



HAL
open science

Les Collemboles, indicateurs du mode d'humification dans les peuplements résineux, feuillus et mélangés: résultats obtenus en forêt d'Orléans

Jean-François Ponge, Bernard Prat

► **To cite this version:**

Jean-François Ponge, Bernard Prat. Les Collemboles, indicateurs du mode d'humification dans les peuplements résineux, feuillus et mélangés: résultats obtenus en forêt d'Orléans. *Revue d'Ecologie et de Biologie du Sol*, 1982, 19 (2), pp.237-250. hal-00507101

HAL Id: hal-00507101

<https://hal.science/hal-00507101>

Submitted on 26 Jan 2011

HAL is a multi-disciplinary open access archive for the deposit and dissemination of scientific research documents, whether they are published or not. The documents may come from teaching and research institutions in France or abroad, or from public or private research centers.

L'archive ouverte pluridisciplinaire **HAL**, est destinée au dépôt et à la diffusion de documents scientifiques de niveau recherche, publiés ou non, émanant des établissements d'enseignement et de recherche français ou étrangers, des laboratoires publics ou privés.

Les Collemboles, indicateurs du mode d'humification dans les peuplements résineux, feuillus et mélangés: résultats obtenus en forêt d'Orléans

PAR

J.F. PONGE* et B. PRAT**

** Muséum National d'Histoire Naturelle – Laboratoire d'Écologie générale – ER 204 CNRS, 4 avenue du Petit-Château – 91800 Brunoy (France)*

*** Université d'Orléans – UER de Sciences, Laboratoire d'Écologie animale et Institut d'Écologie appliquée, 45046 Orléans Cedex (France)*

INTRODUCTION

Les effets de l'enrésinement sur l'évolution des sols sont un sujet de préoccupation déjà ancien pour les naturalistes et les sylviculteurs. Diverses écoles se sont intéressées à ce problème tant en France qu'à l'étranger (NOIRFALISE et VANESE, 1975; BONNEAU, 1978 notamment). Plusieurs approches analytiques sont envisageables: une approche chimique et physique par l'étude des processus d'altération des constituants minéraux des sols, une approche biologique et écologique par l'étude des différents organismes (microflore, faune du sol) qui interviennent à des niveaux divers dans la biodégradation des litières et la formation de l'humus.

Sous futaie résineuse à sous-étage de bouleaux, présentant un moder évolué, PRAT et MASSOUD (1980, 1981) ont pu constater une variation de composition spécifique du peuplement de Collemboles édaphiques, en fonction de la nature plus ou moins évoluée de la matière organique, ainsi que des schémas d'évolution dans le temps différents. D'autre part, PONGE (1980), analysant un grand nombre de prélèvements effectués en Forêt de Sénart, a identifié quelques espèces de Collemboles indicatrices et précisé certains facteurs influant sur la répartition des Collemboles de nos régions: humidité, profondeur, lumière, type d'humus.

Utilisant le groupe des Collemboles comme indicateur du mode d'humification, nous nous sommes

attachés à mettre en évidence un effet de la nature du matériel végétal arrivant au sol, sur la microfaune. Ce travail a été réalisé dans le cadre d'un programme de recherche interdisciplinaire PIREN-CNRS «Influence des monocultures de résineux et alternatives possibles».

Nous avons ainsi comparé la communauté des Collemboles édaphiques dans des stations forestières feuillues, résineuses et mixtes (feuillus + résineux). Dans ce but, nous avons mis en œuvre une méthode d'analyse tenant compte exclusivement des profils spécifiques stationnels, négligeant dans une première approche les questions de distribution spatiale (tant verticale qu'horizontale) et saisonnière. De cette manière, c'est bien sur la variabilité interstationnelle que porte notre étude, variabilité mesurée à partir des profils spécifiques des différents peuplements de Collemboles.

I. – PRÉSENTATION DES STATIONS

Elles ont été choisies en Forêt d'Orléans. Cette forêt s'étendant sur près de 40 000 ha est composée de trois massifs principaux (Orléans, Ingrannes, Lorris). Les terrains présentent une tendance générale à l'hydromorphie, due à la nature du substratum géologique: la forêt repose en effet essentiellement sur les sables et argiles de Sologne déposés au Burdigalien supérieur.

Neuf des stations étudiées sont situées dans le massif d'Ingrannes, et deux à l'extrémité ouest du massif de Lorris. Pour chaque station, outre les essences forestières, nous avons noté le type d'humus, les espèces végétales principales (tant arbustives qu'herbacées) et nous avons mesuré le pH de l'horizon A₁₁.

Les essences forestières observées sont le chêne sessile (*Quercus petraea*), le pin sylvestre (*Pinus sylvestris*), le charme (*Carpinus betulus*) et plus rarement le hêtre (*Fagus sylvatica*).

Station n° 1:

Futaie de chêne (100–160 ans). Quelques hêtres et charmes arborescents. L'humus est un mull acide, présentant de nombreux turricules de lombrics. pH (A₁₁) = 4,5.

Station n° 2:

Taillis de charme sous futaie mixte de chêne (90–180 ans) et de pin sylvestre (80 ans). L'humus est un mull acide (avec une faible couche F.) pH (A₁₁) = 4,5.

Station n° 3:

Taillis de charme sous futaie de chêne (120-150 ans) avec quelques hêtres arborescents. L'humus est un mull acide (avec une faible couche F). pH (A_{11}) = 4,5.

Station n° 4:

Futaie pure de pin sylvestre (90 ans). En fait, il existait un sous-étage de chênes et de bouleaux qui a été coupé il y a 5 ans en vue de l'exploitation des pins et n'a pas repoussé depuis. On observe maintenant un tapis continu de fougère aigle et de *Pseudoscleropodium purum*. L'humus est un moder dystrophique ou dysmoder (à couche F épaisse pour ce type d'humus). pH (A_{11}) = 3,6.

