mycorhizées. Par endroits il existe une sous-couche F<sub>2</sub>, presque incorporée. La transition avec l'horizon A<sub>1</sub> est nette.

— horizon A<sub>1</sub>: le sous-horizon A<sub>11</sub>, de 4 à 8 cm d'épaisseur, renferme de nombreuses racines et des déjections de Lombrics. Le sous-horizon A<sub>12</sub>, nettement plus clair, présente par endroits des accumulations de fer.

*Pinède* (voir aussi PONGE, 1984):

— couche L: 5 cm d'épaisseur, constituée, à l'intérieur du tapis de *Pseudoscleropodium purum*, par une sous-couche L<sub>1</sub> (3 cm) représentée par la partie verte des mousses, avec des aiguilles de pin intactes, et une sous-couche L<sub>2</sub> (2 cm) avec transition peu nette, représentée par la partie morte des mousses, et des aiguilles de pin noires. La transition est nette avec la couche F.

— couche F: 2 cm d'épaisseur. On peut la diviser en une sous-couche F<sub>1</sub> (1 cm) présentant de nombreux champignons en tapis blanc entourant les aiguilles fragmentées et quelques amas de déjections animales, et une sous-couche F<sub>2</sub> (1 cm) avec transition peu nette, présentant de nombreuses déjections animales et pas de mycélium blanc.

— couche H: 1 cm d'épaisseur. On peut y reconnaître une sous-couche H<sub>1</sub> (5 mm), de couleur brune, formée de nombreuses déjections et quelques fragments végétaux. Il y a présence de racines mycorhizées mais pas de grains de sable. Il existe également une sous-couche H<sub>2</sub> (5 mm, mais souvent inférieure), de couleur noire, avec dominance de matière organique non reconnaissable et présence de grains de sable. La transition est nette entre ces deux sous-couches.

— horizon A<sub>1</sub>: le sous-horizon A<sub>11</sub>, très irrégulier (1 à 4 cm d'épaisseur), très noir, est imprégné de matière organique et présente des traces d'hydromorphie. Une transition très nette le sépare du sous-horizon A<sub>12</sub> représenté par du sable très clair (il s'agit presque d'un horizon A<sub>2</sub> mais il renferme encore des argiles et de la matière organique), avec des taches d'accumulation de fer. A l'intérieur, on peut y déceler des pénétrations de la couche H (amas de déjections à l'emplacement d'anciennes racines).

De l'ensemble des résultats de l'étude morphologique (rapide disparition de la litière, absence de couche H, présence de pourriture blanche, forte activité lombricienne), de l'analyse chimique (rapport C/N faible, pH

acide) et des relevés phytosociologiques (nombreuses espèces d'humus doux mêlées aux acidophiles dominantes), on peut dire que l'humus de la station feuillue est du type mull acide, avec un horizon A<sub>1</sub> brun présentant des traces d'hydromorphie. Avec une acidité plus forte, une strate herbacée nettement plus acidophile que dans la chênaie, l'humus du peuplement mixte est du type mull-moder. On note cependant une grande variation dans l'épaisseur de la couche F et la présence par endroits d'une faible couche H (hétérogénéité de plage, MANIL *et al.*, 1963). Un rapport C/N élevé, une forte hydromorphie (taches d'oxydo-réduction, nombreuses plantes de zones humides), la présence d'une épaisse couche H et l'acidification poussée de la pinède, sont des caractéristiques d'un humus de type dysmoder (MANIL, 1959) à hydromorphie temporaire proche de la surface. La tendance à la podzolisation est très nette dans la station résineuse.

## II. – CARACTÉRISATION DES SITES FORESTIERS PAR LEUR PÉDOFAUNE

Il convient de préciser que l'étude de la faune dans les 3 stations de référence décrites précédemment a permis, outre d'atteindre l'objectif de caractérisation des sites que nous nous étions fixés dans le cadre du sujet proposé, d'améliorer considérablement la connaissance de la biologie, de la répartition spatiale et de l'alimentation des principales espèces (POURSIN, 1982; DAVID, 1982, 1983 et 1984; DAVID et COURET, 1983 et 1984).

### A) Acariens Oribates et Insectes Collemboles.

#### 1. Échantillonnage des peuplements.

Dans chaque station ont été installées des aires d'échantillonnage carrées, de 10 m sur 10 m, divisées en quadrats de 1 m de côté permettant une casualisation des prélèvements. 3 carottes de sol ont été prélevées bimestriellement, de novembre 1979 à janvier 1981. 4 niveaux ont été séparés: niveau 1 (0–1 cm), niveau 2 (–1 –3 cm), niveau 3 (–3 –6 cm) et niveau 4 (–6 –10 cm). Le tassement dû à la pénétration de la sonde fait que ces niveaux correspondent, dans la station résineuse, respectivement à la couche L, aux couches F et H rassemblées, le sous-horizon A<sub>11</sub> et la partie supérieure du sous-horizon A<sub>12</sub> (avec de grandes variations par endroits pour ces deux derniers niveaux). Dans les deux autres stations, le niveau 1 correspond toujours à la couche L, mais le niveau 2 correspond déjà, en tout ou partie, à l'horizon A<sub>1</sub>.

L'extraction des microarthropodes a été réalisée par voie sèche (extracteur type TULLGREN), et les

animaux ont été identifiés à l'espèce au grossissement du microscope. L'étude détaillée du peuplement d'Acariens Oribates a fait l'objet d'une thèse de Doctorat de 3<sup>e</sup> cycle (POURSIN, 1982). La composition spécifique des peuplements d'Oribates et de Collemboles a fait l'objet d'une analyse statistique conjointe (POURSIN et PONGE, 1982 et 1984).

## 2. *Distribution verticale et densité de peuplement.*

La répartition verticale des différents groupes d'organismes vivant dans le sol peut être considérée comme le reflet de la répartition des conditions optimales de survie, chaque individu se trouvant, à un moment donné, placé au niveau où il trouve la possibilité de se nourrir, se reproduire, se mouvoir si besoin est, être à l'abri des prédateurs, etc..., dans la limite de ses exigences écophysologiques. Dans le cas particulier des microarthropodes saprophages, la répartition des ressources trophiques revêt une importance considérable, étant donné le rôle primordial de l'alimentation dans la survie de ces groupes, qui consomment une quantité très importante de matière organique, variant de 10% à 20% de leur propre poids par jour (HEALEY, 1967; KILBERTUS et VANNIER, 1978 et 1979; THOMAS, 1979). La distribution verticale des Oribates et des Collemboles suit donc la plupart du temps celle des ressources alimentaires, et la disparition et la transformation de la matière organique avec la profondeur influent profondément sur les densités de peuplement et la composition spécifique.

La figure 4 montre la distribution verticale des densités de peuplement (calculées par unité de volume pour chaque niveau prospecté) sur les 3 stations, calculées sur l'ensemble des prélèvements. On peut voir des différences notables entre les stations, ainsi qu'un comportement différent des deux groupes zoologiques considérés.

Dans la station feuillue, la densité du peuplement des microarthropodes de la litière (niveau 1) ne diffère que très peu de celle de la partie superficielle de l'horizon A<sub>1</sub> (niveau 2). Ceci n'est plus vrai dans la station mixte, où une chute sensible a lieu entre le 1<sup>er</sup> et le 2<sup>e</sup> niveau, particulièrement chez les Oribates. Ceci traduit le moindre degré d'incorporation de la matière organique provenant de la litière dans la station mixte, bien que le type d'humification (mull acide ou mull-moder) soit très proche, par l'activité dominante de la macrofaune. La comparaison avec la station résineuse, à ce niveau, est plus délicate, car le niveau 2 correspond encore à des couches hologaniques (F et H). La chute que l'on observe entre le niveau 1 et le niveau 2 dans la station résineuse indique cependant que la matière organique s'est transformée, et est devenue plus impropre à la consommation par les microarthropodes.

La chute d'effectif correspondant au passage du niveau 2 au niveau 3 traduit l'appauvrissement du sol en matière organique assimilable avec la profondeur. Dans les deux premières stations, l'incorporation biologique reste superficielle, bien que la station feuillue montre une densité plus importante au niveau 3 relativement à la station mixte, en ce qui concerne du moins les Oribates. Dans la station résineuse, où le niveau 3 correspond à un entraînement de matière organique noire très transformée à travers les premiers centimètres de l'horizon A<sub>1</sub>, on observe une chute drastique du peuplement relativement au niveau 2, l'effectif des Oribates restant cependant notable (à peu près au niveau de celui de la station feuillue). La chute, à nouveau très importante, lorsque l'on passe au niveau 4, aboutit à une raréfaction totale de la faune, quel que soit le groupe considéré, mais plus importante chez les Oribates, si on la rapporte à l'effectif total du peuplement dans la station résineuse (il y a inversion entre les Oribates et les Collemboles, comparativement avec la litière). Dans les deux autres stations, le niveau 4 est également beaucoup moins peuplé, mais la chute d'effectif est moins prononcée, et les Oribates continuent à y dominer le peuplement.

Les différences remarquées entre les 2 groupes zoologiques considérés correspondent à des caractéristiques de leur régime alimentaire. En effet, de nombreuses espèces de Collemboles (notamment, mais pas exclusivement, chez les Isotomidae et les Onychiuridae Tullbergiinae très abondants ici: *Folsomia manolachei*, *F. quadrioculata*, *Isotomiella minor*, *Mesaphorura macrochaeta*, etc...) ingèrent une quantité importante de particules minérales (KNIGHT et ANGEL, 1967; BERNARDI et PARISI, 1968; BÖDVARSSON, 1970; MAC MILLAN, 1975; KNIGHT, 1976; MARSHALL, 1978; ARPIN *et al.*, 1980; VANNIER et KILBERTUS, 1981; TOUCHOT *et al.*, 1983). Il n'en est pas du tout de même chez les Oribates, où on ne révèle jamais l'existence de grains minéraux dans le tube digestif (WOOLLEY, 1960; LUXTON, 1972; BEHAN-PELLETIER et HILL, 1978 et 1983). Il n'est donc pas étonnant de voir une régression plus importante des effectifs des Oribates à mesure que l'on s'enfonce. Le niveau 4, par exemple, dont le volume représente à lui seul 40 % du prélèvement total sur 10 cm, abrite respectivement 10,6%, 8,3% et 1,8% du peuplement total d'Oribates dans les stations feuillue, mixte et résineuse (si l'on considère toutefois, ce qui est justifié pour les microarthropodes, que l'on a extrait la quasi-totalité des individus dans les 10 premiers centimètres). Chez les Collemboles, le même calcul fournit respectivement 11,9%, 11,7% et 6,2%. La différence de comportement des 2 groupes étudiés, les Oribates étant défavorisés en profondeur, s'accroît le long du passage feuillu-mixte-résineux, bien que l'effectif global des Oribates aille en s'accroissant.

