



HAL
open science

**MODALITÉS DE LA CICATRISATION DES
ÉCOSYSTÈMES MÉDITERRANÉENS APRÈS
INCENDIE : CAS DE CERTAINS ARTHROPODES
DU SOL 2. Les Myriapodes édaphiques**

Lydia Saulnier, Françoise Athias-Binche

► **To cite this version:**

Lydia Saulnier, Françoise Athias-Binche. MODALITÉS DE LA CICATRISATION DES ÉCOSYSTÈMES MÉDITERRANÉENS APRÈS INCENDIE : CAS DE CERTAINS ARTHROPODES DU SOL 2. Les Myriapodes édaphiques. Vie et Milieu / Life & Environment, 1986, pp.191-204. hal-03024006

HAL Id: hal-03024006

<https://hal.sorbonne-universite.fr/hal-03024006v1>

Submitted on 25 Nov 2020

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.

MODALITÉS DE LA CICATRISATION DES ÉCOSYSTÈMES MÉDITERRANÉENS APRÈS INCENDIE : CAS DE CERTAINS ARTHROPODES DU SOL

2. Les Myriapodes édaphiques

*Regeneration patterns of Mediterranean ecosystems after fire :
the case of some soil Arthropods. 2. Myriapoda*

Lydia SAULNIER, Françoise ATHIAS-BINCHE

ENITA, F. 21800 Quetigny
Laboratoire Arago, F. 66650 Banyuls-sur-Mer

MYRIAPODES
ABONDANCES
BIOMASSES
IMPACT DE FEU

RÉSUMÉ. — En subéraie témoin non brûlée, l'abondance des Myriapodes édaphiques atteint 230 individus/m², chiffre comparable à ceux d'autres forêts d'Europe, mais avec 625 g/m³, la biomasse est faible, ce qui est dû à l'abondance des petites formes (Pénicillates, Lithobies). En zone brûlée, l'abondance est 5 fois moindre qu'en zone témoin et la biomasse 10 fois moindre. Ce sont en effet les décomposeurs litiérociles de grandes dimensions qui sont le plus affectés par le feu, les Diplopodes en particulier. Chez les Chilopodes, seuls survivent les Géophiles, prédateurs de forme allongée et capables de s'enfouir dans le sol. Les Symphytes, formes humicoles adaptées aux sols pauvres, sont très peu sensibles aux conséquences du feu. Le rapport Diplopodes/Chilopodes (décomposeurs/prédateurs) tombe de 4,2 en zone témoin à 1,6 en zone brûlée pour les effectifs, et de 2,8 à 0,008 pour les biomasses, ce qui traduit un fort déséquilibre au détriment des décomposeurs, phénomène qui signale une baisse des potentialités d'humidification de la matière organique dans les sols brûlés. La diversité spécifique diminue par surdominance des humicoles et disparition des litiérociles. Un an après le feu, le peuplement est encore très altéré; sa restauration dépendra de la vitesse de reconstitution de la litière.

MYRIAPODA
ABUNDANCES
BIOMASS
FIRE EFFECTS

ABSTRACT. — In the unburnt control plot of the cork-oak forest, the abundance of soil Myriapoda reaches 230 ind./m²; this number is comparable to data obtained in some other european forests, but the biomass is weak, with 625 g/m², because of the abundance of small species (Penicillata, Lithobiomorpha). In the burnt plot, abundance is 5 times lower than in the control plot, and the biomass 10 times lower. In fact, the larger decomposers inhabiting the litter layer are the most affected by fire, particularly the Millipedes. Among the Centipedes, only the Geophilomorpha survive because these thin and elongated predators are able to colonize the deeper layers of the soil. The Symphyla, a euedaphic group adapted to poor soils, are the least sensitive to fire effects. The ratio Diplopoda/Chilopoda (decomposers/predators) decreases from 4.2 in the control plot to 1.6 in the burnt plot for the abundances, and from 2.8 to 0.008 for the biomasses. Such ratio points out a strongly unbalanced situation to the detriment of the decomposers, this phenomenon expresses a loss of the possibilities of organic matter decomposition in burnt soils. Specific diversity decreases in relation with over-dominance of euedaphic groups and disappearance of litiérocilous species. One year after the fire, the myriapode community is still strongly modified and its reconstitution will depend mainly on the speed of the reconstitution of the litter layer.

1. INTRODUCTION, INTÉRÊT DE L'ÉTUDE DES MYRIAPODES ÉDAPHIQUES

La présente note constitue la seconde partie d'un travail consacré à l'étude de l'influence des incendies de forêt sur les Arthropodes du sol en région méditerranéenne.

L'échantillonnage quantitatif de la faune a eu lieu pendant l'année qui a suivi un incendie survenu dans la subéraie de Valmy (Pyrénées-Orientales). Les stations d'étude, les facteurs du milieu et les buts de ce travail sont décrits en détail dans la première partie de ce travail (Athias-Binche & Saulnier, 1986).

Les Myriapodes constituent un matériel intéressant pour une étude d'écologie quantitative. Ce sont des animaux de grandes dimensions, dont la longueur dépasse le mm, alors que beaucoup d'Arthropodes du sol, comme les Collemboles ou les Acariens, ne dépassent pas 1 mm de long. Leur identification est ainsi facilitée; mais aussi, comme leur biomasse est importante du fait de leurs dimensions, toute variation de leur effectif se traduit par des modifications importantes de la biomasse endogée. De plus ce sont des organismes qui se situent à divers niveaux des réseaux trophiques du sol : les Chilopodes sont des prédateurs, les Diplopedes sont des décomposeurs et géophages, les Symphyles et les Pauropodes sont détritiphages et phytophages. De ce fait, il est possible de mieux situer l'impact des conséquences du feu sur les réseaux d'échanges dans le sol. Plusieurs études écologiques ont pu montrer que la structure des peuplements de Myriapodes est un bon indicateur des types et de l'activité biologique des sols (Bachelier, 1978).

D'autre part, un autre intérêt de cette étude est de contribuer à la connaissance de l'importance quantitative des Myriapodes dans les sols méditerranéens, sujet qui n'avait jamais été abordé jusqu'à présent.

2. LES MYRIAPODES

Les Myriapodes forment une classe très hétérogène à l'intérieur de l'embranchement des Arthropodes. Elle est composée de quatre ordres que certains auteurs appellent parfois des classes et qui sont : les Chilopodes, les Diplopedes, les Symphyles, les Pauropodes.

Les Chilopodes

Les Chilopodes, prédateurs pour la plupart, sont caractérisés par la transformation de leur première paire de pattes ambulatoires en forcipules venimeuses qu'ils utilisent pour capturer leurs proies.

Leurs orifices génitaux sont situés à l'arrière du corps, ce qui les fait appeler Opisthognéates par opposition aux autres Myriapodes, tous Prognéates. A l'intérieur de cet ordre on distingue :

- les Scutigéromorphes qu'on ne rencontre jamais dans le sol mais qui fréquentent beaucoup les habitations;
- les Scolopendromorphes dont une famille, les Cryptopsidae, se rencontre dans le sol;
- les Géophilomorphes;
- les Lithobiomorphes qui fréquentent presque exclusivement le sol.

Les Diplopedes

Ces animaux sont caractérisés par le fait que leurs segments sont fusionnés 2 par 2 formant un seul anneau qui porte 2 paires de pattes. Ce sont en grande majorité des décomposeurs.

Ils possèdent comme système de défense des substances toxiques qu'ils émettent par des pores répugnatoires.

• Les Pénicillates ou Psélaphognathes (ou Polyxénides) sont considérés comme un groupe à part. Il existe 2 espèces en France. Ils sont de taille réduite (1 à 5 mm de long) et se reconnaissent facilement par leur corps couvert de faisceaux de poils. Leurs téguments sont mous. Le reste de la classe constitue les Chilognathes qui ont tous un tégument dur, imprégné de calcaire. On y trouve :

- Les Glomérédés que l'on peut confondre facilement avec des Cloportes (Crustacés Isopodes) car ils ont la faculté de s'enrouler en boule sur eux-mêmes.
- Les Polydesmides qui ont des expansions latérales à chaque anneau.
- Les Iulides au corps cylindrique assez long et à la tête aussi large que les anneaux.
- Les Blaniulides au corps plus fin.

On trouve aussi :

- Les Craspédosomides
- Les Polyzonides.

Les Symphyles

Ces petits animaux (inférieurs à 2 mm de longueur), détritiphages et phytophages se rencontrent dans la plupart des sols et y sont, en général, plus abondants que les autres Myriapodes.

Les Pauropodes

Les Pauropodes sont très petits, en général moins d'un millimètre, et se reconnaissent à leurs antennes bifides.

3. MÉTHODES D'ÉTUDE

3.1. Échantillonnage

Des prélèvements de litière et de sol sont réalisés tous les 15 jours sur une surface standard de 360 cm² dans les 2 parcelles étudiées. L'emplacement des relevés est choisi au hasard et les caractéristiques du biotope sont notées : épaisseur et composition de la litière, humidité du sol, couleur, présence de cendres ou de repousses, etc. La litière, lorsqu'elle existe, est prélevée à part; elle est ensuite pesée à sec après extraction de la faune. 147 échantillons ont été réalisés en subéraie brûlée et 84 en parcelle témoin; le nombre de prélèvements est plus élevé en zone brûlée parce que la faune y étant moins abondante, la taille de l'échantillon doit être augmentée (voir nota).

Les animaux sont extraits par la méthode classique des entonnoirs de Berlese-Tullgren, puis triés et identifiés sous la loupe binoculaire. Tous les Myriapodes sont mesurés afin d'en déterminer ultérieurement la biomasse. Le matériel est conservé en alcool à 75 % à 1 % de glycérine.