Station n° 5:

Futaie mixte de chêne (120–140 ans) et de pin sylvestre (90–110 ans). L'humus est soit un moder (H faible), soit un dysmoder (H épaisse), avec une hydromorphie atteignant la surface par endroits. pH (A_{11}) = 4,0.

Station 11; n° 6:

Taillis de charme (15 ans) sous futaie de pin sylvestre (100–120 ans). L'humus est soit un moder, soit un dysmoder. pH (A_{11}) = 3,8.

Station n° 7:

Futaie claire de pin sylvestre (100–110 ans). Une éclaircie a eu lieu il y a environ 2 ans, éliminant les fûts de chêne et le taillis de charme. L'humus est morphologiquement un dymsoder. pH (A_{11}) = 4,1.

Station n° 8:

Taillis de charme sous futaie claire de chêne (150 ans). L'humus est un mull acide. pH (A_{11}) = 4,2.

Station n° 9:

Taillis de charme (48 ans) sous futaie de pin sylvestre (100–120 ans) et quelques chênes (150–200 ans). L'humus est un mull-moder. pH (A_{11}) = 4,6.

Station n° 10:

Taillis de charme (46 ans) sous futaie de chêne (140 ans). L'humus est un mull mésotrophe. pH (A_{11}) =

5,7.

Station n° 11:

Futaie mixte de pin sylvestre (50–70 ans) et de chêne (40 ans). L'humus est un mullmoder. pH (A_{11}) = 4,1.

Concernant l'âge des futaies feuillues, les plus anciennes ont 150–200 ans. Quant aux futaies résineuses, elles ont été plantées il y a 80 à 120 ans. A l'exception de trois stations où la date de dernière exploitation du taillis est connue, on peut estimer que les taillis ont cessé d'être exploités après la seconde guerre mondiale. Le tableau I indique de manière synthétique les principales caractéristiques de ces stations.

II. – MATÉRIEL ET MÉTHODES

A) Prélèvements.

Ils ont été effectués au mois de juin 1980 le même jour sur les onze stations. Trois carottes de terre (5 cm de diamètre et 10 cm de hauteur) ont été prélevées sur chaque station, aucune séparation par niveaux n'étant effectuée. La faune a été extraite par séchage à l'air sur tamis (Berlese-Tullgren).

En outre, sur chaque station, trois carottes supplémentaires ont été prélevées en vue de déterminer le pH de l'horizon A_{11} (les valeurs données ici sont des moyennes des 3 mesures effectuées). Le pH a été mesuré à l'humidité équivalente de 200% à l'aide d'une électrode à KCl reliée à un enregistreur digital «CORNING-EEL».

B) Analyse.

C'est l'analyse des correspondances de BENZECRI qui a été mise en oeuvre (LEBART *et al.*, 1978).

1. *Principes d'interprétation des graphiques.*

Cette méthode d'analyse multivariée, maintenant couramment utilisée en écologie pour la mise en évidence des groupements végétaux ou animaux et leur interprétation en fonction des facteurs du milieu, permet une visualisation directe de l'essentiel de l'information contenue dans les données. La projection simultanée des 11 stations et des 44 espèces de Collemboles sur les mêmes axes factoriels permet de mettre en évidence les correspondances espèces-biotopes. Les stations sont regroupées en fonction de leur affinité faunistique (mesurée

par la distance du chi-carré). Les axes factoriels mettent en évidence des gradients dans la composition faunistique, les stations et les espèces les plus éloignées de l'origine des axes étant en quelque sorte les plus «typées». Ainsi on observe nettement sur la figure 1, d'une part un pôle «résineux», d'autre part un pôle «feuillu». Les stations les plus proches de l'origine sont les plus proches de la composition faunistique moyenne de l'ensemble.

2. Variables supplémentaires.

Un certain nombre de variables autres que le nombre de Collemboles présents ont été portées sur le graphique (Fig. 1), comme si elles avaient participé à l'analyse (même calcul des coordonnées factorielles), bien qu'elles n'aient en rien influencé la détermination des axes factoriels. Il s'agit de variables décrivant la végétation (présence/absence des principales espèces végétales sur le site d'échantillonnage), le type morphologique d'humus et le pH mesuré au niveau de l'horizon A₁₁.

3. Codage des données.

a) *Collemboles*: c'est le nombre d'individus récoltés dans l'ensemble des 3 carottes prélevées sur chaque station qui a été pris en compte. L'analyse des correspondances ne tient compte que du profil de chaque relevé, c'est-à-dire des proportions respectives des effectifs des différentes espèces les uns par rapport aux autres. La proximité d'un point-relevé et d'un point-espèce sur le graphique indique que l'espèce est dominante dans le relevé considéré et non pas forcément qu'elle y est présente avec un effectif élevé (Tab. II et III).

b) *Végétation*: la présence/absence des 13 principales espèces a été codée respectivement en 1/0.

c) *Type morphologique d'humus*: 2 variables ont servi à décrire ce type. L'une, appelée «dysmoder», correspond au codage 0/1/2/3 pour la série mull/mull-moder/dysmoder, l'autre, appelée «mull», correspond au codage 3/2/1/0 pour la même série. Le point appelé «dysmoder» est donc situé dans la direction des stations où le type d'humus a, en moyenne, le codage «dysmoder» le plus élevé (de même pour la variable complémentaire appelée «mull»).

d) *pH*: 2 variables servent à caractériser le pH mesuré au niveau de l'horizon A₁₁ (moyenne de 3 mesures): l'une, notée *pH* +, correspond à l'échelle habituelle de pH. Le point représentatif est situé à l'emplacement moyen des stations dont le pH est le plus élevé. L'autre, notée *pH* -, correspond à une mesure égale à $7 - pH +$, qui varie donc en sens inverse de *pH* +, et dont le point représentatif est situé à proximité des

stations dont le pH, en moyenne, est le plus bas.