En ce qui concerne la densité globale de peuplement, calculée par unité de surface (avec les réserves

liées au seul échantillonnage des 10 premiers centimètres), les Oribates sont nettement plus abondants dans la pinède (1 575 individus/dm<sup>2</sup>, au lieu de 1 031 et 1 027 individus/dm<sup>2</sup> respectivement dans la chênaie et le peuplement mixte). Les Collemboles sont plus abondants dans la station résineuse (517 individus/dm<sup>2</sup>), mais la différence est faible avec la station mixte (505 individus/dm<sup>2</sup>). Par contre, la station feuillue est nettement moins peuplée (409 individus/dm<sup>2</sup>). La figure 4 ne traduit pas fidèlement ces résultats car le volume correspondant à chaque niveau n'est pas le même, elle surestime donc l'importance de la litière. L'accroissement des effectifs de microarthropodes depuis la station feuillue (mull acide, humification et minéralisation rapide) jusqu'à la station résineuse (dysmoder, humification et minéralisation lente) correspond à l'accumulation croissante de la matière organique brute. Le fait que les Oribates semblent favorisés par l'enrésinement correspond aux caractéristiques connues des humus les plus acides (mors, moders, y compris sous feuillus, VAN DER DRIFT, 1962), et est probablement dû à l'accumulation de la litière et des champignons, base de la nourriture de ces animaux.

### 3. *Composition spécifique.*

Une analyse factorielle des correspondances a été pratiquée sur l'ensemble des relevés faunistiques (POURSIN et PONGE, 1982 et 1984).

Rappelons que ce type d'analyse permet une représentation géométrique de l'ensemble des données (un ensemble de points représentant les espèces animales, un autre ensemble représentant les relevés séparés par stations, niveaux et mois), avec une mise en correspondance des points-relevés et des points-espèces. Sur les graphiques, une espèce est d'autant plus proche d'un relevé ou d'un groupe de relevés qu'elle le caractérise, c'est-à-dire y domine relativement aux autres espèces. Ces points sont représentés dans un système d'axes ajustant au mieux le nuage multidimensionnel de départ (représentation des données dans un espace à n dimensions) et l'on choisit un ou plusieurs plans de projection dans le système des premiers axes factoriels interprétables.

Dans le cas présent (Fig. 5) l'axe 1 correspond à la profondeur (la profondeur est croissante de la gauche vers la droite du graphique), l'axe 2 séparant les stations (résineuse vers le haut, feuillue et mixte vers le bas). Dans le cadre du sujet proposé, le principal résultat de cette analyse est la juxtaposition de la station feuillue et de la station mixte, la station résineuse s'éloignant des deux autres essentiellement par la composition spécifique du niveau 2 (couches F et H) et le caractère «de surface» plus marqué du niveau 1 (couche L). Ce second critère de dissemblance est probablement surtout lié au développement d'un tapis muscinal épais, rendant très aérée la litière. Le fait que les couches F et H du dysmoder sous pin sylvestre aient la composition spécifique la plus

«originale» semble suggérer que c'est à ce niveau que résident les phénomènes à l'origine de la divergence dans l'évolution de la matière organique. Les sols des 3 stations sont tous très pauvres en argile dans les horizons de surface, et essentiellement sableux, on peut donc considérer que l'évolution de la matière organique y est essentiellement sous la dépendance de la nature de la litière. Mais il convient de réfléchir sur le lien entre ce phénomène, que l'on constate effectivement dans ces 3 stations, et l'enrésinement proprement dit.

En ce qui concerne les Collemboles, les 4 espèces les plus éloignées de l'origine le long de l'axe 2 (donc caractéristiques de la pinède) sont: *Mesaphorura yosii* (MYO), *Paratullbergia callipygos* (PCA), *Friesea truncata* (FTR) et *Willemia anophthalma* (WAN). *Paratullbergia callipygos* est une espèce de profondeur indifférente au type d'humus (PONGE, 1980 et 1983). Sa position est liée à son pullulement dans les niveaux 3 et 4 d'un prélèvement unique, dans la station résineuse (les deux points-relevés correspondants sont situés à proximité du point-espèce PCA). Il s'agit probablement d'un artefact, lié à la présence d'une racine en décomposition. *Friesea truncata* est essentiellement liée aux accumulations de matière organique très transformée, comme on peut en trouver également en milieu anaérobie (bords de mares, fossés, tourbières), mais aussi dans les sols calcaires forestiers (rendzines noires), lorsque l'humidité y est suffisante (PONGE, 1980). Sa présence en abondance au sein de la couche H, absente des deux autres stations, n'est donc pas étonnante, mais il ne s'agit pas d'une indication d'acidité. Les deux autres espèces sont précisément les Collemboles les plus favorisés par l'acidité de l'humus, et leur présence dans les mors et moders, y compris sous feuillus, est très caractéristique (PONGE, 1980 et 1983; ARPIN *et al.*, 1984). *Willemia anophthalma* et *Mesaphorura yosii* (auparavant confondue dans le groupe *Tullbergia krausbaueri* sensu lato) sont bien connues dans les peuplements de résineux (GISIN, 1943; USHER, 1970; BÖDVARSSON, 1973; KACZMAREK, 1975; TAKEDA, 1978, 1979 et 1983). HÅGVAR (1982 et 1983) les considère également comme des composantes collembologiques essentielles des pessières et pinèdes scandinaves, mais son travail a eu le mérite de comparer, sous un même type de peuplement sylvicole, des humus différents: ses tableaux montrent que ces deux espèces sont exclues des humus de type mull sous résineux. De plus, les expériences norvégiennes entreprises dans le cadre des programmes d'étude sur les pluies acides montrent que ces deux espèces réagissent positivement à une acidification provoquée, que l'on soit sous feuillu ou résineux (ABRAHAMSEN *et al.*, 1980; HÅGVAR et ABRAHAMSEN, 1980; HÅGVAR et KJØNDAL, 1981). C'est donc bien le type d'humus et les conditions de vie inhérentes à ce biotope, et non la litière de pin sylvestre proprement dite qui sont à l'origine de l'abondance de ces animaux.

En ce qui concerne les Oribates, les 4 espèces les plus liées au peuplement résineux sont *Brachychochthonius cricoides* (BRCO), *Oppiella neerlandica* (OPNE), *Ceratozetes sp.* (CER 1) et *Nanhermania nanus* (NANA). Il est difficile de comparer nos résultats à ce que l'on connaît de l'écologie de ces espèces car les difficultés d'identification dans ce groupe rendent la détermination au niveau spécifique souvent impossible ou fortement imprécise. On peut cependant remarquer que *Nanhermania nanus* est souvent rencontrée dans la litière de pin (pin noir, PANDE et BERTHET, 1973; pin sylvestre, USHER, 1975). Les deux premiers auteurs cités l'ont d'ailleurs vue consommer activement des aiguilles de pin, sans toutefois qu'elle y fore des tunnels. Le travail de WAUTHY (1981 et 1982) permet cependant de montrer que, là encore, ces espèces ne semblent pas spécifiquement liées à la litière de pin. *Brachychochthonius cricoides* et *Nanhermania nanus* y sont citées comme des acidophiles strictes liées aux humus les plus acides, sous chêne (l'auteur n'a pas étudié de peuplements résineux). On retrouve donc un lien avec le mode d'évolution de la litière (humification de type moder), plutôt qu'avec la nature précise de cette litière (aiguilles de conifères).

Il semble donc, en conclusion à cette étude, que la composition spécifique du peuplement de microarthropodes rende compte d'une originalité dans le mode d'évolution de la litière de pin sylvestre lorsqu'elle se trouve à l'état pur ou, comme ici, en compagnie de *Pseudoscleropodium purum*, mousse à vitesse de décomposition très lente (KILBERTUS, 1968) et de la fougère aigle, dont les pétioles possèdent les mêmes propriétés (FRANKLAND, 1966). Mêlée à la litière de chêne, l'évolution de l'humus semble donc différente, tendant vers un type mull intégrant imparfaitement la matière organique à la matière minérale (mull-moder ou moder mulleux), mais sans accumulation excessive au-dessus du sol. La composition faunistique du peuplement mixte, de type acidophile (POURSIN et PONGE, 1984), semble alors pratiquement identique à celle de la station feuillue, où l'humus est du type mull acide (à tendance mull-moder par endroits: voir ci-dessus l'hétérogénéité des valeurs du pH).

#### 4. Étude de 11 peuplements adultes.

Complémentaire ment à cette étude stationnelle, un échantillonnage ponctuel (en juin 1981) a été réalisé dans 11 peuplements adultes (100–120 ans) représentatifs des principales stations forestières rencontrées en Forêt d'Orléans (PONGE et PRAT, 1982). Dans cette étude les prélèvements n'ont pas été stratifiés, seules les différences stationnelles sont donc mises en évidence. La méthode d'analyse des données utilisées est la même que précédemment, c'est-à-dire l'analyse factorielle des correspondances, mais un certain nombre de variables décrivant le milieu (pH, type d'humus, végétation) ont été introduites en variables supplémentaires afin d'enrichir

l'interprétation des résultats. On peut voir dans la projection choisie (Fig. 6) que les 4 peuplements de pin sylvestre s'individualisent nettement à droite du graphique, les peuplements mixtes étant en position intermédiaire, mais nettement plus proches des peuplements feuillus purs que du seul peuplement résineux pur (sans sous-étage) présent dans l'analyse (station 4, massif de Lorris). Le principal intérêt de cette étude est de montrer l'influence très nette du sous-étage de charme (toujours présent sous pin sylvestre dans le massif d'Ingrannes) sur la qualité de l'humus et la faune qui lui est associée. En fait le seul peuplement résineux adulte dont la composition faunistique (Collemboles) se rapproche de celle de la pinède de 35 ans étudiée précédemment est celui du massif de Lorris, où l'épaisseur de la couche d'humus et l'absence de distinction nette entre les couches F et H font penser à un mor véritable. Les valeurs de pH mesurées au niveau de l'horizon A<sub>1</sub> (3,5/3,5/3,7) sont même moins acides que celles de la jeune pinède (3,2/3,2/3,3). On y retrouve les deux espèces typiques des humus les plus acides: *Willemia anophthalma* et *Mesaphorura yosii* (absente dans l'analyse présentée ici, mais retrouvée en abondance dans des prélèvements effectués en novembre 1981 et 1982). Cette dernière espèce se retrouve également en abondance (au mois de juin correspondant à l'analyse) dans la station 7, qui est à l'origine un peuplement mixte, mais converti deux ans auparavant, par coupe des chênes et du taillis de charme, en futaie pure de pin sylvestre. On a pu observer une rapide évolution de l'humus vers un dysmoder, avec une forte pullulation de microarthropodes, bien que le pH de l'horizon A<sub>1</sub> soit encore celui d'un moder ou d'un mull acide par endroits (4,0/3,9/4,3).

