

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

II. – Microbiologie et expériences au laboratoire

PAR

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

* *Muséum National d'Histoire Naturelle, Laboratoire d'Écologie générale – U.A. 0689 CNRS*

4, avenue du Petit-Château, 91800 Brunoy

** *Université de Nancy I – Laboratoire de Microbiologie – U.A. 0689 CNRS*

Centre de 2^e cycle – Case officielle n° 140 – 54037 Nancy Cedex

*** *Université d'Orléans U.E.R. de Sciences fondamentales et appliquées*

Laboratoire de Biologie et écologie végétales – 45046 Orléans Cedex

Synopsis: This paper is the second of two articles dealing with modifications of faunal and microfloral groups dwelling in the soil under different forest crops (Foret d'Orleans, Loiret, France). There is somewhat of discrepancy between field results concerning litter-soil microflora and laboratory measurements made on litter alone. Pine needles prove to be palatable and suitable both for soil animals such as Collembola and for microorganisms, unlike oak leaves which need to be previously conditioned. Hypothesis concerning the acidifying effect of pure coniferous crops upon soil humus must view other parameters which are likely to interfere with litter properties.

Keywords: Temperate forest ecosystems, Scots pine, Oak, Hornbeam, Soil bacteria, Soil fungi, *Folsomia candida*, *Oniscus asellus*, Litter decomposition.

NOTE PRÉLIMINAIRE

Le premier article de cette série (ARPIN *et al.*, 1986) a présenté le but du travail entrepris, décrit les stations sur lesquelles ont porté l'essentiel des études de terrain et exposé les résultats de l'analyse faunistique. La

suite de ce travail est consacrée à l'étude microbiologique de terrain ainsi qu'aux expériences diverses menées au laboratoire: pertes de poids de litière et substrats divers, respirométrie, modèles de consommation de litière par la faune. La discussion qui clôt cette série reprend l'ensemble des résultats et les replace dans le cadre des objectifs du projet PIREN-CNRS «Influence des monocultures de résineux et alternatives».

I. – INFLUENCE DU PEUPEMENT FORESTIER SUR LES MICROORGANISMES DU SOL

Les études préliminaires ont été réalisées dans les 3 peuplements jeunes (chênaie, pinède, peuplement mixte) présentés précédemment (ARPIN *et al.*, 1986), ainsi qu'expérimentalement au laboratoire. La détermination des germes a été effectuée soit après mise en culture sur milieu gélosé, soit par l'observation directe après incubation en chambre humide.

A) Évolution de la microflore dans les litières des 3 stations.

1. Méthodologie.

Une technique particulière a été utilisée pour suivre dans le temps les successions de microorganismes dans une litière donnée, d'autre part pour étudier l'influence du site sur ce processus, indépendamment de la nature de la litière. Pour ce faire, une quantité donnée d'aiguilles de pin ou de feuilles de chêne fragmentées (1 g de matériel frais) a été introduite dans des pièges constitués par des cylindres de PVC de 4,5 cm de diamètre et 2 cm de hauteur. Ces pièges sont de deux types (KILBERTUS et VANNIER, 1983), les uns laissant le passage libre à la mésofaune (mailles de 1,5 mm), les autres ne permettant que l'action de la microflore seule, à l'exception de certains représentants de la microfaune (mailles de 75 μ m). Les 4 catégories ainsi définies (chêne avec – $C\mu$ + a – ou sans animaux – $C\mu$, pin avec – $P\mu$ + a – ou sans animaux – $P\mu$) ont été placées dans les peuplements purs de chêne ou de pin sylvestre, à plat au niveau de la litière, et récoltées d'octobre 1980 à juin 1981 (8 séries de prélèvements). Parallèlement à ces études de terrain, une expérience de 4 mois a été réalisée au laboratoire, en 1981 (TOUCHOT, 1984; TOUCHOT *et al.*, 1983). Il s'agissait de tester l'influence d'un substrat minéral argileux (bentonite) sur l'activité des microorganismes au cours de la décomposition de la litière de chêne, en présence ou en absence de faune, en l'occurrence un Insecte Collembole, *Folsomia candida*. 4 modalités ont été distinguées, selon que les feuilles de chêne (Q) sont ou non en présence d'argile (A), et d'animaux (Anx), soit: AQ Anx, AQ, Q Anx, Q.

2. Évolution quantitative de la microflore totale.

En l'absence d'animaux (Fig. 1), on note au cours des 3 premiers mois de l'étude (octobre à décembre 1980) un accroissement rapide de la microflore totale, quelle que soit la nature de la litière et quel que soit le site choisi, avec cependant un effectif légèrement plus important dans les feuilles de chêne, surtout lorsqu'elles sont dans leur site d'origine. La microflore se stabilise de décembre 1980 à janvier 1981, celle des feuilles de chêne restant toujours à un niveau plus élevé. A partir de mars 1981, la quantité de germes tend à devenir identique dans tous les cas, puis elle diminue fortement en juin 1981 (sauf pour les feuilles de chêne dans la station de pin sylvestre). Il faut noter que, d'une manière générale, le fait de transporter la litière hors de sa station d'origine semble avoir pour conséquence un léger abaissement des effectifs totaux, du moins dans la période de stabilisation de la microflore (décembre à mai).

En présence d'animaux (Fig. 2), on observe au départ une diminution du nombre de germes suivie d'une brusque augmentation, sauf dans le cas du chêne sous pin sylvestre où l'augmentation commence dès le départ, pour se ralentir ensuite et revenir à un niveau comparable aux autres au mois de décembre 1980. La stabilisation constatée en absence d'animaux ne se produit plus ici, et l'on observe une chute des effectifs, notamment dans la litière de pin (quel que soit le site) dès le mois de décembre 1980 et jusqu'en mars 1981. Puis la microflore tend à se développer, surtout dans la litière de pin, et l'on obtient des effectifs comparables dans les 4 catégories, à un niveau équivalent à celui obtenu en l'absence d'animaux (environ $5\,000 \times 10^6$ germes/g de sol). Le déclin enregistré au cours du dernier mois de l'expérience est cependant nettement moins prononcé que dans le cas précédent.

L'influence du site s'avère donc faible, la nature de la litière étant prépondérante. La mésofaune semble être à l'origine de fluctuations importantes des effectifs des populations microbiennes, mais elle permet cependant le maintien de la microflore à un niveau assez élevé, sans la phase de déclin prononcé observée en fin d'expérience en l'absence d'animaux. On remarquera en effet qu'au bout de 9 mois la microflore est plus abondante en présence de la mésofaune, sans doute en raison du transport actif de germes par les animaux et du rajeunissement des colonies, qui compense la destruction due à la consommation (REISINGER et KILBERTUS, 1980). Enfin il convient de dire que, même si les effectifs y sont plus réduits, la microflore colonisatrice des aiguilles de pin est à un niveau tout à fait comparable à celui des feuilles de chêne.

Les expériences au laboratoire (Fig. 3) ont consisté à introduire des feuilles de chêne dans des bocaux de verre de 250 ml, en présence ou en absence d'une population de Collemboles (*Folsomia candida*). Le fond de

ces bocaux a été garni soit d'une couche d'argile (bentonite à pH 8,5), soit d'un filtre de fibre de verre, permettant de maintenir une humidité constante. Les expériences ont été menées à 20° C. La microflore colonisatrice de la surface des feuilles de chêne s'avère nettement supérieure en présence d'argile, mais les phénomènes observés sont différents selon que les animaux sont présents ou pas. En absence d'animaux, l'effet de l'argile est très net au cours des 2 premiers mois de l'expérience, puis disparaît les 3^e et 4^e mois. En présence d'animaux, on observe, avec toujours un décalage constant au niveau des effectifs en faveur de l'argile, une chute entre le 1^{er} et le 2^e mois, suivie d'une remontée régulière par la suite. On peut attribuer l'effet stimulant de l'argile à plusieurs causes (TOUCHOT *et al.*, 1983): adsorption de composés organiques toxiques tels que les tannins; pouvoir tampon vis-à-vis de l'acidité naturelle des litières, néfaste au développement des bactéries. En présence de *Folsomia candida*, le dépôt d'argile à la surface des feuilles de chêne serait accru par les défécations répétées de ces animaux ainsi que leur transit constant entre l'argile et la litière. La chute constatée entre le 1^{er} et le 2^e mois de l'expérience en présence d'animaux peut être expliquée par le broutage de la microflore de surface réalisé par *Folsomia candida*, broutage largement compensé par la suite par la stimulation de la microflore au fur et à mesure que les bactéries prennent le pas sur les champignons. Dans le milieu naturel, et essentiellement dans les humus de type mull (comme celui de la chênaie de 35 ans), cet apport d'argile est réalisé par les Lombrics, qui viennent déposer des turricules riches en argile (provenant des horizons profonds) à la surface même des feuilles, dans la litière.

3. Évolution qualitative de la microflore.

En ce qui concerne les bactéries, il faut signaler l'uniformité de la composition spécifique quel que soit le substrat et quelle que soit la station. Les genres dominants, aussi bien sous chêne que sous pin, sont: *Pseudomonas*, *Flavobacterium*, *Arthrobacter* et *Bacillus*. Cette liste correspond à un peuplement de base, présent toute l'année. De décembre à avril, soit en période hivernale et pré-printanière, viennent s'ajouter les genres *Serratia*, *Cellulomonas*, *Achromobacter*, *Micrococcus* et *Corynebacterium*.

La figure 4 représente l'évolution temporelle des peuplements fongiques dans les deux types de litière étudiés. On remarquera également une grande homogénéité dans les mycoflores des deux substrats, bien que la diversité des genres soit nettement plus grande dans les aiguilles de pin sylvestre que dans les feuilles de chêne. Dans les deux cas, on observe une apparition par vagues successives d'espèces nouvelles, la diversité allant donc en croissant dans le temps. Comme dans le cas des bactéries, le couvert forestier sous lequel ont été placés les pièges n'intervient pas dans la composition qualitative de la mycoflore des litières.

4. Observations en microscopie électronique.

La litière contenue dans les pièges a été observée en microscopie électronique à l'aide de coupes ultra-minces (fixation à l'acide osmique, inclusion dans l'épon, contraste au citrate de plomb). Cette étude a fait l'objet de nombreuses descriptions (SCHWARTZ, 1981), qui ne seront cependant pas exposées ici. Les résultats les plus frappants concernent cependant les modifications profondes subies par les tissus internes des aiguilles de pin dès les premiers mois de présence dans les pièges. Au bout de 5 mois (février 1981), on trouve au contact de très nombreuses hyphes mycéliennes, dont beaucoup sont déjà à l'état de cadavres et réduites à leurs parois chitineuses, des résidus des parois cellulaires des tissus hôtes. Ces parois sont parfois entièrement reconnaissables, avec les structures fibrillaires orientées typiques de leurs différentes couches, mais le plus souvent elles sont réduites à des amas informes renfermant de nombreuses bactéries, ayant perdu toute structure orientée. Les aiguilles de pin sont donc, dans un laps de temps somme toute assez court, réduites à une enveloppe hypo-épidermique apparemment intacte, mais recouvrant des structures internes profondément modifiées sinon en grande partie disparues et remplacées par des microorganismes. Ces observations permettent donc de relativiser les données classiques recueillies sur la vitesse de décomposition (ou de «disparition») des aiguilles de conifères, et notamment du pin, basées uniquement sur des pertes de poids et l'observation externe des aiguilles (KENDRICK, 1959; MIKOLA, 1960; KENDRICK et BURGESS, 1962; HAYES, 1965a et b; GUITTET, 1967; WILL, 1967; BERG, 1978; BERG et WESSEN, 1984).

L'observation des feuilles de chêne montre qu'au cours des premiers mois la vitesse de décomposition est moins grande que pour les aiguilles de pin, de nombreuses cellules présentant encore des parois intactes, avec parfois même leur contenu cytoplasmique et des plastes reconnaissables. Mais après cette première phase de latence, due probablement à la présence de substances (tannins) inhibitrices de la croissance des champignons (lyse des hyphes au fur et à mesure qu'elles pénètrent dans les tissus internes), on observe à partir de décembre 1980, soit le 4^e mois, une deuxième vague de germes, essentiellement bactériens, qui ne s'attaquent pas aux parois, mais semblent permettre (probablement par élimination des substances toxiques) le développement des basidiomycètes (pourritures blanches) qui décomposent alors activement les tissus internes.

B) Évolution de la microflore dans le sol des 3 stations.

1. Méthodologie.

La répartition des germes bactériens en agrégats dans le sol (HATTORI et HATTORI, 1976; BALKWILL *et al.*, 1977; KILBERTUS, 1980) invalide grandement les estimations basées sur les méthodes classiques de suspension-dilution. C'est pourquoi la technique du passage préalable des suspensions aux ultrasons, ou

sonication, destinée à séparer les corps cellulaires (SKINNER, 1976), a été réalisée sur le sol des 3 stations (SCHWARTZ, 1981; KILBERTUS *et al.*, 1982). La durée optimale de sonication a été estimée à une minute, ou 2 minutes dans certains cas, et le nombre maximum de germes isolés par la suite a été retenu. La comparaison avec la microflore totale obtenue sans sonication permet de connaître la quantité de bactéries renfermées dans les agrégats.

2. Evolution quantitative de la microflore totale.

La microflore totale a été suivie de décembre 1980 à juin 1981 (SCHWARTZ, 1981). Les résultats principaux concernent les variations saisonnières relatives à l'effectif total des microorganismes (après sonication) et la quantité de germes présents à l'état inactif sous forme d'agrégats.