III. – RÉSULTATS

Remarque. Choix d'un plan factoriel: dans l'analyse effectuée, le premier axe (dans la décomposition de la variance totale en facteurs linéairement indépendants, celui qui correspond à la plus grande part de la variance extraite, ici 23%) correspond à une seule espèce, *Mesaphorura kmusbaueri* (MKR), qui est présente en grand nombre (33 individus sur 136 Collembolés) dans la station 2, ce qui la distingue de toutes les autres stations. Cet axe correspond ici à une caractéristique stationnelle trop individuelle pour pouvoir être interprétée. Cet axe a donc été laissé de côté et c'est le plan des axes 2 et 3 (respectivement 21% et 15% de la variance totale) qui a été étudié ici (Fig. 1).

A) Distribution des stations.

L'axe 2 correspond très nettement à l'opposition feuillus-résineux, les peuplements mixtes étant en position intermédiaire. L'axe 3 isole les stations 2 et 7 de l'ensemble des autres stations. Si la station 7 (issue de la conversion d'un taillis-sous-futaie mixte en futaie résineuse) présente des caractéristiques très particulières, comme par exemple l'arrivée d'une grande quantité de lumière au sol à la suite des éclaircies pratiquées et le développement corrélatif d'une abondante strate herbacée (graminées), il n'en est pas de même pour la station 2, qui est également un peuplement mixte, mais n'ayant pas subi de conversion. On peut cependant émettre l'hypothèse qu'il existe, à l'intérieur des peuplements mixtes, une grande disparité, certains (11, 5) étant assez proches des feuillus, d'autres (2, 7 si on ne considère pas son évolution vers le résineux visible sur l'axe 2, mais seulement son éloignement le long de l'axe 3) ayant des caractéristiques propres, distinctes à la fois des feuillus et des résineux. Le petit nombre de stations mixtes étudiées, et le peu de ressemblances entre les stations 2 et 7 ne permettent pas de formuler une interprétation plausible de l'axe 3. Aussi est-ce essentiellement l'axe 2 qui a retenu notre attention.

Les stations feuillues étudiées (1, 3, 8 et 10) sont bien regroupées du côté des valeurs négatives de l'axe 2. Dans tous les cas, la futaie est formée de chênes (100–160 ans), mais les traitements forestiers sont de deux types. La futaie de la station 1 provient de la conversion (il y a 100 ans) d'un taillis-sous-futaie, alors que les 3 autres stations ont été maintenues en taillis-sous-futaie (jusqu'aux années de l'après-guerre où l'exploitation du taillis a été progressivement abandonnée) avec des révolutions de 30 ans. Dans la station 8, la futaie de chêne est

très épars et mal-venants, seul subsiste donc pratiquement le taillis de charme, très haut. On remarquera que les 2 stations les plus éloignées de l'origine sont les stations 1 et 8. Ce sont les plus typées du côté «feuillu». Cette convergence entre un vieux taillis de charme et une futaie de chêne ne peut s'expliquer que par le fait qu'il s'agit là de deux peuplements où la lumière arrive peu au sol (le sol reste donc plus humide en surface, la litière se dessèche moins), ce qui pourrait être plus favorable à la faune génératrice de mull (lombrics). Cette hypothèse demande à être vérifiée. Au niveau du type d'humus, la station 3 présente un moder à couche H peu prononcée (pH 4,0), alors que les 3 autres stations présentent des mulls acides ou faiblement acides (pH 4,5/4,2/5,7 pour les stations 1/8/10). Il semble donc que la composition spécifique du peuplement de Collemboles soit essentiellement influencée par la nature de la litière, formée surtout de feuilles de chêne sessile (*Quercus petraea*), sauf dans la station 8 où le charme (*Carpinus betulus*) est dominant.

Les 4 stations résineuses forment une branche étirée du côté des valeurs positives de l'axe 2. On remarquera également ici une certaine unité dans la composition spécifique, bien que les types d'humus puissent être fort différents (on passe du mull-moder pour la station 9 au dysmoder pour les stations 6 par-partie, 7 et 4). La présence d'une litière de pin sylvestre (*Pinus sylvestris*) dominante induit donc la présence d'une faune originale qui semble lui être associée. En examinant les stations une par une, on peut voir que la station 7 est en position particulière (éloignée le long de l'axe 3). Cette station est elle-même en pleine évolution depuis 2 ans. On peut y observer une discordance entre la mesure de pH au niveau de l'horizon A₁₁, qui est bien développé (correspondant à un moder ou un mull-moder), et le type d'humus surmontant cet horizon, qui est un dysmoder, avec une couche H épaisse 0 à 1,5 cm) et une couche F relativement peu développée (BRUN, 1978). Il semble que l'on assiste à un changement de type d'humus depuis la conversion en futaie résineuse pure (il y a 2 ans), et la disparition provisoire de l'apport de litière feuillue (notamment de charme, convergence avec la station 4). Au niveau de la faune, la totalité des carottes prélevées dans cette station inclut des espèces provenant des divers horizons de surface et intègre donc probablement des différences de peuplement entre les couches L, F, H et l'horizon A₁₁. Dans l'ensemble des 3 autres stations résineuses (9, 6 et 4) on observe une remarquable progression dans la composition spécifique, le type d'humus et le pH en fonction de la réduction du sous-étage de charme. Alors que la station 4 où le sous-étage n'a pas repoussé depuis sa coupe il y a 5 ans possède le peuplement le plus typé, la station 9 où le sous-étage est très haut (la dernière coupe remonte à 48 ans) s'avère proche, sur le graphique, des peuplements mixtes. La station 6, avec un sous-étage de charmes moins haut (15 ans), est en position intermédiaire, quoique nettement plus proche de la 9 que de la 4. On voit que cela retentit grandement sur le type d'humus: on passe d'un dysmoder dans la 4 à un mull-moder dans la 9.