Cette étude montre donc, d'une part que le peuplement de pin sylvestre de 35 ans primitivement choisi possède une faune et un type d'humus tout à fait représentatifs des peuplements les plus purs, sans sous-étage (tels qu'ils sont présents essentiellement dans le massif de Lorris), d'autre part que tout mélange de litière feuillue (qu'il s'agisse du chêne tout aussi bien que du charme) retentit sur le mode d'évolution de la litière de pin et le type d'humus correspondant, la faune traduisant par sa composition spécifique cette évolution. L'étude de la station 7 laisse même supposer que la faune, en particulier les Collemboles étudiés ici, traduirait précocement les phénomènes de modification du type d'humus consécutifs aux conversions sylvicoles, avant que ces perturbations soient enregistrables au niveau des paramètres pédologiques habituels. Si cette sensibilité de la faune pouvait être confirmée dans d'autres cas, elle pourrait alors s'avérer être un outil pour le forestier, supérieur aux analyses habituelles portant sur la végétation ou l'étude de paramètres physico-chimiques.

## **B) Nématodes.**

Vivant directement au contact des solutions du sol, et en particulier de la fraction colloïdale (acides humiques, etc...), les Nématodes s'avèrent être de bons indicateurs des phénomènes pédologiques de surface (ARPIN, 1979; ARPIN et PONGE, 1984; ARPIN *et al.*, 1984). L'étude synécologique de la nématofaune est donc intéressante, et ceci pour plusieurs raisons. Tout d'abord les comportements des peuplements (distribution verticale des espèces ou groupes d'espèces, composition spécifique, diversité) sont des indices précieux pour comparer globalement des sols forestiers. D'autre part, en regroupant les espèces au sein d'ensembles nutritionnels (groupes trophiques), il est possible de définir des groupes de bactériophages, mycophages, microherbivores, prédateurs, phytoparasites et animaux à nourriture variée. L'évolution des effectifs de ces groupes ainsi que leur abondance relative et leur composition caractérisent le milieu d'un point de vue nutritionnel (nature et abondance de la microflore, des racines, etc...). Enfin, les relations privilégiées que les Nématodes entretiennent avec la microflore (bactéries, champignons, algues) les rendent directement dépendants (nourriture, symbiose) et indirectement acteurs (régulation, compétition) du mode d'évolution de la litière.

Les 3 stations de 35 ans définies précédemment ont été échantillonnées tous les mois, de janvier à juin 1980, au même endroit que pour les microarthropodes, et en utilisant les mêmes méthodes de prélèvement et de casualisation. L'extraction des Nématodes est faite par voie humide, selon la méthode de DALMASSO (1966) modifiée par ARPIN (1979).

Les 3 sites forestiers étudiés ne montrent pas de différences fondamentales quant à la richesse spécifique (31 espèces) et quant à la densité globale de peuplement (respectivement 15 000, 17 000 et 12 000 individus/dm<sup>2</sup> dans les stations feuillue, mixte et résineuse, toujours en admettant que la totalité du peuplement a été échantillonnée dans les premiers centimètres du sol), bien que cette densité soit un peu moins forte sous pin sylvestre pur. Les valeurs obtenues entrent parfaitement dans la gamme de variation admise pour les forêts tempérées. Cependant des différences notables apparaissent dans la distribution verticale du peuplement (Fig. 7). En effet, près de 90% du peuplement total de la pinède sont concentrés dans la litière (niveau 1 = couche L exclusivement), alors que la réduction normale des effectifs avec la profondeur est beaucoup plus progressive dans les stations feuillue et mixte.

Le spectre des groupes trophiques dans les 3 stations est représenté sur la figure 8. Ces courbes appellent plusieurs remarques importantes. Tout d'abord l'hydromorphie, notamment sous résineux, se manifeste par un taux élevé de microherbivores (mangeurs d'algues, caractéristiques des milieux humides), représentés principalement par les genres *Monhystrella*, *Monhystera*, *Tylencholaimus* et *Prismatolaimus* (respectivement 11

800 (7%), 13 500 (6 %) et 15 800 (8%) individus/100 g de sol sec dans la chênaie, le peuplement mixte et la pinède). D'autre part, on remarque une progression du taux de mycophages (*Tylenchus*, *Aphelenchoides*) depuis la station feuillue jusqu'à la station résineuse (36,43 puis 50%), corrélativement à une décroissance du taux des bactériophages (*Rhabditis*, *Anaplectus*, *Plectus*, *Cephalobus*, *Bunomena*, *Alaimus*: 38,37 puis 32%). La dominance des bactériophages caractérise les humus de type mull, à décomposition bactérienne dans les horizons organo-minéraux, tandis que celle des mycophages traduit l'acidification du sol et une décomposition essentiellement fongique centrée sur la litière. On retrouve mentionnés des comportements analogues de ces deux groupes trophiques dans les travaux de BASSUS (1962), WASILEWSKA (1971 et 1974), TWINN (1974), ARPIN *et al.* (1980), bien que tous n'aient pas directement relié ces phénomènes aux variations du type d'humus. Enfin, il faut signaler le comportement particulier des Nématodes phytoparasites (*Criconemella*, *Paratylenchus*, *Helicotylenchus*), parasites externes du système racinaire fin (il s'agit des seuls parasites pouvant être recueillis par ce type d'extraction). L'accroissement de leur densité relative sous peuplement mixte par rapport au peuplement de chêne pur peut s'expliquer par le développement luxuriant de la strate herbacée, favorisée ici par un accroissement de la luminosité. Sous résineux pur, la quasi-disparition de ce groupe peut être due au remplacement de la strate herbacée par un tapis continu de mousse (*Pseudoscleropodium purum*), mais aussi à la forte mycorhization des racines fines du pin sylvestre, les mycophages remplaçant alors les phytoparasites dans la partie périphérique des racines (RIFFLE, 1975; SCOTTO LA MASSESE et DU MERLE, 1978; SCOTTO LA MASSESE et BOULBRIA, 1980; MAGNUSSON, 1983).

A l'intérieur des groupes trophiques, certains remplacements d'espèces sont intéressants à signaler pour leur signification écologique. Deux genres de bactériophages, *Cephalobus* et *Plectus*, voient leur densité s'accroître de la chênaie à la pinède, alors que leur groupe dans son ensemble évolue en sens inverse. Il s'agit d'animaux se développant particulièrement dans les milieux riches en matière organique, soit par accumulation de matière organique brute (cas des humus de type mor, dysmoder ou moder), soit par humification intense (cas par exemple du pourrissement des racines, ARPIN *et al.*, 1985). D'autre part, la présence en excès d'animaux des milieux humides voire aquatiques dans le groupe des microherbivores est à relier à l'accentuation de l'hydromorphie dans la station résineuse. C'est ainsi que le genre *Tylencholaimus* s'y raréfie au profit du développement de *Prismatolaimus*.

Une analyse factorielle des correspondances (Fig. 9) a été pratiquée sur l'ensemble des données de la nématofaune (ARPIN et PONGE, 1986). Elle permet de confirmer ces résultats, mais aussi de montrer que la

séparation des stations est essentiellement réalisée (contrairement à ce qui a été observé chez les microarthropodes) par les niveaux 3 et 4 (niveaux profonds). L'analyse met en effet en évidence deux facteurs interprétables, l'axe 1 correspondant à la distribution verticale, l'axe 3 séparant les stations, le peuplement mélangé se tenant en position intermédiaire entre la chênaie et la pinède. L'axe 2 a une autre signification, détaillée dans l'article cité ci-dessus. Bien qu'elle existe aussi dans les niveaux 1 et 2, l'opposition feuillu-résineux se manifeste plus nettement dans les niveaux 3 et 4. Ceci permet de rappeler l'interprétation formulée par ARPIN *et al.* (1984): «On peut penser que les Collemboles rendent mieux compte de l'épaisseur, du mode de fragmentation de l'élément litière, alors que les Nématodes sont plutôt sensibles aux propriétés chimiques des couches organiques, et en particulier de la phase soluble ou finement dispersée».

### C) Diplopodes.

#### 1. *Étude faunistique.*

Les Diplopodes ont été échantillonnés dans les horizons  $A_0$  et  $A_{11}$  du sol des trois parcelles. Des prélèvements de  $1/16 \text{ m}^2$ , distribués au hasard sur des stations de  $400 \text{ m}^2$ , ont été traités dans des extracteurs de type Tullgren de 25 cm de diamètre. L'échantillonnage couvre un cycle annuel complet, avec 81 prélèvements sur la station résineuse, 144 sur la station feuillue et 229 sur la station mixte, répartis sur les quatre saisons.

La composition des peuplements de Diplopodes peut être appréciée d'après l'ensemble des animaux récoltés dans les échantillons annuels (Tab. 1). La fréquence de chaque espèce dépend d'une part de son abondance relative, d'autre part du temps pendant lequel elle occupe l'espace échantillonné ( $A_0 + A_{11}$ ) au cours de l'année. Les espèces fouisseuses sont sous-estimées, tout comme celles qui grimpent aux arbres; il en va de même pour celles qui vivent principalement dans les gros morceaux de bois mort qui ont été exclus des prélèvements.

La majorité des espèces sont retrouvées dans les trois stations, mais avec des abondances variables. La population de *Polyzonium germanicum* est toujours très bien représentée, mais, sur la station résineuse, elle constitue la quasi-totalité du peuplement en raison de sa densité très élevée ( $820 \pm 190 \text{ individus/m}^2$ ). On note un autre fait intéressant : la sous-famille des Cyldroiulinae (*Cyldroiulus nitidus*, *C. londinensis* et *C. punctatus*) est essentiellement présente sur la station feuillue, où elle constitue un tiers des effectifs annuels. Du strict point

de vue faunistique, les peuplements des trois parcelles sont donc bien différenciés.

