



HAL
open science

Les litières forestières : signification écologique et pédologique

F. Mangenot

► **To cite this version:**

F. Mangenot. Les litières forestières : signification écologique et pédologique. *Revue forestière française*, 1980, 32 (4), pp.339-355. 10.4267/2042/21417 . hal-03397299

HAL Id: hal-03397299

<https://hal.science/hal-03397299v1>

Submitted on 22 Oct 2021

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.



Photo STAINACRE

LES LITIÈRES FORESTIÈRES

SIGNIFICATION ÉCOLOGIQUE ET PÉDOLOGIQUE

F. MANGENOT

Il existe d'excellents ouvrages de pédologie et très peu de revues d'ensemble sur les litières (Dickinson et Pugh, 1974 ; Pesson, 1980), mais mon propos n'est pas de combler cette lacune : je n'en aurais pas la possibilité en si peu de place. Je veux seulement inviter les forestiers, qu'ils soient théoriciens ou gestionnaires, à regarder avec moi cette litière pour essayer de comprendre les principaux événements qui s'y déroulent et leur impact sur la productivité et sur la qualité de l'humus.

RAPPEL DE QUELQUES NOTIONS FONDAMENTALES

J'ai essayé de résumer un écosystème forestier avec ses différentes composantes et ses différents étages dans la figure 1. J'y ai omis les herbivores qui, d'un point de vue quantitatif, jouent un rôle limité en forêt.

Au premier niveau, les producteurs (arbre, sous-étage, herbes, mousses, lichens) puisent dans l'atmosphère du gaz carbonique, dans le sol de l'azote et d'autres éléments biogènes et font la synthèse de matière vivante. Celle-ci plus ou moins tôt, plus ou moins tard, directement ou non, mais de façon inéluctable, fera retour au sol sous forme d'exsudats racinaires et foliaires et sous forme de débris organisés : feuilles, rameaux, écorces, fleurs, fruits, etc. dont l'ensemble constitue la litière.

Cette dernière, au deuxième niveau, alimente des chaînes trophiques dans lesquelles se succèdent des décomposeurs (champignons et bactéries) et des consommateurs. Les cadavres des uns et des autres, les déjections des seconds alimenteront un troisième niveau de structure analogue, et ainsi de suite jusqu'à épuisement de l'énergie des apports initiaux.

Le fonctionnement de ces chaînes assure la transformation de la matière organique dans deux directions : d'une part, celle-ci est minéralisée avec retour du carbone, de l'azote et des autres éléments à l'état de molécules inorganiques utilisables par les producteurs. C'est une première fonction, indispensable au maintien de la vie sur terre et qui est assurée pour l'essentiel par les décomposeurs. D'autre part, à tous les niveaux, apparaissent des déchets résistants qui s'accumulent finalement dans le sol sous forme d'une nouvelle matière organique, l'humus.

L'humification est un processus indispensable à la fertilité du sol dans la mesure où elle conditionne la formation du complexe absorbant et où elle contribue à améliorer la structure.

Dans des conditions favorables, la litière disparaît rapidement, la fraction minéralisée est élevée et l'humus, formé en quantités modérées, est intimement associé aux argiles. C'est un humus doux ou mull comme on en trouve, par exemple, dans une chênaie mixte sur limon.

Dans des conditions défavorables, la minéralisation est ralentie et la litière se transforme peu à peu en débris organiques noircis, formant un humus brut ou mor, juxtaposé au sol minéral, mais non associé à celui-ci. L'eau, en traversant cet humus brut, se charge de substances agressives qui, en percolant dans le sol, solubilisent les bases et les entraînent en profondeur. Lenteur du recyclage des éléments biogènes et entraînement des réserves du sol aboutissent à une baisse de productivité de l'écosystème.

Dans un système à l'équilibre, quel qu'il soit, les apports sont, par définition, égaux aux quantités minéralisées, si l'on considère une période assez longue. Ce qui différencie les deux cas évoqués ci-dessus, c'est la masse du pool organique : litière peu abondante, 3 à 4 % d'humus lié, rarement plus, dans les stations à mull ; litière épaisse, horizon A₀ à 40, 60, 80 % de matière organique, dans la station à humus brut.

Une intervention peut détruire l'équilibre existant et provoquer une diminution ou une augmentation du pool. Par exemple, dans la forêt équatoriale, le cycle est si rapide que, malgré des apports annuels considérables, le pool est réduit. Si les apports sont supprimés par le défrichage, on tend vers un sol minéral infertile. En forêt tempérée, les choses sont plus compliquées. Suivant les caractéristiques du milieu, une éclaircie peut mobiliser l'humus ou au contraire le stabiliser en créant un mor. L'enrésinement sur sol pauvre en bases provoque souvent une accumulation d'humus brut (tableau 1).