Parallèlement à l'échantillonnage quantitatif, des extractions d'animaux vivants sont également réalisées, les animaux sont ensuite pesés, puis sacrifiés en alcool et enfin mesurés. Des relations taille/poids permettent enfin d'estimer le poids frais des animaux récoltés lors du programme quantitatif.

Nota : il existe plusieurs méthodes de prélèvement et d'extraction des Arthropodes du sol; la technique du Berlese est la plus efficace pour des relevés quantitatifs. La méthode des pots-piège enterrés dans le sol où la chasse à vue ne permettent de récolter que les animaux les plus gros et les données ne peuvent être traitées quantitativement.

Les chiffres de 4 échantillons en zone témoin et 8 relevés en zone brûlée ont été déterminés par la méthode de Healy (1962); on a $n = st^2/x$, avec n , le nombre minimal d'échantillons calculé d'après la formule où s est l'écart-type des données normalisées, x , le nombre moyen d'individus par relevé et t , le coefficient de Student au seuil de 5 %.

3.2. Calcul de la biomasse

Outre l'abondance, la biomasse est un des critères de richesse du milieu. La biomasse est estimée indirectement en étudiant les relations taille-poids.

Mesures

La longueur et la largeur des animaux sont mesurées en utilisant une loupe binoculaire munie d'une chambre claire.

Pour les Pénicillates, les anneaux sont décomptés, telson non compris. Pour les Iulides, les animaux sont regroupés en 3 classes d'âges (chez ce groupe de Myriapodes, le nombre de segments n'est pas fixe selon les espèces (Sahli, 1969) et chez les jeunes, les

derniers segments sont emboîtés les uns dans les autres et peu distincts). Le décompte du nombre de pattes permet de reconnaître les immatures des adultes et subadultes chez les Symphyles et les Lithobies. Pour les Chilopodes, la mesure de la longueur du corps est moins fiable que celle de la longueur ou de la largeur de la capsule céphalique (propriété télescopique du corps). Ce biais est compensé en mesurant également la largeur du corps au 6^e anneau.

Le trait de crayon a une épaisseur de 0,5 mm; selon l'objectif utilisé, la précision de la mesure varie de 10 à 70 µm. Les mesures sont donc valables à 0,01 mm près.

Pesées directes

Pour récolter des animaux vivants, on utilise des piluliers à fond de plâtre humidifié et noirci au noir animal (qui a pour effet d'empêcher les moisissures).

Les animaux sont triés sous la loupe puis anesthésiés à l'acétate d'éthyle, et pesés. Ils sont ensuite transférés en alcool puis mesurés comme précédemment. Pour la pesée, on utilise une électrobalance CAHN 21 sensible au µg. On peut ainsi obtenir une courbe taille-poids pour chaque taxon. Au total, 139 individus ont été ainsi pesés et mesurés.

On a procédé à plusieurs essais de corrélation taille-poids en utilisant comme taille soit la longueur soit la largeur du corps avec les données soit brutes, soit transformées en logarithme népérien. On retient l'équation de régression pour les coefficients de corrélation correspondants les plus significatifs. On utilise la formule générale de Bravais-Pearson

$$\text{avec } r = \frac{\sum (x - \bar{x})(y - \bar{y})}{n\sigma_x\sigma_y}$$

avec \bar{x} : moyenne des x , variable indépendante (taille), \bar{y} : moyenne des y , variable dépendante (poids) et x , y les écarts-types correspondants et n le nombre de couples de données (x , y).

On en déduit l'équation de régression $y = ax + b$ avec $a = r \frac{\sigma_x}{\sigma_y}$ et b l'interception de la droite avec l'axe des y .

La signification de r est lue sur une table. Les résultats sont répertoriés au Tableau I.

Chez les Lithobies seuls les stades épimorphiques sont pris en compte. La biomasse des stades anamorphiques est évaluée par extrapolation des droites obtenues avec les différentes espèces.

Pour *L. lucidus* on peut transformer l'équation logarithmique en équation exponentielle de la forme $P = e^{1,307 L^{1,241}}$.

Pour *P. lagurus*, beaucoup plus rare, on suppose une biomasse identique pour une même taille.

Pour *C. punctatus* l'équation transformée devient : $P = e^{-7,06 L^{1,387}}$.

Pour *L. remyi* l'équation devient $P = e^{-9,413L^{2,592}}$.

Pour les groupes rares, le nombre de couples de données étant très faible, on a procédé à des extrapolations par groupe de taille en comparant avec des groupes connus de dimensions similaires. Enfin, pour les Symphyles et les Pauropodes, animaux de petite taille, donc de faible variabilité, on utilise les poids moyens estimés par Athias-Binche (1982) soit 330 µg pour les Symphyles et 300 µg pour les Pauropodes.

D'après les erreurs expérimentales sur les mesures on peut estimer que la biomasse est précise à 0,1 mg près.

Tabl. I. — Equation de régression taille/poids chez les principaux Myriapodes de Valmy. N : nombre de couples de valeurs, r : coefficient de corrélation, S : seuils de signification de corrélation 99,9 % (+++), 99 % (+ +), de 95 % (+) et corrélation non significative (NS), L : longueur, l : largeur, B : variables brutes, ln : log népérien des variables.

Size/mass regression equation of the main Myriapoda in the Valmy forest. N : number of the coupled data, r : correlation coefficient, S : probability levels of 99,9 % (+++), 99 % (+ +), 95 % (+) and non significant values of r (NS), L : data, Ln : natural log. of the data.

Espèce	N	r	s	Equation	Variabiles
<i>L. dubosqui</i>	5	0,913	+	$P = 0,01$ L-2,3042	B
<i>L. dub. exarmatus</i>	5	0,83	NS	-----	---
<i>L. calcaratus</i>	7	0,84	+	$P = 0,01$ L-3,0291	B
Geophiles	5	0,717	NS	-----	---
<i>L. lucidus</i>	33	0,787	+++	$P = 1,241$ L-1,3066	ln
<i>C. punctatus</i>	29	0,871	+++	$P = 1,387$ L-7,0598	Ln
<i>L. remyi</i>	46	0,865	+++	$P = 2,592$ l-9,4129	Ln

4. RÉSULTATS

4.1. Composition taxonomique

La détermination des espèces de Myriapodes demande souvent des observations morphologiques très précises et reste du domaine des spécialistes. C'est pourquoi, l'identification des espèces n'a été effectuée que pour certains groupes en utilisant les ouvrages de Brolemann (1930, 1935) et Demange (1981).

D'autre part, nous devons à l'amabilité de M.A. Marques la détermination des Lithobies et à celle de M.F. Sahli la détermination des Iulomorphes.

Remarques :

— Certains taxons sont occasionnels : *Lithobius tricuspis*, *Cryptops parisi cristata*, *Polyxenus lagurus*, *Blianiulus orientalis*, Glomerides et Pauropodes.

— La détermination des Lithobies n'est possible que chez les individus adultes et subadultes (possédant 15 paires de pattes); les stades juvéniles sont donc groupés et notés *Lithobius spp.*

— Les Géophiles n'ont pas été déterminés; cependant, le décompte des paires de pattes laisse apparaître 4 séries dominantes : 37, 38, 55 et 69 paires de pattes. On aurait donc en présence au moins 2 espèces différentes; en effet, le nombre de pattes chez les Géophiles est plus élevé chez les femelles que chez les mâles et il varie peu au sein d'une même espèce. Cette variation, lorsqu'elle existe dépend essentiellement de l'environnement (Eason, 1979).

— En ce qui concerne les Pénicillates, les 2 espèces présentes en France ont été récoltées. *Lophoproctus lucidus* est considéré comme aveugle et dépigmenté (Demange, 1981). Or, l'observation de spécimens vivants montre la présence de pigments orangés (taches oculaires) qui semblent solubles en alcool. La diagnose de cette espèce doit donc être précisée. *Polyxenus lagurus* apparaît ponctuellement à partir de janvier 1983.

— Les Glomérides sont très rares pendant l'année d'échantillonnage; toutefois, on observe régulièrement des juvéniles dans les derniers prélèvements (juin, juillet 1983) en parcelle témoin.

LISTE DES MYRIAPODES RÉCOLTÉS À VALMY

Classe Chilipoda

Ordre Geophilomorpha

— Géophiles spp.

Ordre Lithobiomorpha

• Fam. Lithobiidae

— *Lithobius calcaratus* Koch, 1844. Commun partout (Demange, 1981).

— *Lithobius dubosqui* Brolemann, 1896. Toute la France, ne dépasse pas l'est du Rhin et les Alpes. Littoral méditerranéen, galeries souterraines aux environs de Paris, grottes du sud (*ibid.*).

— *Lithobius dubosqui exarmatus* Brolemann, 1926. Petite forme des Pyrénées-Orientales et des Alpes de Haute-Provence (*ibid.*).

— *Lithobius tricuspis* Meinert, 1832. Très commun en France, notamment en forêt (*ibid.*).

— *Lithobius spp.* : juvéniles non déterminables. (on notera l'absence de *Lithobius forficatus*, espèce très commune en Europe).

Ordre Scolopendromorpha

• Fam. Cryptopsidae

— *Cryptops parisi cristata* Ribaut 1925. Est, Clermont-Ferrand, Banyuls (Demange, 1981), ré-

colté par Geoffroy (1979) à Foljuif (Seine-et-Marne). Occasionnel à Valmy.