## 2. Étude fonctionnelle.

D'un point de vue écologique, la différenciation des trois peuplements est accentuée par le fait que toutes les populations n'ont pas de fonctions équivalentes. Si l'on considère la guildes des Diplopodes découpant directement les éléments de la litière pour se nourrir, l'efficacité d'une population dans l'attaque de la litière dépendra notamment: a) de sa biomasse, b) de son régime alimentaire.

Concernant la biomasse, le tableau II classe les espèces d'après le poids frais des individus adultes. Les plus petites, à densité moyenne ou faible, peuvent être provisoirement négligées, indépendamment de leur régime alimentaire: ainsi, le minuscule Penicillate *Polyxenus lagurus*, dont tous les stades de développement appartiennent à la mésafaune; et aussi *Microchordeuma gallicum*, dont les adultes ne pèsent en moyenne que 5,8 mg.

Chez les autres espèces, de plus grande taille, le régime alimentaire des adultes a été étudié par examen microscopique du contenu du mésentéron. En comparant les fragments ingérés dans la nature avec ceux trouvés dans le tube digestif d'animaux nourris sur différents substrats au laboratoire, il est possible d'identifier les fragments de feuilles mortes, de bois mort, d'écorce et de mousse (Tab. III). On observe que *P. germanicum*, contrairement aux autres Diplopodes, ne consomme jamais directement la litière: le tube digestif ne contient presque jamais d'éléments figurés, et en tout cas jamais de fragments de feuilles ou de bois morts; ces animaux semblent se nourrir surtout en aspirant des liquides à l'aide de pièces buccales appropriées (BROLEMANN, 1935).

Si maintenant nous comparons à nouveau les trois peuplements, en ne prenant en compte que les populations susceptibles d'avoir une certaine efficacité dans le découpage de la litière (d'après leur régime alimentaire ou leur biomasse), des différences marquées apparaissent. Dans le tableau IV figurent toutes les populations dont la densité absolue est d'au moins 1 individu/m<sup>2</sup>:

- seul le genre *Polydesmus* intervient dans la litière résineuse, contre au moins 6 espèces dans la litière feuillue; la litière mixte est en position intermédiaire.
- La densité des Diplopodes consommateurs de litière décroît fortement de la station feuillue (70 ind./m<sup>2</sup>) à la station résineuse (10 ind./m<sup>2</sup>); la station mixte est encore en position intermédiaire.

— Les *Cylindroiulinae* ne sont présents que sur la station feuillue; or il est probable que ces Diplopodes fousseurs, dont la niche écologique semble proche de celle des *Lombrics* anéciques, aient des effets plus favorables que d'autres populations sur la structure de l'humus.

Les trois parcelles supportent donc des peuplements bien différenciés, dont l'un, au pôle feuillu, favorise la disparition de la litière (et peut-être même son intégration au sol), alors qu'au pôle résineux cette fonction n'est que peu assurée; la parcelle mixte apparaît en situation intermédiaire. Bien que des études plus poussées soient nécessaires avant d'affirmer que les Diplopodes ont un impact certain sur la qualité de l'humus, on notera cependant la corrélation entre la nature du peuplement de Diplopodes et la structure de l'humus sur les trois parcelles (feuillue: mull; mixte: mull-moder; résineuse: dysmoder). D'autres auteurs ont déjà suggéré que des populations de ce groupe pouvaient jouer un rôle dans la formation de certains mulls (ROMELL, 1935; LYFORD, 1943; GERE, 1956; BLOWER, 1979).

### 3. Facteurs de répartition des populations.

Quels sont les facteurs responsables des différences de composition des peuplements sur les trois parcelles? Il est tentant de relier ces différences fonctionnelles à la nature de la matière organique morte qui sert de nourriture aux animaux, et par suite à la nature du couvert végétal (feuillu ou résineux). Mais avant de conclure que certaines populations de Diplopodes sont adaptées à la consommation des litières feuillues, des vérifications sont nécessaires. Nos résultats ne concernent qu'une seule parcelle de chaque type, et il faudrait confirmer, par exemple sous pin sylvestre, tant l'absence de populations consommatrices de litière, que l'abondance de populations non-consommatrices telles que *P. germanicum*.

Dans l'état actuel de nos connaissances, l'analyse de la répartition de *P. germanicum* fait seulement apparaître que cette espèce a une affinité pour les habitats très humides, notamment à litière épaisse, ce qui est le cas sur une partie de la parcelle résineuse (DEMANGE, 1963; STRIGANOVA, 1975); les récoltes dans les zones où *Molinia coerulea* est présente sont très significativement supérieures à ce qu'elles sont sur le reste de la station (DAVID, 1983). La densité remarquable dans ces zones peut être une simple conséquence secondaire de l'existence d'un moder épais et de l'hydromorphie de surface, mais on ne peut évidemment pas savoir si elle est liée à la nature résineuse de l'habitat, et encore moins si *P. germanicum* a une part de responsabilité dans la mauvaise qualité de l'humus.

En ce qui concerne l'absence de populations consommatrices de litière à forte densité sur la station

résineuse, nous disposons de plusieurs éléments d'explication:

a) Indépendamment de l'enrésinement: l'étude des exigences écologiques de *C. nitidus* fait apparaître des migrations verticales importantes dans le sol l'été et l'hiver (DAVID, 1983) (Fig. 10). Or, ces migrations hivernales sont impossibles sur une partie de la parcelle résineuse en raison du niveau de la nappe, ce qui pourrait contribuer à l'absence de l'espèce, indépendamment de la nature du couvert végétal.

b) Comme conséquence de l'enrésinement: une étude expérimentale de la consommation de litière en élevage par des *C. nitidus* adultes a été menée. Plusieurs sortes de substrats nutritifs ont été comparés:

- des aiguilles de *Pinus sylvestris* maintenues au moins un an en litière résineuse;
- des feuilles de *Quercus petraea* maintenues un an en litière feuillue;
- des feuilles de *Q. petraea* maintenues un an en litière résineuse (ce cas illustre une situation mixte très enrésinée);
- des feuilles de *Q. petraea* nouvellement tombées.

Le matériel d'un an a été conservé dans des filets à mailles larges sur les parcelles feuillues et résineuses, de novembre à novembre.

Les résultats des mesures de consommation sont rassemblés dans le tableau V. Les feuilles de chêne, dont on sait qu'elles entrent dans le régime alimentaire naturel (Tab. III), deviennent consommables après avoir séjourné dans une litière (qu'elle soit purement feuillue ou mixte). En revanche, les aiguilles de pin, dans les mêmes conditions, ne sont pas consommées, et ceci peut expliquer l'absence de *C. nitidus* dans la station résineuse.

De plus, en situation de choix (les animaux ayant deux possibilités de nourriture dans chaque pot d'élevage), les feuilles de chêne qui sont demeurées un an dans la litière feuillue semblent préférées à celles qui sont demeurées un an dans la litière résineuse. Un test «signe et rang» de Wilcoxon (SIEGEL, 1956), appliqué à 9 répétitions, indique une préférence alimentaire significative ( $P < 0,05$ ). Ce résultat (à confirmer) peut rendre partiellement compte de l'absence de *C. nitidus* de la station mixte; il suggère que, toutes choses égales par ailleurs, l'espèce préfère les litières feuillues aux litières mixtes, ce qui illustrerait l'influence négative de l'enrésinement sur la répartition d'un Diplopode qui consomme chaque année des quantités non négligeables de

feuilles mortes.

#### RESUME

Après avoir introduit cette étude dans le cadre du projet PIREN-CNRS «Conséquences des monocultures de résineux et alternatives possibles», les auteurs décrivent trois stations permanentes qu'ils ont prospectées pendant cinq années. Dans ces stations se sont développées des futaies de 35 ans sur un sol argilo-sableux hydromorphe. Il s'agit de:

- a) un peuplement de chêne avec un humus de type mull acide;
- b) un peuplement de pin sylvestre avec un humus de type dysmoder et un niveau de pseudo-gley proche de la surface;
- c) un peuplement mélangé de chêne et de pin sylvestre avec un humus de type mull-moder.

Le climat et la chute de litière ont été également étudiés.

Les données relatives aux groupes de microarthropodes (Acariens, Oribates et Collembolés) montrent une forte corrélation entre le type d'humus et la composition spécifique, mise en évidence à l'aide d'une analyse factorielle des correspondances de BENZECRI. Une autre étude relative à onze peuplements adultes, tant purs que mélangés, montre que le taillis de charme en sous-étage a une influence directe sur les populations du sol, atténuant le pouvoir dégradant des peuplements purs de pin sur le sol. D'autres paramètres populationnels tels que la distribution verticale ont été également analysés et comparés. Les Nématodes ont été aussi échantillonnés et la distribution des groupes trophiques montre un effet dépressif des pins à l'égard des bactériophages, au profit des mycophages. A l'intérieur de la macro faune, les Diplopodes ont été particulièrement étudiés et le comportement alimentaire des espèces les plus représentatives a été établi. Les données de population montrent que les grandes espèces ingérant de la litière sont pratiquement absentes de la station résineuse tandis que les espèces n'ingérant pas la litière telles que le petit *Polyzoniium germanicum* prédominent nettement.

#### SUMMARY

## **Influence of forest crops upon soil-humus fauna and microflora. I. – Description of forest plots and study of soil fauna**

After introducing this study in the course of the French PIREN-CNRS project «Consequences of coniferous monocultures and possible alternatives», the authors describe three permanent plots they have prospected for five years. On these plots, full-grown trees, about 35 years old, are growing on a hydromorphic clayish sandy soil. These are:

- a) an oak stand with an acid mull humus;
- b) a Scots pine stand with a dysmoder humus and a pseudo-gley level nearby the soil surface;
- c) a mixed Scots pine-oak stand with a mull-like moder humus.

Climate and litter fall have also been investigated.

Data related to microarthropod groups (oribatid mites and springtails) display a strong correlation between humus type and species composition, when computing a BENZECRI's analysis of correspondences. Another study relevant to eleven mature stands, including pure as well as mixed ones, show that undercanopy hornbeam coppices have a direct influence upon soil populations, softening the degrading power of pure pine crops on soils. Other population parameters such as vertical distribution were also analysed and compared. Nematode worms were also sampled and trophic groups distribution show a depressing effect from pine-trees upon bacteriophagous populations, for the benefit of mycophagous populations. Among macrofauna groups, millipedes were peculiarly studied and the alimentary habits of the main representative species were checked. Population data show the biggest litter-feeding species are quite absent from the coniferous stand while the non-litter feeding species such as the small *Polyzoniium germanicum* largely predominate.