Les 3 stations sont caractérisées par un pic d'activité en juin 1981. La station résineuse diffère des deux autres, sur le plan des variations saisonnières, par l'existence d'un second pic, relatif uniquement à l'effectif obtenu après sonication, au mois de janvier 1981. Il s'agit de germes renfermés pour la plupart dans des agrégats. Un creux important, avec néanmoins, peu d'agrégats, a lieu en mars 1981, avant la montée vers le pic estival. Les deux autres stations, au contraire, montrent un creux en janvier 1981 (avec peu d'agrégats), suivi d'une remontée, puis d'un creux à nouveau au mois d'avril 1981 (avec beaucoup d'agrégats), avant la dernière remontée vers le pic estival. D'une manière générale, et indépendamment des variations saisonnières, on observe dans la pinède une proportion beaucoup plus importante de germes renfermés dans des agrégats, la station mixte s'avérant la plus pauvre en agrégats. L'interprétation de ces phénomènes, dont l'importance dans le fonctionnement des humus forestiers est indubitable, est cependant délicate car nos connaissances relatives au déterminisme de la formation et de la disparition des agrégats sont très embryonnaires. On sait simplement qu'il s'agit de phases inactives dans les populations bactériennes (ROVIRA et GREACEN, 1957), probablement liées à l'épuisement du substrat, que l'on peut «réveiller» par l'addition de substances facilement métabolisables, par exemple des sucres (EL BALKHI *et al.*, 1978). L'importance des agrégats dans l'horizon A₁ de la station résineuse doit donc être considérée comme un indice de faible activité biologique à ce niveau.

3. Evolution qualitative de la microflore.

En ce qui concerne les bactéries (Tab. I), on notera la présence du genre *Achromobacter* dans la seule station résineuse (dans la litière). Il s'agit d'un genre connu pour avoir une tolérance plus grande vis-à-vis de l'acidité du sol (GOODFELLOW, 1968). Le genre *Arthrobacter* domine dans le sol des 3 stations, mais on peut lui

adjoindre, comme taxons particulièrement représentatifs, *Corynebacterium* et *Bacillus subtilis*, uniquement dans les stations feuillue et mixte. Le peuplement bactérien du sol est donc très voisin dans ces deux stations.

En ce qui concerne les champignons, les différences restent minimales entre les trois types de stations, et l'influence de la profondeur du prélèvement semble être négligeable. Il convient cependant de préciser que les techniques microbiologiques utilisées ne permettent pas d'isoler les champignons spécifiques de la litière, sauf à l'état de mycélium stérile non identifiable, et les champignons mycorhiziens, très abondants notamment dans le sol de la pinède.

4. Observation des sols en microscopie électronique (SCHWARTZ, 1981).

Dans la station de pin sylvestre, la microscopie électronique (à balayage et à transmission) révèle, dans la litière, la grande abondance de deux types de mycéliums: l'un est brun et à parois lisses, l'autre hyalin et à parois incrustées. Le second correspond au mycélium secondaire d'un Basidiomycète, puisque l'on y observe la présence d'anses d'anastomose (boucles). Ces observations sont à rapprocher de celles de KILBERTUS (1968) et KILBERTUS *et al.* (1970), dans une étude sur la décomposition de *Pseudoscleropodium purum*. La station d'étude était également une pinède et le développement du Basidiomycète à hyphes blanches incrustées y était attribuée à un champignon mycorhizien, stimulé par la présence de cette mousse. Le développement de ce champignon est en effet particulièrement abondant autour des pieds feuillés de mousse. La litière s'avère extrêmement pauvre en dépôts argileux, mais l'on trouve par contre de nombreuses enveloppes fongiques vides. Au fur et à mesure que l'on descend en profondeur, la nature des hyphes fongiques change, elles se font plus rares et parcourent seulement les espaces vides entre les agrégats. En ce qui concerne les bactéries, on trouve des colonies en agrégats à partir du niveau 2 (-1 - 3 cm), dont le nombre ainsi que la taille vont en s'accroissant avec la profondeur.

Dans la station feuillue, par contre, on trouve des colonies bactériennes entourées d'argile dès le niveau 1, c'est-à-dire dès la litière. Dans la station mixte, on retrouve le Basidiomycète à hyphes incrustées présent dans la pinède, mais on remarque la présence de dépôts minéraux dans la litière, avec des colonies bactériennes entourées d'argile. Le niveau 2 s'avère, dans cette station, de structure assez complexe, puisque l'on observe le développement de Basidiomycètes dans certains microhabitats bien localisés. Cette station présente donc des caractéristiques intermédiaires, ou plutôt la juxtaposition d'éléments caractéristiques de la chênaie (agrégats bactériens dès la surface) et de la pinède (mycélium de Basidiomycète).

Une corrélation intéressante a été trouvée au cours de ce travail d'observation, entre la taille moyenne des bactéries présentes tous niveaux confondus, et la taille moyenne des pores capillaires susceptibles d'être colonisés (Fig. 5). Cette étude a permis de confirmer les observations de KILBERTUS (1980) sur les relations entre la taille des bactéries et celle de leurs micro-habitats. D'autre part, elle a permis de montrer que la station résineuse, où le diamètre moyen des pores capillaires est nettement plus petit que dans les deux autres stations (1,43 contre respectivement 2,03 et 2,07 μm dans les stations feuillues et mixte), abrite des populations bactériennes de plus petite taille (0,51 contre respectivement 0,63 et 0,65 μm). Le tassement présent dans l'humus de la pinède et les modifications écologiques qui en résultent pour le peuplement bactérien peuvent être attribués à deux phénomènes, non indépendants l'un de l'autre. L'un est biologique et correspond à la forte réduction des espèces fousseuses, qui contribuent normalement à structurer l'horizon A_1 . L'autre est physique et correspond à la remontée de la nappe phréatique près de la surface, en période printanière, l'eau venant colmater du moins partiellement et déstructurer les espaces présents entre les agrégats. Ces deux phénomènes interfèrent et il est difficile de discerner en l'occurrence lequel a débuté avant l'autre, car si l'hydromorphie est responsable de l'absence d'espèces fousseuses (comme cela a été remarqué à propos des Diplopodes, ARPIN *et al.*, 1986), la faible structuration liée à l'absence d'une macrofaune active en profondeur provoque un accroissement des remontées capillaires capable de modifier le niveau de la nappe phréatique (DUCHAUFOR, 1977).

II. – INFLUENCE DU PEUPEMENT FORESTIER SUR L'ACTIVITÉ BIOLOGIQUE DE LA LITIÈRE ET DU SOL

A) Étude des courbes de perte de poids.

La perte de poids subie par la litière enfermée dans les pièges décrits précédemment a été comparée à celle de substances plus simples et mieux interprétables chimiquement comme la cellulose pure ou la sciure lavée (chêne ou pin), qui est pour l'essentiel un mélange de cellulose et de lignine. On peut voir, après 6 mois d'expérience (Fig. 6), que la perte de poids subie par la litière de pin, quel que soit le site choisi, est nettement plus faible qu'avec le chêne (45% au lieu de 65% environ). Plusieurs remarques sont cependant à faire. Tout d'abord on notera qu'au cours des deux premiers mois la perte de poids de la litière de chêne est beaucoup plus importante dans la pinède que dans la chênaie, peut-être en raison de l'humidité plus élevée maintenue par la présence d'un tapis continu de mousse dans lequel sont placés les pièges. Le remouillage de la litière de chêne est en effet très difficile et influe fortement sur sa vitesse de décomposition (WITKAMP, 1963). En second lieu, si la

perte de poids de la litière de pin est nettement plus faible que celle du chêne au bout de 6 mois d'expérience, en revanche si l'on exprime ces résultats en termes de vitesse de décomposition, représentée par la pente de la courbe (Fig. 6), on observe que celle-ci est, en moyenne, plus forte pour le chêne au cours des 3 premiers mois (elle est surtout très forte au cours du 3^e mois), mais s'annule pratiquement par la suite. La vitesse de décomposition des aiguilles de pin s'avère par contre beaucoup plus régulière, tendant à s'infléchir progressivement sans toutefois jamais s'annuler. On peut donc s'attendre, à plus long terme, à un «rattrapage» effectué par la litière de pin, comme cela a été observé par BERG et WESSEN (1984) dans une étude comparative à long terme entre le pin et le bouleau.

Les courbes de perte de poids de la cellulose pure montrent par contre une vitesse de décomposition relativement constante au cours des 6 mois de l'expérience, nettement plus élevée sous chêne que sous pin sylvestre. Il semble donc que les conditions stationnelles de la chênaie (microflore présente, pluvio-lessivats, micro-climat du sol, etc...) soient plus favorables à la cellulolyse. Comparativement, la décomposition de la sciure, qui renferme une proportion importante de lignine, est beaucoup plus faible, et même nulle dans le cas du pin. Là encore, on note un effet du site en faveur de la chênaie.

B) Activité respiratoire.

Celle-ci a été étudiée à l'aide d'un dispositif permettant de fixer le gaz carbonique au fur et à mesure de sa production, un dosage simple permettant alors d'estimer le nombre de molécules produites par unité de temps. La litière (chêne, pin, mélange 1/3 pin + 2/3 chêne, mélange 1/2 pin + 1/2 chêne) est disposée sur du sol, dans un récipient clos dont l'air est constamment renouvelé par une pompe assurant une circulation forcée, après décarbonatation préalable. L'air sortant du récipient expérimental barbote ensuite dans une solution de soude 0,5 N servant aux dosages. Un témoin est constitué par du sol privé de litière. Une expérience similaire mais portant sur le niveau 1 du sol des 3 stations (renfermant donc une proportion notable de litière, surtout dans la parcelle résineuse) a été entreprise, avec addition ou non de glucose, sucre simple facilement métabolisable par les germes libres.

On peut voir que la respiration de toutes les litières étudiées est très semblable (Fig. 7), avec cependant une petite différence en faveur de la litière de chêne pure, le témoin (sol seul) présentant un dégagement de CO₂ nettement moindre (environ le quart de celui de la litière). Cette expérience montre donc, d'une part que la litière intervient pour une part essentielle dans la respiration du sol (environ 80% quel que soit le moment de l'expérience), d'autre part que les différences sont faibles entre la litière de chêne et celle du pin (environ 10% de

moins pour le pin). Cette expérience portant sur une durée plus courte que l'étude des pertes de poids, la phase de blocage constatée pour le chêne à partir du 3^e mois n'a cependant pu être étudiée d'un point de vue respirométrique.

L'addition du glucose au sol des 3 stations ne présente pas toujours le même effet selon la station (Fig. 7), en particulier on observe un effet beaucoup moins net du glucose dans la station résineuse par rapport à la station feuillue, la station mixte présentant des caractéristiques intermédiaires. Ceci est à mettre en relation avec la moindre quantité de germes libres dans la station résineuse et l'existence d'un fort développement de basidiomycètes mycorhiziens, physiologiquement mal adaptés à la croissance sur des milieux nutritifs renfermant des sucres simples et dépendants de la plante-hôte pour leur alimentation carbonée (BJÖRKMAN, 1949; MELIN et NILSSON, 1957; ROUQUEROL, 1967; REID et WOODS, 1969). Ce résultat est important en ce qui concerne le turn-over de la matière organique dans les sols étudiés car il montre que, dans la pinède, des substances carbonées simples produites au niveau de la litière, soit directement par lessivage soit indirectement à la suite des processus de décomposition des polysaccharides (substances pectiques, cellulose, lignine, etc...), ne trouvent pas nécessairement «preneur» au niveau de la microflore des couches sous-jacentes, en raison de la dominance de germes non adaptés à leur utilisation, ou bien en raison d'un état physiologique provisoirement inactif. Si de tels cas surviennent ces substances sont alors entraînées en pure perte et peuvent, lors de phénomènes ultérieurs de complexation ou de recondensation, se transformer en macromolécules humiques inutilisables alors par les organismes vivants.

Le tableau relatif à l'activité respiratoire sans addition de glucose (Fig. 7) montre en outre que le niveau 1, dans la pinède, respire plus que les deux autres stations lorsque le résultat est exprimé pour 100 g de sol sec, mais beaucoup moins par contre lorsqu'il est exprimé pour 1 g de carbone. Ceci s'explique par le fait que le niveau 1, dans la station résineuse, est entièrement organique et très léger (litière + mousse), alors que dans les deux autres stations et surtout dans la chênaie, il renferme une part d'éléments minéraux plus lourds (quartz, un peu d'argile). Ramenée à une même quantité de matière organique (ou de carbone), on voit que la respiration de la matière organique de la pinède est beaucoup plus faible que dans les deux autres stations (environ 2,5 fois moins), celle de la station mixte étant d'ailleurs la plus intense. La matière organique du sol de la pinède est donc, du moins en partie, sous une forme non directement métabolisable par les organismes du sol bien que, il faut le répéter, la litière fraîche y respire presque aussi intensément que celle de la chênaie.

III. – INFLUENCE DE LA NATURE DE LA LITIÈRE SUR LA CROISSANCE DES ANIMAUX DU SOL: EXEMPLE DU COLLEMBOLÉ *FOLSOMIA CANDIDA*

A) Cadre de l'étude expérimentale.

Le fractionnement de la matière organique brute est certainement le rôle le plus apparent de la faune du sol dans la litière des forêts tempérées, surtout si l'on songe à la quantité détruite, par exemple 4 à 5 tonnes en poids sec/ha dans les 5 à 6 mois suivant la chute des feuilles, dans une charmaie sur rendzine forestière (VANNIER, 1970).

Il est préférable d'utiliser le terme «destruction» ou «consommation» de la litière par la faune, plutôt que «décomposition» ou «biodégradation», car ces deux derniers termes impliquent la notion de transformation chimique de la matière organique, or à notre connaissance la participation des animaux du sol aux processus de changement d'état de la matière organique n'est pas encore suffisamment démontrée.

Les animaux opèrent un choix trophique parmi les éléments figurés composant la litière. Toutes les feuilles mortes, par exemple, ne sont pas attaquées de la même manière et avec la même efficacité. La consommation ou la non-consommation d'une litière par une espèce animale peut représenter un critère permettant d'apprécier l'aptitude d'une litière à s'incorporer au sol. En effet, l'état très fractionné de la matière organique morte constitue une des premières étapes de la décomposition aérobie.