B) Distribution des espèces.

Il est intéressant de comparer la distribution des espèces de Collemboles avec celle qui avait été observée dans un travail précédent réalisé en Forêt de Sénart (PONGE, 1980) sur un plus grand nombre de prélèvements (et bien d'autres biotopes par ailleurs). Dans l'étude de 1980, il apparaissait un axe correspondant au type d'humus (axe 5), le long duquel on pouvait séparer, d'une part la faune des humus acides (à pH inférieur à 5 en général), d'autre part celle des humus alcalins, neutres ou faiblement acides (pH supérieur ou égal à 5).

Dans la présente étude, il s'agit de sols qui sont tous des sols très acides. La station 10 fait exception, avec un pH de 5,7, mais la proximité d'une ancienne voie romaine permet peut-être d'envisager l'hypothèse d'un apport ancien de grains calcaires susceptibles d'influencer la mesure de pH. A l'exception des ubiquistes, les espèces rencontrées dans les mulls des feuillus sont donc souvent des espèces acidophiles, comme *Protaphorura subuliginata* (PSU), *Pseudosinella terricola* (PTE), *Micranurida pygmaea* (MPY). Cependant, certaines espèces, considérées en 1980 comme des caractéristiques du mull (essentiellement des mulls calciques et eutrophes en Forêt de Sénart), se retrouvent, avec des effectifs très faibles, dans les mull prospectés: il s'agit de *Sminthurides parvulus* (SPA), *Sminthurinus aureus* (SAU), *Megalothorax incertus* (MIN), *Mesaphorura sylvatica* (MSY), *Mesaphorura krausbaueri* (MKR), *Pseudosinella alba* (PAL).

A l'intérieur du groupe des espèces acidophiles l'analyse montre que, en Forêt d'Orléans, *Pseudosinella terricola* (PTE), *Proisotoma minima* (PMI), *Micranurida pygmaea* (MPY), *Mesaphorura macrochaeta* (MMA), *Protaphorura subuliginata* (PSU) et *Arrhopalites sericus* (ASE) caractérisent les feuillus, alors que par contre, *Willemia anophthalma* (WAN), *Friesea mirabilis* (FMI), *Mesaphorura yosii* (MYO), *Mesaphorura betschi* (MBE) et *Lipothrix lubbocki* (LLU) caractérisent les résineux.

Certaines espèces, qui n'avaient pas été rencontrées (ou en très faible nombre) en Forêt de Sénart, sont ici fréquentes. Certaines caractérisent les feuillus: il s'agit de *Pogonognathellus flavescens* (PFL), *Willemia intermedia* (WIN), *Willemia aspinata* (WAS), *Onychiurus dissimulans* (ODI). *Protaphorura armata* (PAR), en position non caractéristique (proche de l'origine), était également absente en Forêt de Sénart.

Il est remarquable également qu'un certain nombre d'espèces, considérées dans le travail de 1980 comme typiques des biotopes les plus éloignés du sol (trunks d'arbres, rochers), se retrouvent ici comme caractéristiques des stations résineuses: ce sont *Xenylla tullbergi* (XTU), *Orchesella cincta* (OCI), *Entomobrya nivalis* (ENI), *Vertagopus arboreus* (VAR) et surtout *Pseudisotoma sensibilis* (PSE). Cette dernière espèce était

d'ailleurs considérée en 1980 comme une acidophile lorsqu'elle se trouvait sur le sol (en général dans les coussins de *Leucobryum glaucum*). Cette présence sur le sol d'espèces associées aux biotopes soumis à des alternances de dessèchement et de remouillage s'explique par la présence dans les stations résineuses d'un épais tapis d'aiguilles (se desséchant facilement) associé souvent à un tapis de mousses lâches (*Pseudoscleropodium purum*). De tels biotopes ne se rencontrent pas sous feuillus [à l'exception du moder de la station 3, où l'on trouve d'ailleurs *Orchesella cincta* (OCI)], la litière peu épaisse étant en contact direct avec les horizons minéraux.

Il convient d'étudier plus en détail les causes des différences de résultats constatées entre le travail de 1980 sur la Forêt de Sénart, et le présent travail sur la Forêt d'Orléans. En Forêt de Sénart il n'avait pu être mis en évidence une influence de l'enrésinement, bien qu'un certain nombre de futaies (jeunes) de *Pinus sylvestris* aient été prospectées. Les espèces considérées ici comme typiques des résineux, *Willemia anophthalma* (WAN), *Mesaphorura yosii* (MYO) et *Lipothrix lubbocki* (LLU), par exemple, étaient fréquentes également sous feuillus, évidemment dans des humus très acides [il s'agissait de dysmoders au sens de BRUN (1978), bien que le terme ne figure pas dans l'article de 1980]. La Forêt de Sénart possède, sur la majeure partie de sa superficie, un peuplement feuillu très différent de ce que l'on trouve en général en Forêt d'Orléans (du moins la partie prospectée, c'est-à-dire le massif d'Ingrannes et l'extrémité ouest du massif de Lorris). Toute la partie humide (c'est-à-dire environ 2/3 de la superficie) de la Forêt de Sénart est le domaine de la chênaie oligotrophe à molinie (au sens de BOURNERIAS, 1979) ou de formes dégradées de la chênaie oligotrophe sèche (à châtaignier, à callune ou à fougère aigle) lorsque l'hydromorphie n'atteint pas la surface, où l'on trouve des types d'humus tout à fait comparables à ce que l'on observe sous résineux en Forêt d'Orléans (dysmoders sous feuillus, cf. BRUN, 1978; BAL, 1970; ROBIN, 1970).