### BIBLIOGRAPHIE

ABRAHAMSEN (G.), HOVLAND (J.) & HÅGVAR (S.), 1980. – Effect of artificial acid rain and liming on soil organisms and the decomposition of organic matter. *In: Effects of acid precipitation on terrestrial ecosystems*, Eds. T.C. HUTCHINSON & M. HAVAS. Plenum Publishing Corporation, New York: 341–362.

- ARPIN (P.), 1979. – Écologie et systématique des nématodes Mononchides des zones forestières et herbacées sous climat tempéré humide. I. Types de sol et groupements spécifiques. *Rev. Nématologie*, **2**: 211–221.
- ARPIN (P.), KILBERTUS (G.), PONGE (J.F.) & VANNIER (G.), 1980. – Importance de la microflore et de la microfaune en milieu forestier. In: *Actualités d'écologie forestière*, Éd. P. PESSON. Gauthier-Villars, Paris: 87–150.
- ARPIN (P.), KILBERTUS (G.), PONGE (J.F.), VANNIER (G.) & VERDIER (B.), 1985. – Réaction des populations animales et microbiennes du sol à la privation des apports annuels de litière: exemple d'une rendzine forestière. *Bull. Écol.*, **16**: 95–115.
- ARPIN (P.) & PONGE (J.F.), 1984. – Étude des variations morphométriques de *Prionchulus punctatus* (Cobb, 1917) Andrassy, 1958, liées aux types d'humus. *Rev. Nématologie*, **7**: 315–318.
- ARPIN (P.) & PONGE (J. F.), 1986. – Influence d'une implantation récente de pin sylvestre sur le comportement de la nématofaune du sol, par comparaison avec un peuplement feuillu pur et un peuplement mélangé. *Pédobiologia*, **29** (sous presse).
- ARPIN (P.), PONGE (J.F.), DABIN (B.) & MORI (A.), 1984. – Utilisation des nématodes Mononchida et des Collemboles pour caractériser des phénomènes pédobiologiques. *Rev. Écol. Biol. Sol*, **21**: 243–268.
- BARLOW (C.A.), 1957. – A factorial analysis of distribution in three species of Diplopods. *Tijdschr. Entomol.*, **100**: 349–426.
- BASSUS (W.), 1962. – Untersuchungen über die Nematoden fauna mitteldeutscher Waldböden. *Wiss. Z. Humboldt-Univ. Berlin, Math.-Naturwiss.*, **11**: 145–177.
- BEHAN-PELLETIER (V.M.) & HILL (S.B.), 1978. – Feeding habits and spore dispersal of Oribatid mites in the North American arctic. *Rev. Écol. Biol. Sol*, **15**: 497–516.
- BEHAN-PELLETIER (V.M.) & HILL (S.B.), 1983. – Feeding habits of sixteen species of Oribatei (Acari) from an acid peat bog, Glenamoy, Ireland. *Rev. Écol. Biol. Sol*, **20**: 221–267.
- BERNARDI (F. de) & PARISI (V.), 1968. – Osservazioni sul regime alimentare di alcune specie di *Orchesella* e *Tomocerus* (Collembola) in una valle alpina (Val Malenco). *Lincei-Rend. Sc. fis. mat. e nat.*, **15**: 582–590.

- BLOWER (J.G.), 1979. – The millipede fauna of two British limestone woods. *In: Myriapod Biology*, Ed. M. CAMATINI. Academic Press, New York: 203–214.
- BOCOCK (K.L.), 1964. – Changes in the amounts of dry matter, nitrogen, carbon and energy in decomposing wood land leaf litter in relation to the activities of the soil fauna. *J. Ecol.*, **52**:273–284.
- BÖDVARSSON (H.), 1970. – Alimentary studies of seven common soil-inhabiting Collembola of Southern Sweden. *Ent. Scand.*, **1**: 74–80.
- BÖDVARSSON (H.), 1973. – Contributions to the knowledge of Swedish forest Collembola. *Institute of Forest Zoology, Research Notes Nr 13*, 43 pp.
- BONNEAU (M.), 1978. – Conséquences pédologiques des enrésinements en forêt. *C. R. Acad. Agric. Fr.*, **14.6.78**: 931–942.
- BRAUN-BLANQUET (J.), 1967. – La chênaie acidophile ibéro-atlantique (*Quercion occidentale*) en Sologne. *An. Edafol. Agrobiol.*, **26**: 53–87.
- BROLEMANN (H.W.), 1935. – Myriapodes Diplopodes (Chilognathes I). *In: Faune de France, vol. 29*. Librairie de la Faculté des Sciences, Paris, 369 pp.
- DALMASSO (A.), 1966. – Méthode simple d'extraction des nématodes du sol. *Rev. Écol. Biol. Sol*, **3**: 473–478.
- DAVID (J.F.), 1982. – Variabilité dans l'espace et dans le temps des cycles de vie de deux populations de *Cylindroiulus nitidus* (Iulida). *Rev. Écol. Biol. Sol*, **19**: 411–425.
- DAVID (J.F.), 1983. – *Contribution à l'étude des populations de Diplopodes en Forêt d'Orléans, et de leur rôle dans la dégradation de la litière*. Thèse de Doctorat de 3<sup>e</sup> cycle, Université d'Orléans, 149 pp.
- DAVID (J.F.), 1984. – Le cycle annuel du Diplopode *Microchordeuma gallicum* Latzel. 1884. *Bull. Soc. Zool. Fr.*, **109**: 61–70.
- DAVID (J.F.) & COURET (T.), 1983. – Le développement post-embryonnaire en conditions naturelles de *Polyzonium germanicum* (Brandt) (Diplopoda, Polyzoniida). Les cinq premiers stades. *Bulletin du Muséum National d'Histoire Naturelle de Paris, 4<sup>e</sup> série, section A*, **5**: 585–590.
- DAVID (J. F.) & COURET (T.), 1984. – La fin du développement post- embryonnaire en conditions naturelles de

- Polyzonium germanicum* (Brandt) (Diplopoda, Polyzoniida). *Bull. Mus. Nat. Hist. Nat., sect. A*, **6**: 1067–1076.
- DELELIS-DUSOLLIER (A.) & GEHU (J.M.), 1975. – Apport à la phytosociologie de quelques forêts thermo-acidiphiles ligériennes et de leurs stades d'altération. In: *Colloques phytosociologiques. III. Les Forêts acidiphiles*, Lille, 1974, 141–159 + 2 tableaux hors-texte.
- DEMANGE (J.M.), 1963. – Myriapodes. In: *Encyclopédie de la Pléiade, Zoologie, vol. 2*. Gallimard, Paris, 411–486.
- FRANKLAND (J.C.), 1966. – Succession of fungi on decaying petioles of *Pteridium aquilinum*. *J. Ecol.*, **54**: 41–63.
- GEOFFROY (J.J.), 1979. – *Les peuplements de Chilopodes et de Diplopedes d'une chênaie-charmaie à Foljuif*. Thèse de Doctorat de 3e cycle, Université de Paris VI, 179 pp.
- GERE (G.), 1956. – The examination of the feeding biology and the humificative function of Diplopoda and Isopoda. *Acta biol., Acad. Sci. hung.*, **6**: 257–271.
- GISIN (H.), 1943. – Ökologie und Lebensgemeinschaften der Collembolen im Schweizerischen Exkursionsgebiet Basels. *Rev. Suisse de Zool.*, **50**: 131–224.
- GLOAGUEN (J.C.) & TOUFFET (J.), 1976. – Production de litière et apport au sol d'éléments minéraux dans quelques peuplements résineux de Bretagne. *Ann. Sci. for.*, **33**: 87–107.
- HÅGVAR (S.), 1982. – Collembola in Norwegian coniferous forest soils. I. Relations to plant communities and soil fertility. *Pedobiologia*, **24**: 255–296.
- HÅGVAR (S.), 1983. – Collembola in Norwegian coniferous forest soils. II. Vertical distribution. *Pedobiologia*, **25**: 383–401.
- HÅGVAR (S.) & ABRAHAMSEN (G.), 1980. – Colonisation by Enchytraeidae, Collembola and Acari in sterile soil samples with adjusted pH levels. *Oikos*, **34**: 245–258.
- HÅGVAR (S.) & KJØNDAL (B.R.), 1981. – Effects of artificial acid rain on the microarthropod fauna in decomposing birch leaves. *Pedobiologia*, **22**: 409–422.

- HAMILTON (C.D.), 1965. – Changes in the soil under *Pinus radiata*. *Aust. For.*, **29**: 275–289.
- HEALEY (I. N.), 1967. – The energy flow through a population of soil Collembola. In: *Secondary productivity of terrestrial ecosystems (principles and methods), vol. II, Proceedings of Working Meeting held in Jablonna, 31/VIII–6/IX 1966*, Ed. K. PETRUSEWICZ. Polish Academy of Sciences, Warsaw, 695–708.
- KACZMAREK (M.), 1975. – Influence of humidity and specific interactions on collembolan populations in a pine forest. In: *Progress in Soil Zoology, Proceedings of the Vth International Colloquium on Soil Zoology, Prague, 17/IX–22/IX 1973*, Ed. J. VANEK. Czechoslovak Academy of Sciences, 333–340.
- KILBERTUS (G.), 1968. – Vitesse de décomposition de *Pseudoscleropodium purum* (Hedw.) Fleisch dans la nature. *Rev. Écol. Biol. Sol*, **5**: 237–244.
- KILBERTUS (G.), 1973. – Étude écologique de la strate muscinale dans une pinède sur calcaire lusitanien en Lorraine. In: *Nouveaux documents pour une étude intégrée en écologie du sol*. Éd. C.N.R.S., Paris, 35–147.
- KILBERTUS (G.) & VANNIER (G.), 1978. – Étude des relations microfaune-microflore du sol en prenant comme exemple quatre espèces d'insectes Collemboles. *103<sup>e</sup> Congrès national des sociétés savantes, Nancy, 1978, Sciences, fasc. III*, 63–75.
- KILBERTUS (G.) & VANNIER (G.), 1979. – Microbial analysis and weight estimation of feces produced by four sympatric Collembola species in forest litter. *Rev. Écol. Biol. Sol*, **16**: 169–180.
- KILBERTUS (G.) & VANNIER (G.), 1981. – Relations microflore-microfaune dans la grotte de Sainte-Catherine (Pyrénées ariégeoises). II. Le régime alimentaire de *Tomocerus minor* (Lubbock) et *Tomocerus problematicus* Cassagnau (Insectes Collemboles). *Rev. Écol. Biol. Sol*, **18**: 319–338.
- KNIGHT (C.B.), 1976. – Seasonal and microstratal dietary research on *Tomocerus* (Collembola) in two forested ecosystems of eastern North Carolina. *Rev. Écol. Biol. Sol*, **13**: 595–610.
- KNIGHT (C.B.) & ANGEL (R.A.), 1967. – A preliminary study of the dietary requirements of *Tomocerus* (Collembola). *Am. Midl. Nat.*, **77**: 510–517.
- LUXTON (M.), 1972. – Studies on the oribatid mites of a Danish beech wood soil. I. Nutritional biology. *Pedobiologia*, **12**: 434–463.