Classe Diplopoda

Sous-classe Penicillata

— *Polyxenus lagurus* (L. 1758). D'après Demange (1981), sous les écorces de platane, humus, mousses, vaste répartition, occasionnel à Valmy.

— *Lophoproctus lucidus* Chalande, 1888. Sud de la France, habitat plus humide que l'espèce précédente selon Demange, semble en fait commun dans beaucoup de sols.

Sous-classe Chilognatha

Sous-ordre Iulida

● Fam. Iulidae

— *Leptoiulus remyi* Schubart 1962. Uniquement signalé des Pyrénées-Orientales.

— *Cylindroiulus punctatus* (Leach, 1817). Région pyrénéenne, y compris les Pyrénées-Orientales (Demange). Récolté par Geoffroy à Foljuif.

● Fam. Blaniulidae

— *Blaniulus orientalis* Brolemann 1921. Uniquement cité des Pyrénées-Orientales (Demange), occasionnel à Valmy.

Classe Symphyla

— Symphyles spp.

Classe Pauropoda

— Pauropodes spp.

4.2. Moyennes annuelles

On compte 230 Myriapodes par m² en subéraie témoin (Tabl. II). La densité des Chilopodes et des Diplopodes est comparable à celle des sols forestiers d'Europe (Tabl. III). En revanche, avec 625 g/m², la biomasse qui est observée à Valmy est bien inférieure à celle qui est observée dans les sols forestiers tempérés (Tabl. III). La subéraie de Valmy se caractérise en effet par des espèces de petites dimensions; les Pénicillates qui dominent le peuplement sont en fait de petites formes et les deux Lithobies les plus abondants sont des espèces de petites dimensions.

En parcelle brûlée, l'abondance des Myriapodes est 5 fois moindre qu'en zone témoin, et surtout, la biomasse y est 10 fois moins élevée (Tabl. II). Ce sont donc les animaux des plus grandes tailles qui sont le plus affectés par les conséquences du feu.

Tabl. II. — Abondances et biomasses annuelles moyennes des Myriapodes en subéraie non brûlée (SNB) en sol brûlé (SB). N : nombre d'individus/m², N % : pourcentage des effectifs, B : biomasses (mg/m²), B % : pourcentage des biomasses, ΔN et ΔB : Pourcentage des pertes respectivement pour les effectifs et les biomasses.

Annual average abundances and biomasses of the Myriapoda in unburnt cork-oal plot (SNB) and in burnt soil (SB). N : number of individual/m², N % : percentage of the abundances, B : biomasses (mg/m²), B % : percentage of the biomasses, N and B : percentages of the losses in burnt plot resp. for abundances and biomasses.

Taxon	SNB				SB				N	B
	N	N%	B	B%	N	N%	B	B%		
1. <i>C. punctatus</i>	38.3	16.3	361.7	57.8	0.1	0.3	0.4	0.7	-99.1	-99.7
2. <i>L. remyi</i>	19.7	8.4	57.1	9.1	0.1	0.3	0.2	3.7	-99.3	-99.3
3. <i>B. orientalis</i>	1.4	0.6	1.9	0.3	0.8	1.7	1.2	2.2	-38.6	-22.5
Total Iules	59.5	25.0	420.7	67.2	1.1	2.4	1.8	3.4	-96.1	-99.1
4. Glomérades	7.7	3.3	29.5	4.7	0	0	0	0	-100	-100
5. <i>L. lucidus</i>	95.6	40.8	11.8	1.8	16.3	33.8	1.9	3.6	-70.7	-72.2
6. <i>P. lagurus</i>	0.3	0.1	0.01	+	2.1	4.3	0.4	0.7	+70	+95.1
Total Penicillates	96.7	41.3	11.8	1.9	18.4	38.1	2.3	4.3	-67.9	-67.3
Total Diplopodes	163.9	70.0	461.9	73.8	19.6	40.5	4.1	7.7	-78.6	-98.2
7. <i>L. calcaratus</i>	3.7	1.6	23.8	3.8	1.2	2.6	6.4	12.1	-49.6	-57.6
8. <i>L. dubosqui</i>	5.9	2.5	33.9	5.4	1.1	2.4	3.5	6.6	-67.1	-81.2
9. <i>L. dub. exarmatus</i>	2.3	9	5.9	9.4	0.5	1.2	0.9	1.7	-59.8	-81.2
10. <i>L. tricuspis</i>	2.3	1.0	18.8	3.0	0	0	0	0	-100	-100
11. <i>Lithobius</i> spp.	13.5	5.8	33.2	5.3	1.8	3.8	1.6	3.0	-76.1	-80.6
Total Lithobies	27.9	11.9	115.6	18.4	4.8	10.0	12.4	23.4	-70.4	-80.6
12. Géophiles	8.5	3.6	44.8	7.1	7.3	15.2	35.1	66.3	- 7.5	-12.1
13. <i>Cryptops</i> spp.	1.8	0.7	0.7	0.1	0	0	0	0	-100	-100
Total Chilopodes	38.3	16.3	161.1	25.7	12.2	25.2	47.5	89.8	-51.6	-54.4
14. Symphyles	18.0	7.7	1.5	0.2	10.8	22.2	0.7	1.3	-25.1	-36.3
15. Pauropodes	13.6	5.8	1.1	0.1	5.8	11.9	0.6	1.1	-40.3	-29.4
Total Myriapodes	233.9	100	625.6	100	48.4	100	52.9	100	-65.6	-84.4

Les pourcentages des différences des effectifs et des biomasses permettent de quantifier les comparaisons entre les 2 parcelles. Soit $\Delta F = 100 \cdot (SB - SNB)/(SB + SNB)$, avec SB et SNB respectivement les effectifs ou les biomasses en subéraie brûlée et en subéraie non brûlée. Cette différence ΔF atteint - 65 % pour les effectifs et - 84 % pour les biomasses (Tabl. II).

Diplopodes

Avec 164 individus/m², la densité des Diplopodes est relativement élevée comparée aux chiffres observés dans les autres écosystèmes forestiers (Tabl. III). De fait, cet excès est redevable aux Pénicillates, qui sont des formes qui n'excèdent pas 1,5 mm, et qui paraissent rares dans les sols forestiers tempérés (Geoffroy, 1979). Ces petits Myriapodes semblent relativement plus abondants dans les sols pauvres à faible turn-over de matière organique. Dans la hêtraie de la Massane, située à une altitude moyenne de 600 m et à environ 5 km à vol d'oiseau de Valmy, on ne compte que 7 Polyxénides/m² en mull acide alors que dans un ranker de pente à très faible activité biologique, les densités atteignent 81 individus/m² (Athias-Binche, 1983), soit une valeur très

Tabl. III. — Abondances (N) et biomasses (B) moyennes des Diplopodes et des Chilopodes dans divers écosystèmes forestiers tempérés. N % et B %, respectivement pourcentage des effectifs et des biomasses.

Average abundances (N) and biomasses (B) of Diplopoda and Chilopoda in some temperate forest ecosystems.

Type de forêt	Pays	Diplopodes				Chilopodes				Myriapodes		Auteurs
		N	N%	B	B%	N	N%	B	B%	N	B	
Hêtre	DK	68	51.1	1182	32.8	65	48.9	2419	67.1	133	3601	Bornebush (1930)
Hêtre	NL	187	70.0	800		80	30.0			267		Van der Drift (1951)
Chêne	DK	40	26.6	610	11.5	11073	3.4	4695	88.5	150	5305	Bornebush (1930)
Chêne/Noisetier	URSS	76	73.7			27	26.3			103		Ghiliarow & Perel (1971)
Peuplier	B	190	16.5			960	83.5			1150		Lebrun (1971)
Epicea	DK	67	82.7	10120	36.9	14	17.2	153	13.1	81	1173	Bornebush (1930)
Sapin/feuillus	URSS	63	51.6			59	48.3			122		Ghiliarow & Perel (1971)
Pin/feuillus	URSS	74	70.4			31	25.5			105		<i>ibid.</i>
Chêne/charme	F	87	75.0	76*	21.1*	29	25.0	284*	78.9*	116	360*	Geoffroy (1979)

* : poids sec

comparable à celle de Valmy. Les autres Diplopodes représentent 60 ind./m² à Valmy, pour une biomasse de 450 mg/m², soit des valeurs inférieures à celles qui sont observées dans les sols tempérés, surtout pour les biomasses. Le peuplement de Valmy se caractérise en particulier par sa pauvreté en Glomérideres.

En ce qui concerne les comparaisons témoin/brûlé, la proportion ΔF est de - 78 % pour les effectifs et atteint - 98 % pour la biomasse. Ce déficit très important s'explique par le fait que les espèces les plus touchées par le feu ont généralement une forte biomasse (non seulement à cause de leurs grandes dimensions, mais aussi à cause de leurs téguments calcifiés) : il s'agit des Glomérideres et des Lules (*C. punctatus* en particulier). En parcelle brûlée, il ne subsiste que *B. orientalis*, de faible biomasse et de faible densité, et moins de 20 Pénicillates au m². Il est remarquable de noter que parmi ces derniers, *P. lagurus* ne se rencontre pratiquement qu'en parcelle brûlée. Cette petite espèce est toutefois rare et intervient peu dans les moyennes.