La plupart des travaux qui se sont attachés à mesurer l'impact des animaux et des microorganismes du sol sur la litière ont, soit dénombré les espèces qui pénétraient à l'intérieur de sacs en toile de mailles différentes (STYLES, 1967; METZ et FARRIER, 1969; ANDERSON, 1975; LEBRUN et MIGNOLET, 1975; MIGNOLET et LEBRUN, 1975; WEBB, 1977; MIGNOLET, 1977; LATTER, 1977; HÅGVAR et KJØNDAL, 1981; SEASTEDT *et al.*, 1983), soit mesuré la réduction de surface ou de biomasse du matériel foliaire en présence ou en absence de la faune (KURCHEVA, 1960; EDWARDS et HEATH, 1963; BOCOCK, 1964; WITKAMP et CROSSLEY JR., 1966; ZLOTIN, 1971; LATTER, 1977; STANDEN, 1978; LUNDKVIST, 1978; BERG *et al.*, 1980), soit encore comptabilisé les quantités de matière ingérée et de fèces produites (GERE, 1956; WITKAMP et FRANK, 1970; STRIGANOVA, 1971; MAC BRAYER et REICHLER, 1971; MAC BRAYER, 1973; KILBERTUS et VANNIER, 1979 et 1981), soit enfin effectué des analyses chimiques diverses sur les produits de la litière remaniée par les animaux et les microorganismes (BOCOCK, 1964; STRIGANOVA, 1971; GIST et CROSSLEY JR., 1975; LATTER, 1977; SEASTEDT et CROSSLEY JR., 1970; BERG, *et al.*, 1980; VISSER *et al.*, 1981; INESON *et al.*, 1982; ANDERSON et INESON, 1983).

Pour étudier l'impact des animaux du sol sur les litières, nous proposons une méthode purement zoologique qui tient uniquement compte du développement d'une espèce animale tirant toute son énergie du milieu sur lequel elle vit. Les mesures de fécondité, de mortalité, de croissance en taille ou en poids, de métabolismes, constituent autant de paramètres reflétant l'impact réel d'un animal sur son substrat nutritif, et sa capacité de transformer la matière végétale morte en ses propres tissus. Cette transformation s'opère avec d'autant plus d'efficacité que la litière sera consommée par les animaux.

Pour le forestier, une litière idéale, dite améliorante, est une litière disparaissant rapidement; les débris végétaux perdent alors leur aspect et leur forme et deviennent l'humus incorporé au sol. Pour le zoologiste, une litière idéale est une litière comestible qui assure une forte fécondité et une faible mortalité, une croissance optimale des jeunes individus jusqu'au stade adulte et le maintien d'une intense activité métabolique. La disparition de la litière sera d'autant plus rapide que les conditions biologiques que nous venons d'énumérer seront satisfaites.

Dans notre étude, nous déterminerons la qualité d'une litière par ses propriétés nutritives qui permettront à une espèce animale du sol de se développer de génération en génération. Plus les individus seront nombreux, actifs à tous les stades de leur développement, plus les éléments de la litière seront attaqués et réduits en fines particules. Nos expériences consisteront à offrir certains éléments de la litière (feuilles, écorce) comme nourriture à une espèce animale du sol, dont nous suivrons la croissance de la descendance après une période d'élevage donnée (5 semaines) dans des conditions constantes de température et d'humidité.

B) Matériel et méthodes.

L'espèce animale choisie est un Collembole humicole aveugle et dépigmenté, *Folsomia candida* Willem, dont la biologie et la physiologie de la reproduction ont été étudiées par de nombreux auteurs.

Folsomia candida est une espèce parthénogénétique à taux de reproduction élevé. Chaque femelle peut en moyenne pondre une quarantaine d'œufs à 24° C (MARSHALL et KEVAN, 1962). Les œufs sont déposés en amas sur des débris organiques et plusieurs femelles élevées ensemble peuvent former des amas communs de plusieurs centaines d'œufs. A 24° C, les œufs (145-164 μ m) demandent environ une semaine à une dizaine de jours pour éclore et le pourcentage de mortalité est généralement faible chez les larves ex-ovo. Au cours du développement post-embryonnaire, les individus muent périodiquement, jusqu'à une douzaine de fois pour une durée de vie de 111 jours (MARSHALL et KEVAN, 1962), 25 fois pendant 230 jours (GREEN, 1964). A 25° C, les

jeunes femelles sont capables de pondre leurs premiers œufs lorsqu'elles ont atteint un âge compris entre 15 et 18 jours (CHIBA *et al.*, 1973). La maturité sexuelle se produit lorsque les animaux ont atteint la taille de $1,04 \pm 0,04$ mm lorsqu'ils ont été élevés en alternance jour-nuit et la taille de $1,23 \pm 0,05$ mm lorsqu'ils ont été élevés en obscurité complète (CHIBA *et al.*, 1973). Ce résultat nous a incités à placer nos milieux d'élevage à l'abri de la lumière pour obtenir une meilleure production de Collembolles. *Folsomia candida* est une espèce saprophage qui se nourrit de tissus végétaux morts et de champignons; elle s'est révélée être un agent efficace de la destruction du matériel foliaire des litières de Charme (TOUCHOT, KILBERTUS et VANNIER, 1983).

Dans nos tests de consommation de litières, une femelle adulte est placée dans une cellule d'élevage en plastique (hauteur 35 mm, diamètre 30 mm) sur un disque de feuille (diamètre 18 mm), ou son poids équivalent d'aiguilles de Pin, ou encore sur un morceau d'écorce ($18 \times 10 \times 5$ mm) reposant sur une couche d'argile (bentonite) qui recouvre le fond. La bentonite a un double rôle: elle constitue un réservoir d'humidité et elle fixe les quantités de gaz carbonique produites par le métabolisme des animaux et de la microflore.

12 répétitions sont ainsi effectuées et placées dans une chambre climatisée à 20° C. Après un temps d'élevage fixé à 5 semaines ou 2 mois, la descendance de chaque femelle est dénombrée, puis chaque individu est mesuré à l'aide d'un planimètre électronique à partir de la projection de son image à travers un banc optique.

Les mesures de poids frais sur des animaux aussi minuscules ne sont pas aisées. Aussi avons-nous construit un abaque pour transformer les mesures linéaires en valeurs pondérales. 200 individus ont été pesés et leur taille mesurée; la relation poids frais (P en mg) – tailles (L en mm) est une fonction puissance qui s'écrit:

$$P = 0,011 L^{3,039}$$

Le métabolisme des individus est une mesure délicate à appréhender. La consommation horaire d'oxygène a été mesurée sur 36 individus à l'aide du micro-respiromètre mano-volumétrique de VERDIER (1983). L'équation allométrique O_2 (consommation d'oxygène en $\mu\text{l}/\text{mg}$ poids frais/h) – taille (L en mm) s'écrit:

$$O_2 = 1,341 L^{-1,070}$$

Nos tests de consommation ont porté sur des feuilles et de l'écorce de Chêne rouvre, sur des aiguilles et de l'écorce de Pin sylvestre et sur le mélange feuilles de Chêne – aiguilles de Pin. Tous les éléments de la litière ont été récoltés au début de l'automne 1982, dans les stations de référence décrites précédemment.

Les tests de consommation ont été menés de front à l'obscurité dans les mêmes conditions de

température (20° C) et d'humidité relative (100%) pendant 5 semaines. 12 fondatrices de l'espèce *Folsomia candida* ont été sélectionnées pour procréer sur chaque type d'élément de la litière disposé à l'intérieur des cellules d'élevage. Après le délai de 5 semaines, les animaux ont été extraits de leur cellule pour être dénombrés et mesurés; les milieux d'élevage ont été ensuite étudiés du point de vue micro biologique.

C) Résultats des tests de consommation de litière.

1. Feuilles de chêne: 39,5 descendants par femelle.

La litière de chêne pure est mal acceptée par le Collembole malgré un taux de fécondité assez élevé (83%) et une forte consommation horaire d'oxygène qui est due au fait que les descendants sont uniquement des individus immatures (119,6 $\mu\text{l}/\text{mg}/\text{h}$). En effet, le développement post-embryonnaire marque un arrêt au niveau de la se classe d'âge (0,95–1,10 mm). Dans ces conditions, l'espèce animale ne peut pas survivre et la litière de Chêne restera intacte car les descendants n'atteignent pas la maturité sexuelle. Pour expliquer ce résultat défavorable, on peut avancer l'hypothèse selon laquelle une substance toxique, inhibitrice du développement, se trouve dans les feuilles de Chêne. La litière de Chêne comparée à celle du Pin contient un pourcentage élevé d'acides phénoliques qui peuvent être tenus pour responsables du blocage de la croissance post-embryonnaire des animaux (0,049 pour le Chêne contre 0,019 pour le Pin, selon MANGENOT et TOUTAIN (1980)).

2. Aiguilles de pin sylvestre: 74,3 descendants par femelle.

Les aiguilles de Pin constituent un excellent aliment pour le Collembole comme en témoignent les nombreuses fèces qui recouvraient le fond des cellules d'élevage. Elles ont provoqué une forte croissance des individus engendrés par chaque femelle. Toutes les classes de taille de 0,35 à 2,15 mm sont représentées: quelques descendants ont atteint la taille de la fondatrice et une seconde génération est sans doute amorcée: les jeunes individus sont les plus nombreux (46,8 par femelle) et consomment 103,06 $\mu\text{l}/\text{mg}/\text{h}$ d'oxygène, les individus matures (27,5 par femelle) ne consomment que 22,82 $\mu\text{l}/\text{mg}/\text{h}$ d'oxygène alors qu'ils représentent une biomasse presque dix fois supérieure à celle des immatures.

3. Mélange de feuilles de chêne et d'aiguilles de pin sylvestre: 71,2 descendants par femelle.

La litière mixte est un bon support trophique; toutes les femelles se sont avérées fécondes avec une descendance abondante. Toutes les classes de taille de 0,35 mm à 2,15 mm sont occupées; les jeunes sont rassemblés dans les 3 premières classes de taille (de 0,35 à 0,80 mm) et représentent plus de 60% de l'effectif

total des descendants avec une biomasse de 0,122 mg pour une consommation d'oxygène de 122,41 $\mu\text{l}/\text{mg}/\text{h}$. Les adultes ont une biomasse de 0,757 mg et leur consommation d'oxygène n'est que de 18,55 $\mu\text{l}/\text{mg}/\text{h}$. Toutes ces valeurs rappellent celles établies pour les descendants vivant sur les aiguilles de pin sylvestre et il est légitime de penser que dans le mélange des litières, ce sont surtout les aiguilles de pin qui ont fourni l'essentiel de l'alimentation de *Folsomia candida* pour lui permettre un développement post-embryonnaire optimal.

4. Écorce de chêne: 37,0 descendants par femelle.

Si le taux de fécondité chez les femelles est élevé dans le cas de l'écorce (91,6%), en revanche le nombre moyen de descendants est faible; il comprend presque exclusivement des individus immatures. Cependant l'apparition d'un descendant adulte montre que l'écorce de chêne est légèrement plus favorable que les feuilles de chêne pour assurer la survie de l'espèce de Collembole. Globalement l'écorce de chêne, comme les feuilles de chêne, est un mauvais support nutritif, elle a permis de produire seulement 0,064 mg de matière vivante animale au cours des 5 semaines d'expérience pour une consommation d'oxygène de 99,47 $\mu\text{l}/\text{mg}/\text{h}$.

5. Écorce de pin sylvestre: 35,2 descendants par femelle.

L'écorce de pin sylvestre est un aliment peu convoité par les Collemboles. Le pourcentage de femelles fécondes n'atteint que 50%. Seules les trois premières classes de tailles de 0,35 à 0,80 mm sont occupées par des descendants immatures ne représentant qu'une faible biomasse (0,048 mg) et une forte consommation d'oxygène (97,28 $\mu\text{l}/\text{mg}/\text{h}$).

Si les aiguilles de pin sylvestre se sont révélées un excellent support nutritif, en revanche l'écorce de ce résineux est impropre à la consommation du Collembole malgré une forte teneur calorique (4,6472 cal./mg). Des substances inhibitrices du développement animal peuvent être tenues pour responsables de cet échec.

6. Feuilles de chêne remaniées par un Isopode terrestre: 22,0 descendants par femelle.

La récupération des fèces d'un Isopode terrestre, *Oniscus asellus*, nourri avec des feuilles de chêne, a servi de milieu nutritif au Collembole *Folsomia candida*. Si le taux de fécondité des femelles est faible (25%), les fèces d'Isopodes nourris avec des feuilles de chêne constituent un aliment plus intéressant que les feuilles de chêne brutes; en effet les femelles fécondes ont produit en moyenne 19,6 immatures et 2,3 adultes représentant respectivement 0,058 mg et 0,044 mg. Ces derniers peuvent à leur tour engendrer une nouvelle descendance et permettre à *Folsomia candida* de se maintenir de génération en génération.

7. *Écorce de Chêne remaniée par un Isopode terrestre*: 42,1 descendants par femelle.

L'écorce de chêne qui a transité par le tube digestif d'*Oniscus asellus* représente un aliment qui n'a pas perdu ses qualités nutritives. La biomasse des descendants (0,109 mg) est supérieure à celle des descendants obtenus avec de l'écorce brute (0,064 mg); on constate l'apparition d'adultes de grande taille dans la descendance, occupant la classe de taille 1,55–1,70 mm. Globalement on peut dire que le passage de l'écorce de chêne à travers une chaîne trophique simple (ici un macrophage) améliore sensiblement le rendement de croissance du Collembole *Folsomia candida*.

8. *Écorce de pin sylvestre remaniée par un Isopode terrestre*: 14,2 descendants par femelle.

L'écorce de pin sylvestre sous la forme de fèces de l'Isopode *Oniscus asellus* n'a pas amélioré le taux de croissance du Collembole *Folsomia candida*. Bien au contraire, nous avons obtenu le rendement le plus déplorable, avec un pourcentage de femelles fécondes de 33%, une biomasse totale des descendants composés uniquement d'immatures de 0,025 mg pour une consommation d'oxygène de 36,07 $\mu\text{l}/\text{mg}/\text{h}$. De ces tests de consommation on peut dire que le passage de l'écorce de pin sylvestre à travers le tube digestif d'un macrophage n'a pas été bénéfique.

D) Analyse microbiologique de la litière dans les milieux d'élevage.