- LYFORD (W.H.), 1943. – The palatability of freshly fallen tree leaves to Millipedes. *Ecology*, **24**: 252–261.
- MAC MILLAN (J.H.), 1975. – Interspecific and seasonal analyses of the gut contents of three Collembola (Family Onychiuridae). *Rev. Écol. Biol. Sol*, **12**: 449–457.
- MAGNUSSON (C.), 1983. – Abundance and trophic structure of pine forest nematodes in relation to soil layers and ground cover. *Holarctic Ecology*, **6**: 175–182.
- MANGENOT (F.) & TOUTAIN (F.), 1980. – Les litières. In: *Actualités d'écologie forestière*, Éd. P. PESSON. Gauthier-Villars, Paris, 3–59.
- MANIL (G.), 1959. – Aspects pédologiques du problème de la classification des sols forestiers. *Pédologie*, **9**: 214–226.
- MANIL (G.), DELECOUR (F.), FORGET (G.) & EL ATTAR (A.), 1963. – L'humus, facteur de station dans les hêtraies acidophiles de Belgique. *Bull. Inst. agron. St. Rech. Gembloux*, **31**: 1–114.
- MARSHALL (V.G.), 1978. – Gut content analysis of the Collembolan *Bourletiella hortensis* (Fitch) from a forest nursery. *Rev. Écol. Biol. Sol*, **15**: 243–250.
- MILLERET (C.), 1963. – La Forêt d'Orléans. *Ann. Géogr.*, **72**: 426–458.
- NIHLGÅRD (B.), 1971. – Pedological influence of spruce planted on former beech forest soils in Scania, South Sweden. *Oikos*, **22**: 302–316.
- NOIRFALISE (A.) & VANESSE (R.), 1975. – *Conséquences de la monoculture des conifères pour la conservation des sols et pour le bilan hydrologique*. Association des espaces verts (A.S.B.L.), Bruxelles, 44 pp.
- OVINGTON (J.D.), 1959. – The circulation of minerals in plantations of *Pinus sylvestris* L. *Ann. Bot.*, **23**: 229–239.
- PAGE (G.), 1968. – Some effects of conifer crops on soil properties. *Comm. For. Rev.*, **47**: 52–62.
- PANDE (Y.D.) & BERTHET (P.), 1973. – Studies on the food and feeding habits of soil Oribatei in a black pine plantation. *Oecologia (Berl.)*, **12**: 413–426.
- PONGE (J.F.), 1980. – Les biocénoses des Collemboles de la forêt de Sénart. In: *Actualités d'écologie forestière*,

Éd. P. PESSON. Gauthier-Villars, Paris, 151–176.

PONGE (J.F.), 1983. – Les collemboles, indicateurs du type d'humus en milieu forestier. Résultats obtenus au sud de Paris. *Acta Oecol., Oecol. Gen.*, **4**: 359–374.

PONGE (J.F.), 1984. – Étude écologique d'un humus forestier par l'observation d'un petit volume, premiers résultats. I. La couche L<sub>1</sub> d'un moder sous pin sylvestre. *Rev. Écol. Biol. Sol.*, **21**: 161–187.

PONGE (J.F.), 1985a. – Étude écologique d'un humus forestier par l'observation d'un petit volume. II. La couche L<sub>2</sub> d'un moder sous *Pinus sylvestris*. *Pedobiologia*, **28**: 73–114.

PONGE (J.F.), 1985b. – Utilisation de la micromorphologie pour l'étude des relations trophiques dans le sol: la couche L d'un moder hydromorphe sous *Pinus sylvestris* (Forêt d'Orléans, France). *Bull. Écol.*, **16**: 117–132.

PONGE (J.F.) & PRAT (B.), 1982. – Les Collemboles, indicateurs du mode d'humification dans les peuplements résineux, feuillus et mélangés : résultats obtenus en forêt d'Orléans. *Rev. Écol. Biol. Sol.*, **19**: 237–250.

POURSIN (J.M.), 1982. – *Contribution à l'étude écologique des Acariens Oribates en forêt d'Orléans: influence d'une monoculture de résineux*. Thèse de Doctorat de 3<sup>e</sup> cycle, Université de Nancy I, 134 pp.

POURSIN (J.M.) & PONGE (J.F.), 1982. – Comparaison de trois types de peuplements forestiers (feuillu, mixte, résineux) à l'aide de la mésofaune du sol (Collemboles et Oribates). *C. R. Acad. Sci., Sér. C.*, **294**: 1021–1024.

POURSIN (J.M.) & PONGE (J.F.), 1984. – Étude des peuplements de microarthropodes (Insectes Collemboles et Acariens Oribates) dans trois humus forestiers acides de la forêt d'Orléans (Loiret, France). *Pedobiologia*, **26**: 403–414.

RIFFLE (J.W.), 1975. – Two *Aphelencoides* species suppress formation of *Suillus granulatus* ectomycorrhizae with *Pinus ponderosa* seedlings. *Plant Dis. Rep.*, **53**: 951–955.

ROMELL (L.G.), 1935. – An example of Myriapods as mull formers. *Ecology*, **16**: 67–71.

SCOTTO LA MASSÈSE (C.) & BOULBRIA (A.), 1980. – Essai d'interprétation de la nématofaune de la forêt landaise. *Ann. Sci. for.*, **37**: 37–51.

- SCOTTO LA MASSESE (C.) & DU MERLE (P.), 1978. – La Nématofaune de quelques écosystèmes forestiers du Mont-Ventoux. *Rev. Écol. (Terre Vie), Suppl. I*, 295-314.
- SIEGEL (S.), 1956. – *Nonparametric statistics for the behavioral sciences*. Mac Graw Hill Book Company, New York, 312 pp.
- STRIGANOVA (B.R.), 1975. – Dispersion patterns of Diplopods and their activity in the litter decomposition in the Carpathian foot hills. *In: Progress in Soil Zoology, Proceedings of the Vth International Colloquium on Soil Zoology, Prague, 17/IX–22/IX 1973*, Ed. J. VANEK. Czechoslovak Academy of Sciences, 167–173.
- TAKEDA (H.), 1978. – Ecological studies of collembolan populations in a pine forest soil. II. Vertical distribution of Collembola. *Pedobiologia*, **18**: 22–30.
- TAKEDA (H.), 1979. – Ecological studies of collembolan populations in a pine forest soil. IV. Comparison of distribution patterns. *Res. Popul. Ecol.*, **21**: 120–134.
- TAKEDA (H.), 1983. – A long term study of life cycles and population dynamics of *Tullbergia yosii* and *Onychiurus decemsetosus* (Collembola) in a pine forest soil. *Pedobiologia*, **25**: 175–185.
- THOMAS (J.O.M.), 1979. – An energy budget for a woodland population of oribatid mites. *Pedobiologia*, **19**: 346–378.
- TOUCHOT (F.), KILBERTUS (G.) & VANNIER (G.), 1983. – Rôle d'un Collembole (*Folsomia candida*) au cours de la dégradation des litières de charme et de chêne, en présence ou en absence d'argile. *In: New trends in soil biology, Proceedings of the VIIIth International Colloquium of Soil Zoology, Louvain-la-Neuve, 30/VIII–2/IX 1982*, Eds. P. LEBRUN *et al.* Université Catholique de Louvain, 269–280.
- TWINN (D.C.), 1974. – Nematodes. *In: Biology of plant litter decomposition, vol. II*, Eds. C.H. DICKINSON & G.J.F. PUGH. Academic Press, New York, 421–465.
- USHER (M.B.), 1970. – Seasonal and vertical distribution of a population of soil arthropods: Collembola. *Pedobiologia*, **10**: 224–236.
- USHER (M.B.), 1975. – Seasonal and vertical distribution of a population of soil arthropods: Cryptostigmata. *Pedobiologia*, **15**: 364–374.

- VAN DER DRIFT (J.), 1962. – The soil animals in an oak-wood with different types of humus formation. *In: Progress in Soil Zoology, Papers from a Colloquium on research methods, Rothamsted, 10/VII–14/VII 1958*, Ed. P.W. MURPHY. Butterworths, London, 343–347.
- VANNIER (G.), 1985. – Modes d'exploitation et de partage des ressources alimentaires dans le système saprophage par les microarthropodes du sol. *Bull. Écol.*, **16**: 19–34.
- VANNIER (G.) & KILBERTUS (G.), 1981. – Participation des Insectes Collemboles et des microorganismes telluriques aux processus de migration des substances organo-minérales. *In: Migrations organo-minérales dans les sols tempérés, Colloque international, Nancy, 24/IX–28/IX 1979*. Ed. CNRS, Paris, 133–144.
- WASILEWSKA (L.), 1971. – Nematodes of the dunes in the Kampinos forest. II. Community structure based on numbers of individuals, state of biomass and respiratory metabolism. *Ekol. Pol.*, **19**: 651–688.
- WASILEWSKA (L.), 1974. – Vertical distribution of nematodes in the soil of dunes in the Kampinos forest. *Zesz. Probl. Post. Nauk Roln.*, **154**: 203–212.
- WAUTHY (G.), 1981. – Synecology of forest soil oribatid mites of Belgium (Acari, Oribatida). II. Zoosociological uniformity. *Acta Oecol., Oecol. Gen.*, **2**: 31–47.
- WAUTHY (G.), 1982. – Synecology of forest soil oribatid mites of Belgium (Acari, Oribatida). III. Ecological groups. *Acta Oecol., Oecol. Gen.*, **3**: 469–494.
- WILL (G.M.) & BALLARD (R.), 1976. – Radiata pine, soil degrader or improver? *N. Z. J. For.*, **21**: 248–252.
- WOOLLEY (T.A.), 1960. – Some interesting aspects of oribatid ecology (Acarina). *Ann. Entomol. Soc. Am.*, **53**: 251–253.