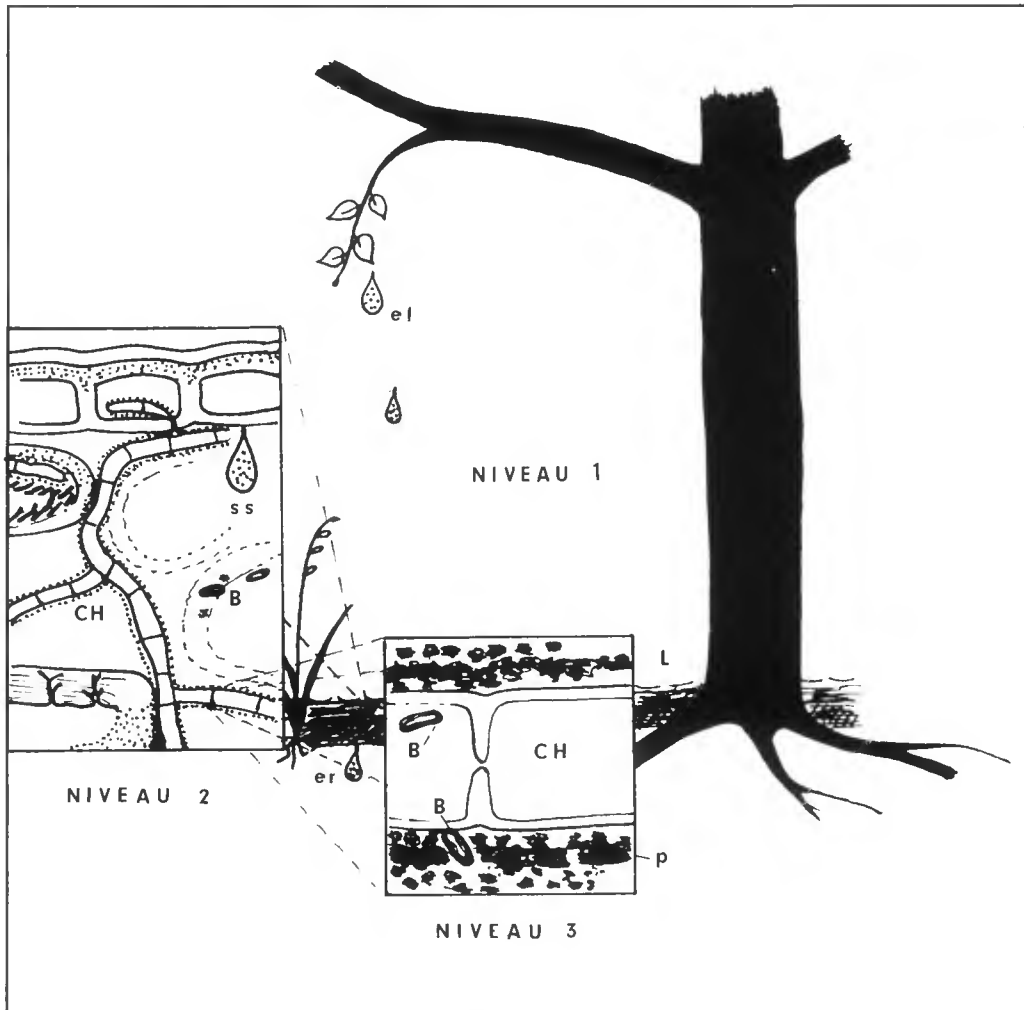


Figure 1. SCHÉMA D'UN ÉCOSYSTÈME FORESTIER, MOINS LES CONSOMMATEURS

Le niveau 1, celui des producteurs primaires (arbres, herbes, mousses, lichens), apporte des exsudats foliaires (ef) et racinaires (er) et des débris organisés (L). Une partie des exsudats alimente directement le stock des substances humiques (voir texte).

Au niveau 2 est représentée une coupe dans une feuille morte, avec son épiderme, son parenchyme chargé de pigments bruns intracellulaires (en hachuré à gauche) et des éléments en partie désorganisés à droite. Une hyphe (CH) entourée de mucilage (en pointillé) chemine entre et dans les cellules ; à sa suite, les bactéries (B) s'installent. Des substances solubles (ss) se forment et renferment des précurseurs humiques.

Ce qui reste de la feuille morte est consommé par des consommateurs de deuxième niveau (micro et méso-faune de la litière).

Au niveau 3, les cadavres microbiens sont, à leur tour, dégradés : dans une hyphe morte et vide (CH) des bactéries B ont pénétré et dégradent les parois de l'intérieur. Une autre, en bas, pénètre par la couche mucilagineuse. Chez les champignons fuligineux, celle-ci contient des pigments p qui, libérés, sont incorporés à l'humus.

TABLEAU 1 Effet de l'enrésinement en Épicéa sur certaines caractéristiques du sol

Stations	1 à 7		8 - 9	
	Chênaie-hêtraie	Épicéa	Chênaie-hêtraie	Épicéa
pH	4,5	4,0	4,2	3,8
C/Ca	64,4	87,7	143,0	179,7
Humus %	8,3	11,4	11,8	38,6
C/N	17,7	23,8	18,4	27,9

L'incorporation de la matière organique par les vers de terre s'abaisse, en moyenne, de 3,4 à 2,1 %. La macroporosité (pores supérieurs à 50 μm) passe de 15,9 à 11,3 %.

(Extrait de Mitteil. Ver. forst. Standortsde. u. Forstpflanz. fasc. 19. Oct. 1969. p. 72-113).

Il est donc indispensable, avant d'intervenir, de supputer les conséquences de l'opération, pas seulement en évaluant les volumes de bois espérés, mais aussi en considérant les effets possibles à long terme sur la productivité du système.

Un certain nombre de notions concernant l'origine du mull et du mor commencent à se clarifier. On les trouvera indiquées dans le récent Précis de Pédologie de Duchaufour (1977) et nous y reviendrons en conclusion.

Cependant, ces notions n'expliquent pas les causes profondes de l'évolution différente des litières. Celles-ci doivent être cherchées dans le fonctionnement même de l'écosystème et dans les régulations dont il fait l'objet.

LES APPORTS

La litière

En forêt tempérée, la masse des retombées annuelles est évaluée entre 2 et 4 t de matière sèche par hectare et par an représentées pour 50 à 80 % par les feuilles, 3 à 30 % par les rameaux et écorces et 1 à 30 % d'organes divers. Ces évaluations ne tiennent pas compte des troncs, en principe négligeables dans une forêt exploitée, ni des racines, beaucoup moins bien connues.

Elles ignorent aussi les apports de la végétation herbacée, des mousses et des épiphytes. Leur masse est sans doute inférieure à celle des arbres mais elle n'est pas négligeable. Par exemple dans une pinède, en Lorraine, la production annuelle du brachypode équivaut au tiers des retombées d'aiguilles et celle des mousses au dixième. Mais c'est surtout leur effet sélectif sur les micro-organismes qui est à considérer. Les mousses contiennent des composés aromatiques capables d'inhiber certaines enzymes et elles favorisent les champignons (Kilbertus, 1970). Les lichens épiphytes sur les pentes du mont Pilat, dans le Lyonnais, produisent assez de substances antimicrobiennes pour modifier la microflore des litières et du sol (André et al., 1975).

Il a été montré plus récemment que les mousses hébergent toute l'année des champignons mycorhiziens (Sy, 1979) ; or ces derniers sont, comme on le sait, des symbiontes utiles à l'arbre, mais ils pourraient aussi influencer sur l'humification, peut-être pour la ralentir (selon Gadgil et Gadgil, 1971).

Les exsudats

Le lessivage du couvert végétal par les précipitations entraîne vers le sol des éléments fertilisants dont la masse est loin d'être négligeable. Ainsi, selon Lemée (1974) les précipitations apportent 9,8 kg d'azote inorganique $\text{ha}^{-1} \text{an}^{-1}$ et le pluvio-lessivage multiplie ce chiffre par 1,5 dans un peuplement jeune et par 2 dans une vieille tutaie. Pour le potassium, les chiffres sont de 4 et 15 respectivement. A cela s'ajoutent des matières organiques (350 kg de sucres $\text{ha}^{-1} \text{an}^{-1}$ dans une chênaie en Grande-Bretagne). On peut comparer l'eau d'égouttage à une solution nutritive diluée apportant à la litière, composée surtout de substances insolubles et pauvres en azote, des aliments facilement utilisables. Enfin les pluvio-lessivats contiennent aussi des polymères bruns (voir plus loin) apparentés aux substances humiques (Bruckert et al., 1971).

Composition chimique des apports

Elle est très mal connue sauf en ce qui concerne les éléments minéraux. Les fractions organiques sont trop compliquées et les méthodes d'analyse en partie conventionnelles et insuffisantes. Par exemple, on désigne sous le nom de tanin des produits aromatiques variés dans leurs dimensions moléculaires, leur structure, leurs propriétés chimiques, leur labilité et dont le seul caractère commun est de se fixer sur la poudre de peau ou d'insolubiliser la gélatine.

Le mot lignine est utilisé pour désigner une fraction aromatique déterminée par des méthodes d'hydrolyse variables suivant les auteurs alors que la lignine, pour le chimiste, est un produit résultant de la polymérisation oxydative d'unités phényl-propanoïdes mais, comme pour tous ces polymères complexes, représenté par des substances variées, plus ou moins condensées, plus ou moins solubles, plus ou moins résistantes à la biodégradation.

On voit pourquoi les données de la littérature sont si variables et si incomplètes. Mangenot et Toutain (in Pesson, 1980) ont essayé d'en donner un aperçu auquel le lecteur pourra se référer.