1. *Étude de la litière brute consommée par Folsomia candida.*

Les microflores totales recensées sur les feuilles de chêne, les aiguilles de pin et le mélange foliaire chêne-pin sont assez voisines: respectivement $10\,370 \times 10^6$, $6\,597,7 \times 10^6$ et $8\,118,7 \times 10^6$ germes par gramme de matière sèche. Elles sont par contre beaucoup plus faibles sur les écorces: $1\,560,4 \times 10^6$ germes/g de matière sèche pour le chêne, et $139,8 \times 10^6$ germes/g de matière sèche pour le pin (TOUCHOT, 1984).

Les espèces bactériennes recensées, aussi bien sur les feuilles que sur les écorces, présentent une grande similitude: il s'agit de *Bacillus* spp., *Flavobacterium* spp., *Pseudomonas alcaligenes*, *Arthrobacter* spp. et *Xanthomonas* sp.

Sur les feuilles de chêne, la flore bactérienne est dominée par *Bacillus megaterium* (25,7% de la microflore totale, soient 1 483 germes/g de matière sèche). En outre, un grand nombre de germes n'ont montré qu'une croissance résiduelle (30%).

Sur les aiguilles de pin, comme d'ailleurs sur le mélange foliaire chêne-pin, les *Bacillus* spp. sont moins

nombreux (au total, respectivement 11,8 et 12,1% de la microflore totale). Par contre, les *Flavobacterium* spp. sont très abondants (31,4% de la microflore totale sur les aiguilles de pin et 35,9% sur le mélange foliaire); *Pseudomonas alcaligenes* et les *Arthrobacter* spp. sont également très représentés.

La flore bactérienne de l'écorce de chêne est dominée en particulier par les représentants du genre *Arthrobacter* (39,6% de la microflore totale), mais aussi, bien que dans une moindre mesure, par *Bacillus* sp₁ (19,8% de la microflore totale) et *Pseudomonas alcaligenes* (18,2%).

La flore bactérienne de l'écorce de pin est dominée par les *Bacillus* spp. (31,3% de la microflore totale), par les *Flavobacterium* spp. (22,4%) et par les *Arthrobacter* spp. (17,2%).

Sur le milieu de culture utilisé, nous avons également recensé des Actinomycètes et des champignons qui représentent respectivement sur les feuilles de chêne, les aiguilles de pin, le mélange chêne-pin, l'écorce de chêne et l'écorce de pin: 14,3%, 5,4%, 3,1%, 8% et 2,4% de la microflore totale.

Si nous considérons l'ensemble des résultats de l'analyse microbiologique qui sont consignés dans le tableau II, nous pouvons séparer les substrats foliaires en 2 groupes:

— l'un représenté par les feuilles de chêne, avec une dominance de *Bacillus megaterium* et, dans une moindre mesure, de *Flavobacterium* sp₂ et la présence d'un grand nombre de bactéries n'ayant montré qu'une croissance résiduelle;

— l'autre groupe, formé des aiguilles de pin et du mélange chêne-pin, où le genre *Bacillus* est nettement moins représenté, et où ce sont les *Flavobacterium* spp. qui dominent, accompagnés principalement de *Pseudomonas alcaligenes* et des *Arthrobacter* spp. sur les aiguilles seules, et des *Arthrobacter* spp. sur le mélange chêne-pin.

Si nous examinons maintenant le cas des écorces, nous constatons que les flores bactériennes sont, sur le chêne, dominées nettement, tout d'abord par les *Arthrobacter* spp., puis, à proportion égale, par les *Bacillus* spp. et *Pseudomonas alcaligenes*; sur le pin, le genre le plus représenté est *Bacillus*, suivi de *Flavobacterium* et *d'Arthrobacter*.

Il apparaît ainsi que sur les aiguilles de pin et le mélange chêne-pin, les germes Gram négatifs, dont en particulier *Flavobacterium*, représentent au total plus de 50% de la microflore totale; par contre, sur les feuilles de chêne et les écorces de chêne et de pin, ces germes, nettement moins abondants, sont supplantés par les

bactéries Gram positives (*Bacillus* et/ou *Arthrobacter* selon les cas). L'observation de la nature qualitative de la flore bactérienne nous a donc conduit à établir l'existence de 2 groupes parmi 5 types de substrats proposés (TOUCHOT, 1984) :

- les aiguilles de pin et le mélange chêne-pin,
- les feuilles de chêne, les écorces de chêne et de pin.

Rappelons que les tests de consommation par le Collembole *Folsomia candida* nous ont conduits à montrer que le premier groupe de litières représentait un milieu nutritif très favorable alors que le second ne permettait pas le développement des animaux.

Les espèces fongiques ont été observées dans les cellules d'élevage de *Folsomia candida* où les feuilles ont donné une descendance et dans celles où les feuilles sont restées stériles (TOUCHOT, 1984).

Sur les feuilles de chêne, l'observation directe révèle la présence de *Phoma* sp. et d'un *Penicillium* sp. dans les cellules où *Folsomia candida* a donné des descendants, auxquels s'ajoute *Gliocladium* sp. quand la fondatrice n'a pas donné naissance à une nouvelle génération d'individus. Mais ces feuilles ne semblent que peu colonisées par le mycelium.

Les aiguilles de pin, dans les cellules où la fondatrice a engendré de jeunes individus, sont colonisées par des mycéliums stériles. Quand il n'y a pas eu de descendance, on peut observer *Cephalosporium* sp., *Fusarium* sp. et *Stilbella* sp.

Sur le mélange foliaire chêne-pin, les 12 fondatrices ont engendré une descendance. La surface des aiguilles est envahie par *Stachybotrys* sp., *Gliocladium* sp., *Stilbella* sp., *Cephalosporium* sp. et par un mycélium blanc stérile; celle des feuilles de chêne laisse apparaître *Stachybotrys* sp., *Phoma* sp. et *Mucor* sp.

La seule espèce identifiée sur les écorces de chêne est *Cephalosporium* sp., auquel s'ajoute parfois un mycélium blanc stérile dans les cellules d'élevage où la fondatrice s'est avérée féconde.

Sur les écorces de pin, on retrouve, comme sur l'écorce de chêne, *Cephalosporium* sp. quand il n'y a pas eu de descendance, mais seulement le mycélium blanc stérile quand il y a eu descendance.

La mycoflore des feuilles de chêne, révélée après ensemencement sur malt gélosé, est dominée par *Fusarium chlamydosporum* accompagné de *Fusarium oxysporum* et de *Penicillium* sp₁ et sp₂.

Sur les aiguilles de pin, à côté de *Fusarium chlamydosporum* et de *Fusarium oxysporum*, on peut reconnaître *Alternaria* sp. *Epicoccum nigrum*, *Penicillium* sp₃ et un mycélium brun stérile.

Sur le mélange foliaire chêne-pin, on retrouve *Fusarium chlamydosporum* et *Fusarium oxysporum*, déjà identifiés sur les 2 substrats séparés, *Penicillium* sp₂, observé précédemment sur les feuilles de chêne, le mycélium brun stérile observé sur les aiguilles, accompagnés de *Penicillium* sp₄ et de *Fusarium* sp₃, ce dernier étant très abondant.

Les écorces de chêne sont colonisées également par *Fusarium oxysporum*, *Fusarium chlamydosporum*, *Penicillium* sp₂ et sp₄. Sur ce substrat apparaissent en outre *Fusarium* sp₂ et sp₄, *Trichoderma viride*, *Sphaeronema* sp. et *Cladosporium herbarum*.

Les écorces de pin ont servi de substrat, comme leurs homologues de chêne, à *Sphaeronema* sp., *Trichoderma viride*, *Fusarium oxysporum*, *Cladosporium herbarum*, *Penicillium* sp₂ et sp₄, accompagnés ici par *Graphium calicioides*, *Mucor* sp. et un mycélium blanc stérile.

Bien que le nombre des espèces recensées sur les écorces soit resté important, il s'est avéré que ces dernières n'étaient que faiblement colonisées par le mycélium.

2. Étude de la litière remaniée par un Isopode et consommée par *Folsomia candida*.

Après avoir servi de substrat nutritif aux Collembolés, les fèces d'*Oniscus asellus* nourri sur feuilles de chêne sessile présentent une microflore totale de $32\,285 \times 10^6$ germes/g de matière sèche. Le nombre de germes présents sur les fèces d'Isopode nourri sur écorce de chêne sessile est de $4\,492 \times 10^6$ germes/g de substance sèche quand un contact a été possible entre l'individu et ses matières fécales pendant la première phase de l'expérience.

En ce qui concerne les fèces d'*Oniscus asellus* nourri sur écorce de pin sylvestre, la microflore totale recensée est de $9\,269 \times 10^6$ germes/g de substance sèche (Tab. III).

Les microflores totales dénombrées sur ces fèces sont, dans tous les cas, nettement plus abondantes que celles recensées dans l'expérience précédente, sur les substrats végétaux correspondants (TOUCHOT, 1984).

A l'issue de la période d'élevage de *Folsomia candida*, les espèces bactériennes recensées sur les fèces d'*Oniscus asellus* sont assez semblables, quel que soit le substrat végétal mis à la disposition de l'Isopode dans la première phase de l'expérience: il s'agit principalement d'*Arthrobacter* spp., *Pseudomonas* spp., *Xanthomonas* spp., *Bacillus* sp. (groupe 1), *Flavobacterium* sp. et de 4 souches indéterminées; un certain nombre, parfois

élevé, de souches n'ont montré qu'une croissance résiduelle sur le milieu de culture utilisé.

La microflore bactérienne identifiée sur les fèces d'Isopode nourri sur feuilles de chêne (coprophagie possible pour l'Isopode) est dominée par des *Arthrobacter* spp. (27,7% de la microflore totale) et des *Pseudomonas* spp. (13,7% de la microflore totale) mais de nombreuses bactéries n'ayant montré qu'une croissance résiduelle (32,9% de la microflore totale) n'ont pu être déterminées et échappent ainsi à notre investigation.

La flore bactérienne des fèces d'Isopode nourri sur écorce de chêne, et étant restées un certain temps au contact de cet animal avant d'être soumises à *Folsomia candida*, est également dominée par des *Arthrobacter* spp. (42,8% de la microflore totale), dont principalement *Arthrobacter* sp₁. Mais, de même que sur le substrat précédent, un nombre élevé de bactéries à croissance résiduelle n'ont pu être identifiées.

Sur les fèces d'*Onicus asellus* nourri avec écorce de pin (coprophagie possible), comme sur leurs homologues issus de l'écorce de chêne, la flore bactérienne est principalement composée d'*Arthrobacter* spp. (65,6% de la microflore totale). En outre, 11,8% des germes présents appartiennent au genre *Pseudomonas*. Dans ce cas, peu de bactéries ont échappé à l'investigation puisque 2,15% seulement n'ont montré qu'une croissance résiduelle.

Nous pouvons donc retenir que les bactéries présentes sur ces fèces appartiennent à des genres identiques à ceux identifiés précédemment sur les substrats végétaux bruts.

La mycoflore des fèces d'Isopode nourri sur feuilles de chêne après avoir été soumis à l'activité de *Folsomia candida* est composée principalement d'un mycélium blanc stérile, de *Penicillium* sp₁ et sp₂, accompagnés par *Phialophora* sp., *Trichoderma viride*, *Chaetomium indicum* et *Penicillium* sp₃ (rose).

Sur les fèces issues de l'activité de l'Isopode sur l'écorce de chêne (coprophagie possible pour l'animal), la mycoflore est composée de *Penicillium* sp₃ vu précédemment, également de *Phialophora* sp., *Trichoderma viride*, *Chaetomium indicum* auxquels s'ajoutent *Epicoccum nigrum*, *Myrothecium* sp. (?) et *Aspergillus niger*.

Sur les fèces d'Isopode nourri sur écorce de pin, on retrouve *Phialophora* sp. et *Trichoderma viride* (isolés dans les types de fèces), accompagnés de *Penicillium purpurogenum* sp₁ et sp₂.

La comparaison, après élevage de *F. candida*, des mycoflores colonisant ces fèces, avec celles présentes sur les éléments végétaux bruts de l'expérience précédente, met en évidence une différence notable: alors que

précédemment, feuilles, aiguilles et écorces étaient caractérisées par la présence de plusieurs représentants du genre *Fusarium*, ces champignons ont totalement disparu sur les fèces issues de l'exploitation des substrats fournis à l'Isopode. D'ailleurs, si ce n'est par la présence des *Penicillium* spp., les populations fongiques identifiées à la suite des deux types d'expériences n'offrent pas de similitude.

E) Synthèse des résultats obtenus dans les 8 tests de consommation.

Une litière est consommée par une espèce animale, c'est-à-dire détruite par celle-ci, non pas parce qu'elle est convoitée par une seule catégorie d'individus, mais plutôt parce qu'elle permet à toute la population de couvrir ses besoins énergétiques tout au long du cycle de développement. Il ne sert à rien d'étudier la consommation des litières uniquement chez les formes adultes, si par ailleurs la croissance des jeunes individus se trouve bloquée, ou si les femelles ne sont pas fécondes.

Une bonne litière ne doit pas séjourner plus d'une année sur le sol d'une forêt. Pour être détruite efficacement par la faune du sol, la litière doit permettre aux espèces animales de maximaliser tous les paramètres biologiques que nous venons d'étudier et qui ont l'avantage d'être mesurés sans engager de gros investissements; il faut obtenir le plus grand nombre possible de femelles fécondes, une descendance massive pouvant atteindre l'âge adulte et se reproduire à son tour, une production de matière animale très élevée aux dépens de la matière végétale morte, une activité respiratoire intense qui est le terme ultime de la participation de la faune au processus de minéralisation de la matière organique.

Le tableau IV classe les différents substrats nutritifs selon l'ordre décroissant des 6 paramètres biologiques recueillis chez le Collembole *Folsomia candida*:

- a) Pourcentage de femelles fécondes,
- b) Nombre moyen de descendants par femelle,
- c) Nombre moyen de descendants immatures,
- d) Nombre moyen de descendants adultes,
- e) Biomasse totale des descendants par femelle,
- f) Consommation d'oxygène horaire des descendants.