### Légendes des figures

FIG. 1. – Carte schématique de la Forêt domaniale d'Orléans.

FIG. 2. – Chutes mensuelles de la litière totale dans les 3 stations.

FIG. 3. – Représentation schématique des humus des 3 stations.

FIG. 4. – Distribution verticale des Oribates et des Collemboles dans les 3 stations.

FIG. 5. – Analyse des correspondances: Collemboles et Oribates dans les 3 stations, projection dans le plan des axes 1 et 2.

FIG. 6. – Analyse des correspondances: Collemboles dans 11 peuplements adultes, projection dans le plan des axes 2 et 3.

FIG. 7. – Distribution verticale des Nématodes dans les 3 stations.

FIG. 8. – Spectre des groupes trophiques de Nématodes dans les 3 stations.

FIG. 9. – Analyse des correspondances: Nématodes dans les 3 stations, projection dans le plan des axes 1 et 3.

FIG. 10. – Distribution verticale de *Cylindroiulus nitidus* au cours des 4 saisons.

TAB. I

**Composition des peuplements de Diplopedes d'après les récoltes à l'extraction au cours d'un cycle annuel**

Station	Feuillue (%)	Mixte (%)	Résineuse (%)
ESPÈCES LES PLUS ABONDANTES	<i>Polyzonium germanicum</i> (38) <i>Cylindroiulus nitidus</i> (30) <i>Microchordeuma gallicum</i> (17) <i>Polydesmus</i> sp. (7)	<i>P. germanicum</i> (48) <i>Polydesmus angustus</i> (36) <i>M. gallicum</i> (9)	<i>P. germanicum</i> (91)
AUTRES ESPECES	<i>Tachypodoiulus albipes</i> (3) <i>Cylindroiulus londonensis</i> (2) <i>Glomeris</i> sp. (2) <i>Cylindroiulus punctatus</i> (1) <i>Ommatoiulus sabulosus</i> (< 1) <i>Polyxenus lagurus</i> (< 1)	<i>Glomeris</i> (5) <i>T. albipes</i> (1) <i>O. sabulosus</i> (1) <i>Cylindroiulus</i> sp. (< 1) <i>P. lagurus</i> (< 1)	<i>M. gallicum</i> (3) <i>Polydesmus</i> sp. (3) <i>P. lagurus</i> (2) <i>Glomeris</i> sp. (< 1) <i>O. sabulosus</i> (< 1) <i>T. albipes</i> (< 1)

TAB. II

**Poids frais des adultes chez quelques espèces de Diplopodes**

	(mg)
<i>M. gallicum</i> *	moyenne: 5,8
<i>P. germanicum</i>	5 à 29
<i>P. angustus</i> *	moyenne: 64
<i>C. nitidus</i> et <i>C. punctatus</i>	18 à 114
<i>Glomeris marginata</i> *	56 à 221
<i>T. albipes</i> et <i>O. sabulosus</i>	130 à 230
<i>C. londinensis</i>	350 à 540

(\*: d'après GEOFFROY, 1979).

TAB. III

**Origine des fragments ingérés par quelques espèces de Diplopo**

(+ : présents) (++ : très fréquents)

	Feuilles mortes	Bois mort, écorce	Mousse verte, algues vertes
<i>P. germanicum</i>			
<i>P. angustus</i>	++		
<i>C. nitidus</i>	++	+	
<i>C. punctatus</i>	+	++	
<i>G. marginata</i>	++		
<i>T. albipes</i>	+	+	+
<i>O. sabulosus</i> *	+	+	+
<i>C. londinensis</i>	++	+	

(\*: d'après BARLOW, 1957).

TAB. IV

**Densité des principales populations de Diplopedes consommateurs de litière (individus/m<sup>2</sup>)**

**(La densité est calculée sur des échantillons représentant 4 mois de forte activité: avril, mai, octobre et novembre. Les stades I, dont la distribution est très agrégative, ne sont pas pris en compte)**

Station feuillue		Station mixte		Station résineuse	
<i>C. nitidus</i>	47	<i>P. angustus</i>	45	<i>Polydesmus</i> sp.	10
<i>Polydesmus</i> sp.	12	<i>Glomeris</i> sp.	10		
<i>C. londinensis</i>	5	<i>T. albipes</i>	4		
<i>T. albipes</i>	3	<i>O. sabulosus</i>	1		
<i>Glomeris</i> sp.	2				
<i>C. punctatus</i>	1				
	70		60		10

TAB. V

**Consommation de quatre catégories de feuilles mortes par des ♀ ♀ adultes de *C. nitidus*****(Conditions: H.R. = 100%. Température moyenne # 12° C. Photopériode naturelle. Date: fin novembre)**

Feuilles	Répétitions	Consommation moyenne (mg de poids sec/10 jours)
<i>Q. petraea</i> , nouvellement tombées	7	4
<i>Q. petraea</i> , 1 an en litière feuillue	5	26
<i>Q. petraea</i> , 1 an en litière résineuse	5	25
<i>P. sylvestris</i> , 1 an en litière résineuse	5	1