Chilopodes

Avec 38 individus par m², les Chilopodes sont aussi bien représentés que dans les autres écosystèmes (Tabl. III) mais leur biomasse est plus faible. En effet, les espèces les plus abondantes (*L. dubosqui* et *L. dubosqui exarmatus*) sont parmi les plus petites des Lithobies (elles dépassent rarement 8 mm à l'état adulte). La différence ΔF atteint - 52 % pour les effectifs et - 54 % pour la biomasse; c'est-à-dire que ces prédateurs semblent moins affectés par les conséquences du feu que les Diplopodes. Les différences sont les plus marquées chez les *Cryptopsidae*, animaux de grande taille, *L. tricuspis* (la plus grande espèce des Lithobies présentes ici) et ensuite les juvéniles de Lithobies (Tabl. II : *L. spp.*). Pour

les autres Lithobies, les pertes varient de 50 à 67 % pour les effectifs et de 73 à 81 % pour les biomasses. Seuls les Géophiles ne réagissent pratiquement pas aux modifications du milieu; on compte seulement 7 % de perte en effectif et 12 % en biomasse. On verra plus loin que ces différences ne sont pas statistiquement significatives.

Comme les Géophiles représentent 22 % du peuplement en Chilopodes et 28 % de leur biomasse en parcelle témoin, les pertes de l'ensemble des Chilopodes paraissent relativement faibles.

Symphyles et Pauropodes

Il existe peu de références quantitatives concernant les Symphyles et les Pauropodes (Tabl. IV); leurs densités semblent très variables selon les milieux. A la Massane, les Symphyles sont plus abondants dans les rankers pauvres que dans les mull acides plus actifs (Tabl. IV). Les Symphyles semblent supporter et même être parfois favorisés par des sols à faible activité biologique. A Valmy, c'est notamment l'un des groupes les moins touchés par les conséquences du feu. Dans un autre éco-

Tabl. IV. — Abondances (N) et biomasses (B) moyennes des Symphyles et des Pauropodes dans divers écosystèmes. *Abundances (N) and biomasses (B) of Symphyla and Pauropoda in some ecosystems.*

Milieu	Pays	Symphyles		Pauropodes		Auteurs
		N	B	N	B	
Prairie	G.B.	3 900	-	600	-	Healy (1971)
Prairie	Afrique de l'Ouest	10 800	-	6 200	-	<i>ibid.</i>
Pins sur sable	G.B.			500		<i>ibid.</i>
Chénaie sur argiles	G.B.			300		<i>ibid.</i>
Hétraie sur mull acide	France (P.-O.)	117	38.6	83	24.8	Athias-Binche (1982)
<i>id.</i> sur ranker	<i>id.</i>	150	49.5	23	6.9	<i>ibid.</i>

système très différent, une savane de Côte d'Ivoire, on a même pu remarquer que les Symphyles sont plus abondants dans les zones brûlées (2 400 ind./m² en savane brûlée contre 1 200 en zone témoin, Athias, 1975).

4.3. Structure du peuplement

On a vu que certains groupes sont plus affectés que d'autres par les conséquences du feu et la structure du peuplement de Myriapodes est donc profondément modifiée en parcelle brûlée (Tabl. II). Ainsi, le pourcentage de Diplopodes passe de 70 % du peuplement à seulement 40 % pour les effectifs et surtout de 74 % à 8 % seulement pour la biomasse.

Dans les milieux peu ou pas perturbés, les Diplopodes sont généralement plus abondants que les Chilopodes (Tabl. III) ce qui traduit le fait que les décomposeurs saprophages sont plus nombreux que les prédateurs dans les sols à forte activité biologique. A Valmy, le rapport Diplopodes/Chilopodes atteint 4,2 dans la parcelle témoin (2,8 pour les effectifs et 0,08 pour les biomasses en parcelle brûlée. L'une des conséquences du feu est donc de déséquilibrer ce rapport au bénéfice des prédateurs.

D'une façon générale, pour ce qui concerne les Myriapodes, le rapport Diplopodes/Chilopodes constitue un indice du ralentissement du turn-over de la matière organique dans le sol : ce rapport est souvent plus faible dans les forêts de Hêtre à litière « acidifiante » et lentement décomposée, ou encore dans les litières de résineux, que dans les litières à turn-over rapide comme le Noisetier ou le Charme. Enfin, dans les milieux les plus dégradés, comme la subéraie brûlée de Valmy où la litière est détruite avec les ressources trophiques et spatiales qu'elle offre, ce rapport devient très faible, surtout pour les biomasses.

Les décomposeurs et les phytophages au sens large (Diplopodes, Symphyles, Paupodes) représentent 74 % de la biomasse totale en subéraie témoin (Tabl. II); cette proportion tombe à 10 % dans la parcelle brûlée où les prédateurs représentent 90 % des biomasses. Ce déséquilibre de la proportion des décomposeurs est une des conséquences majeures du passage de l'incendie, qui en détruisant la litière interrompt la principale source des éléments biogènes à l'interface sol/litière.

Si l'on classe les groupes par rangs décroissants des pourcentages de biomasse, on constate que les 2 premiers taxons représentent 78 % des biomasses en zone brûlée contre 67 % en subéraie témoin (Fig. 1A). Cette dominance traduit une perte de la diversité spécifique du peuplement (Athias-Binche, 1981b). D'autre part, en subéraie témoin, la courbe des pourcentages décroît régulièrement et se termine par 4 taxons de faible abondance. Ces groupes peu

fréquents sont constitués en fait d'espèces exigeantes de faible valence écologique (Sacchi & Testard, 1971), qui ne subsistent que dans des milieux aux ressources et aux niches écologiques abondantes et variées (Athias-Binche, 1981b). Dans la parcelle incendiée, au contraire, la courbe est irrégulière et elle s'interrompt plus brutalement (Fig. 1A) et elle comporte moins de groupes. Le peuplement est moins diversifié et plus pauvre.

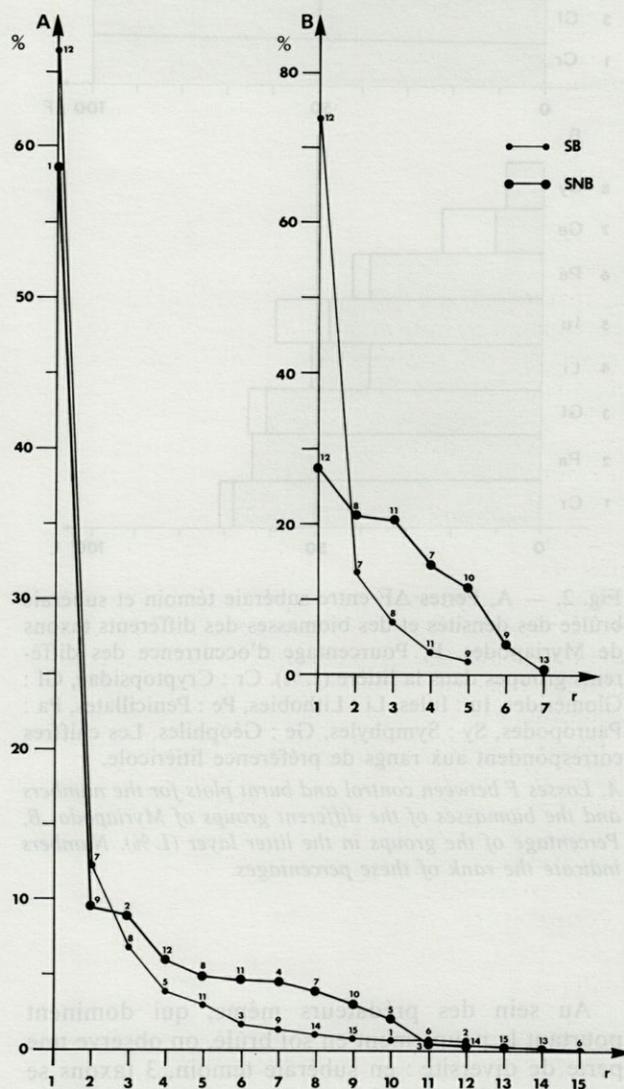


Fig. 1. — A, Courbe rangs/fréquences des biomasses des différents taxons de Myriapodes en subéraie non brûlée (SNB) et en subéraie brûlée (SB). % : pourcentage de la biomasse par taxon, r : rangs des taxons énumérés au tableau II. B, Courbe rangs/fréquences des biomasses des Myriapodes prédateurs. Même légende que figure 1.

A, Rank/abundance curves of the myriapod biomasses in the unburnt cork-oak plot (SNB) and in the burnt plot (SB). % : percentage of the biomass of each group, r : rank of the groups, small numbers indicate the groups listed in table II. B, Rank/abundance curve of the predaceous Myriapoda. Same explanation as for figure 1.

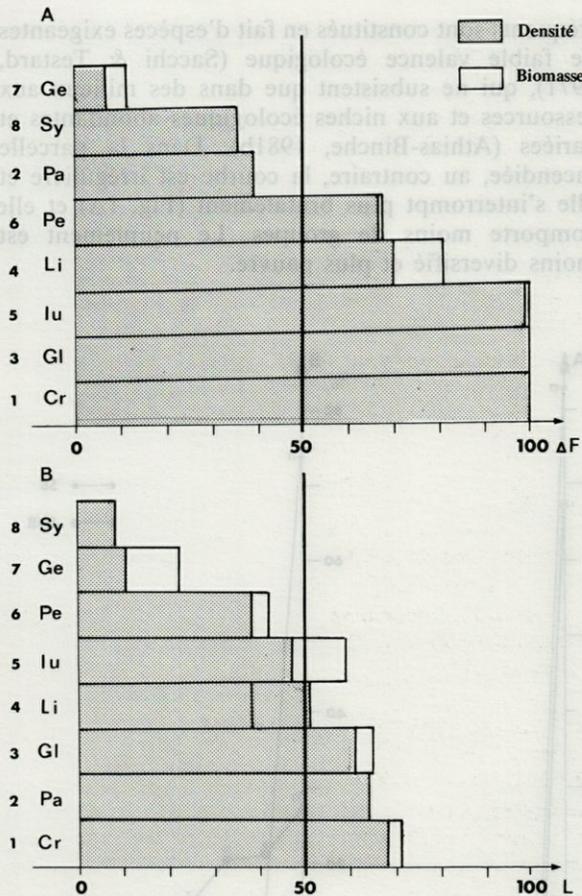


Fig. 2. — A, Pertes ΔF entre subéraie témoin et subéraie brûlée des densités et des biomasses des différents taxons de Myriapodes. B, Pourcentage d'occurrence des différents groupes dans la litière (L %). Cr : Cryptopsidae, Gl : Glomérideres, Iu : Iules, Li : Lithobies, Pe : Penicillates, Pa : Paurpodes, Sy : Symphytes, Ge : Géophiles. Les chiffres correspondent aux rangs de préférence litiérique.