C) Variables supplémentaires.

La position des variables relatives à la végétation correspond également à la dualité feuillus-résineux, la strate herbacée étant caractérisée, chez les feuillus, par la présence du lierre (*Hedera helix*), des ronces (*Rubus fruticosus* sensu lato), de la molinie (*Molinia caerulea*, uniquement dans la station 5, hydromorphe). Il est à noter que le lierre (caractéristique des mulls ou mulls-moders) est présent dans la station feuillue à moder (station 3), résultat qui rejoint celui observé chez les Collembolés. Au contraire, ce sont des espèces acidophiles qui caractérisent les résineux, telles la germandrée (*Teucrium scorodonia*), le chèvrefeuille des bois (*Lonicera periclymenum*), la fougère aigle (*Pteridium aquilinum*) et surtout la canche flexueuse (*Deschampsia flexuosa*).

En ce qui concerne les arbustes, le houx (*Ilex aquifolium*) caractérise les peuplements résineux, tandis

que l'alisier torminal (*Sorbus torminalis*) et surtout le néflier (*Mespilus germanica*) sont plus fréquents sous les feuillus. Parmi les arbres, il est à noter la suite hêtre-chêne-charme-pin le long de l'axe 2 (Fig. 1), le hêtre n'étant pratiquement jamais associé au pin, à l'inverse du charme qui constitue le sous-étage le plus fréquent sous résineux.

La position respective des 2 points correspond aux variables d'acidité ($pH +$ et $pH -$) montre que le pH, bien que variant statistiquement le long de l'axe 2 (les valeurs du pH diminuent *en moyenne* lorsque l'on parcourt l'axe 2) ne rend pas parfaitement compte de l'interprétation de l'axe 2. On le perçoit aisément en observant la position de la station 10 à pH 5,7 par rapport à la station 3 à pH 4,0 et celle de la station 9 à pH 4,6 par rapport à cette même station 3, etc... Le lien entre le pH et la composition spécifique des peuplements de Collemboles existe cependant le long de la branche correspondant aux 3 futaies résineuses 9, 6 et 4.

Le type morphologique d'humus est, en revanche, beaucoup plus lié à l'axe 2, comme en témoigne le fort écart entre les 2 pôles opposés «mull» et «dysmoder», chacun étant bien situé dans la direction des prélèvements les plus typés. La discordance existant parfois avec le pH est peut-être due au fait que la mesure de l'acidité a été faite au niveau de l'horizon organo-minéral A_{11} , qui traduit d'autres phénomènes (anciens ou bien liés à la roche-mère) pouvant interférer avec les propriétés des couches holorganiques sus-jacentes. C'est peut-être le cas de la station 7, où l'évolution vers le dysmoder est trop récente, et de la station 10, où le pH élevé (5,7) peut provenir de la présence (non décelée lors du prélèvement) de calcaire provenant de l'ancienne voie romaine pas très éloignée.

IV. – DISCUSSION

A) Comparaison de la forêt d'Orléans et de la forêt de Sénart.

L'effet de l'enrésinement est peu marqué en Forêt de Sénart, car il ne fait que poursuivre un processus de dégradation déjà engagé sous feuillus. Les causes de la dégradation du sol en Forêt de Sénart sont multiples: présence d'une nappe perchée à faible profondeur, accroissement considérable de la fréquentation, donc du tassement, mais le type de traitement forestier en est en grande partie responsable. Il s'agit d'un très vieux taillis-sous-futaie (la futaie de chêne a en général 300 ans) où aucune régénération n'a été entreprise, à l'exception de quelques parcelles régénérées à titre expérimental il y a 15–20 ans. Cet abandon a entraîné un développement important de la fougère aigle et de la callune dans les endroits superficiellement bien drainés et de la molinie

lorsque la nappe affleure, interdisant ainsi toute régénération naturelle des chênes, maintenant séniles et non reproducteurs. L'abandon du curage des fossés a également renforcé le caractère hydromorphe des sols.

Au contraire, le patrimoine de la Forêt d'Orléans a été beaucoup mieux conservé. Les taillis-sous-futaie ont une futaie de 150–200 ans d'âge au maximum, une partie d'entre eux ayant été convertie en futaie à la suite d'une décision prise en 1867. Le type d'humus qui est le plus fréquent dans les peuplements feuillus est un mull, plus ou moins acide mais typique, même dans les terrains les plus pauvres en argile. Le groupement végétal le plus fréquent ici est la chênaie sessiliflore mésotrophe (au sens de BOURNERIAS, 1979). L'enrésinement a débuté en 1867, ce qui correspond à l'âge de certains des peuplements résineux ou mixtes étudiés ici (stations 5, 6, 7 et 9), puis a été intensifié en 1887. Il semble que c'est dans le massif d'Ingrannes que cet enrésinement a été fait avec le plus de sagesse: maintien de réserves (comme dans la station 9, où la coupe prochaine du pin sylvestre permettra, à partir des réserves, de générer une futaie de chêne), maintien d'un sous-étage de charme, avec des révolutions assez longues, dans le but d'assurer un ombrage défavorable à la fougère aigle ou à la molinie, maintien d'un rideau de feuillus naturels autour de la plantation (protection contre l'incendie). Les peuplements mélangés sont extrêmement fréquents (plus fréquents même, dans le massif d'Ingrannes, que les peuplements purs)*.

