



HAL
open science

**Etude écologique d'un humus forestier par l'observation
d'un petit volume. III. La couche F1 d'un moder sous
Pinus sylvestris**
Jean-François Ponge

► **To cite this version:**

Jean-François Ponge. Etude écologique d'un humus forestier par l'observation d'un petit volume. III. La couche F1 d'un moder sous Pinus sylvestris. *Pedobiologia*, 1988, 31 (1-2), pp.1-64. hal-00507017v1

HAL Id: hal-00507017

<https://hal.science/hal-00507017v1>

Submitted on 18 Nov 2010 (v1), last revised 26 Nov 2010 (v2)

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.

Museum National d'Histoire Naturelle
Laboratoire d'Ecologie Générale, CNRS, Brunoy, France

Etude écologique d'un humus forestier par
l'observation d'un petit volume.
III. La couche F_1 d'un moder sous *Pinus sylvestris*

JEAN-FRANCOIS PONGE

Avec 144 figures

(Accepté: 87-03-15)

1. Note préliminaire

Cet article fait partie d'une série (déjà parus: PONGE 1984, 1985a), dont le premier article a présenté les buts et la méthodologie. Rappelons qu'il s'agit, par l'observation exhaustive d'un petit volume de litière et de sol, dont la microstratification en couches successives et la fixation ont été réalisées sur le terrain, de définir de la façon la plus complète possible l'ensemble des interactions existant entre les organismes vivants du sol (microflore + faune), le matériel végétal (litière + système racinaire) et les éléments minéraux (sables + limons + argiles).

La station étudiée en premier lieu est un peuplement de pin sylvestre pur (*Pinus sylvestris* L.) de 35 ans environ, sur sol lessivé acide à hydromorphie temporaire (pseudo-gley). L'humus est de type dysmoder (au sens de MANIL 1959), c'est-à-dire un moder dégradé en transition vers le mor, avec une couche H épaisse de 1 cm. En ce qui concerne la végétation on notera la présence au sein de la strate herbacée d'un tapis continu et dense d'une mousse, *Pseudoscleropodium purum* (L.), souvent associée aux peuplements de résineux (BOURNERIAS 1979), ainsi que de nombreuses frondes de fougère aigle [*Pteridium aquilinum* (L.)]. Les caractéristiques climatiques, botaniques, faunistiques et microbiologiques de cette station figurent de façon détaillée dans deux articles de synthèse (ARPIN *et al.* 1986a, b). Les prélèvements ont eu lieu à la fin d'août 1981 et le matériel a été fixé et conservé dans l'alcool éthylique pur (95°) directement sur le terrain.

La couche étudiée ici, appelée F_1 , mais équivalant à la sous-couche F_r au sens de BABEL (1971), est constituée par des aiguilles de pin fragmentées et compactées, profondément attaquées par la microflore et la faune du sol, ainsi que par des déjections animales, encore en quantité réduite à ce niveau. La partie décomposée des pieds feuillés de mousse ainsi que la litière de fougère sont également présentes en proportion notable, ainsi qu'un réseau racinaire fin mycorhizé provenant du pin sylvestre.

2. Résultats

2.1. Tri à la loupe binoculaire

Le tableau 1 indique les volumes respectifs des divers éléments rencontrés. Par rapport à la couche précédente (PONGE 1985a), on remarquera que la diversité du matériel rencontré ne change pratiquement plus.

L'abondance de la litière de fougère aigle, la présence de quelques (rares) fragments de limbe de bouleau très décomposés permettent de dater approximativement la chute de litière à l'origine de cette couche. Il s'agirait d'une période s'étalant de l'été 1980 à décembre 1980 ou janvier 1981. Cette période inclut une très forte chute de litière de pin en septembre

Tableau 1. Tri à la loupe binoculaire

Éléments triés	Volume en microlitres
Aiguilles pin	4200 ± 100
Mousse	2700 ± 100
Déjections macrofaune	1500 ± 20
Feuilles fougère	1500 ± 100
Ecorce pin	1200 ± 100
Brindilles pin	1200 ± 100
Racines pin	800 ± 100
Euphylls pin	180 ± 20
Divers	100 ± 20
Inflorescences mâles pin	55 ± 5
Agglomérats complexes	45 ± 5
Faune vivante	4,6 < V < 18
Total	13500 ± 100

et octobre 1980 (ARPIN *et al.* 1986a). La présence d'euphylls et d'inflorescences mâles de pin encore peu décomposées est sans doute due à une pénétration de matériel récent à travers les couches L₁ et L₂ (très peu denses), en raison de la petite taille et de la légèreté de ces éléments, au cours de l'été 1981 relativement pluvieux.

La proportion des vides a un peu baissé par rapport à la couche L₂ (73% au lieu de 77%) mais reste encore très importante: le tassement est encore faible.