A titre indicatif, on peut résumer comme suit la composition globale d'une litière fraîchement tombée, en ne considérant que les feuilles (tableau 2). Le chiffre avancé pour la lignine est très inférieur à ceux de la littérature mais paraît raisonnable (Haider, comm. pers.). Quant aux polymères bruns (sans doute pris partiellement en compte dans la lignine par certaines méthodes), j'avance une évaluation basée sur le volume qu'ils occupent dans la cellule.

TABLEAU 2 Composition approximative d'une litière fraîche

Cendres	10 %
Substances hydrosolubles	15 - 25 %
Polysaccharides pariétaux (cellulose, hémicellulose, composés pectiques)	25 - 35 %
Lignine	5 - 10 %
Polymères bruns	env. 35 %

En réalité, la composition d'une feuille morte varie de façon incessante. Avant même la chute des feuilles, celles-ci s'appauvrissent par transfert d'azote organique, de sucres, de polyphénols, etc. vers les organes pérennants de l'arbre.

A la sénescence, les barrières de perméabilité cellulaire sont détruites : des substances solubles sont lessivées, d'autres réagissent entre elles pour donner naissance à des produits nouveaux.

Ainsi le brunissement des feuilles résulte de la condensation oxydative de polyphénols entre eux et avec des constituants azotés pour former des hétéropolymères bruns ou noirs infiniment variés. Ils ont en commun un pouvoir réducteur élevé et une résistance plus ou moins forte à la biodégra-

dation. Par contre, ils diffèrent dans leur structure et leur encombrement moléculaire : les plus petits sont solubles et lessivables, les plus gros s'accumulent dans les cavités cellulaires et tous continuent de se polymériser indéfiniment. Une solution de petits polymères, abandonnée à elle-même, en conditions aseptiques, devient de plus en plus sombre et précipite spontanément pendant des années. Ces substances, jamais totalement stabilisées, gardent une réactivité chimique qui leur confère une activité biologique considérable.

Elles sont capables de tanner les protéines et d'inactiver des enzymes telles que les celluloses. Elles complexent le fer ; certaines sont toxiques pour divers micro-organismes. D'autres ont un effet répulsif vis-à-vis de la faune. L'azote qu'elles renferment est plus ou moins solidement bloqué et soustrait au déroulement des cycles de minéralisation (figure 2).

On est bien obligé de les considérer comme un des principaux facteurs influant sur la vitesse et les modalités de l'humification. Nous devons rappeler ici l'œuvre de pionnier de Handley qui, en 1954, attribuait l'origine du mor à l'incrustation de la cellulose par des complexes bruns.

Un autre facteur discriminant est représenté par les substances toxiques de la litière. Il y a bien longtemps que l'on connaît l'effet inhibiteur exercé sur les micro-organismes par l'extrait d'humus brut d'épicéa, et Dommergues (1971) a introduit le terme d'effet-litière pour désigner cette action sélective sur la microflore.

Elle peut être due à des substances d'origine végétale plus ou moins transformées (tanins, polyphénols, polymères bruns) ou à des produits du métabolisme microbien tantôt complexes (antibiotiques) tantôt très simples (par exemple les acides gras de la fermentation : Bruckert et al. (1970), Reisinger et al. (1978) attribuent l'absence de tout micro-organisme étranger dans les feuilles décolorées par une Collybie à un principe toxique non identifié).

L'effet-litière se manifeste aussi sur la faune. Ainsi, la teneur en polyphénols solubles est inversement proportionnelle à la vitesse de consommation d'une litière par les vers de terre. On en trouvera d'autres exemples dans l'ouvrage de Dickinson et Pugh (1974) et nous reviendrons sur ce point à propos des pourritures blanches.

Dans le même ordre d'idées, on peut rappeler les travaux de Carbiener (Trémolières, 1978) : en automne, quand les feuilles de peuplier tombent dans l'eau d'un étang, on observe une mortalité

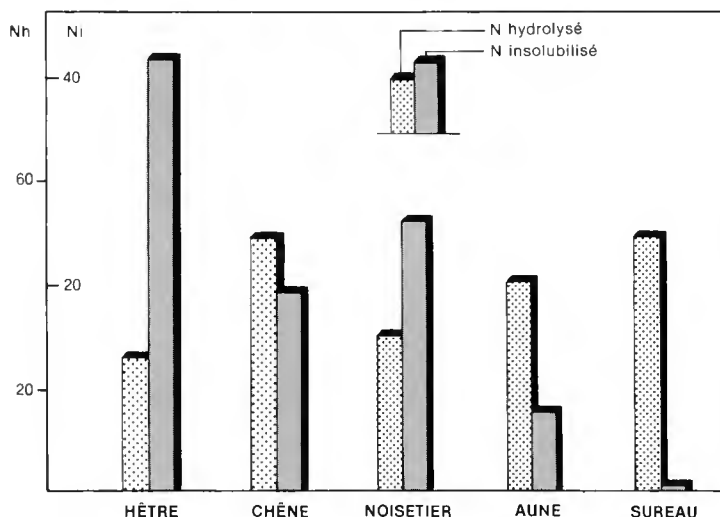


Figure 2. DES LITIÈRES PULVÉRISÉES ONT ÉTÉ TRAITÉES par la trypsine à pH 7,6 (N hydrolysé) ou par la peptone au même pH (N immobilisé). Des cinq espèces étudiées, le hêtre est le moins favorable, suivi par le chêne et le noisetier. C'est dans l'aune et le sureau que la labilité de l'azote est la plus grande.

(Van der Linden, 1971. *Annales de zoologie - écologie animale*, pp. 337-348).

importante chez les poissons. Ceci est attribué à la libération de polyphénols qui, en s'oxydant, créent des conditions anoxiques létales, et aussi à la formation de substances toxiques.

L'azote des litières

Le rapport carbone/azote ⁽¹⁾ de la litière fraîche est élevé, de 30 à plus de 100 (plusieurs milliers pour le bois). Au contraire, le rapport carbone/azote des micro-organismes est bas (6 à 16 chez *Aspergillus*, aux environs de 14 chez les bactéries). Ceci est en relation avec la composition de leurs parois et avec leur richesse en protéines enzymatiques (de l'ordre de 40 % de la matière sèche d'une bactérie).

Il en résulte que les synthèses microbiennes consomment beaucoup d'azote. Le carbone est minéralisé peu à peu et l'azote réorganisé. Le rapport carbone/azote de la litière tend donc à s'abaisser au cours de la décomposition jusqu'à 15 ou 30 suivant les écosystèmes. A partir de ce moment, les deux éléments sont minéralisés simultanément, l'ammonification et, le cas échéant, la nitrification débutent.

Il n'est pas nécessaire de souligner l'importance de ces deux événements pour la nutrition des arbres. Par contre, il faut rappeler que selon toutes les données actuelles, seule une petite fraction de l'azote total de la litière est minéralisée chaque année : moins de 10 % dont 3 à 40 % sont nitrifiés. En fait, on connaît très mal l'importance de la nitrification dans les sols forestiers. Suivant les uns, elle est inhibée dans les litières de conifères (Fenton, 1958 ; Ivarson et Sowden, 1959) alors que pour d'autres, elle est certainement possible. Il faut, en tout cas, se rappeler que c'est une fonction fragile, exigeant des conditions strictes d'aération, d'humidité, de pH et annulée par des substances, en général des polyphénols (Rice 1965), libérés dans la rhizosphère, par les mousses ou par les feuilles en décomposition.