L'effet de l'enrésinement est mieux visible en Forêt d'Orléans, sur les sites prospectés. Il se caractérise par l'apparition de dysmoders dans les stations où le sous-étage de charme est inexistant (station 4, massif de Lorris) ou bien est réparti irrégulièrement (station 6, par endroits). La station 9, remarquable par la formation d'un mull-moder, avec absence de couche H acidifiante ($\text{pH } A_{11} = 4,6$), présente un sous-étage de charme très haut (48 ans): elle est l'illustration d'un apport de litière améliorante évitant un processus de podzolisation (NOIRFALISE et VANESSE, 1975; BONNEAU, 1978).

B) Perspectives forestières.

Il semble que la litière de charme déclenche, par un mécanisme à découvrir, une stimulation du processus de biodégradation de la litière de pin. Les conclusions pratiques de cette étude seront donc claires. Les effets de l'enrésinement sont nettement marqués en Forêt d'Orléans, dans les conditions climatiques (faible pluviosité) et pédologiques (tendance à l'hydromorphie) de ce massif. Mais le charme demeurant très bien, dans ces conditions, sous les pins, le maintien d'un tel sous-étage doit être généralisé à l'ensemble de la Forêt

* Nous tenons à remercier M. HURE, Chef de Secteur à Ingrannes (45), pour les renseignements qu'il a eu l'amabilité de nous communiquer sur la pratique forestière dans son secteur et pour les documents qu'il nous a permis de consulter, ainsi que M. SOULET, Chef de Secteur à Châteauneuf-sur-Loire (45).

d'Orléans sous futaie résineuse. Afin de pallier les effets défavorables des coupes rases précédant les plantations de pins, notamment en conditions favorisant l'hydromorphie (BOURNERIAS, 1979), il faudrait, au moment de la coupe, sauvegarder les cépées de charme, afin de permettre la réinstallation d'un sous-étage 1 ou 2 ans avant la nouvelle plantation de pins. Il n'y aurait ainsi pas ou peu de rupture dans l'apport de litière feuillue et un ombrage au sol empêchant le développement de la molinie (BECKER, 1972), de la fougère aigle et des Ericacées. De même, on devrait éviter de couper la totalité du taillis au cours des révolutions nécessaires à son entretien en effectuant des rotations (1 cépée sur 3 à chaque fois par exemple), toujours dans le but d'assurer une production régulière de la litière améliorante.

C) Perspectives scientifiques.

Cette étude préliminaire constitue un apport essentiellement descriptif (relations litière-faune-humus) à la connaissance des couches organiques des sols forestiers. Les Collemboles forment un groupe essentiellement micro-phytophage (algues, champignons), à l'exception de quelques espèces s'attaquant directement au matériel végétal phanérogame (ARPIN *et al.*, 1980; PONGE et CHARPENTIE, 1981). Leur rôle dans la décomposition de la litière et la formation de l'humus est donc assez indirect. Par contre, leur niveau trophique les rend très dépendants de la composition de la microflore (dont ils assurent, avec d'autres groupes, le contrôle) et du mode de décomposition de la litière. C'est pourquoi ils jouent un rôle indicateur non négligeable, aux côtés de la végétation herbacée, dans le diagnostic que l'on peut porter sur les influences pédogénétiques de tel ou tel traitement forestier.

L'observation de la station 7 semble suggérer que le type d'humus peut varier très rapidement après un traitement forestier trop drastique (suppression des feuillus, notamment du charme). L'étude de la faune du sol, et ici plus particulièrement des Collemboles, permet de suivre ce processus. Il est cependant nécessaire d'aller beaucoup plus loin dans la connaissance des mécanismes par lesquels la composition de la litière induit la formation de tel ou tel humus, c'est-à-dire tel ou tel mode de décomposition. Le présent travail a mis en évidence l'influence de la litière de charme sur le mode de décomposition de la litière de pin sylvestre. Une étude ultérieure sera donc entreprise dans une station résineuse où le sous-étage de charme présente des irrégularités. D'ores et déjà on peut remarquer dans la station 6 (qui ne pourra cependant être utilisée pour cette étude car le taillis de charme y a été coupé depuis) que le tapis de fougère aigle, présent normalement sous les pins, s'interrompt à proximité des cépées de charme (GUITTONEAU, communication personnelle) et que le type d'humus varie de même. Sur une surface réduite, on peut donc observer le passage d'un mode de décomposition

typique des résineux (dysmoder), à un mode de décomposition très proche de ce que l'on observe sous feuillus en Forêt d'Orléans (mull, mull-moder ou moder), bien que la litière soit essentiellement formée d'aiguilles de pin. La micromorphologie de l'humus (étude du matériel végétal et des déjections animales à tous les stades de décomposition) sera étudiée afin d'élargir l'étude à l'ensemble de la faune et approfondir ainsi, d'un point de vue strictement biologique, la connaissance des couches organiques du sol.

*

RESUME

11 stations ont été choisies en Forêt d'Orléans (Loiret, France) pour étudier l'influence des litières de conifères (*Pinus sylvestris*) sur un groupe de la faune du sol (Collemboles), considéré comme indicateur de l'humus. Des peuplements mélangés (caducifoliés-conifères) ont été également étudiés et comparés aux peuplements homogènes. A la suite de cette étude, il a été établi que l'addition d'une litière feuillue (particulièrement celle du charme, *Carpinus betulus*) influence beaucoup le mode de décomposition des aiguilles de pin, et la faune du sol correspondante. Des conseils sont donnés en matière de sylviculture.

SUMMARY

Collembola, indicators of the humification process in the resinous, deciduous and mixed plantings: Results obtained in the forest d'Orléans (France)

11 stations were chosen in the Forest d'Orleans (Loiret, France) in order to study the influence of the coniferous litters (*Pinus sylvestris*) on a soil fauna group (Collembola) as humus indicator. Mixed plantings (deciduous-coniferous) were also studied and compared with homogenous ones. As a result, it was established that the addition of a deciduous litter (especially hornbeam, *Carpinus betulus*) greatly influences the decomposition pattern of the pine needles and the corresponding soil fauna. Advices were given for forestry.