On remarquera à la lecture du tableau 1 que, pour la première fois, les aiguilles de pin constituent l'élément dominant dans la couche considérée, dépassant ainsi en volume le matériel muscinal, qui dominait jusqu'à présent. Il ne faut cependant pas traduire ce phénomène en termes de vitesse de décomposition (qui serait plus lente pour les aiguilles) car la période correspondant à cette couche comprend la forte chute d'aiguilles de pin de septembre-octobre 1980. Deux phénomènes constituent, en outre, une rupture qualitative par rapport à ce qui avait été observé dans les couches précédentes: les déjections animales de la macrofaune constituent le troisième élément important, en volume, dans la couche F₁, avec 11% du volume total d'éléments figurés, au lieu de 2% dans la couche L₂. Le développement racinaire est également beaucoup plus important, représentant 6% (au lieu de 0,6% en L₂). Le volume de la faune vivante, même compte tenu de l'imprécision de son estimation (concernant la méthode de mesure, voir PONGE 1984), apparaît en croissance sensible par rapport aux deux couches précédentes.

Les aiguilles de pin à ce niveau sont fragmentées sous l'action de la macrofaune (limaces, lombrics, isopodes, reconnaissables par leurs déjections) et de la mésofaune. Dans ce groupe, les oribates déposent leurs déjections ovoïdes caractéristiques à l'intérieur même de l'aiguille, seuls restant intacts les tissus externes résistants (fig. 1). Les enchytréides pénètrent également à l'intérieur des aiguilles mais déposent le plus souvent leurs déjections à l'extérieur, la pénétration étant rarement totale (fig. 2). On a pu observer des pénétrations de larves de diptères Sciaridae, qui se comportent alors comme les vers enchytréides. Plusieurs groupes zoologiques très différents peuvent donc s'attaquer à un même matériel végétal en décomposition, et cohabiter dans un volume restreint de litière, observation qui ne correspond pas aux théories généralement admises concernant l'exclusion compétitive et la séparation de niche (BARBAULT 1981), mais reçoit un support de certaines observations sur des élevages pluri-spécifiques (CHRISTIANSEN 1967). Sur les fragments d'aiguilles non ingérés par la faune on observe toujours un feutrage mycélien que la suite de ce travail montrera comme étant probablement lié aux mycorhizes. Les signes extérieurs d'attaque fongique des aiguilles (pycnides, ascocarpes et diaphragmes, conidiophores) ont souvent disparu, en raison des nombreuses morsures d'origine animale présentes à la surface des aiguilles. On reconnaît cependant parfois les diaphragmes de *Lophodermium pinastri* (SCHRAD.) et des restes de conidiophores de *Verticicladium trifidum* PREUSS. Les selérotés noirs non identifiés signalés dans la couche précédente sont également parfois visibles. Par contre on n'observe plus à ce

niveau les rhizomorphes bruns caractéristiques de *Marasmius androsaceus* FRIES. En ce qui concerne ce dernier champignon, on remarquera cependant que les coupes réalisées n'ont pas montré de structures révélant son existence présente ou passée à l'intérieur des aiguilles. Il est donc probable que la période de colonisation de ce champignon dans le micro-site considéré (hiver ou printemps, PONGE 1985a) ne lui a pas permis d'envahir les aiguilles présentes en F₁, sans doute à un stade de décomposition trop avancé au moment où le champignon a commencé son développement. Il faut signaler également l'intrication croissante des aiguilles avec les autres éléments figurés: il est fréquent de voir par exemple les racines mycorhizées du pin sylvestre étroitement appliquées contre des fragments d'aiguilles, des pieds feuillés de mousse et des déjections animales, le tout étant recouvert par un feutrage mycélien. Les racines en croissance semblent préférentiellement s'insinuer au sein des amas organiques réalisés par le matériel végétal en décomposition. Leur isolement est parfois très délicat. Enfin, et ce phénomène est important pour sa signification en termes de perte de poids, les aiguilles apparaissent toutes fortement collapsées, semblant parfois réduites à leur seule enveloppe extérieure (hypoderme + épiderme + cuticule).

Les tiges feuillées de mousse semblent beaucoup plus attaquées par la microflore que dans la couche précédente. Elles sont souvent appliquées étroitement les unes contre les autres, parfois mêlées à des folioles de fougère, et abondamment recouvertes par — ou imbriquées avec — des déjections animales. Comme les aiguilles et tout le matériel végétal présent en F₁, elles sont emballées dans un abondant feutrage mycélien. Les tiges présentent souvent une couleur rouge foncé que l'on n'observait pas précédemment mais peuvent être également creuses à l'intérieur. Dans ce dernier cas elles deviennent translucides et sont de couleur claire. De certaines tiges de mousse sortent des rhizomorphes blancs. On peut remarquer également que de nombreux pieds de mousse se présentent sous la forme de tiges ramifiées ayant perdu leurs feuilles, probablement broutées par la faune.