L'azote de la litière est donc essentiellement de l'azote organique, parcourant sans doute un cycle de transformations annuelles incessantes au cours desquelles il passe sous des formes plus ou moins facilement métabolisables. C'est qu'une fraction toujours croissante de l'azote total appartient aux micro-organismes qui suivent un cycle incessant de biosynthèses et de lyses (Janel, 1978).

Si l'on dresse le bilan de l'azote, non plus en calculant son pourcentage dans la litière, mais sa masse en valeur absolue, on observe parfois des augmentations incomplètement expliquées. Elles peuvent être dues aux apports des pluvio-lessivats comme le pensait Bocock (1963), à des transferts à partir du sol par les mycéliums de certains champignons (Berg et Söderström, 1979) ou à la fixation d'azote moléculaire. Celle-ci est tantôt considérée comme négligeable, tantôt comme importante et, pour le moment, il vaut mieux ne pas prendre parti sur ce dernier point.

On dit souvent que les litières riches en azote se décomposent plus vite que les autres. C'est facile à comprendre : l'azote est souvent le facteur limitant l'activité biologique. Il est donc normal qu'une litière pauvre, sur un sol pauvre en réserves, provoque un ralentissement de la minéralisation et une accumulation d'humus brut. Pourtant la corrélation entre l'activité biologique et le rapport carbone/azote n'est pas toujours significative parce que, seuls, devraient être pris en compte le carbone et l'azote utilisables par les populations existant actuellement dans la litière. Nous retrouvons ici ce qui a été dit plus haut du blocage de l'azote par les composés phénoliques.

De plus, certains processus évolutifs importants sont réprimés par la richesse en azote, à la fois par une véritable répression enzymatique (cas de la décomposition de la lignine, Reid, 1979) et par suite de la stimulation des antagonismes microbiens.

Enfin, il ne faut pas oublier que, dans certains milieux, le facteur limitant peut n'être pas la teneur en azote, mais un autre paramètre climatique ou édaphique par exemple.

(1) Rappelons que le rapport carbone/azote est calculé à partir des teneurs en carbone organique total et en azote total.

AGENTS DE DÉCOMPOSITION DES LITIÈRES

C'est un exercice captivant que de se pencher sur une litière, la loupe à la main, pour y découvrir le microcosme qui s'y développe au rythme des saisons : mycéliums, vers, larves d'insectes, collemboles sauteurs, acariens paresseux, millepattes, cloportes, limnées à qui il faut ajouter les amibes et les milliards de bactéries invisibles. Depuis quelques temps, zoologistes et microbiologistes s'associent pour essayer de découvrir les lois, sans doute étonnamment précises, qui régissent ces sociétés complexes. Nous essaierons ici de décrire les principaux composants de ces cénozes et de dégager leurs rôles essentiels.

Champignons et bactéries

Autrefois, on estimait l'importance des micro-organismes par des numérations — qui apparaissent aujourd'hui bien illusoire ! — et les bactéries se classaient en tête. Il en est resté cette idée que les sols actifs ont des populations à prédominance bactérienne alors que les humus inactifs sont créés par les champignons. En fait, les mesures de biomasses et d'activité respiratoire, beaucoup plus fidèles, conduisent à des opinions plus nuancées (tableau 3). Les champignons ont des aptitudes colonisatrices supérieures à celles des bactéries : une hyphes en s'allongeant peut exercer des effets mécaniques dont un organisme unicellulaire est incapable. Combinés aux actions enzymatiques, ces effets mécaniques permettent aux champignons de perforer les parois cellulaires et d'être les premiers coloniseurs des débris végétaux frais. Ils ouvrent ainsi la voie

TABLEAU 3 **Activité et biomasse des champignons et des bactéries dans quelques sols**

Sol	Biomasse		Respiration (% du total)	
	Champignons	Bactéries	Champignons	Bactéries
Ranker pseudo-alpin (1) pH 3,9	5,6	2,6	80	20
Podzol alpin (1) pH 5,3	4,2	0,17	65	35
Lande à callune (1) pH 5,2	3,7	0,11	50	50
Chênaie à charme pH 4,2	—	—	80	20
Hêtraie Litière.....	—	—	70	30
pH 2,9 Humus	—	—	60	40
Sol brun acide (2)				
Epicéa : couche L	4,32	1,08	—	—
pH 3,8 : couche F	1,89	0,53	—	—
couche H	0,70	0,35	—	—
Chernozem cultivé (2) pH 7,2	0,63	0,27	—	—

(d'après Faegri et al., 1977 ; Anderson et Domsch, 1975 ; Parkinson et al., 1978).

(1) Biomasse en g de matière sèche pour 1 000 g de sol sec.

(2) Biomasse en g de carbone pour 1 000 g de produit sec.

aux bactéries. Grâce à leurs équipements enzymatiques puissants, ils dégradent les polymères pariétaux (cellulose, hémicellulose, lignine) en fournissant des fragments utilisables par les bactéries.

Leurs mycéliums sont des substrats potentiels, susceptibles d'alimenter les bactéries si elles réussissent à y pénétrer. Une acquisition récente et importante concerne le rôle de certaines amibes qui perforent les parois des hyphes, en sucent probablement le contenu et, en se détachant, laissent une porte ouverte pour les bactéries. Les arthropodes jouent un rôle semblable lorsqu'ils déchiquètent les mycéliums. Il semble que le caractère mycogène, comme on dit, des humus bruts pourrait s'expliquer par l'absence des systèmes fossoyeurs capables de dégrader les mycéliums.

Enfin, certains champignons dits fuligineux synthétisent des pigments noirs qui sont libérés plus ou moins rapidement et alimentent le pool des substances humiques en produits d'une remarquable stabilité.

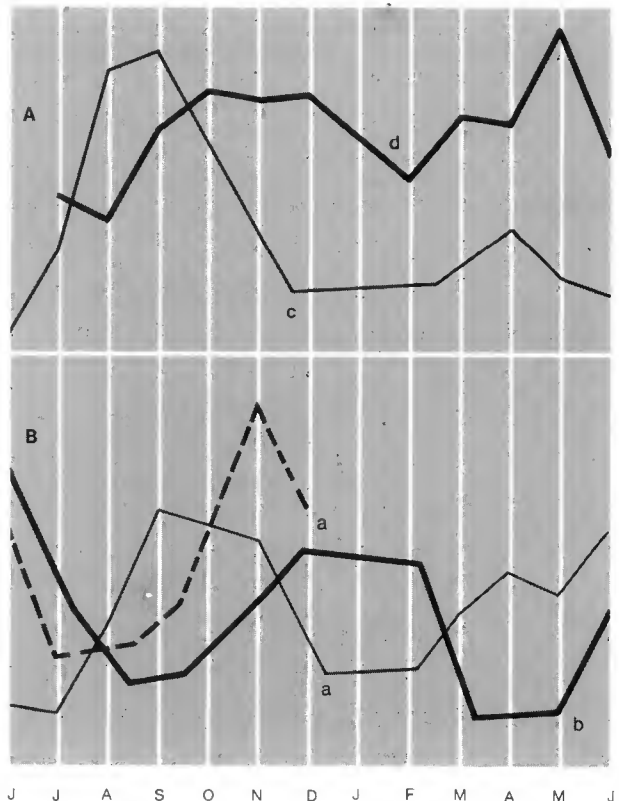
Le cycle des champignons

Si l'on mesure la longueur des mycéliums vivants dans les feuilles mortes ou les humus forestiers (ou ce qui revient un peu au même, si l'on mesure le taux de colonisation d'un tamis enfoui dans la litière), on voit que, dans les régions tempérées du moins, les champignons sont rares en été, très actifs à partir de l'automne et plus ou moins longtemps en hiver suivant les températures. Ils régressent parfois en avril-mai pour atteindre un deuxième pic en juin (figure 3).