L'ordre des différents substrats nutritifs varie légèrement d'une colonne à l'autre après les deux

premières places le plus souvent occupées par le mélange feuilles de chêne – aiguilles de pin et la litière pure d'aiguilles de pin sylvestre.

Le tableau V donne le classement par points des différents substrats nutritifs. Chaque point représente la somme des rangs obtenus dans les six classements précédents. On peut alors distinguer quatre groupes de substrats nutritifs selon leur aptitude à être attaqués par le Collembole. La litière mélangée (feuilles de chêne + aiguilles de pin) et la litière pure d'aiguilles de pin sylvestre qui ont le plus petit cumul de points se distinguent nettement des autres substrats. Puis en seconde position se classent l'écorce de chêne remaniée par l'Isopode, les feuilles de chêne et l'écorce de chêne à égalité. Viennent ensuite les feuilles de chêne remaniées par l'Isopode et l'écorce de pin. Le quatrième groupe est formé par l'écorce de pin remaniée par l'Isopode qui représente le substrat nutritif le moins attaqué par le Collembole parce qu'il est peut-être le plus toxique.

Nous avons obtenu un classement comparable en étudiant une autre espèce de Collembole, *Tomocerus minor*, sur des feuilles et de l'écorce de chêne rouvre, sur des aiguilles et de l'écorce de pin sylvestre, de sorte que l'on peut tenir les résultats obtenus avec *Folsomia candida* pour fiables.

Il est intéressant de noter que la litière mélangée représente le substrat nutritif qui est le plus consommé par le Collembole et permet le meilleur développement de ses descendants. Parmi les litières pures, les aiguilles de pin sylvestre sont de loin préférées aux feuilles de chêne, alors que l'écorce de chêne pure et plus encore l'écorce de chêne remaniée par un Isopode constituent des substrats nutritifs plus favorables que l'écorce de pin sylvestre.

Nos tests de consommation permettent d'apprécier l'action destructrice de la faune du sol sur les litières, et, dans une moindre mesure, l'aptitude des litières à se décomposer. En effet, la matière organique sous la forme de cellulose et de lignine est peu dégradée au cours du transit intestinal. Rejetée sous la forme de fèces, elle peut dans certaines conditions physico-chimiques s'accumuler et participer à la formation de couches épaisses d'humus. Le devenir de la matière organique qui se trouve dans les déjections animales est un problème qui intéresse davantage le pédologue que le zoologiste. Quoi qu'il en soit, la litière des forêts a toujours besoin d'être fractionnée par les animaux pour être rapidement incorporée dans les horizons minéraux du sol où vivent les racines des arbres.

IV. – ÉTUDES EN COURS

A) Tests de consommation sur 12 litières d'essences forestières feuillues, à l'aide du Collembole *Folsomia candida*.

Ce travail, entrepris dans le but de déterminer la ou les meilleures essences à introduire en mélange dans les futaies résineuses, a consisté à mesurer 6 paramètres biologiques permettant, non seulement de connaître le degré de consommation, mais également le taux de fécondité et surtout le pouvoir d'assurer le développement complet de plusieurs générations successives. Un coefficient synthétisant les performances calculées selon ces 6 paramètres permet un classement hiérarchique des litières feuillues. Le groupe le plus performant est formé par le tremble, le frêne et l'orme, le moins performant étant constitué par le bouleau, particulièrement néfaste pour les Collemboles. Il convient de préciser que cette expérience a été réalisée sur des feuilles prélevées sur l'arbre, juste avant la chute, et doit être refaite avec les mêmes litières ayant séjourné 4 mois dans la couche L d'une charmaie. En effet, les feuilles sénescents sont très riches en tannins, substances nocives vis-à-vis des organismes du sol, qui sont ensuite lessivées une fois les feuilles tombées au sol (KING et HEATH, 1967; ANDERSON, 1973; MAC CLAUGHERTY, 1983). De plus, le développement d'une microflore saprophyte à l'intérieur même de la litière est souvent un préalable indispensable à sa consommation par les animaux (BÄRLOCHER et KENDRICK, 1975). La hiérarchisation présentée ici peut être modifiée par les résultats de cette seconde expérience, qui lui est complémentaire.

B) Étude micromorphologique des humus des 3 stations de référence (chênaie, pinède, peuplement mixte).

Jusqu'à présent ont été étudiées les couches L₁ (PONGE, 1984) et L₂ (PONGE, 1985a) du dysmoder sous pin sylvestre décrit précédemment. Une étude portant spécifiquement sur l'alimentation de la mésofaune dans la couche L a fait l'objet d'un autre article (PONGE, 1985b). La couche F₁ du même humus est en cours d'étude au moment de la rédaction du présent article.

Les premiers résultats montrent un développement rapide d'une microflore fongique envahissant l'intérieur des aiguilles de pin tombées au sol, microflore spécifique des Conifères (*Verticicladium trifidum*, *Marasmius androsaceus*), succédant la plupart du temps à des champignons parasites déjà développés sur l'arbre dans les aiguilles sénescents (*Lophodermium pinastri*, *Ceuthospora pinastri*, *Lophodermella* sp.). Ces champignons remplacent rapidement le cytoplasme des tissus internes et entament déjà la lyse des parois cellulaires. L'arrivée de la faune (perforations, morsures, pénétrations) apporte des germes nouveaux (bactéries, algues Cyanophycées), qui colonisent à leur tour l'intérieur des aiguilles et remplacent les champignons. Les aiguilles apparaissent au bout de 6 mois environ comme des enveloppes vides fortement collapsées. Rappelons

qu'il s'agit d'une station où les conditions estivales relativement humides autorisent une activité de la faune dans la litière, qui ne se retrouve peut-être pas dans des sites où le sol est mieux drainé. Les groupes zoologiques s'attaquant directement à la litière sont très divers: Lombrics, Enchytréides, larves de Sciarides (Diptères), Phthiracarides (Oribates). Ils semblent agir conjointement, sur le même matériel végétal, quoique leurs modalités d'attaque soient différentes, ainsi que le devenir du matériel végétal ainsi ingéré. Les autres éléments de la litière (bois, brindilles, mousses, fougère aigle) ont été également étudiés, ainsi que les racines. Dans les couches L et surtout F l'importance des racines mycorhizées du pin sylvestre est à souligner, avec le développement du mycélium extramycorhizien (*Cenococcum geophilum*, mycélium à parois mélanisées, et le mycélium à boucles d'un Basidiomycète non identifié). Ces tapis mycéliens emballent l'ensemble du matériel végétal en décomposition (mousses, aiguilles, amas de déjections animales), dont ils retirent probablement des substances nutritives, sans toutefois jamais pénétrer dans les cellules.

Ce comportement particulier est différent de celui des Basidiomycètes non-mycorhyziens (*Marasmius* dans les aiguilles, un Basidiomycète du groupe *Odontia* dans le bois tombé, etc...), et des Hyphomycètes divers rencontrés dans les tissus végétaux en décomposition.

La suite de ce travail devra montrer l'importance respective des divers éléments rencontrés dans la litière dans la formation de la couche H, où s'accumule en excès la matière organique: cadavres animaux (cuticules d'Arthropodes, phanères divers), parois vides de champignons mélanisés, déjections animales, racines en décomposition, enrobages amorphes, etc... Cet humus sera comparé au mull de la chênaie et au mull-moder du peuplement mixte, afin de mieux cerner les causes des modifications du type d'humus induites par l'introduction d'essences résineuses.

V. – DISCUSSION

L'ensemble des résultats présentés permet de dégager les points principaux suivants:

— il existe une influence certaine de l'enrésinement, lorsqu'il est pur, sur les organismes du sol. En ce qui concerne les animaux, on observe une modification de la composition spécifique, essentiellement en rapport avec la modification du type d'humus (passage du mull acide au dysmoder) chez les Collemboles, les Oribates et les Nématodes, plutôt en rapport avec la nature de la litière chez les Diplopodes (la litière de pin sylvestre semblant peu consommable par certaines espèces de ce groupe). La microflore est affectée, tant au niveau de la

litière (développement des mycéliums de Basidiomycètes mycorhiziens dans la litière de pin sylvestre) que du sol proprement dit (réduction de la taille des bactéries en rapport avec la réduction de la porosité, augmentation de la proportion d'agrégats);

— cette influence ne passe pas nécessairement par la nature de la litière. Si la litière affecte certains groupes, tant zoologiques (Diplopodes) que microbiens (champignons spécifiques des aiguilles de pin), les études respirométriques, morphologiques et nutritionnelles montrent que l'activité biologique est intense à l'intérieur des aiguilles, à tous les stades de décomposition (sans blocage comme chez le chêne) et que les aiguilles sont consommables par des groupes animaux très variés, y compris les Lombrics.

Quelles hypothèses peut-on envisager pour expliquer les effets de l'enrésinement, à la lumière de nos résultats? Tout d'abord, on constate un net développement des champignons, en particulier de champignons à parois mélanisées résistant à la biodégradation, dans la litière de pin sylvestre. La majorité de la biomasse de ces champignons semble être le fait des mycorhizes ectotrophes, dont le mycélium envahit en fait l'ensemble des couches holorganiques et n'est certainement pas sans influence sur les processus de décomposition de la litière et d'humification. Les expériences de GADGIL et GADGIL (1971) ont montré que le fait de débarrasser une certaine surface de sol de son système racinaire fin mycorhizé provoquait un accroissement de la vitesse de disparition de la litière. Des expériences en laboratoire réalisées par ces deux mêmes auteurs, comparant des plants mycorhizés ou non, ont confirmé ces résultats de terrain en attribuant avec certitude cet effet au champignon (GADGIL et GADGIL, 1975). Par ailleurs, le pouvoir antagoniste des mycéliums extramycorhiziens vis-à-vis des autres micro-organismes du sol, en particulier les bactéries, est connu (MARX, 1969; GRAND et WARD, 1969; KILBERTUS *et al.*, 1978).

Une seconde hypothèse, liée partiellement à la précédente comme on le verra, réside dans l'existence d'une végétation herbacée associée aux pinèdes ou favorisée par celles-ci. On notera essentiellement en Forêt d'Orléans la fougère aigle (*Pteridium aquilinum*) et une mousse pouvant former des tapis continus (*Pseudoscleropodium purum*). La fougère aigle est connue pour s'accommoder parfaitement des ectomycorhizes des conifères (ACSAI et LARGENT, 1983) et surtout pour son pouvoir antagoniste vis-à-vis des graminées (GLIESSMAN et MULLER, 1972). Il s'agit de plus d'une espèce dont la litière se décompose très difficilement, en particulier les pétioles (FRANKLAND, 1966 et 1969). *Pseudoscleropodium purum*, dont la vitesse de décomposition est également très lente (KILBERTUS, 1968), s'avère même stimulant pour la mycorhization du pin sylvestre (KILBERTUS et MANGENOT, 1972). Les nombreuses expériences de KILBERTUS (1973) sur cette

mousse ont montré que, si la croissance des champignons n'était pas affectée par les extraits aqueux provenant de cette plante, les bactéries au contraire étaient fortement inhibées. Le rôle antagoniste de la fougère aigle vis-à-vis des graminées doit être considéré avec attention, et cela nous ramène à l'hypothèse précédente, car l'on sait que les graminées exercent un effet dépressif sur les mycorhizes du pin (THEODOROU et BOWEN, 1971). Dans une comparaison entre les forêts de pin sylvestre, épicéa et divers feuillus sur l'ensemble de la Norvège, LÅG (1959) a clairement démontré l'existence de relations privilégiées entre le type de sol et la strate herbacée, prenant le pas sur les corrélations beaucoup plus faibles avec la nature de l'essence forestière dominante. La comparaison de peuplement d'âge croissant d'épicéa de Sitka, de sapin de Douglas et de mélèze a permis à PAGE (1968) de démontrer l'existence de variations des conditions pédologiques au cours d'une rotation, en particulier avec l'épicéa de Sitka. C'est ainsi que la période précédant les premières coupes d'éclaircie (20–35 ans), où la strate herbacée régresse fortement en raison de la faible luminosité, est une période critique où se présentent des signes de dégradation très importante au niveau du sol: abaissement du pH, accumulation en excès de la litière. Ces phénomènes s'estompent après les premières éclaircies, à l'exception de l'approfondissement de l'horizon d'éluviation A₂, qui continue à s'accroître irréversiblement. Il existe donc au cours du développement d'un peuplement des modifications temporaires affectant essentiellement le type d'humus et qu'il est possible d'attribuer pour une part essentielle aux modifications de la strate herbacée.

Ces hypothèses, qui excluent volontairement la nature de la litière, montrent que l'influence de l'enrésinement peut très bien être considérée comme indépendante dans une certaine mesure de la composition chimique de la litière, mais plutôt comme s'exerçant indirectement, au travers des interactions entre les autres organismes présents dans les peuplements de résineux (strate herbacée, microflore et faune du sol, etc...). Une meilleure compréhension de ces interactions devrait alors permettre de trouver des solutions pratiques (fréquence et importance des éclaircies, distance de plantation, mycorhization contrôlée, gestion du taillis, etc...), permettant de pallier aux inconvénients majeurs des monocultures de conifères.

L'observation des peuplements mélangés, soit pied pour pied (chêne et pin par exemple), soit par étages successifs (charme sous pin par exemple), montre un effet tout à fait favorable sur le type d'humus, et les organismes qui lui sont associés. En particulier, l'activité bactérienne n'y semble pas bloquée comme dans les peuplements purs de résineux. Il reste à définir cependant le meilleur type de mélange à prévoir, en tenant compte de l'écologie des essences à introduire (besoins de lumière, vitesse de croissance, etc...) et des impératifs de gestion (réduction du nombre des interventions, choix des essences économiquement rentables, etc...).

RESUME

Cet article suit un article précédemment paru dans le dernier fascicule de cette revue, qui concernait la description des sites et la présentation des principaux résultats relatifs à la faune du sol. Cette étude a été accomplie dans le cadre du projet PIREN-CNRS «Influence des monocultures de résineux et alternatives possibles». Trois stations permanentes ont été étudiées: un peuplement de chêne avec un humus de type mull acide, un peuplement de pin sylvestre avec un humus de type dysmoder et un peuplement mélangé de chêne et de pin avec un humus de type mull-moder. Dans le présent article les auteurs exposent les résultats concernant les microorganismes et les études en laboratoire.