(*) NOTA: un certain nombre d'espèces de Collemboles figurent dans un travail cité (PONGE, 1980) sous d'autres noms. Voici les correspondances: *Friesea mirabilis* = *F. mirabilis mirabilis*, *Protaphorura subuliginata* = *P. subarmata*, *Folsomia quadrioculata* = *F. quadrioculata quadrioculata*, *Parisotoma notabilis* = *Isotoma notabilis*, *Lepidocyrtus lanuginosus* = *L. lanuginosus lanuginosus*, *Pseudosinella terricola* = *P. mauli*, *Sminthurinus signatus* = *S. aureus signatus*, *Sminthurinus aureus* = *S. aureus aureus* (dans ces correspondances, le premier nom cité est celui utilisé dans le présent article, le second est celui de PONGE, 1980).

BIBLIOGRAPHIE

- ARPIN (P.), KILBERTUS (G.), PONGE (J. F.) et VANNIER (G.), 1980. – Importance de la microflore et de la microfaune en milieu forestier. In *Actualités d'écologie forestière*, collectif sous la direction de P. PESSON. Gauthier-Villars, Paris: 87–150.
- BAL (L.), 1970. – Morphological investigation in two moder-humus profiles and the role of the soil fauna in their genesis. *Geoderma*, **4**: 5–36.
- BECKER (M.), 1970. – Étude des relations sol-végétation en condition d'hydromorphie dans une forêt de la plaine lorraine. *Ann. Sc. Forest.*, **30**: 143–182.
- BONNEAU (M.), 1978. – Conséquences pédologiques des enrésinements en forêt. *Compt. Rend. Séances Acad. Agr. de France. 14/VI/78*: 931–942.
- BOURNERIAS (M.), 1979. – *Guide des groupements végétaux de la région parisienne*. SEDES, Paris, 509 pp.
- BRUN (J.J.), 1978. – *Étude de quelques humus forestiers aérés acides de l'est de la France*. Thèse doctorat 3^e cycle, Univ. Nancy I, 120 pp.
- LEBART (L.), MORINEAU (A.) et FENELON (J.P.), 1979. – *Le traitement des données statistiques*, Dunod, Paris, 510 pp.
- NOIRFALISE (A.) et VANESSE (R.), 1975. – *Conséquences de la monoculture des conifères pour la conservation des sols et le bilan hydrologique*. Ass. des Espaces verts (A.S.B.L.), Bruxelles, 44 p.
- PONGE (J.F.), 1980. – Les biocénoses des Collemboles de la Forêt de Sénart. In *Actualités d'écologie forestière*, collectif sous la direction de P. PESSON. Gauthier-Villars, Paris: 151–176.
- PONGE (J.F.) et CHARPENTIE (M.J.), 1981. – Étude des relations microflore-microfaune: expériences sur *Pseudosinella alba* (Packard), Collembole mycophage. *Rev. Ecol. Biol. Sol*, **18**: 291–303.
- PRAT (B.) et MASSOUD (Z.), 1980. – Étude de la communauté des Collemboles dans un sol forestier. I – Structure du peuplement. *Rev. Écol. Biol. Sol*, **17**: 199–216.
- PRAT (B.) et MASSOUD (Z.), 1981. – Étude de la communauté des Collemboles dans un sol forestier. II – Évolution du peuplement. *Rev. Écol. Biol. Sol*, **18**: 59-76.

ROBIN (A.M.), 1970. – Contribution à l'étude du processus de podzolisation sous forêt de feuillus. *Science du Sol*, **1**: 63–83.

LÉGENDES DES FIGURES

FIG. 1. – Analyse des correspondances; représentation dans le plan des axes 2 et 3.

TAB. I

Caractéristiques principales des stations

	Futaie Age	Taillis	Humus	pH
Station 1	Chêne: 100–160 ans		Mull	4,5
Station 2	Chêne: 90–180 ans Pin syl.: 80 ans	Charme: ?	Mull	4,5
Station 3	Chêne: 120–150 ans	Charme: ?	Moder	4,0
Station 4	Pin syl.: 90 ans		Dysmoder	3,6
Station 5	Chêne: 120–140 ans Pin syl.: 90–110 ans		Moder, Dysm. hydromorphe	4,0
Station 6	Pin syl.: 100–120 ans	Charme: 15 ans	Moder, Dysm.	3,8
Station 7	Pin syl.: 100–110 ans Chêne coupé (2 ans)	Charme coupé (2 ans)	Dysmoder	4,1
Station 8	Chêne: 150 ans	Charme: ?	Mull	4,2
Station 9	Pin syl.: 100–120 ans	Charme: 48 ans	Mull-moder	4,6
Station 10	Chêne: 140 ans	Charme: 46 ans	Mull	5,7
Station 11	Chêne : 40 ans Pin syl.: 50–70 ans		Mull-moder	4,1