Figure 3. FLUCTUATIONS SAISONNIÈRES DE L'ACTIVITÉ BIOLOGIQUE

- A. c : Bactéries dans un podzol sous pin sylvestre en Suède en 1975-76
(selon Clarholm et Rosswall, 1980).
- d : Acariens d'une hêtraie du Michigan en 1976-77
(selon Pherson et Beattie, 1979).
- B. a : Champignons comme en c, de juin 1975 à décembre 1976
(selon Soderström, 1979).
- b : Champignons dans une litière de hêtre sur sol brun acide en Lorraine, en 1975-76
(selon Min, 1977).

Aucune échelle n'est indiquée : les méthodes très différentes utilisées par les auteurs permettent seulement de reconnaître un cycle annuel avec deux pics, l'un en fin d'été (Suède) ou en automne-hiver (Lorraine), l'autre en mai-juin. Pour des températures un peu inférieures à 0 °C, l'activité des champignons reste notable. Les activités bactériennes et fongiques varient parallèlement. Elles ne s'excluent pas, elles se complètent.



Il faut retenir en particulier que l'activité des champignons — et sans doute aussi des bactéries — ne s'arrête en hiver que si le sol est gelé. Sous la neige, elle reste très appréciable.

D'autre part, il semble exister, au cours de l'année, une alternance entre les périodes d'activité bactérienne et fongique.

Les bactéries

Il ne faut pas sous-estimer leur importance : ce sont les principaux agents de la nitrification, bien que la nitrification hétérotrophe, œuvre des champignons, moins efficace mais moins sensible aux facteurs du milieu, soit peut-être importante en sol forestier.

Les bactéries comprennent les seuls fixateurs d'azote moléculaire (avec les algues bleues qui sont en réalité des bactéries), mais leur rôle dans le recyclage du carbone paraît subordonné. Il existe des bactéries (en y incluant les actinomycètes) qui dégradent la cellulose, les composés pectiques, ou les polymères aromatiques (lignine, substances humiques) mais, dans le milieu forestier au moins, elles paraissent plutôt relayer et compléter l'action des champignons. En tout cas, il faut à tout jamais renier l'idée que bactéries et champignons s'excluent mutuellement — sauf dans certains sites ponctuels d'antibiose — ; au contraire tous sont des décomposeurs, présents dans tous les sols et participant, chacun à sa place, au fonctionnement des chaînes trophiques.

La faune

Les animaux sont les partenaires des décomposeurs dans les chaînes trophiques et on ne peut pas comprendre l'évolution des litières sans les prendre en considération.

On se contentera ici de quelques indications concernant leurs rôles essentiels, en renvoyant le lecteur aux ouvrages généraux (Burges et Raw, 1967 ; Dickinson et Pugh, 1974 ; Edwards et Lofty, 1977 pour les vers de terre).

On peut grossièrement considérer deux catégories d'animaux. Les grandes formes, tels certains lombricides (*Lumbricus terrestris* par exemple), creusent des galeries dans lesquelles elles entraînent la litière pour l'ingérer ensuite et enfin la rejeter finement divisée et mélangée au sol. Dans les stations où elles sont présentes, les feuilles mortes disparaissent rapidement mais il restera



Photo 1. Un Collembole très commun dans les litières humides : *Tomocerus* sp. (gros env. 10 ×).

Photo F. MANGENOT

Photo 2. Un grand Enchytraeide (gros env. 7 ×). La région postérieure translucide laisse voir le contenu intestinal brun. Dès que ces grandes formes ne sont plus dans le milieu saturé et obscur où elles vivent, elles se livrent à des contorsions puissantes qui leur permettent de sauter en quelque sorte. Voir les déjections accumulées sur la feuille à gauche.

à savoir si cette disparition s'accompagne d'un recyclage important des éléments biogènes. Néanmoins, la fragmentation de la matière organique, son enrichissement en azote au cours du transit digestif sont des facteurs accélérant l'intervention des décomposeurs. Le nombre des lombricides au m² est très variable avec des maxima de l'ordre de 100 à 160 en forêt feuillue.

Tous les vers de terre n'ont pas la même signification. Leurs régimes alimentaires sont variés et leurs fonctions comme leur répartition diffèrent suivant les espèces. Il y a des lombricides qui ne creusent pas de galeries et ne mêlent pas matière organique et sol. C'est le cas par exemple de deux espèces vivant dans le mor (*Dendrobaena octaedra* et *Bimastos eisenii*).

Quant aux autres animaux, on peut dire, en simplifiant, qu'ils fragmentent la matière organique, l'ingèrent, en utilisent une fraction et rejettent le reste sous forme de déjections. Mais la diversité des régimes alimentaires est considérable : il y a les mangeurs de pollen, ceux qui digèrent les débris végétaux, ceux qui les absorbent mais se nourrissent seulement des micro-organismes qu'ils renferment, ceux qui érodent les feuilles en supprimant la barrière cuticulaire, ceux qui piquent les hyphes et en sucent le contenu, ceux qui les broient. Il y a enfin ceux qui ingèrent du sol, en même temps que les débris organiques et qui assurent ainsi le mélange des deux fractions, un peu comme les vers de terre, mais avec une efficacité très inférieure. Ces comportements divers peuvent se rencontrer chez des représentants d'un même groupe. Il y a des collemboles — petits insectes sans ailes et sauteurs (photo 1) — qui avalent de la terre, d'autres pas. Il y en a d'herbivores et d'autres sont mycophages. Il faut encore mentionner les enchytraeides (photo 2), minuscules vers translucides qui rampent sur des feuilles humides, en broutent la surface pour en digérer probablement la microflore puisque leur intestin postérieur serait aseptique ! (Reisinger, comm. pers.). Enfin, on a évoqué plus haut le rôle des amibes mycophages (Mangenot et Reisinger, 1977).

Je ne veux pas multiplier les exemples et ajouterai seulement que ces relations trophiques sont probablement spécifiques ; les mycophages n'attaquent pas n'importe quelle espèce de champignon. L'acarien étudié par Reisinger (1972) consommait de préférence les champignons à mycélium fuligineux. Le collembole de Parkinson et al. (1979) néglige le mycélium hyalin d'un basidiomycète et se nourrit d'un mycélium noir. Lorsque les deux champignons sont inoculés ensemble, le choix trophique de l'animal favorise le premier, aux dépens de celui qu'il consomme, même si son prélèvement reste très limité.