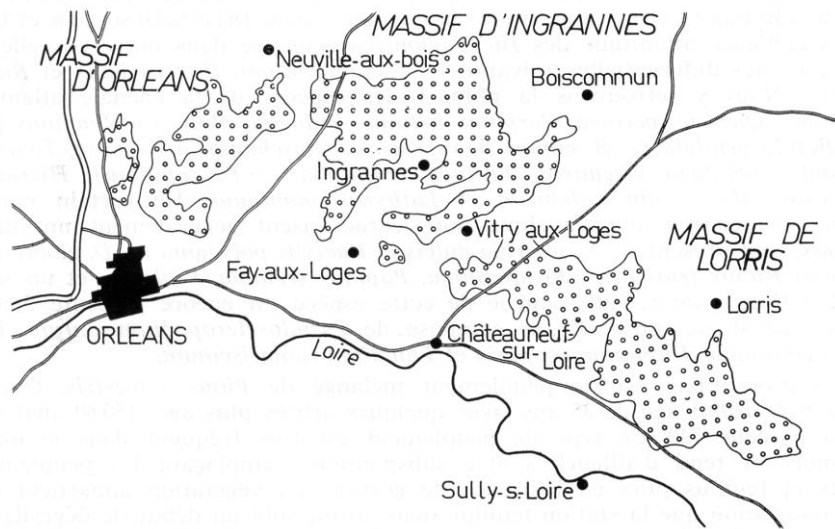


Fig. 1

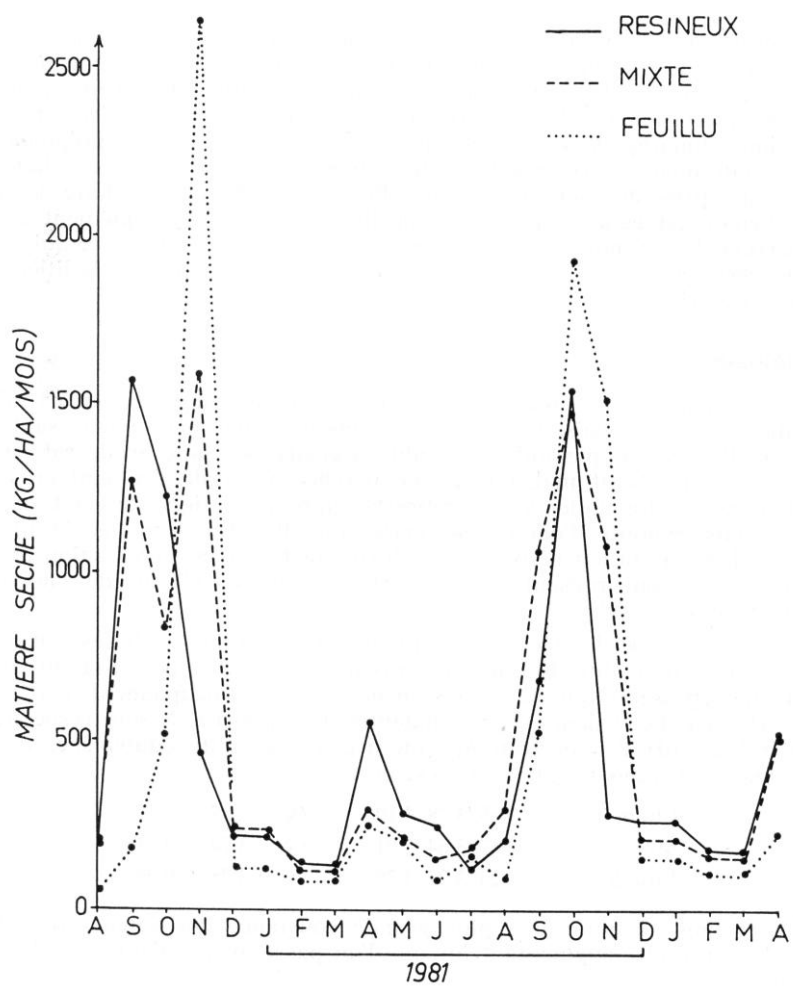


Fig. 2

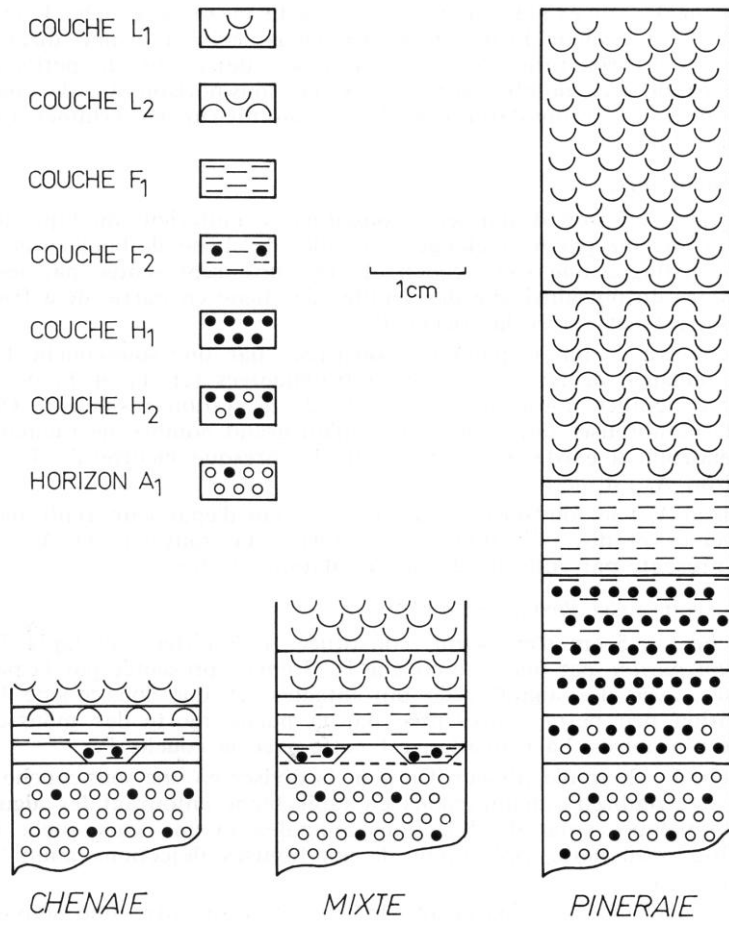


Fig. 3

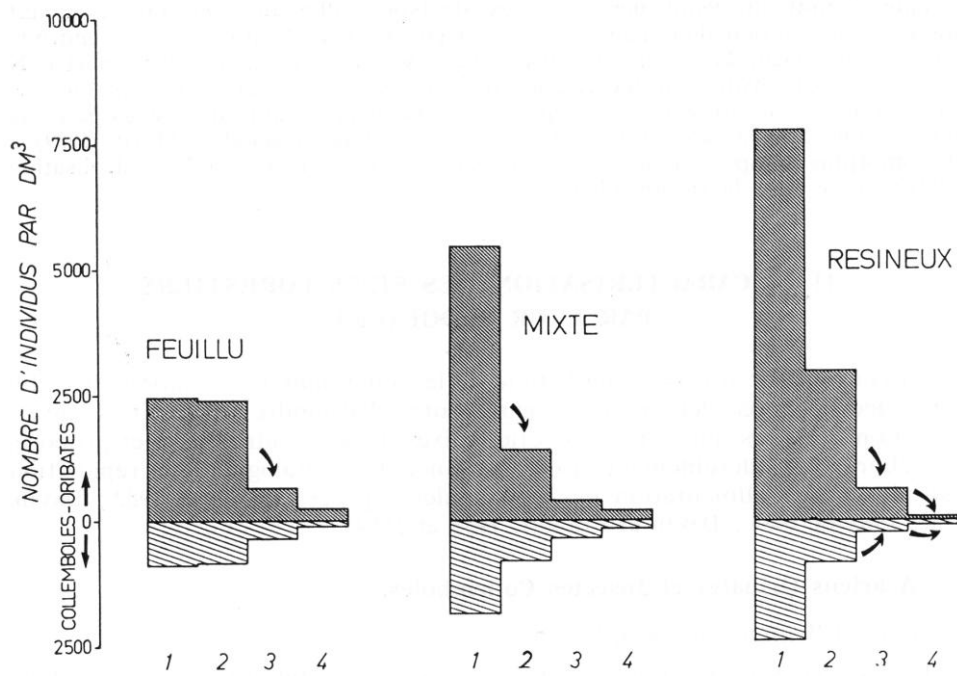
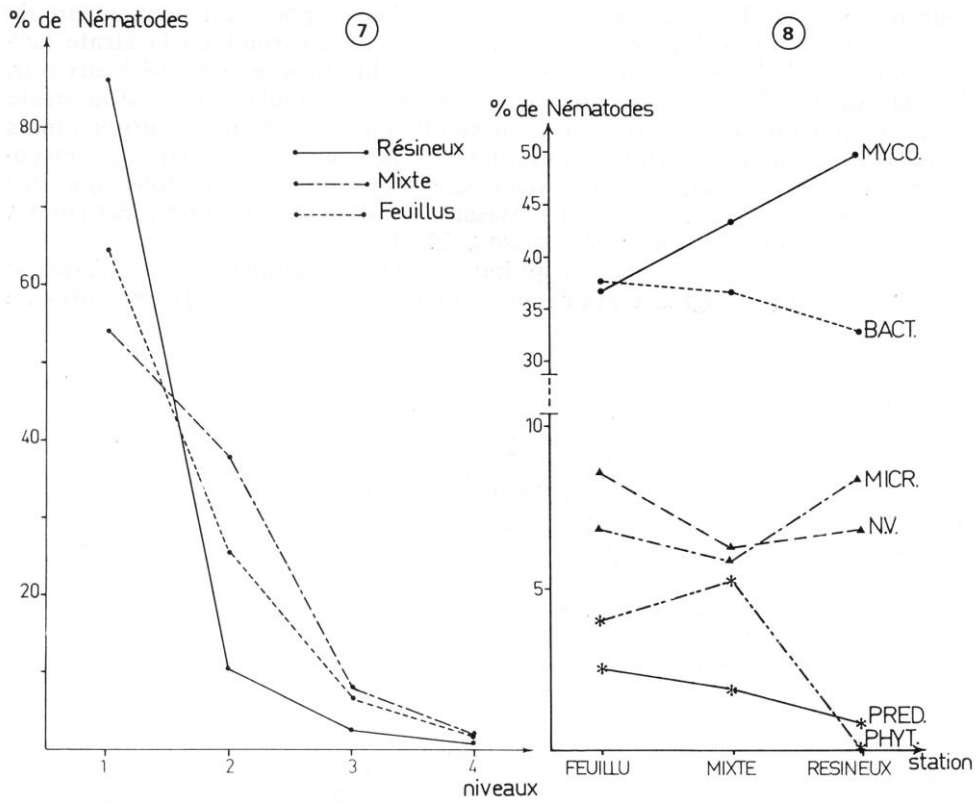


Fig. 4







Figs. 7-8

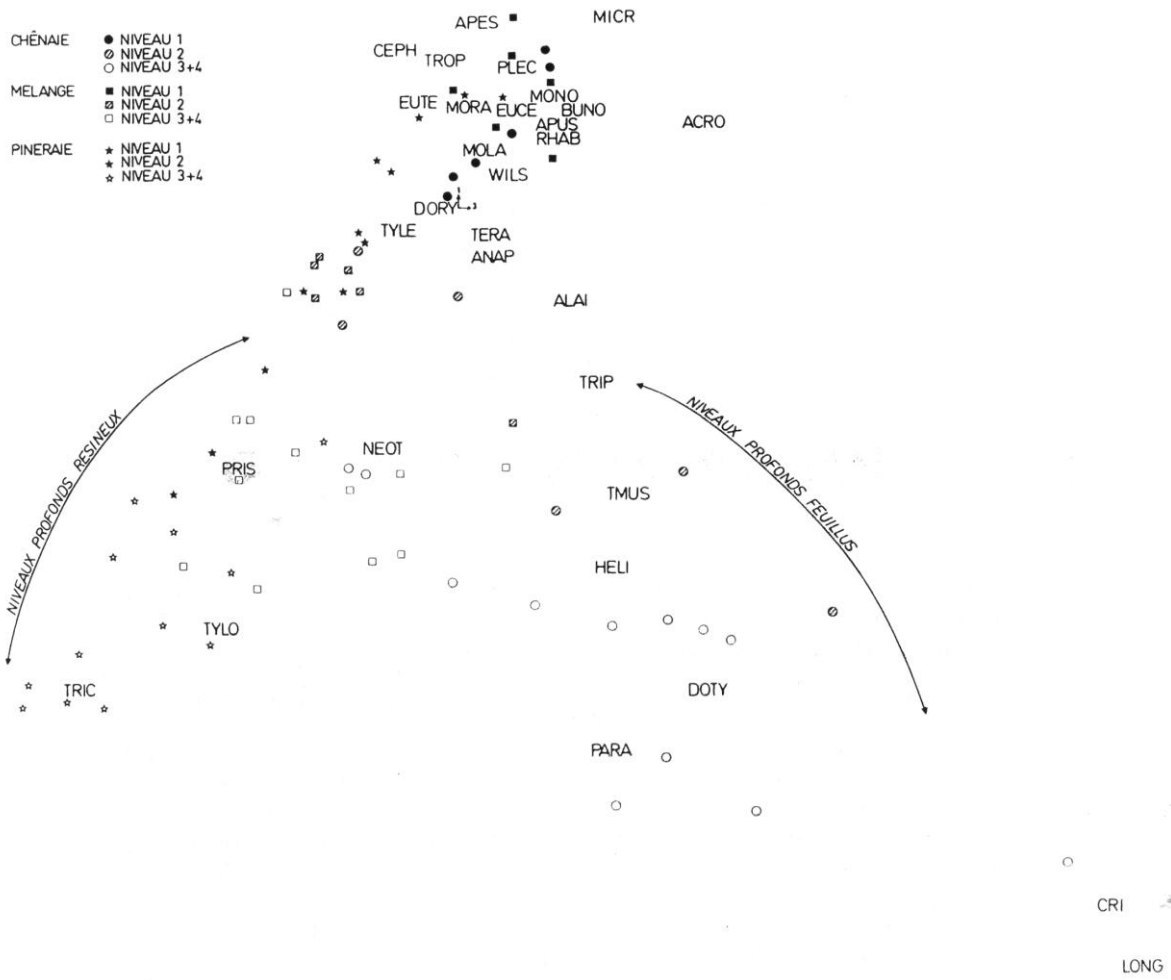


Fig. 9

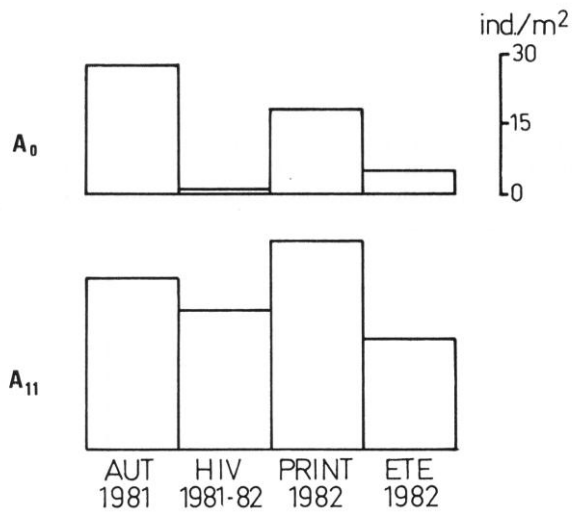


Fig. 10