A, Losses F between control and burnt plots for the numbers and the biomasses of the different groups of Myriapoda. B, Percentage of the groups in the litter layer (L %). Numbers indicate the rank of these percentages.

Au sein des prédateurs même, qui dominent pourtant le peuplement en sol brûlé, on observe une perte de diversité : en subéraie témoin, 3 taxons se partagent 60 % des biomasses, alors qu'en subéraie brûlée, on observe une surdominance des Géophiles qui représentent à eux seuls 74 % du peuplement (Fig. 1, B). On observe en outre la perte de 2 taxons, les Cryptopsidae et *L. tricuspis*.

4.4. Distribution verticale

En parcelle témoin, on compte 41 % de la faune et 51 % de biomasse dans la litière (Tabl. V), le peuplement de Myriapodes est donc relativement

Tabl. V. — Pourcentage des effectifs (N %) et des biomasses (B %) des Myriapodes dans la litière de subéraie témoin (SNB) et en subéraie brûlée (SB).

Percentages of the numbers (N %) and the biomasses (B %) of the Myriapoda in the litter layer of the control plot (SNB) and the burnt plot (SB).

Taxons	SNB		SB	
	N%	B%	N%	B%
1. <i>C. punctatus</i>	55	58	0	0
2. <i>L. remyi</i>	34	69	0	0
3. <i>B. orientalis</i>	22	26	0	0
Total Iules	47	59	0	0
4. Glomérideres	61	65	0	0
5. <i>L. lucidus</i>	36	41	15	26
6. <i>P. lagurus</i>	100	0	0	0
Total Penicillates	36	41	15	26
Total Diplopodes	41	59	13	12
7. <i>L. calcaratus</i>	73	63	50	68
8. <i>L. dubosqui</i>	60	51	18	10
9. <i>L. dub. exarmatus</i>	38	57	40	23
10. <i>L. tricuspis</i>	17	4	0	0
11. <i>Lithobius</i> spp.	47	23	11	22
Total Lithobies	51	38	25	42.8
12. Géophiles	22	10	16	5
13. <i>Cryptops</i> spp.	68	71	0	0
Total Chilopodes	45	30	19	16
14. Symphytes	7	6	0	0
15. Paurpodes	64	63	0	0
Total Myriapodes	41	51	10	14

peu litiériste. Cette faible colonisation de la litière paraît fréquente en forêt méditerranéenne pour des raisons climatiques et à cause de la faible activité biologique des feuilles coriaces des essences qui la composent.

Dans la subéraie brûlée, la litière a disparu, mais il subsiste des placages de feuilles tombées après l'incendie. Ce substrat n'est colonisé que par 10 % des effectifs et 14 % des biomasses (Tabl. V). Seules les Chilopodes et les Polyxènes se récoltent dans cette « fausse litière ».

Les *Cryptopsidae* sont les plus litiéristes avec 68 % des effectifs et 71 % de la biomasse dans la litière (Tabl. V). A l'autre extrême, les Symphytes sont strictement humicoles avec moins de 8 % d'individus dans la litière. Le détail de la distribution verticale de chaque taxon figure au tableau V.

Si l'on compare la distribution verticale aux différences ΔF (Fig. 2; A, B) on remarque, d'une manière générale que ce sont les animaux les plus litiéristes qui sont le plus affectés et surtout les formes de grandes tailles : c'est le cas, notamment, des Glomérideres, des *Cryptopsidae*, des Iules (surtout

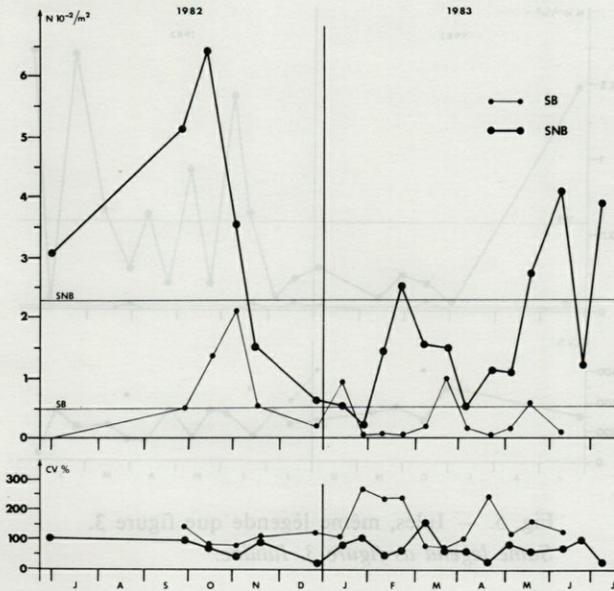


Fig. 3. — Evolution saisonnière de l'effectif ($N.10^{-2}/m^2$) de l'ensemble des Myriapodes et coefficients de variations correspondants (CV %) en subéraie non brûlée (SNB) et en subéraie brûlée (SB).

Seasonal variations of the total myriapod community ($N.10^{-2}/m^2$ and variation coefficients (CV %) in control (SNB) and burnt plot (SB).

C. punctatus et *L. remyi*) et de *L. tricuspis*. Par contre, les Pauropodes, animaux de petites tailles, qui sont litiéricoles en parcelle témoin, peuvent subsister dans le sol brûlé.

En résumé ce sont les litiéricoles de grandes dimensions qui sont le plus touchés par les conséquences de l'incendie. Ce phénomène s'explique simplement par la disparition de la litière et de sa faune pendant le feu.

Les animaux de grandes tailles s'enfouissent difficilement dans le sol alors que les petites formes, moins exigeantes, peuvent s'enfoncer plus facilement dans les micro-cavités du substrat. Toutefois, même si le sol est colonisé par une faune humicole tolérante, la faune y est toujours moins abondante que dans la strate « sol » de la station témoin : tous les groupes diminuent, sauf les Géophiles et les Pauropodes qui sont même légèrement plus abondants en parcelle brûlée. Les Symphyles, très nettement humicoles, sont aussi l'un des groupes les moins affectés par le feu. Le fait que les abondances diminuent dans la strate sol n'est pas dû à une mortalité directement due au passage du feu, comme l'a montré Athias (1975), mais à une mortalité différée due aux déficits trophiques et à des causes micro-climatiques. La faune litiéricole, qui est très dépendante de l'activité biologique de l'humus, ne pourra se restaurer qu'au bout de plusieurs années

lorsque la litière, et surtout sa couche de fermentation, se sera reconstituée. La disparition de la litière induit aussi certains phénomènes dans les couches sous-jacentes : non seulement par perte d'énergie incidente et perturbation du cycle du carbone et de l'azote mais aussi par suppression d'une couche protectrice. La végétation en parcelle brûlée est essentiellement constituée de plantes basses et dispersées qui produisent une litière pauvre, éparsée et sans structure. De fait, la subéraie brûlée et son sol ont perdu temporairement leur caractère d'écosystème forestier. Le système fonctionne actuellement comme un biotope intermédiaire entre la pelouse xérique et le maquis bas.

4.5. Evolution saisonnière et distribution spatiale

Les courbes d'évolution saisonnière des effectifs et des biomasses sont détaillées aux figures 4 à 10.

La distribution spatiale des animaux est évaluée par le coefficient de variation :

$$CV \% = \sigma/x \cdot 100$$

avec x et σ respectivement la moyenne et l'écart-type des effectifs à chaque date de prélèvements. Lorsque ce coefficient est supérieur à 100, la distribution est agrégative ou hétérogène (Cancela Da Fonseca, 1966), les animaux ont tendance à se regrouper. Au contraire, lorsque ce coefficient est inférieur à 100, les animaux ont plutôt tendance à se répartir au hasard et de façon plus homogène dans la parcelle.

a) Myriapodes totaux (Fig. 3)

On observe 3 pics d'abondance de Myriapodes en parcelle témoin : en octobre, février et juin. On

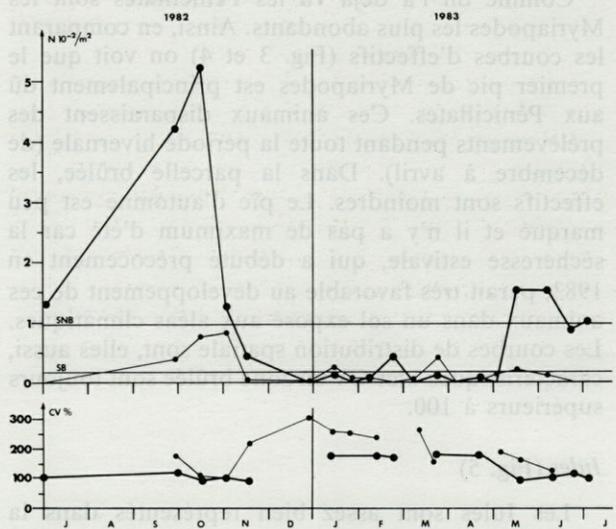


Fig. 4. — Pénicillates, même légende que figure 3.
Same legende as figure 3, Penicillata.