Plusieurs techniques telles que des sacs de toile de nylon ou des chambres d'incubation ont été utilisées, dans le but de connaître le rôle des animaux du sol et des dépôts d'argile dans l'évolution microbienne de la litière. Les feuilles de chêne abritent un nombre un peu plus grand de microorganismes que les aiguilles de pin, quel que soit le site, et le rôle de la faune du sol est de stimuler le développement microbien pendant la phase de sénescence. Ce dernier phénomène a lieu malgré que le broutage ait d'abord eu un effet dépressif. Le dépôt d'argile par les déjections animales a pour conséquence un potentiel colonisateur plus élevé de la part des bactéries. La microscopie électronique à transmission révèle un développement fongique initial à l'intérieur des aiguilles de pin, qui remplace rapidement le matériel végétal par du cytoplasme fongique et des restes de parois. La colonisation fongique initiale des feuilles de chêne est plus lente, probablement en raison des tannins foliaires. Plus tard, il se produit un développement bactérien qui rend les feuilles disponibles pour les pourritures blanches, qui décomposent alors activement les tissus internes. L'utilisation des techniques de sonication démontre une inactivation des colonies bactériennes du sol durant un moment de l'année, particulièrement dans le peuplement résineux.

Les pertes de poids dans les conditions de terrain ont été observées sur la litière et sur des substrats artificiels tels que la fibre de cellulose pure ou la sciure de bois. Les courbes relatives au chêne montrent une pente initiale plus importante que pour le pin, faisant place après trois mois à un stade d'équilibre. Ce phénomène n'existe pas chez les aiguilles où la perte de poids est plus durable. La cellulose et la ligno-cellulose (sciure de bois) montrent une perte de poids constante, plus prononcée dans le site à mull (Chêne), la litière naturelle étant moins influencée par l'environnement. Des mesures de respiration ont été également conduites au laboratoire, dans le but d'établir l'activité microbienne dans la litière et dans le sol.

La consommation de litière par le Collembole *Folsomia candida* a été étudiée sur les feuilles et l'écorce de chêne, les aiguilles et l'écorce de pin, pures ou mélangées, et sur le même matériel foliaire préalablement ingéré par l'Isopode *Oniscus asellus*. Des paramètres biologiques tels que la croissance, la fécondité et la consommation d'oxygène ont été enregistrés. Les aiguilles fraîches de pin s'avèrent de loin être un meilleur aliment pour les Collemboles que les feuilles fraîches de chêne qui ne produisent pas de descendance, à moins qu'elles aient été préalablement ingérées par l'Isopode.

Des hypothèses relatives aux présents résultats ont été établies. On peut penser que l'influence des cultures de résineux ne dépend pas seulement de la nature de la litière et de ses propriétés mécaniques et chimiques, mais aussi d'événements associés tels que le développement de la fougère aigle et de la mousse dans la strate herbacée, un spectre mycorhizien particulier dans le sol, etc... Les peuplements mélangés de chêne et de pin et d'autres pratiques sylvicoles permettant un bon développement du charme en sous-étage semblent être plus favorables en ce qui concerne la formation d'un humus de type mull ou proche des mulls.

SUMMARY

Influence of Forest Crops upon Soil-Humus Fauna and Microflora.

II. Microbiology and Laboratory Experiments

This paper follows that one which was published in the previous issue of this journal and concerning description of the sites and presentation of the main results about soil fauna. This study was achieved in the course of the French PIREN-CNRS project called "Consequences of coniferous monocultures and possible alternatives". Three permanent plots were investigated: an oak stand with an acid mull humus, a Scots pine stand with a dysmoder humus and a mixed one with oak and pine and a mull-like moder humus. In this paper the authors are presenting the results dealing with microorganisms and laboratory studies.

Several techniques such as nylon net bags or incubatory boxes were used in order to study the role of soil animals and clay deposition in the microbial evolution of litter. Oak leaves harbour a few more microbes than do pine needles whatever the environmental site, and the role of soil fauna is devoted to stimulate microbial development during the senescence phase. This latter phenomenon takes place even though grazing first had a relevant depressive effect. Clay deposition by animal excrements yields a higher potential of bacterial

colonization. Transmission electron microscope reveals an early fungal development at the inside of pine needles, which quickly replaces vegetable material by fungal protoplasm and wall remains. Early fungal colonization of oak leaves is at a slower rate, probably due to leaf tannin content. Later on, it turns out a bacterial development making leaves convenient for white-rot fungi which actively decompose the internal tissues. Ultrasonication techniques demonstrate inactivation of bacterial soil colonies during a few while in the year, especially in the coniferous stand.

Weight losses in field conditions were observed both for litter and artificial substrates such as pure cellulose fiber or wood saw. Oak curves display a greater initial slope than do pine ones, then giving place after three months to a nearly steady state. This phenomenon does not exist in pine needles in which the weight loss is more durable. Cellulose and ligno-cellulose (wood saw) show a constant weight loss, more pronounced when placed in the mull (oak) site, genuine litter being influenced to a lesser extent by site environment. Respiration measurements have also been monitored at the laboratory in order to assess microbial activity in litter and soil.

Litter consumption by the Collembolan species *Folsomia candida* has been studied on oak leaves and bark, pine needles and bark, pure or in mixing, and the same foliar material preliminary ingested by the isopod *Oniscus asellus*. Biological parameters such as growth, fecundity and oxygen consumption have been registered. Fresh pine needles are by far a better nutrient for Collembola than fresh oak leaves which do not yield a lineage, unless they were formerly consumed by the isopod.

Hypotheses relative to the present results have been built up. Influence of resinous crops is thought not to be only dependent on nature of the litter and its mechanical and chemical properties, but also on related events such as bracken and moss development in the herbaceous layer, peculiar mycorrhizal spectrum in the soil, etc... Mixed oak and pine plantations or other silvicultural practices that allow a good hornbeam development in the understory seem to be more favourable in the sense of a mull-like humus formation.

BIBLIOGRAPHIE

ACSAI (J.) & LARGENT (D.L.), 1983. – Ectomycorrhizae of selected conifers growing in sites which support dense growth of bracken fern. *Mycotaxon*, **16**: 509–518.

ANDERSON (J.M.), 1973. – The breakdown and decomposition of sweet chestnut (*Castanea sativa* Mill.) and

- beech (*Fagus sylvatica* L.) leaf litter in two deciduous woodland soils. II. Changes in the carbon, hydrogen, nitrogen and polyphenol content. *Oecologia (Berl.)*, **12**: 275–288.
- ANDERSON (J.M.), 1975. – Succession, diversity and trophic relationships of some soil animals in decomposing leaf litter. *J. Anim. Ecol.*, **44**: 475–495.
- ANDERSON (J.M.) & INESON (P.), 1983. – Interactions between soil arthropods and microorganisms in carbon, nitrogen and mineral element fluxes from decomposing leaf litter. *In: Nitrogen as an ecological factor, Proceedings of the 22nd Symposium of the British Ecological Society, Oxford, 1981*, eds. J.A. LEE *et al.* Blackwell Scientific Publications, Oxford, 413–432.
- ARPIN (P.), DAVID (J.F.), GUITTONNEAU (G.G.), KILBERTUS (G.), PONGE (J.F.) & VANNIER (G.), 1986. – 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. *Rev. Écol. Biol. Sol*, **23**: 89–118.
- BALKWILL (D.L.), RUCINSKY (T.E.) & CASIDA (L.E.), 1977. – Release of microorganisms from soil with respect to transmission electron microscopy viewing and plate counts. *Antonie van Leeuwenhoek*, **43**: 73–87.
- BÄRLOCHER (F.) & KENDRICK (B.), 1975. – Leaf-conditioning by microorganisms. *Oecologia (Berl.)*, **20**: 359–362.
- BERG (B.), 1978. – Decomposition of needle litter in a 120-year-old Scots pine (*Pinus silvestris*) stand at Ivantjärnsheden. *Swedish Coniferous Forest Project, Internal Report 80*, 66 pp.
- BERG (B.), LOHM (U.), LUNDKVIST (H.) & WIREN (A.), 1980. – Influence of soil animals on decomposition of Scots pine needle litter. *In: Structure and function of northern coniferous forests, an ecosystem study*, ed. T. PERSSON. *Ecological Bulletins*, **32**: 401–409.
- BERG (B.) & WESSEN (B.), 1984. – Changes in organic-chemical components and ingrowth of fungal mycelium in decomposing birch leaf litter as compared to pine needles. *Pedobiologia*, **26**: 285–298.
- BJÖRKMAN (E.), 1949. – The ecological significance of the ectotrophic mycorrhizal association in forest trees. *Svensk Bot. Tidskr.*, **43**: 223–262.
- BOCOCK (K.L.), 1964. – Changes in the amounts of dry matter, nitrogen, carbon and energy in decomposing woodland leaf litter in relation to the activities of the soil fauna. *J. Ecol.*, **52**: 273–284.

- CHIBA (Y.), CUTKOMP (L.K.) & HALBERG (F.), 1973. – Circaseptan (7-day) oviposition rhythm and growth of springtail, *Folsomia candida* (Collembola, Isotomidae). *J. Interdiscipl. Cycle Res.*, **4**: 59–66.
- DUCHAUFOUR (P.), 1977. – *Pédologie. I. Pédogénèse et classification*. Masson, Paris, 477 pp.
- EDWARDS (C.A.) & HEATH (G.W.), 1963. – The role of soil animals in breakdown of leaf material. In: *Soil organisms, Proceedings of the Colloquium on Soil fauna, soil microflora and their relationships, Oosterbeek, 10/IX–16/IX 1962*, eds. J. DOEKSEN et J. VAN DER DRIFT. North Holland Publishing Company, Amsterdam, 76–84.
- EL BALKHI (M.), MANGENOT (F.), PROTH (J.) & KILBERTUS (G.), 1978. – Influence de la percolation d'une solution de saccharose sur la composition qualitative et quantitative de la microflore bactérienne d'un sol. *Soil Sci. Plant. Nutr.*, **24**: 15–25.
- FRANKLAND (J.C.), 1966. – Succession of fungi on decaying petioles of *Pteridium aquilinum*. *J. Ecol.*, **54**: 41–63.
- FRANKLAND (J.C.), 1969. – Fungal decomposition of bracken petioles. *J. Ecol.*, **57**: 25–36.
- GADGIL (R.L.) & GADGIL (P.D.), 1971. – Mycorrhiza and litter decomposition. *Nature*, **233**: 133.
- GADGIL (R.L.) & GADGIL (P.D.), 1975. – Suppression of litter decomposition by mycorrhizal roots of *Pinus radiata*. *N. Z. J. For. Sci.*, **5**: 33–41.
- 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.
- GIST (C.S.) & CROSSLEY (D.A.Jr.), 1975. – A model of mineral-element cycling for an invertebrate food web in a southeastern hardwood forest litter community. In: *Mineral cycling in southeastern ecosystem*, eds. F.G. HOWELL *et al.* ERDA Symposium series, CONF-749 513: 84–106.
- GLIESSMAN (S.R.) & MULLER (C.H.), 1972. – The phytotoxic potential of bracken, *Pteridium aquilinum* (L.) Kuhn. *Madrono*, **21**: 299–304.
- GOODFELLOW (M.), 1968. – Properties and composition of the bacterial flora of a pine forest soil. *J. Soil Sci.*, **19**: 154–167.

- GRAND (L.F.) & WARD (W.W.), 1969. – An antibiotic detected in conifer foliage and its relation to *Cenococcum graniforme* mycorrhizae. *For. Sci.*, **15**: 286–288.
- GREEN (C.D.), 1964. – The life history and fecundity of *Folsomia candida* (Willem) var. *distincta* (Bagnall) (Collembola: Isotomidae). *Proc. R. Ent. Soc. Lond., Ser. A*, 39: 125–128.
- GUITTET (J.), 1967. – Composition et évolution de la litière de pins sylvestres en peuplements ouverts sur pelouse xérophile. *Oecol. Plant.*, **2**: 43–62.
- HÅGVAR (S.) & KJØNDAL (B.R.), 1981. – Effects of artificial acid rain on the microarthropod fauna in decomposing birch leaves. *Pedobiologia*, **22**: 409–422.
- HATTORI (T.) & HATTORI (R.), 1976. – The physical environment in soil microbiology, an attempt to extend principles of microbiology to soil microorganisms. *Crit. Rev. Microbiol.*, 423–461.
- HAYES (A.J.), 1965a. – Studies on the decomposition of coniferous leaf litter. I. Physical and chemical changes. *J. Soil Sci.*, **16**: 121–140.
- HAYES (A.J.), 1965b. – Studies on the decomposition of coniferous leaf litter. II. Changes in external features and succession of microfungi. *J. Soil Sci.*, **16**: 242–257.
- INESON (P.), LEONARD (M.A.) & ANDERSON (J.M.), 1982. – Effect of collembolan grazing upon nitrogen and cation leaching from decomposing leaf litter. *Soil Biol. Biochem.*, **14**: 601–605.
- KENDRICK (W.B.), 1959. – The time factor in the decomposition of coniferous leaf litter. *Can. J. Bot.*, **37**: 907–912.
- KENDRICK (W.B.) & BURGESS (A.), 1962. – Biological aspects of the decay of *Pinus silvestris* leaf litter. *Nova Hedwigia*, **4**: 313–344 + 14 pl. h.-t.
- 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*. Éditions du CNRS, Paris: 35–147.