Ce qui précède, permet quelques conclusions générales :

— L'animal ingère des quantités importantes d'aliments mais n'en digère qu'une petite fraction. Son efficacité minéralisatrice est faible.

— L'animal fragmente la matière organique, ce qui favorise l'action des décomposeurs. Il la modifie dans sa composition et dans sa structure et en fait un substrat nouveau..

Il la débarrasse des micro-organismes qu'elle contenait et y fait apparaître des niches disponibles pour de nouveaux décomposeurs.

— Il influe aussi sur la composition des populations microbiennes par ses choix trophiques et par son rôle de vecteur de germes.

La faune est un facteur d'activité biologique, moins par ses actions chimiques directes que par son effet régulateur sur la microflore.

Réciproquement, la microflore détermine la composition et l'activité de la faune en lui fournissant des aliments spécifiques, en éliminant des substances répulsives ou, au contraire, en en produisant.

Le fonctionnement des chaînes trophiques est ainsi sous la dépendance de régulations multiples faisant intervenir les caractères du climat et du sol, la qualité des litières, les hasards de la dissémination des micro-organismes et les interactions de leurs constituants.

LES MÉCANISMES DE DÉCOMPOSITION

Je ne parlerai pas des mécanismes de dégradation des substances solubles, ni même de la décomposition de la cellulose ou des composés pectiques. Cela ne nous apprendrait rien d'essentiel.

Par contre, la dégradation de la lignine et des polymères bruns mérite qu'on s'y arrête un instant.

Tout forestier sait qu'il existe trois modalités principales de pourriture du bois : pourriture brune, pourriture molle et pourriture blanche. Dans les deux premières, les polysaccharides des parois sont décomposés préférentiellement. Dans la troisième, cellulose et lignine sont détruites en même temps, mais pas forcément à la même vitesse. La pourriture blanche est l'œuvre de champignons hyménomycètes : polypores, *stereums*, *peniophoras*, etc.

Pourtant, on connaît des organismes variés, champignons ou bactéries qui dégradent la lignine ^{14}C en donnant du $^{14}\text{CO}_2$. Ils ne réalisent pas pour autant la pourriture blanche qui, seule, semble-t-il est capable de cliver rapidement la molécule de lignine en fournissant des monomères aromatiques et une grande quantité de substances solubles. En l'absence de pourriture blanche, l'altération de la lignine conduit au contraire à des produits sombres, enrichis en azote (les soi-disant complexes lignine-protéine) alimentant le pool de l'humus.

Les feuilles sont aussi sujettes à des pourritures blanches qu'il est facile d'observer en automne au pied des carpophores des psalliotes, marasmes, collybies, clitocybes, pieds bleus et autres. (Photo 3). Elle est donc aussi l'œuvre d'hyménomycètes et se traduit aussi par une décoloration. Mais ici l'attaque de la lignine, si elle intervient, n'est plus le phénomène principal : les parois cellulaires des feuilles décolorées sont intactes et ce qui disparaît, ce sont les produits de brunissement (Reisinger et al., 1978). Nous cultivons depuis des années un collybie en lui fournissant comme seul aliment un extrait dialysé et brun de feuilles de hêtre. Comme celle du bois, la pourriture blanche des feuilles fournit une grande quantité de substances solubles et des monomères aromatiques et, en plus, elle mobilise l'azote des polymères bruns (Saito, 1957).

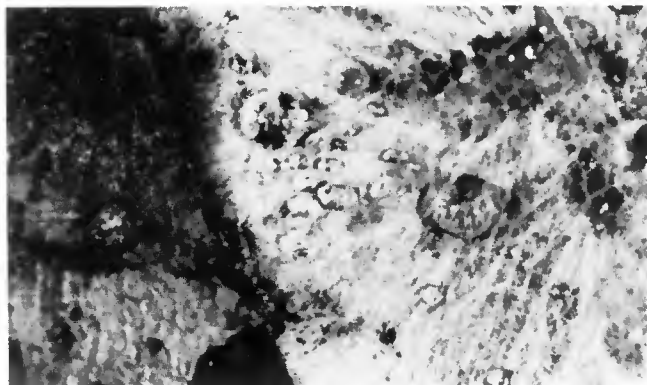


Photo 3. Mycélium de « pourriture blanche » en période de croissance active. A partir d'un réseau de fins cordonnets, les hyphes se développent en palmettes recouvertes de gouttelettes d'un exsudat ambré.

Photo F. TOUTAIN

La pourriture blanche permet la solubilisation complète des feuilles qui fondent en quelque sorte sur le sol mais elle influe aussi profondément sur la vie animale. Il arrive que les litières décolorées soient consommées préférentiellement mais on a aussi décrit des effets répulsifs (par exemple voir plus haut Parkinson et al., 1979).

On peut donc penser que la présence ou l'absence de pourriture blanche est un facteur important pour l'évolution des litières et nous retrouvons la vieille théorie de Falck depuis longtemps oubliée et qui attribuait la formation du mull à l'effet de la pourriture blanche. Nous n'entendons pas la ressusciter : il y a mull et mull comme on le verra plus loin. En fait, il y a des pourritures blanches dans tous les sols et même dans certaines tourbières, mais elles sont toujours discontinues et par plages (rarement très étendues). Les différences entre stations reposent plutôt sur la fréquence de ces plages et sur la durée d'action. Le tableau 4 donne quelques indications

TABLEAU 4 Fréquence et importance des pourritures blanches dans quelques sols forestiers français

(30 pièges de sciure ont été introduits au total dans chaque sol pendant 6 mois.

Le nombre des pièges présentant une décoloration est compté et les pertes de lignine déterminées.

Les essais ont porté sur 2 ou 3 années consécutives.)

Type de sol	pH	Végétation	Nombre de pièges décolorés (sur 30)	Pertes de lignine en %
Rendzine (Lorraine)	7,0	Hêtre, charme, Iierre	0	—
Rendzine (Languedoc)	7,1	Yeuse, Iierre	5	46
Sol brun less. à mull/calcaire	5,6	Chêne, hêtre, charme	5	33
Sols bruns lessivés à terra fusca	5,2	Hêtre, charme.	10	70
Sol podzolique	4,3	Epicéa.	15	66
Podzol humo-ferrugineux	3,8	Chêne.	5	66
Sol brun acide à mull	3,5	Hêtre.	5	75
	3,4	Pin silv.	5	66
	4,5	Hêtre.	30	66

sur la fréquence des pourritures blanches dans quelques sols forestiers français. Bien que concernant la sciure de hêtre, ses résultats sont en bon accord avec ce que l'on observe sur les feuilles.

Toutain (1974), étudiant deux hêtraies voisines sur grès, l'une à mull, l'autre à moder, montra qu'elles différaient l'une de l'autre par la fréquence des pourritures blanches.

Il serait donc intéressant de connaître les facteurs commandant leur apparition. D'après ce que je sais et qui confirme les idées de Latter (1977) l'humidité est un facteur important. Excessive, elle supprime la pourriture blanche et d'ailleurs la décoloration est un processus oxydatif exigeant la présence d'air. Insuffisante, elle empêche la croissance des champignons. Le phénomène est donc absent ou très limité dans la litière jeune soumise à des alternances d'humidité et de dessiccation, mais il est supprimé par l'hydromorphie. Dans nos régions, il débute en automne, là où la litière est suffisamment épaisse et, suivant les températures, se poursuit jusqu'au printemps, parfois même beaucoup plus tard suivant les stations et les conditions climatiques. Les feuilles qui ont échappé à la pourriture blanche, ou qui ne l'ont subie que partiellement, brunissent et le principal mécanisme de leur élimination paraît être la fragmentation par la taune qui les transforme en pelotes fécales (humus coprogène des moder).