constate par contre un net déficit en hiver. Les variations saisonnières observées sont comparables aux données de la littérature : Brolemann (1930), Demange (1981) et Geoffroy (1981) signalent en effet que les Myriapodes sont surtout abondants en automne et au printemps. Le pic de février peut s'expliquer par le fait que ce mois a été particulièrement pluvieux comparé aux autres mois d'hiver (Athias-Binche & Saulnier, 1986 : § 1). Dans la parcelle brûlée, la courbe d'abondance se situe en-dessous de celle de la subéraie témoin; en outre, les maximums sont moins marqués. Ainsi, le pic de février n'existe pas en parcelle brûlée; en effet, les prélèvements ont été effectués peu après les chutes de neige et le sol était en contact direct avec la neige alors que le sous bois et la litière constituaient une couche protectrice dans la zone témoin. De même en été (juin-juillet 1983), les effectifs sont encore relativement élevés en subéraie témoin alors que la faune disparaît du sol brûlé par mortalité, mais aussi et surtout par fuite en profondeur. Ceci est dû au fait que le sol est directement exposé aux effets du rayonnement solaire; l'évaporation et la température augmentent plus brutalement que dans la parcelle témoin protégée par la végétation et la litière. En ce qui concerne la distribution spatiale, on remarque que la courbe des coefficients de variation (CV) en zone brûlée est toujours supérieure à celle de la zone témoin. Les animaux ont donc beaucoup plus tendance à avoir une distribution agrégative en subéraie brûlée : les ressources étant plus rares et les conditions plus sévères, la faune se regroupe dans les microbiotopes les moins défavorables, dans les plages de colluvionnement de feuilles par exemple.

b) Diplopedes

Penicillates (Fig. 4)

Comme on l'a déjà vu les *Penicillates* sont les Myriapodes les plus abondants. Ainsi, en comparant les courbes d'effectifs (Fig. 3 et 4) on voit que le premier pic de Myriapodes est principalement dû aux *Penicillates*. Ces animaux disparaissent des prélèvements pendant toute la période hivernale (de décembre à avril). Dans la parcelle brûlée, les effectifs sont moindres. Le pic d'automne est peu marqué et il n'y a pas de maximum d'été car la sécheresse estivale, qui a débuté précocement en 1983, paraît très favorable au développement de ces animaux dans un sol exposé aux aléas climatiques. Les courbes de distribution spatiale sont, elles aussi, caractéristiques : les CV en zone brûlée sont toujours supérieurs à 100.

Iules (Fig. 5)

Les *Iules* sont assez bien représentés dans la parcelle témoin. Il y en a peu en hiver puis leurs effectifs augmentent à partir de février, qui a été très pluvieux, et restent abondants pendant tout le

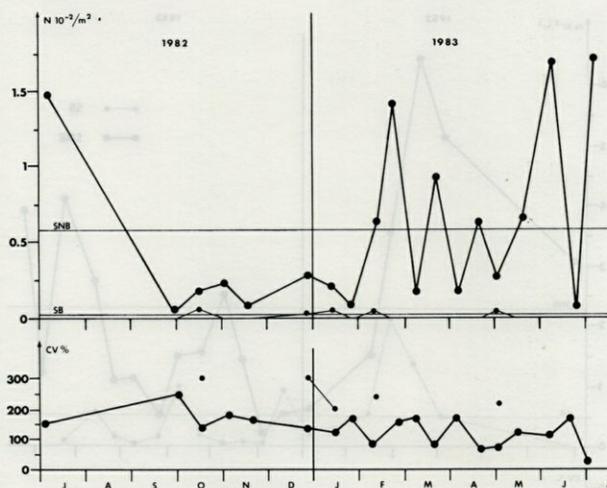


Fig. 5. — *Iules*, même légende que figure 3.
Same legend as figure 3, *Iulidae*.

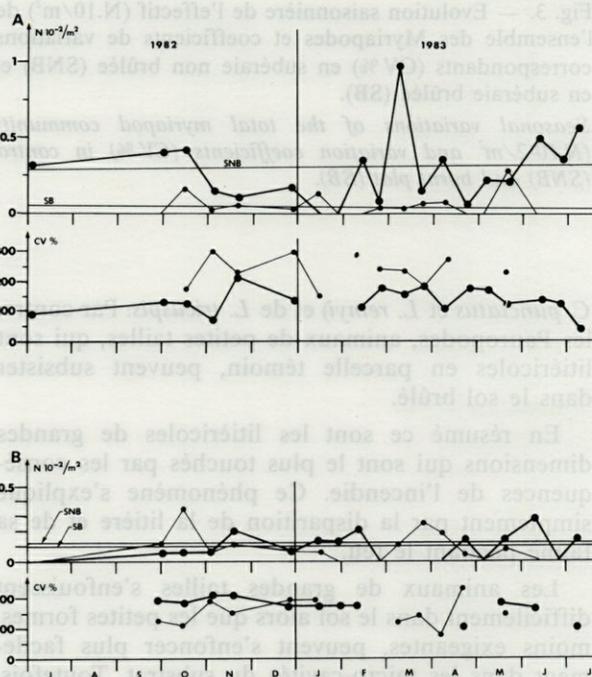


Fig. 6. — A, *Lithobies*, même légende que figure 3. B, *Géophilides*, même légende que figure 3.
A, Same legend as figure 3, *Lithobiidae*. B, Same legend as figure 3, *Geophilidae*.

printemps. On note cependant que la courbe est très irrégulière pendant cette période : les *Iules* ont, en effet, une distribution très agrégative (CV > 100) et donc le nombre d'animaux récoltés varie beaucoup selon le prélèvement.

Les *Iules* sont très sporadiques en zone brûlée; ce sont, en effet, les Myriapodes les plus affectés par le feu.

Du fait de cette quasi-disparition, la courbe des CV « brûlé » est incomplète. Mais on constate que ses valeurs restent comprises entre 200 et 300.

c) Chilopodes

Lithobies (Fig. 6, A)

Les effectifs de *Lithobies* en parcelle témoin présentent un maximum en mars et une diminution très marquée en hiver. Les abondances en sol brûlé restent généralement inférieures aux effectifs en « témoin ». Les CV en zone brûlée oscillent entre 200 et 300 (distribution très contagieuse) et sont toujours supérieurs aux CV de la zone témoin.

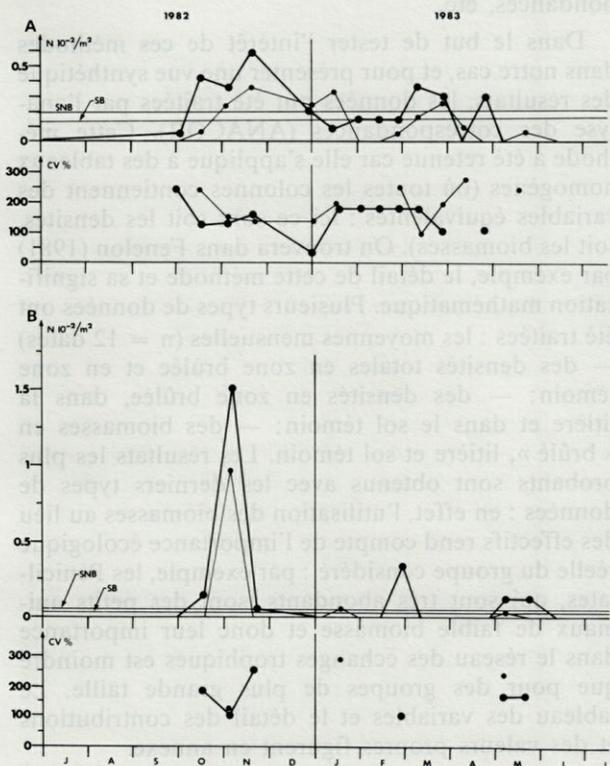


Fig. 7. — A, Symphyles, même légende que figure 3. B, Pauropodes, Même légende que figure 3.

A, Same legend as figure 3, Symphyla. B, Same legend as figure 3, Pauropoda.

Géophiles (Fig. 6, B)

Les *Géophiles* sont peu affectés par le feu, les variations d'effectifs et de biomasses sont voisines et ne présentent pas d'influence saisonnière marquée. De même, les courbes de CV sont comparables et voisines de 150.