- KILBERTUS (G.), 1980. – Étude des microhabitats contenus dans les agrégats du sol, leur relation avec la biomasse bactérienne et la taille des procaryotes présents. *Rev. Écol. Biol. Sol*, **17**: 543–557.
- KILBERTUS (G.), KIFFER (E.) & PROTH (J.), 1978. – Influence des racines asymbiotiques et des mycorhizes de *Picea abies* (L.) Karst sur la microflore tellurique. *Rev. Écol. Biol. Sol*, **15**: 297–310.
- KILBERTUS (G.) & MANGENOT (F.), 1972. – Influence d'un tapis de mousses sur la mycorrhization de *Pinus silvestris*. *Oecol. Plant.*, **7**: 79–84.
- KILBERTUS (G.), MANGENOT (F.) & REISINGER (O.), 1970. – Décomposition des végétaux. II. Etude aux microscopes électroniques de *Pseudoscleropodium purum* (Hedw.) Fleisch. *Bull. Éc. Nat. Supér. Agron. Nancy*, **12**: 62–67.
- KILBERTUS (G.), SCHWARTZ (R.) & ALBERTI (G.), 1982. – La répartition quantitative des microorganismes dans les sols de forêts (chênes, pins), indices d'activité microbiologique. *Rev. Écol. Biol. Sol*, **19**: 513–523.
- KILBERTUS (G.) & VANNIER (G.), 1979. – Microbial analysis and weight estimation of feces produced by four sympatric Collembola species in forest litter. *Rev. Ecol. 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. Ecol. Biol. Sol*, **18**: 319–338.
- KILBERTUS (G.) & VANNIER (G.), 1983. – Influence du fractionnement des feuilles d'*Eperua falcata* Aubl. sur sa recolonisation par les animaux et les microorganismes du sol en forêt tropicale humide. *Bull. Acad. Soc. Lor. Sci.*, **21-22**: 39–59.
- KING (H.G.C.) & HEATH (G.W.), 1967. – The chemical analysis of small samples of leaf material and the relationship between the disappearance and composition of leaves. *Pedobiologia*, **7**: 192–197.
- KURCHEVA (G.F.), 1960. – Role of invertebrates in the decomposition of oak litter. *Sov. Soil Sci.*, 360–365.
- LÅG (J.), 1959. – Influence of forest stand and ground cover vegetation on soil formation. *Agrochimica*, **4**: 72–77.
- LATTER (P.M.), 1977. – Decomposition of a moorland litter, in relation to *Marasmius androsaceus* and soil fauna. *Pedobiologia*, **17**: 418–427.

- LEBRUN (P.) & MIGNOLET (R.), 1975. – Phénologie des populations d'Oribates en relation avec la vitesse de décomposition des litières. *In: Proceedings of the 4th International Congress of Acarology*. Akadémiai Kiadó, Budapest: 93–100.
- LUNDKVIST (H.), 1978. – The influence of soil fauna on decomposition of pine needle litter; a field experiment. *Swedish Coniferous Forest Project Technical Report 18*: 15 pp.
- MAC BRAYER (J.F.), 1973. – Exploitation of deciduous leaf litter by *Apheloria montana* (Diplopoda: Eurydesmidae). *Pedobiologia*, **13**: 90–98.
- MAC BRAYER (J.F.) & REICHLER (D.E.), 1971. – Trophic structure and feeding rates of forest soil invertebrate populations. *Oikos*, **22**: 381–388.
- MAC CLAUGHERTY (C.A.), 1983. – Soluble polyphenols and carbohydrates in throughfall and leaf litter decomposition. *Acta Oecol., Oecol. Gen.*, **4**: 375–385.
- MANGENOT (F.) & TOUTAIN (F.), 1980. – Les litières. *In: Actualités d'écologie forestière*, ed. P. PESSON. Gauthier-Villars, Paris: 3–59.
- MARSHALL (V.G.) & KEVAN (D.K.), 1962. – Preliminary observations on the biology of *Folsomia candida* Willem 1902 (Collembola: Isotomidae). *Can. Entomol.*, **94**: 575–586.
- MARX (D.H.), 1969. – The influence of ectotrophic mycorrhizal fungi on the resistance of pine roots to pathogenic infections. I. Antagonism of mycorrhizal fungi to root pathogenic fungi and soil bacteria. *Phytopathology*, **59**: 153–163.
- MELIN (E.) & NILSSON (H.), 1957. – Transport of ¹⁴C-labelled photosynthate to the fungal associate of pine mycorrhiza. *Svensk Bot. Tidskr.*, **51**: 166–186.
- METZ (L.J.) & FARRIER (M.H.), 1969. – Acarina associated with decomposing forest litter in the North Carolina Piedmont. *In: Proceedings of the 2nd International Congress of Acarology, Sutton Bonington, 19/VII–25/VII 1967*, ed. G.O. EVANS. Akadémiai Kiadó, Budapest: 43–52.
- MIGNOLET (R.), 1977. – Deux méthodes de caractérisation de la vitesse d'humification dans les sols forestiers. *In: Soil organisms as components of ecosystems, Proceedings of the VIth International Soil Zoology Colloquium, Uppsala, 21/VI–25/VI 1976*, eds. U. LOHM et T. PERSSON. *Ecological Bulletins*

(Stockholm), 25: 561–565.

- MIGNOLET (R.) & LEBRUN (P.), 1975. – Colonisation par les microarthropodes du sol de cinq types de litière en décomposition. *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: 261–281.
- MIKOLA (P.), 1960. – Comparative experiment on decomposition rates of forest litter in Southern and Northern Finland. *Oikos*, **11**: 161–166.
- PAGE (G.), 1968. – Some effects of conifer crops on soil properties. *Comm. For. Rev.*, **47**: 52–62.
- PONGE (J.F.), 1984. – Étude écologique d'un humus forestier par l'observation d'un petit volume, premiers résultats. I. La couche L₁ 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 L₂ 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.
- REID (C.P.P.) & WOODS (F.W.), 1969. – Translocation of ¹⁴C-labeled compounds in mycorrhizae and its implications in interplant nutrient cycling. *Ecology*, **50**: 179–187.
- REISINGER (O.) & KILBERTUS (G.), 1980. – Mécanismes et facteurs de biodégradation en milieu forestier. *In: Actualités d'écologie forestière*, ed. P. PESSON. Gauthier-Villars, Paris: 61–86.
- ROUQUEROL (T.), 1967. – Physiologie et écologie des mycorrhizes ectotrophes. *Oecol. Plant.*, **2**: 85–124.
- ROVIRA (A.D.) & GREACEN (E.L.), 1957. – The effect of aggregate disruption on the activity of microorganisms in the soil. *Aust. J. Agric. Res.*, **8**: 659–673.
- SCHWARTZ (R.), 1981. – Influence de la monoculture des résineux sur la microflore des sols et la décomposition des litières. *Thèse de doctorat de 3e cycle*, Université de Nancy I, 170 pp.
- SEASTEDT (T.R.) & CROSSLEY (D.A.Jr), 1980. – Effects of microarthropods on the seasonal dynamics of nutrients in forest litter. *Soil Biol. Biochem.*, **12**: 337–342.

- SEASTEDT (T.R.), CROSSLEY (D.A.JR), MEENTEMEYER (V.) & WAIDE (J.B.), 1983. – A two-year study of leaf litter decomposition as related to macroclimatic factors and microarthropod abundance in the southern Appalachians. *Hol. Ecol.*, **6**: 11–16.
- SKINNER (F.A.), 1976. – Methodology in soil examination. *Society of Applied Bacteriology, Symposium, U.S.A.*, **4**: 19–35.
- STANDEN (V.), 1978. – The influence of soil fauna on decomposition by microorganisms in blanket bog litter. *J. Anim. Ecol.*, **47**: 25–38.
- STRIGANOVA (B.R.), 1971. – Significance of diplopod activity in leaf litter decomposition. In: *Organismes du sol et production primaire, Proceedings of the IVth Colloquium Pedobiologiae, Dijon, 14/IX-19/IX 1970*. INRA, Paris, 409–415.
- STYLES (J.H.), 1967. – Decomposition of *Pinus radiata* litter on the forest floor. II. Changes in microfauna population. *N.Z. J. Sci.*, **10**: 1045–1060.
- THEODOROU (C.) & BOWEN (G. D.), 1971. – Effects of non-host plants on growth of mycorrhizal fungi of radiata pine. *Aust. For.*, **35**: 17–22.
- TOUCHOT (F.), 1984. – Relations microfaune-microflore dans le cadre de la biodégradation des écorces et des litières. *Thèse de doctorat de 3e cycle*, Université de Nancy I, 221 pp.
- 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.
- VANNIER (G.), 1970. – *Réactions des microarthropodes aux variations de l'état hydrique du sol. Techniques relatives à l'extraction des arthropodes du sol*. Éd. du CNRS, Paris, 319 pp.
- VISSER (S.), WHITTAKER (J.B.) & PARKINSON (D.), 1981. – Effects of collembolan grazing on nutrient release and respiration of a leaf litter inhabiting fungus. *Soil Biol. Biochem.*, **13**: 215–218.
- WEBB (D.P.), 1977. – Regulation of deciduous forest litter decomposition by soil arthropod feces. In: *The role of arthropods in forest ecosystems*, ed. W.J. MATTSON. Springer Verlag, New York: 57–69.

- WILL (G.M.), 1967. – Decomposition of *Pinus radiata* litter on the forest floor. I. Changes in dry matter and nutrient content. *N.Z. J. Sci.*, **10**: 1030–1044.
- WITKAMP (M.), 1963. – Microbial populations of leaf litter in relation to environmental conditions and decomposition. *Ecology*, **44**: 370–377.
- WITKAMP (M.) & CROSSLEY (D.A.Jr.), 1966. – The role of arthropods and microflora in breakdown of white oak litter. *Pedobiologia*, **6**: 293–303.
- WITKAMP (M.) & FRANK (M. L.), 1970. – Effects of temperature, rainfall, and fauna on transfer of ¹³⁷Cs, K, Mg, and mass in consumer-decomposer microcosms. *Ecology*, **51**: 465–474.
- ZLOTIN (K.L.), 1971. – Invertebrate animals as a factor of the biological turnover. *In: Organismes du sol et production primaire, Proceedings of the IVth Colloquium Pedobiologiae, Dijon, 14/IX–19/IX 1970.* INRA, Paris: 455–462.

Légendes des figures

FIG. 1. – Évolution quantitative de la microflore totale dans les litières de chêne et de pin en l'absence de faune.

FIG. 2. – Évolution quantitative de la microflore totale dans les litières de chêne et de pin en présence de la faune.

FIG. 3. – Évolution de la microflore totale de feuilles de chêne mises ou non en présence de *Folsomia candida*, en présence ou non d'argile.

FIG. 4. – Évolution qualitative de la microflore fongique dans la litière de chêne et de pin.

FIG. 5. – Relations entre le diamètre des pores capillaires et le diamètre des bactéries dans le sol des 3 stations.

FIG. 6. – Étude des pertes de poids de la litière (chêne, pin) et de la cellulose pure, en fonction du site.

FIG. 7. – Activité respiratoire du sol des 3 stations et de litières de pin et de chêne, pures ou mélangées.

TAB. 1. Principales bactéries rencontrées dans le sol des trois stations en % par rapport à la population totale

	JUN 80			OCTOBRE 80		
	R	M	F	R	M	F
<i>Niveau 1</i>						
<i>Corynebacterium</i>	5	14	43	0	9	14
<i>Arthrobacter</i>	33	20	5	41,5	0	5
<i>Pseudomonas</i>	7	9	16	1,5	49	12
<i>Bacillus subtilis</i>	0	28	0	0	0	0
<i>Xanthomonas</i>	0	0	3	0	0	0
<i>Pseudomonas fluorescens</i>	0	0	8	0	0	9,5
<i>Achromobacter</i>	35	0	0	42	0	0
<i>Micrococcus luteus</i>	0	0	0	4	0	0
<i>Serratia rubra</i>	0	0	0	0	0	4,5
<i>Niveau 4</i>						
<i>Arthrobacter</i>	40	14	53	21	0	15,5
<i>Pseudomonas</i>	10	3,5	0	21	17,5	30,5
<i>Bacillus subtilis</i>	0	0	6,5	0	0	0
<i>Bacillus cereus</i>	0	0	0	37,5	4,5	0
<i>Bacillus megaterium</i>	0	0	0	8,5	0	0
<i>Pseudomonas fluorescens</i>	0	0	0	0	0	7,5
<i>Micrococcus luteus</i>	0	0	0	0	0	4,5

R: résineux. M: mixte. F: feuillus.