CONCLUSION

La vitesse de décomposition des litières et la qualité de l'humus formé sont sous la dépendance des chaînes trophiques, elles-mêmes sous la dépendance des facteurs physiques et chimiques de l'environnement (climat, sol, végétation).

S'il existe quelque part, le long de la chaîne, un goulot d'étranglement, une autre voie, par définition moins efficace, assure le fonctionnement du système à un rythme plus lent.

Comme le rappelle Duchautour (1977), le mull est généralement lié à l'activité des vers de terre, le moder à celle des arthropodes et des enchytraeides, (photos 4, 5 et 6), le mor à une faune peu active. Tout ceci est facilement vérifiable, mais il faut aller plus loin. On ne peut se contenter d'expliquer l'évolution des litières et l'humification en parlant d'activités biologiques plus ou moins élevées. Le vrai problème est de savoir pourquoi celle-ci est intense ou réduite.

A la vérité, la réponse n'est pas simple. On a entrevu la complexité des interactions entre faune et microflore, entre végétation et biocénoses du sol. Les chaînes trophiques, depuis le producteur qui les alimente jusqu'à l'ultime décomposeur sont à leur tour régulées par les facteurs climatiques et édaphiques.

Une altération minime d'une des composantes du système aura pour effet de privilégier un certain type de chaîne trophique. Il en résulte une modification du produit final qui, à son tour, déclenche une nouvelle modification du système. C'est donc une séquence de réactions, si j'ose dire en chaîne, qui détermine le devenir de la litière et le type d'humus.

Une autre règle est que les chaînes trophiques ne s'excluent pas nécessairement et peuvent fonctionner simultanément. La nature du produit final dépend de la ventilation de la masse de litière entre chacune d'entre elles.

Il existe probablement un pouvoir tampon de l'écosystème. S'il est élevé, seule une modification importante se traduira par une altération du type d'humus. S'il est faible, le milieu fragile répondra à des variations légères.

Considérons par exemple la voie que j'appellerai numéro 1, celle basée sur les vers de terre et conduisant au mull. Les préférences des vers vont aux limons légers ou moyens, de pH élevé



Photo 4. *Enchytraeide grossi* (environ 5 x), sur une feuille de hêtre. Voir les pelotes fécales noires dans l'intestin de l'animal. Remarquer aussi les érosions de la cuticule foliaire, entre les nervures. (Les photos 1, 4, 5 et 6 ont été prises par l'auteur sur du matériel recueilli dans une chênaie mixte à Myrtille, en forêt d'Argonne. Le sol est un mull-moder riche en lombricides, preuve que les différentes voies de dégradation ne s'excluent pas.

Photos F. MANGENOT

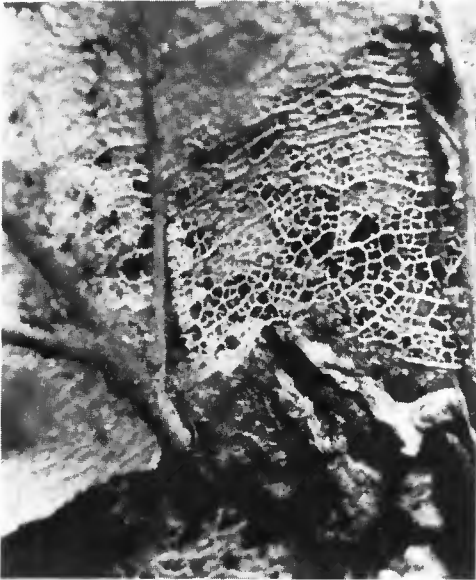


Photo 5. Les érosions visibles sur la photo 4 se poursuivent suivant des mécanismes que nous ne connaissons pas en détail, mais qui aboutissent à des dentelles semblables à celle-ci.



Photo 6. Les pelotes fécales de la mésofaune s'accumulent entre les feuilles, puis à la surface du sol pour donner le moder. C'est un lieu d'élection pour la formation des mycorhizes.

(au moins 5,0), bien drainés mais humides, aux litières riches en azote assimilable et pauvres en polyphénols (deux caractères qui sont, on l'a vu, partiellement liés). Dans des conditions optimales, 3 t de litière à l'hectare, soit la productivité moyenne annuelle, pourraient disparaître en trois mois. Si la température minimale d'activité des vers (environ + 5 °C) est atteinte assez tard, un flux important transite par la voie numéro 1. Si l'hiver est plus précoce, une fraction notable de la litière reste disponible pour d'autres chaînes, capables de fonctionner avant le retour du printemps et la reprise d'activité des vers. Tout autre facteur, réduisant le nombre et la durée d'action de ceux-ci aura un effet analogue. L'énrésinement diminue leur importance numérique mais sur un limon riche en bases et relativement chaud, les conséquences pourront être assez limitées pour ne pas entraîner de bouleversement important, au moins à brève échéance.

F. MANGENOT

Mais dans un milieu moins tamponné, les aiguilles s'accumuleront chaque année un peu plus, créant une litière acide et répulsive et entraînant à la longue la disparition des vers.

La litière qui a échappé à la voie numéro 1 est disponible pour une voie numéro 2 basée sur la pourriture blanche et qui à elle seule peut solubiliser la litière et engendrer un mull acide. Si les vers existent, elle prend leur relais en hiver et pourrait retarder leur retour en activité au printemps dans la mesure où les mycéliums actifs ont un effet de répulsion. Mais la disparition des champignons, plus ou moins précoce au printemps suivant les stations et les années, rendra les feuilles décolorées à nouveau disponibles pour la faune. Comme on l'a vu, la voie numéro 2 est possible partout mais elle est importante sur des sols sableux, un peu acides, légers où les vers ne trouvent pas des conditions optimales. La nature de la litière exerce aussi une influence mais que nous connaissons encore mal. La pourriture blanche est plus visible sur feuillus et en particulier sur hêtre que sur résineux, mais elle existe aussi sur aiguilles où elle peut atteindre une extension considérable.

Nous pouvons poursuivre le même raisonnement : les feuilles qui ont échappé aux voies précédentes ou chez qui elles se sont arrêtées prématurément passeront par une voie numéro 3 reposant sur l'intervention de moisissures, de bactéries et de petits animaux et conduisant au moder.

Si le froid hivernal retarde ou limite l'activité de la faune, si la litière est elle-même résistante, le sol pauvre en bases, en azote et en phosphore (ce qui stimule la mycorhization) on comprend que l'on puisse arriver à des types plus dégradés d'humus. Mais le même résultat pourrait être atteint en milieu saturé (formation de tourbe) ou sur roche-mère filtrante sous l'effet de l'éclaircissement qui augmente les synthèses aromatiques dans les feuilles et favorise la dessiccation ; cette dernière à son tour treine l'activité biologique et stabilise l'humus.