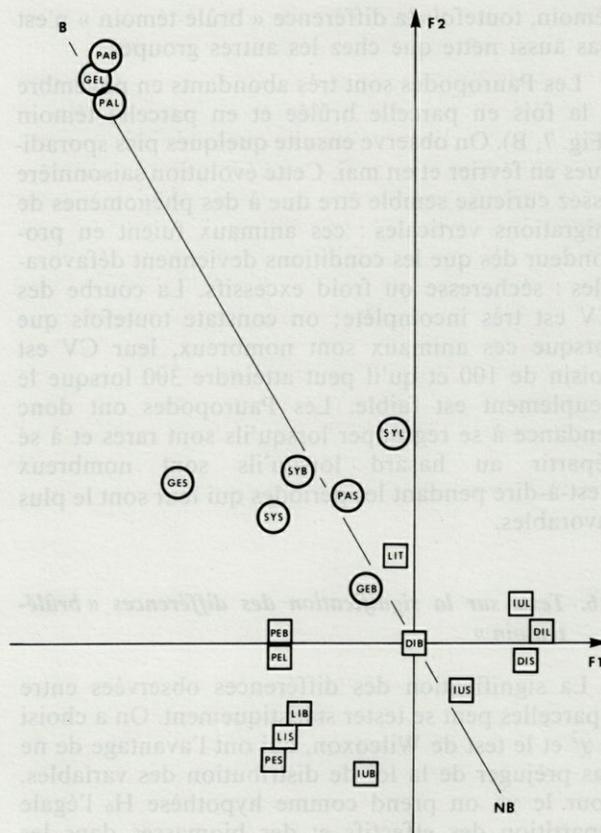


Fig. 8. — Analyse factorielle des correspondances des Myriapodes dans l'espace des stations, systèmes des axes F1 et F2. S : animaux récoltés en sol témoin, L : récoltés en litière témoin, B : récoltes en zone brûlée, DI : divers Cryptops et Glomérideres), IU : Iules, Ge : Géophiles, LI : Lithobies, PA : Pauropodes, PE : Pénicillates, SY : Symphyles. Les cercles indiquent les groupes qui perdent moins de 50 % de leur biomasse en sol brûlé et les carrés signalent les taxons qui perdent plus de 50 % de leur biomasse en zone brûlée.

Correspondence analysis of the Myriapoda in the space of the plots, F1 et F2 axis system. S : data from the control plot, data from control litter layer, B : data from burnt plot, DI : Cryptopsidae and Glomeridae, IU : Iulidae, GE : Geophilidae, LI : Lithobiidae, PA : Pauropoda, PE : Penicillata, SY : Symphyla. Circles indicate groups which loss less than 50 % of their biomass in burnt soil, squares indicate groups lossing more than 50 % of their biomass in burnt plot.

d) Symphyles et Pauropodes (Fig. 7 A et B)

Les Symphyles disparaissent complètement en été (Fig. 7, A) période pendant laquelle ils s'enfoncent dans le sol. Pendant le reste de l'année, leurs effectifs sont assez élevés en automne et au printemps avec une légère baisse en hiver. Les fluctuations dans la zone brûlée sont comparables mais les abondances restent toutefois légèrement inférieures.

Les coefficients de variation oscillent autour de 200 en sol brûlé et entre 100 et 200 en subéraie

témoin, toutefois la différence « brûlé-témoin » n'est pas aussi nette que chez les autres groupes.

Les Pauropodes sont très abondants en novembre à la fois en parcelle brûlée et en parcelle témoin (Fig. 7, B). On observe ensuite quelques pics sporadiques en février et en mai. Cette évolution saisonnière assez curieuse semble être due à des phénomènes de migrations verticales : ces animaux fuient en profondeur dès que les conditions deviennent défavorables : sécheresse ou froid excessifs. La courbe des CV est très incomplète; on constate toutefois que lorsque ces animaux sont nombreux, leur CV est voisin de 100 et qu'il peut atteindre 300 lorsque le peuplement est faible. Les Pauropodes ont donc tendance à se regrouper lorsqu'ils sont rares et à se répartir au hasard lorsqu'ils sont nombreux c'est-à-dire pendant les périodes qui leur sont le plus favorables.

4.6. Tests sur la signification des différences « brûlé-témoin »

La signification des différences observées entre 2 parcelles peut se tester statistiquement. On a choisi le χ^2 et le test de Wilcoxon, qui ont l'avantage de ne pas préjuger de la loi de distribution des variables. Pour le χ^2 , on prend comme hypothèse H_0 l'égalité répartition des effectifs et des biomasses dans les deux stations, soit

$$H_0 = \frac{B + NB}{2}$$

avec B et NB respectivement l'effectif ou la biomasse en parcelle brûlée et témoin (Tabl. II).

On calcule à chaque date de prélèvement le χ^2 partiel $(H - B)^2/H$.

Le χ^2 est égal à la somme des χ^2 successifs; on le compare aux valeurs d'une table de χ^2 , au degré de liberté $n - 1$ (avec $n = 19$ séries de prélèvements).

Le test de Wilcoxon est un test non paramétrique, c'est-à-dire qu'il ne suppose aucune condition sur des paramètres statistiques. On calcule les différences $D = B - NB$ affectées de leurs signes. Leurs valeurs absolues sont rangées par ordre croissant (soit n rangs, le nombre de séries observées). Ces rangs sont ensuite dotés du signe de la différence D , puis on effectue la somme des rangs positifs d'une part et des rangs négatifs d'autre part. On compare ces 2 sommes aux valeurs lues dans une table de Wilcoxon pour n échantillons. Les 2 séries de données sont d'autant plus proches que les sommes de rangs positifs et négatifs sont voisines.

D'après le test du χ^2 , les différences entre les zones brûlées et témoins sont significatives au seuil de 99 % pour tous les groupes à la fois pour les effectifs et les biomasses.

D'après le test de Wilcoxon, les différences sont :

— significatives à 99 % pour les Myriapodes totaux, les Iules et les Lithobies (effectifs et biomasses);

— significatives à 95 % pour les Symphyles et enfin pour les Géophiles, on a une forte probabilité pour que ces différences soient aléatoires.

Les résultats contradictoires obtenus par ces 2 tests s'expliquent par le fait que le test du χ^2 prend en compte des différences toujours positives (le χ^2 se calcule sur le carré d'une différence) alors que le test de Wilcoxon permet de distinguer le signe des différences. Ce dernier test est donc plus précis pour les données étudiées. Les conclusions statistiques sont conformes aux résultats discutés au § 4.4.

4.7. Analyse factorielle des correspondances

Les analyses multivariées ont la réputation de synthétiser des grands tableaux de données. Il existe différentes méthodes : analyses hiérarchiques, analyse en composantes principales, analyse des correspondances, etc.

Dans le but de tester l'intérêt de ces méthodes dans notre cas, et pour présenter une vue synthétique des résultats, les données ont été traitées par l'analyse des correspondances (ANACOR). Cette méthode a été retenue car elle s'applique à des tableaux homogènes (où toutes les colonnes contiennent des variables équivalentes : ici ce sont soit les densités, soit les biomasses). On trouvera dans Felon (1981) par exemple, le détail de cette méthode et sa signification mathématique. Plusieurs types de données ont été traitées : les moyennes mensuelles ($n = 12$ dates) — des densités totales en zone brûlée et en zone témoin; — des densités en zone brûlée, dans la litière et dans le sol témoin; — des biomasses en « brûlé », litière et sol témoin. Les résultats les plus probants sont obtenus avec les derniers types de données : en effet, l'utilisation des biomasses au lieu des effectifs rend compte de l'importance écologique réelle du groupe considéré : par exemple, les Pénicillates, qui sont très abondants, sont des petits animaux de faible biomasse et donc leur importance dans le réseau des échanges trophiques est moindre que pour des groupes de plus grande taille. Le tableau des variables et le détail des contributions et des valeurs propres figurent en annexe.

On a simplement représenté la répartition des objets dans le plan des axes factoriels 1 et 2 (Fig. 8) (le lecteur intéressé peut consulter les contributions des autres axes en annexe). La signification de cette analyse est double : elle a une composante saisonnière car les colonnes représentent les mois et interviennent dans les calculs, et une composante quantitative. Les plus grandes inerties (ou variance) sont dues aux Géophiles, aux « Divers » (*Cryptopsidae* et *Gloméridés*) et aux Iules. Ce sont des animaux qui s'opposent : les Géophiles habitent le sol brûlé alors que les Iules et les Divers, au contraire, sont des litiéricoles sensibles aux effets du feu. Entre ces deux extrêmes, on peut tracer une diagonale au

long de laquelle les animaux se répartissent selon leur sensibilité au feu (Fig. 8 : du pôle non brûlé NB au pôle brûlé B). On trouve vers le pôle NB les Iules, les « Divers », les Lithobies et les Pénicillates qui, rappelons-le, perdent plus de 50 % de leur biomasse en zone brûlée.

A l'opposé, on trouve les groupes les moins sensibles au feu et les plus humicoles : Géophiles, Symphyles et Pauropodes. On remarque que la communauté litiéricole spécialisée se regroupe dans un nuage beaucoup plus homogène que les humicoles; c'est-à-dire que les affinités inter-taxonomiques sont plus marquées chez les litiéricoles. Par contre le nuage des humicoles est beaucoup plus dispersé. Un phénomène très comparable a été observé par Athias-Binche (1981a) chez des Acariens. La faune litiéricole spécialisée est inféodée à un système d'activité biologique intense et elle est rapidement touchée par toute dégradation. Les faunes plus tolérantes se rencontrent au contraire dans des biotopes plus divers car leurs exigences sont moindres.

L'axe 1 a en outre une composante « Biomasse » : les plus importantes (Iules, Divers) se situent vers la partie positive. La composante temporelle est relativement faible, toutefois on remarque que les groupes litiéricoles sont aussi moins bien représentés en hiver alors que les groupes humicoles ont des variations saisonnières moins marquées.

En résumé, les groupes les plus sensibles aux effets du feu et de forte biomasse se situent à droite de la figure. Les biomasses et la sensibilité au feu diminuent ensuite progressivement de droite à gauche et de haut en bas sur la figure 8. L'ANACOR a donc l'avantage de résumer les résultats en un diagramme synthétique, mais la signification de cette représentation ne peut être étudiée qu'après une analyse préalable des données. Ce type de méthode présente donc un intérêt certain, mais il doit être utilisé comme un outil et non pas comme une fin en soi.