TAB. II. Flore bactérienne des substrats végétaux soumis à *Folsomia candida*. Nombre de germes $\times 10^6/g$ de matériel séché à 105° C (N) et pourcentage par rapport à la microflore totale

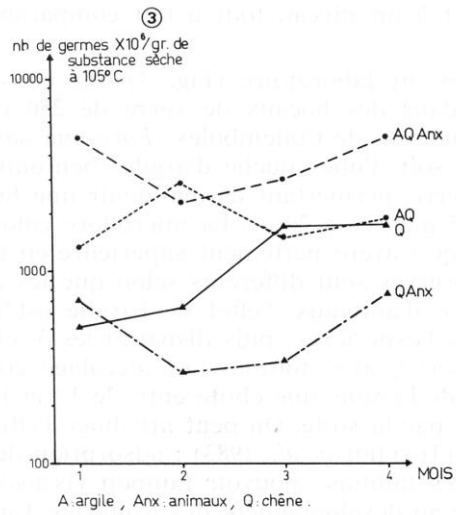
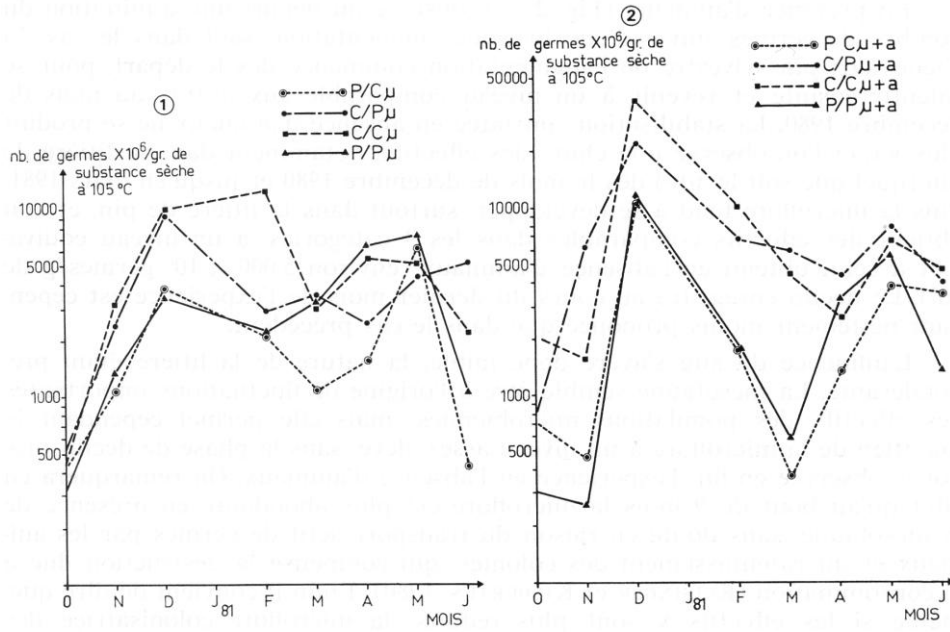
	Feuilles de chêne sur argile		Aiguilles de pin sur argile		Mixte chêne-pin sur argile		Écorce de chêne sur argile		Écorce de pin sur argile	
	N	%	N	%	N	%	N	%	N	%
<i>Bacillus megaterium</i>	2 665,1	25,7	52,8	0,8					4,3	3,1
<i>Bacillus</i> sp. 1			725,75	11,0	982,4	12,1	309,0	19,8	39,4	28,3
<i>Arthrobacter flavescens</i>			343,1	5,2	893,1	11,0	134,2	8,6	11,5	8,2
<i>Arthrobacter</i> sp. 1	145,2	1,4								
<i>Arthrobacter</i> sp. 2			844,5	12,8	1 258,4	15,5	483,7	31,0	12,6	9,0
<i>Arthrobacter</i> sp. 3	300,7	2,9	191,3	2,9	56,8	0,7				
<i>Flavobacterium</i> sp. 1	145,2	1,4	1 035,8	15,7	2 435,6	30,0	49,9	3,2	7,1	5,1
<i>Flavobacterium</i> sp. 2	1 482,9	14,3	1 035,8	15,7	479,0	5,9	99,9	6,4	24,2	17,3
<i>Pseudomonas alcaligenes</i>	736,3	7,1	1 807,8	27,4	1 290,9	15,9	284,0	18,2	18,6	13,3
<i>Xanthomonas</i> sp.	300,7	2,9	151,75	2,3	138,0	1,7	49,9	3,2	9,9	7,1
Croissance résiduelle	3 111,0	30,0	52,8	0,8	332,9	4,1	25,0	1,6	8,8	6,3

TAB. III. Microflore totale des fèces d'Isopode soumis à *Folsomia candida* (nombre de germes/g de substance séchée à 105°). Flore bactérienne (nombre de germes/g de matériel séché à 105° C (N), et pourcentage par rapport à la microflore totale)

	Fèces d'Isopode nourri sur: feuille de chêne		Fèces d'Isopode nourri sur: écorce de chêne		Fèces d'Isopode nourri sur: écorce de pin	
MICROFLORE TOTALE	32 285 × 10 ⁶		4 492 × 10 ⁶		9 269 × 10 ⁶	
FLORE BACTERIENNE	N	%	N	%	N	%
<i>Bacillus</i> sp.					199	2,15
<i>Arthrobacter</i> sp. 1	8 491	26,3	1 878	41,8	6 080	65,6
<i>Arthrobacter</i> sp. 2	452	1,4	45	1,0		
<i>Flavobaclerium</i> sp.	161	0,5	45	1,0	399	4,3
<i>Pseudomonas cepacia</i>	3 196	9,9			297	3,2
<i>Pseudomonas</i> spp.	1 227	3,8	328	7,3	797	8,6
<i>Xanthomonas</i> sp.	2 421	7,5	328	7,3		
Souche 1 indéterminée	2 128	8,45	94	2,1		
Souche 2 indéterminée	161	0,5				
Souche 3 indéterminée			189	4,2		
Souche 4 indéterminée						
Croissance résiduelle	10 622	32,9	1 177	26,2	199	2,15

TAB. IV. Hiérarchisation des substrats nutritifs selon la valeur décroissante des paramètres biologiques recueillis chez le Collembole *Folsomia candida* après 5 semaines d'élevage à 21° C

Rang	Pourcentage de femelles fécondes (n = 12)	Nombre moyen de descendants par femelle	Nombre moyen de descendants immatures par femelle	Nombre moyen de descendants adultes par femelle	Biomasse des descendants par femelle	Consommation O ₂ horaire des descendants
1	Feuilles de chêne + Aiguilles de pin (100 %)	Aiguilles de pin (74,3)	Feuilles de chêne + Aiguilles de pin (50,6)	Aiguilles de pin (27,5)	Aiguilles de pin (1,492 mg)	Feuilles de chêne + Aiguilles de pin (140,96 µl/mg)
2	Écorce de chêne (91,6 %)	Feuilles de chêne + Aiguilles de pin (71,2)	Aiguilles de pin (46,8)	Feuilles de chêne + Aiguilles de pin (20,6)	Feuilles de chêne + Aiguilles de pin (0,879 mg)	Aiguilles de pin (125,88 µl/mg)
3	Aiguilles de pin (83 %)	Fèces Isopodes / écorce de chêne (42,1)	Fèces Isopodes / écorce de chêne (41,7)	Fèces Isopodes / feuilles de chêne (2,3)	Fèces Isopodes / écorce de chêne (0,103 mg)	Feuilles de chêne (119,61 µl/mg)
4	Feuilles de chêne (83 %)	Feuilles de chêne (39,5)	Feuilles de chêne (39,5)	Fèces Isopodes / écorce de chêne (0,4)	Fèces Isopodes / feuilles de chêne (0,102 mg)	Fèces Isopodes / écorce de chêne (104,21 µl/mg)
5	Fèces Isopodes / écorce de chêne (83 %)	Écorce de chêne (37,0)	Écorce de chêne (36,9)	Écorce de chêne (0,1)	Écorce de chêne (0,064 mg)	Écorce de chêne (99,47 µl/mg)
6	Écorce de pin (50 %)	Écorce de pin (35,2)	Écorce de pin (35,18)	Feuilles de chêne (0)	Écorce de pin (0,048 mg)	Écorce de pin (97,28 µl/mg)
7	Fèces Isopodes / écorce de pin (33 %)	Fèces Isopodes / feuilles de chêne (22,0)	Fèces Isopodes / feuilles de chêne (19,7)	Écorce de pin (0)	Feuilles de chêne (0,043 mg)	Fèces Isopodes / feuilles de chêne (42,62 µl/mg)
8	Fèces Isopodes / feuilles de chêne (25 %)	Fèces Isopodes / écorce de pin (14,2)	Fèces Isopodes / écorce de pin (14,2)	Fèces Isopodes / écorce de pin (0)	Fèces Isopodes / écorce de pin (0,025 mg)	Fèces Isopodes / écorce de pin (36,07 µl/mg)



Figs. 1-3

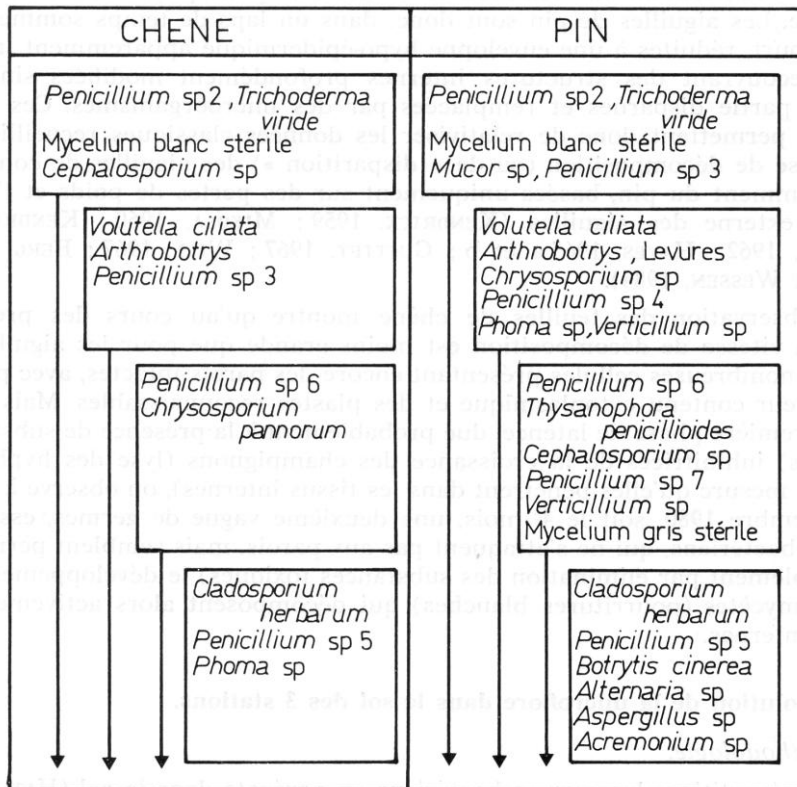


Fig. 4

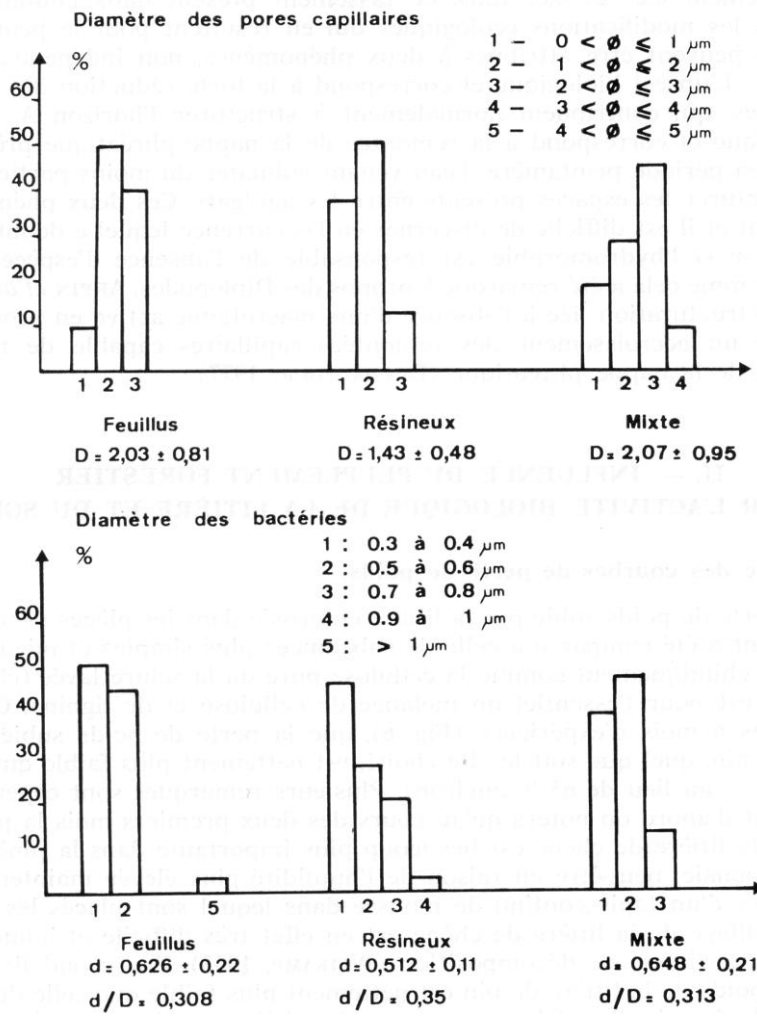
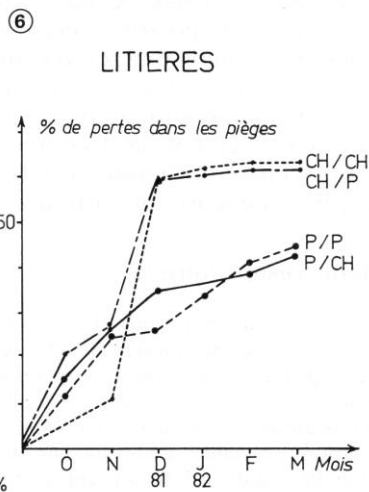
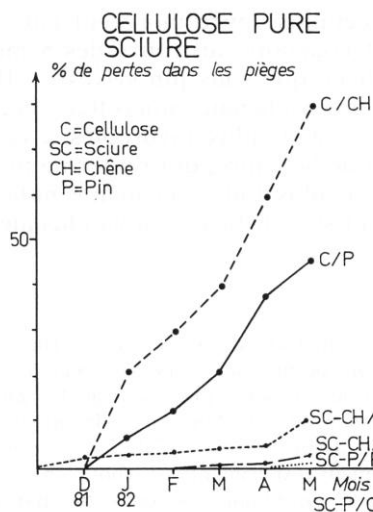


Fig. 5

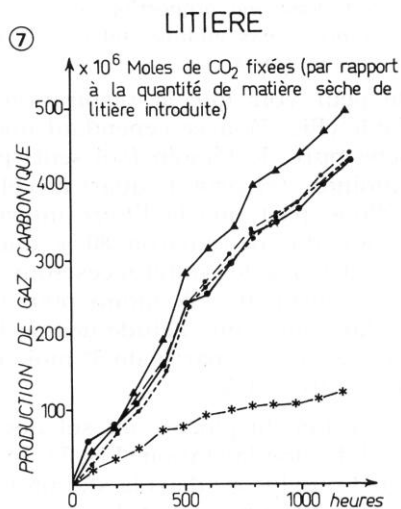


SOL

Substrat	sans glucose		avec glucose	
	1	2	1	2
Feuillus %C=6,44	116,0	18,01	290,98	40,52
Mixte %C=7,52	165,88	22,06	231,17	30,74
Résineux %C=24,14	208,58	8,64	249,99	10,35

Résultats exprimés en mg de CO₂
1: /100g de sol
2: /g de C

▲ CHENE
● PIN
--- 1/3 P - 2/3 C
- - - 1/2 P - 1/2 C
* TEMOIN



Figs. 6-7