On comprend de même comment un humus inerte est réactivable par des interventions dont nous mesurons encore mal les limites d'efficacité. La fumure phosphatée stimule les basidiomycètes, aussi bien mycorhiziens que saprophytes (Garbaye et al., 1979) ; des fumures azotées et phosphatées élèvent l'activité biologique (Mai et Fiedler, 1978) et le labour parfois suffit à mobiliser un humus brut.

Ces exemples, très rapidement évoqués, nous ont permis de réfléchir sur les lois fondamentales, mais hélas en partie conjecturales, de l'humification.

Puisse cette réflexion trop brève et trop abstraite, inciter les forestiers à regarder avec plus d'attention les milieux qu'ils gèrent dans le concret et qu'ils ont le pouvoir de façonner pour le meilleur, mais aussi pour le pire.

F. MANGENOT

Professeur
Laboratoire de Botanique et Microbiologie

UNIVERSITÉ DE NANCY I
Case officielle n° 140
54037 NANCY CEDEX

BIBLIOGRAPHIE

- ANDRÉ (J.), GOURBIÈRE (F.), BARDIN (R.). — Lichens épiphytes et microfunges liés aux aiguilles dans une sapinière du Pilat (Massif Central). — *Oecologia plantarum*, vol. 10, 1975, pp. 13-23.
- BERG (B.), SÖDERSTRÖM (B.). — Fungal biomass and nitrogen in decomposing Scots Pine needle litter. — *Soil biology and biochemistry*, vol. 11, 1979, pp. 339-341.
- BOCOCK (K.L.). — Changes in the amount of nitrogen in decomposing leaf litter of sessile oak (*Quercus petraea*). — *Journal of ecology*, vol. 51, 1963, pp. 555-566.
- BRUCKERT (S.). — DOMMERGUES (Y.), WEINHARD (P.), BOYMOND (D.). — Effet-litière III. *Oecologia plantarum*, vol. 5, 1970, pp. 137-146.
- BRUCKERT (S.), TOUTAIN (F.), TCHICAYA (J.), JACQUIN (F.). — Influence des pluviollessivats de hêtre et de pin sylvestre sur les processus d'humification. — *Oecologia plantarum*, vol. 6, 1971, pp. 329-339.
- BURGES (A.), RAW (F.). — Soil Biology. — London, Academic Press, 1967, 532 p.
- DICKINSON (C.H.), PUGH (G.J.F.). — Biology of plant litter decomposition. — London, Academic Press, 1974.
- DOMMERGUES (Y.). — Interactions sans caractère symbiotique entre la végétation et la microflore du sol : l'effet-litière. — In P. PESSON. — La vie dans les sols, Paris, Gauthier-Villars, 1971, pp. 423-471.
- DUCHAUFOUR (P.). — Pédologie. I. Pédogenèse et classification. — Paris, Masson, 1977, 477 p.
- EDWARDS (C.A.), LOFTY (J.R.). — Biology of earthworms. — London, Chapman and Hall, 2nd edition, 1977, 333 p.
- FENTON (R.T.). — A laboratory study of nitrogen mobilization during litter decomposition. — *Plant and Soil* : vol. 9, 1958, pp. 202-214.
- GADGIL (R.L.) GADGIL (P.D.). — Mycorrhiza and litter decomposition. — *Nature*, 233, 1971, p. 133.
- GARBAYE (J.), KABRE (A.), LE TACON (F.), MOUSAIN (D.), PIOU (D.). — Fertilisation minérale et fructification des champignons supérieurs en hêtraie. — *Annales des Sciences forestières*, vol. 36, 1979, pp. 151-164.
- IVARSON (K.C.), SOWDEN (F.J.). — Decomposition of forest litters I. *Plant and Soil*, vol. 11, 1959, pp. 237-248.
- JANEL (P.). — Étude saisonnière des formes d'azote organique dans trois types d'humus sous hêtraie, moder, mull acide, mull calcaire. — Thèse Dr. Sp., Université de Nancy I, 1978, 63 p.
- KILBERTUS (G.). — Étude écologique de la strate muscinale dans une pinède sur calcaire lusitanien en Lorraine. — Thèse de doctorat d'État, Université de Nancy I, 1970, 152 p.
- LATTER (P.M.). — Decomposition of a moorland litter, in relation to *Marasmius androsaceus* and soil fauna. — *Pedobiologia*, vol. 17, 1977, pp. 418-427.
- LEMEE (G.). — Recherches sur les écosystèmes des réserves biologiques de la Forêt de Fontainebleau. IV. *Oecologia plantarum*, vol. 9, 1974, pp. 187-200.
- MAI (H.), FIEDLER (H.J.). — Mikrobiologische und chemische Untersuchungen zur Melioration von Fichtenrohhumus auf phosphorarmen Mittelgebirgsstandorten. — *Zentralblatt für Bakteriologie*, II. Abteilung, 133, 1978, pp. 17-33.
- MANGENOT (F.), REISINGER (O.). — Les mécanismes d'altération des champignons phytopathogènes dans le sol. Étude ultrastructurale. — Travaux dédiés à G. Viennot-Bourgin, S.F.P. Paris, 1977, pp. 199-214.
- PARKINSON (D.), VISSER (S.), WHITTAKER (J.B.). — Effects of Collembolan grazing on fungal colonization of leaf litter. *Soil biology and biochemistry*, vol. 11, 1979, pp. 529-535.
- PESSON (P.). — Actualités d'Écologie forestière. — Paris, Gauthier-Villars, 1980, 517 p.
- REID (I.D.). — The influence of nutrient balance on lignin degradation by the white-rot fungus *Phanerochaete chrysosporium*. — *Canadian Journal of Botany*, 57, 1979, pp. 2050-2058.
- REISINGER (O.). — Contribution à l'étude ultrastructurale de l'appareil sporifère chez quelques hyphomycètes à paroi mélanisée. — Thèse de doctorat d'État, Université de Nancy I, 1972, 192 p.
- REISINGER (O.), TOUTAIN (F.), MANGENOT (F.), ARNOULD (M.F.). — Étude ultrastructurale des processus de biodégradation I. Pourriture blanche des feuilles de hêtre. — *Canadian Journal of Microbiology* 24, 1978, pp. 725-733.
- RICE (E.L.). — Inhibition of nitrogen fixing and nitrifying bacteria by seed plants II. *Physiologia Plantarum*, vol. 18, 1965, pp. 255-268.
- SAITO (T.). — Chemical changes in beech litter under microbiological decomposition. — *Ecological Review*, 14, 1957, pp. 209-216.
- SY (C.). — Influence de quelques matières organiques sur la mycorhization de l'épicéa et la croissance de deux champignons mycorhiziens. Thèse Dr. Ing. Université de Nancy I, 1979, 102 p.
- TOUTAIN (F.). — Étude écologique de l'humification dans les hêtraies acidiphiles. — Thèse de doctorat d'État, Université de Nancy I. 1977 122 p.
- TREMOLIÈRES (M.). — De quelques effets hydrobiologiques de la genèse des phytomélanines (allomélanines) dans les macérats aqueux de feuilles d'automne d'arbres forestiers. Thèse Dr. Spec., Université L. Pasteur, Strasbourg, 1979, 206 p.