TAB. II

Liste des variables utilisées dans l'analyse

COLLEMBOLÉS		1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11
WAN	<i>Willemia anophthalma</i>	-	-	-	2	-	2	-	-	-	-	1
WIN	<i>Willemia intermedia</i>	-	-	-	-	-	-	-	-	-	2	-
WAS	<i>Willemia aspinata</i>	-	-	5	-	-	-	4	-	-	-	-
XTU	<i>Xenylla tullbergi</i>	-	-	-	-	9	4	-	-	-	-	-
NMU	<i>Neanura muscorum</i>	1	-	2	1	8	-	-	1	-	1	-
FTR	<i>Friesea truncata</i>	-	2	5	3	21	11	43	-	9	1	-
FMI	<i>Friesea mirabilis</i>	-	-	-	-	-	-	55	-	-	-	-
MPY	<i>Micranurida pygmaea</i>	-	-	1	-	-	1	4	3	-	1	4
PPA	<i>Pseudachorutes parvulus</i>	-	-	-	-	-	-	-	-	-	1	-
PSU	<i>Protaphorura subuliginata</i>	1	5	4	-	-	-	-	4	-	-	-
PAR	<i>Protaphorura armata</i>	-	-	-	1	3	-	15	3	-	14	-
ODI	<i>Onychiurus dissimulans</i>	-	-	-	-	-	-	-	-	-	11	-
PCA	<i>Paratullbergia callipygos</i>	4	-	3	-	3	3	4	9	1	3	1
MMA	<i>Mesaphorura macrochaeta</i>	38	2	14	4	24	2	25	37	5	2	9
MSY	<i>Mesaphorura sylvatica</i>	2	-	-	-	-	-	-	5	-	-	-
MYO	<i>Mesaphorura yosii</i>	-	-	-	-	-	1	36	-	-	-	-
MKR	<i>Mesaphorura krausbaueri</i>	6	33	-	-	-	-	-	-	-	-	-
MBE	<i>Mesaphorura betschi</i>	-	-	-	-	-	-	1	-	-	-	-
FQU	<i>Folsomia quadrioculata</i>	36	7	93	-	65	-	77	47	24	52	29
ISP	<i>Isotomodes</i> sp.	-	-	-	-	1	-	-	-	1	-	1
IMI	<i>Isotomiella minor</i>	18	9	5	4	54	16	147	22	16	55	19
PNO	<i>Parisotoma notabilis</i>	7	27	11	27	51	30	43	5	13	23	23
PSE	<i>Pseudisotoma sensibilis</i>	-	-	-	20	-	-	-	-	-	-	-
VAR	<i>Vertagopus arboreus</i>	-	-	-	4	-	-	3	-	-	-	-
PMI	<i>Proisotoma minima</i>	-	-	-	-	1	-	-	-	-	-	-
ENI	<i>Entomobrya nivalis</i>	-	-	-	8	2	6	1	6	1	-	-
LLA	<i>Lepidocyrtus lanuginosus</i>	16	19	24	52	23	39	156	14	5	23	14
LLI	<i>Lepidocyrtus lignorum</i>	-	-	-	-	-	-	-	-	-	2	-
PAL	<i>Pseudosinella alba</i>	-	-	-	-	-	-	-	-	-	1	-
PTE	<i>Pseudosinella terricola</i>	-	2	6	3	2	2	1	7	17	24	8
OCI	<i>Orchesella cincta</i>	-	-	3	2	1	-	10	-	65	-	-
OVI	<i>Orchesella villosa</i>	3	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
PFL	<i>Pogonognathellus flavescens</i>	-	-	-	1	-	-	-	2	2	7	2
MMI	<i>Megalothorax minimus</i>	-	2	-	1	-	-	8	5	10	27	1
MIN	<i>Megalothorax incertus</i>	-	-	-	-	-	-	-	1	-	-	-
DFU	<i>Dicyrtoma fusca</i>	-	1	-	-	-	-	-	4	-	-	-
SPU	<i>Sphaeridia pumilis</i>	5	6	-	5	-	-	-	2	-	1	-
SSC	<i>Sminthurides schoetti</i>	1	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
SPA	<i>Sminthurides parvulus</i>	1	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
SSI	<i>Sminthurinus signatus</i>	8	20	-	12	15	3	20	7	2	9	2
SAU	<i>Sminthurinus aureus</i>	-	1	-	-	-	-	-	-	-	-	-
SDI	<i>Stenognathellus denisi</i>	-	-	-	-	-	-	-	-	1	1	-
ASE	<i>Arrhopalites sericus</i>	-	-	1	-	1	-	-	-	1	-	-
LLU	<i>Lipothrix lubbocki</i>	-	-	-	3	1	1	-	-	1	2	-

TAB. III

Liste des variables supplémentaires

VARIABLES SUP.	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11
<i>Pinus sylvestris</i>	–	–	–	1	1	1	1	–	1	–	1
<i>Quercus petraea</i>	1	1	1	–	1	–	1	1	1	1	1
<i>Carpinus betulus</i>	1	1	1	–	–	1	1	1	1	1	–
<i>Fagus sylvatica</i>	1	1	1	–	–	–	–	1	1	1	–
<i>Ilex aquifolium</i>	–	–	1	1	–	–	–	–	–	–	–
<i>Mespilus germanica</i>	–	–	1	–	–	–	–	–	–	–	1
<i>Sorbus torminalis</i>	–	–	–	–	1	–	–	–	–	–	1
<i>Rubus fruticosus</i>	1	1	–	–	–	–	–	1	–	1	1
<i>Lonicera periclymenum</i>	–	–	–	1	–	–	1	–	1	–	1
<i>Molinia coerulea</i>	–	–	–	–	1	–	–	–	–	–	–
<i>Hedera helix</i>	–	1	1	–	–	–	–	–	–	–	–
<i>Pteridium aquifolium</i>				1	1	1	1		1		1
<i>Teucrium scorodonia</i>	–	–	–	–	–	–	1	–	–	–	1
<i>Deschampsia flexuosa</i>	–	–	–	1	–	1	–	–	–	–	–
pH +	4,5	4,5	4,0	3,6	4,0	3,8	4,1	4,2	4,6	5,7	4,1
pH –	2,5	2,5	3,0	3,4	3,0	3,2	2,9	2,8	2,4	1,3	2,9
MULL	3	3	1	0	1	0	0	3	2	3	2
DYSMODER	0	0	2	3	2	3	3	0	1	0	1