5. CONCLUSIONS

De nombreux auteurs ont discuté des effets du feu à court et moyen terme en région méditerranéenne. Les conclusions sont parfois contradictoires. Pour les uns, le milieu est peu affecté et se régénère identique à lui-même, pour d'autres, il subit une modification profonde. C'est qu'en fait la cicatrization dépend de la structure de la végétation antérieure : une garrigue pyrophile se reconstitue rapidement (Trabaud, 1980), alors qu'un milieu forestier demande plusieurs décades pour se restaurer. La présente étude montre que les modifications en subéraie sont profondes : le milieu, et particulièrement le sous-système sol (dont dépend en fait toute

la végétation), est gravement perturbé et l'écosystème perd temporairement son caractère forestier. Bien que les Chênes-liège repartent de leurs couronnes, le sous-bois, la litière et le sol fonctionnent comme une pelouse ou un maquis bas.

Le cycle du carbone et celui de l'azote sont dégradés; le milieu acquiert un caractère xérique par diminution du couvert végétal et disparition de la litière. L'érosion et le battage par les pluies, souvent violentes en zone méditerranéenne, accentuent la dégradation du sol. Ces profondes modifications entraînent des bouleversements dans les biocénoses et notamment au niveau du sol.

On observe une diminution brutale à la fois des biomasses et des effectifs et une disparition totale de la faune litiéricole. Or, c'est surtout cette fraction qui a un rôle essentiel dans les échanges énergétiques du sol et dans l'évolution de l'humus. La biomasse est particulièrement affectée car la faune litiéricole est composée en majorité de formes de grandes tailles. La faune qui subsiste en subéraie brûlée est constituée de formes graciles ou de petite taille capables de coloniser les couches profondes du sol. Ce peuplement est aussi caractérisé par un déficit de décomposeurs : les Géophiles qui dominent la biomasse en zone brûlée sont en effet des prédateurs. Un an après le feu, ces altérations sont toujours visibles. Le fonctionnement de l'écosystème ne retrouvera ses modalités antérieures qu'au bout de plusieurs années, à condition que le milieu ne subisse pas d'autres incendies. En effet, non seulement la litière doit se reconstituer, ce qui est rendu plus difficile sur un sol soumis à l'érosion, mais encore elle doit être formée de feuilles en couche continue (et non de brindilles d'épineux comme en maquis) pour être colonisée par les microorganismes et une faune édaphique pionnière qui contribueront à la constitution d'une couche de fermentation, strate essentielle de la pédogenèse de surface.

BIBLIOGRAPHIE

- ATHIAS F., 1975. Données complémentaires sur l'abondance et la distribution verticale des microarthropodes de la savane de Lamto (Côte d'Ivoire). *Bull. Mus. natl. Hist. nat.*, 3^e sér., **308** (écol. gén.) : 1-28.
- ATHIAS-BINCHE F., 1981a. Contribution à la connaissance des Uropodides libres (Arachnides : Anactinotriches) de quelques écosystèmes forestiers européens. Thèse d'Etat, Paris VI, 308 p.
- ATHIAS-BINCHE F., 1981b. Différents types de structure des peuplements d'Uropodides édaphiques de trois écosystèmes forestiers (Arachnides : Anactinotriches). *Acta Oecologica, Oecol. gene.*, **2** (2) : 153-169.
- ATHIAS-BINCHE F., 1982. Ecologie des Uropodides édaphiques (Arachnides : Parasitifformes) de trois écosystèmes forestiers. 3. Abondances et biomasses des microarthropodes du sol, facteurs du milieu, abondance et distribution spatiale des Uropodides. *Vie Milieu*, **32** (1) : 47-60.

- ATHIAS-BINCHE F. & SAULNIER L., 1986. Modalité de cicatrization des écosystèmes méditerranéens après incendie : cas de certains Arthropodes du sol. 1. Introduction, stations d'étude. *Vie Milieu*, **36** (2) : 117-124.
- BACHELIER G., 1978. La faune des sols, son écologie et son action. O.R.S.T.O.M., Paris, 391 p.
- BROLEMANN H.W., 1930. Eléments d'une faune des Myriapodes de France. Chilopodes. Toulouse, Imprimerie toulousaine : 405 pp.
- BROLEMANN H.W., 1935. Faune de France, 29 : Diplopodes Chilognathes. I. Paris, P. Lechevalier : 368 p.
- CANCELA DA FONSECA J.P., 1966. L'outil statistique en biologie du sol. III Indices d'intérêt écologique. *Rev. Ecol. Biol. Sol*, **3** (3) : 381-407.
- DEMANGE J.M., 1981. Les Mille-pattes. Paris, Boubée : 284 p.
- EASON E.H., 1979. The effect of the environment on the number of trunk-segments in the Geophilomorpha with special reference to *G. carpophagus*, Leach. in : Myriapod biology. M. Camatini (Ed.) Academic Press. New-York London : 233-240.
- FENELON J.P., 1981. Qu'est-ce que l'analyse des données ? Lefonen, Paris : 311 p.
- GEOFFROY J.J., 1979. Les peuplements de Chilopodes et de Diplopodes d'une chênaie-charmaie. Thèse 3^e cycle, Univ. Paris VI : 179 p.
- GEOFFROY J.J., 1981. Etude d'un écosystème forestier mixte. V : Traits généraux du peuplement de Diplopodes édaphiques. *Rev. Ecol. Biol. Sol*, **18** (3) : 357-372.
- HEALY M.J.R., 1962. Some basic statistical technics in soil biology. In Progress in Soil Zoology. P.W. Murphy (Ed.), Butterworths, London : 3-9.
- HEALEY I.N., 1971. Apterigotes, Pauropods and Symphylans. In : Methods of study in quantitative soil ecology. Phillipson, J. (ed.), Oxford, Blackwell : 209-232.
- SACCHI C.F. & TESTARD P., 1971. Ecologie générale. Organismes et milieu. Doin, Paris, 480 p.
- SAHLI F., 1969. Contribution à l'étude du développement post-embryonnaire des Diplopodes Iulides. *Ann. Univ. Sarav.*, **7** (1) : 154 p.
- SAULNIER L., 1983. Conséquences du feu sur les Myriapodes édaphiques d'une subéraie des Albères. Mémoire ENITA/Labo. Arago, 46 pp.
- TRABAUD L., 1980. Impact biologique et écologique des feux des végétation sur l'organisation, la structure et l'évolution de la végétation des zones de garrigues du bas Languedoc. Thèse, Montpellier : 265 p.

Reçu le 15 juillet 1985; received July 15, 1985

Accepté le 6 septembre 1985; accepted September 6, 1985

ANNEXE

ANACOR

Num	Iter	Val propre	Pourcent	Cumul
2	1	0,40358460	39.488	39.488
3	1	0,24786174	24.251	63.739
4	2	0,15189999	14.861	78.601
5	1	0,11985463	11.727	90.328
6	1	0,04981098	4.874	95.202
7	2	0,02531405	2,477	97,678
8	2	0,01914946	1.874	99.552
9	2	0,00427229	0.418	99.970
10	4	0,0001502	0.015	99.985
11	1	0,00010251	0.010	99.995
12	1	0,00005548	0.005	100,000

Tableau des valeurs propres

	II	QLT	POID	INR	#F	COR	CTR	2#F	COR	CTR	3#F	COR	CTR
1	IULB	235	3	12	- 332	27	1	- 773	143	7	- 414	41	3
2	IULL	985	336	159	616	783	316	242	121	79	- 6	0	0
3	IULS	981	296	96	209	132	32	- 300	274	108	- 192	111	72
4	LITB	649	23	44	- 751	286	32	- 492	123	23	- 609	189	56
5	LITL	735	66	38	- 166	48	5	- 516	457	71	- 314	171	43
6	LITS	971	140	155	- 827	607	238	- 598	318	203	- 133	16	17
7	PENB	658	4	6	- 803	442	6	- 55	2	0	- 556	212	8
8	PENL	248	11	35	- 850	223	20	- 86	2	0	- 127	5	1
9	PENS	617	14	28	- 883	388	28	- 673	226	26	- 74	3	1
10	GEOB	878	54	59	- 342	106	16	- 289	75	18	- 856	661	262
11	GEOL	980	6	154	-2 050	171	67	-3 334	451	287	-1 469	88	91
12	GEOS	990	45	208	-1 467	452	238	- 976	200	171	1 227	316	442
13	SYMB	729	1	5	- 787	129	2	1 010	213	4	- 564	66	2
14	SYML	757	0	1	- 86	2	0	1 237	428	1	-1 081	327	1
15	SYMS	858	2	5	- 949	373	5	- 710	208	5	- 541	121	4
16	PAUB	978	1	18	-1 987	148	7	3 403	434	33	-1 720	111	14
17	PAUL	971	1	23	-1 879	142	8	3 311	441	42	-1 638	108	17
18	PAUS	541	1	2	- 445	63	0	846	227	2	- 600	115	1
19	DIVB	0	0	0	0	0	0	0	0	0	- 0	0	0
20	DIVL	82	28	186	679	69	32	88	1	1	- 185	5	6
21	DIVS	168	17	41	563	132	14	- 33	0	0	244	25	7

1#F, 2#F, 1#F coordonnées de l'objet sur les axes 1 à 3

COR : (Corrélation) Contribution relative de l'axe à l'inertie de l'objet.

QLT : Qualité de la représentation de l'objet dans l'espace réduit = somme des COR pour l'ensemble des facteurs extraits.

CTR : Contribution de chaque objet à l'inertie du facteur considéré.

INR : Inertie dans le nuage : distance au centre de gravité pondérée par le poids.

POID : Masse statistique de l'objet.