Les déjections de la macrofaune se présentent sous trois types distincts. Les déjections de type A (fig. 3) ont la forme de très longs cordons plus ou moins repliés sur eux-mêmes, renfermant (observation à la loupe) des fragments entiers d'aiguilles de pin, avalés semble-t-il tout rond. Le matériel semble donc rejeté sans grand changement apparent. Ces déjections ont été interprétées comme étant produites par des limaces, sans cependant que ces animaux aient été rencontrés jusqu'à présent dans le prélèvement étudié. Les déjections de type B (fig. 4) sont de forme tronquée, plus ou moins cylindrique (cylindres aplatis). On y distingue à la loupe des fragments d'aiguilles de pin coupés en petits morceaux (contrairement aux déjections de type A), agglomérés entre eux. Leur couleur est brun plus ou moins foncé, jamais noirâtre. Des hyphes fongiques sont également visibles mais peuvent provenir d'une colonisation ultérieure. Ces déjections ont été attribuées à des isopodes, bien que les deux isopodes (larves de *Trichoniscus*) rencontrés dans la couche étudiée aient un contenu intestinal différent. Les déjections de type C, de loin les plus abondantes (fig. 5), ont une couleur noirâtre et un aspect très contourné sans forme caractéristique. Il s'agit d'un matériel finement broyé, contrairement aux deux types précédemment décrits. Souvent ces déjections sont aplatis contre le matériel végétal, sans doute en raison des mouvements des animaux qui les écartent lors de leur passage. Elles ont été attribuées à des lombrics épigés [*Dendrobaena octaedra* (SAVIGNY 1826) est présente dans la litière de cette station, BOUCHÉ rapport scientifique non publié]. D'autres déjections attribuées à des lombrics sont présentes dans la couche F₁ mais n'ont pas été comptabilisées en raison de leur très faible importance. Il s'agit de déjections à contenu figuré purement minéral, extrêmement friables, de couleur blanche ou grise, produites soit par une autre espèce soit par *Dendrobaena octaedra* au cours de périodes d'enfouissement dans le sol (certains auteurs, tels MARTINUCCI & SADA 1979, rangent d'ailleurs cette espèce parmi les «fouisseurs faibles»).

Les déjections des divers représentants de la mésofaune (microarthropodes, enchytréides) sont soit dispersées à la surface du matériel en décomposition (oribates, collemboles), soit rassemblées en amas situés soit à l'intérieur des aiguilles ou de l'écorce (oribates phthiracari- des et euphthiracarides, parfois enchytréides) soit à l'extérieur (enchytréides, larves de dip- tères sciarides). Malgré l'activité intense de ces animaux (en particulier les enchytréides,

phthiracarides et euphthiracarides), le volume total de leurs déjections semble cependant très inférieur à celui produit par la macrofaune, en particulier les déjections de type C (lombrics).

Le réseau racinaire présent dans la couche étudiée comprend uniquement des racines fines. Il se présente sous la forme de racines longues, dont l'apex présente une zone de croissance (avec parfois, légèrement en deçà, une zone à poils absorbants), portant des ramifications secondaires sous forme de racines courtes latérales mycorhizées (fig. 6). Alors qu'au niveau précédent les mycorhizes rencontrées étaient toutes du type coralloïde brun-orangé, on peut voir maintenant une plus grande variété de types, sans doute en raison de l'âge plus ancien de ces racines (fig. 6, 7, 8). Le type le plus fréquent est représenté par les mycorhizes noires de *Cenococcum geophilum* Fr. [= *C. graniforme* (Sow.) FERD. & WINGE]. Cet ascomycète, connu uniquement sous sa forme stérile mais présentant beaucoup d'analogies avec les *Elaphomyces* [TRAPPE 1971], forme des sclérotés sphériques de taille très diverse, retrouvés abondamment dans le prélèvement observé (fig. 9). Des mycorhizes (figs. 6, 7) comme des sclérotés (fig. 9) partent de longs filaments noirs dressés, qui envahissent l'ensemble du matériel en décomposition. Les déjections de la macrofaune (type C) sont souvent un siège de développement pour le mycélium de ce champignon (fig. 10). Ce champignon peut former des mycorhizes non seulement sur les racines courtes latérales, qui sont alors dichotomes et stoppent leur croissance, mais aussi sur les racines longues, en arrière de l'apex en croissance (figs. 6, 7). Il peut également cohabiter avec le type coralloïde brun-orangé, soit sous la forme de racines courtes distinctes portées par une même racine longue (fig. 7), soit sur la même racine courte. Si d'une manière générale la vitesse de croissance des racines l'emporte sur la vitesse de colonisation par le champignon, laissant ainsi les apex et en particulier les zones à méristème libres de toute contamination, comme WILCOX (1968) l'a montré, quelques racines peuvent être observées dont l'apex lui-même est mycorhizé (fig. 11). Il est évident que dans ce cas la croissance est stoppée, mais les présentes observations ne permettent pas de savoir quel est le phénomène premier (arrêt de croissance de la racine ou infestation par le champignon). Le type coralloïde (formé par des dichotomies répétées au cours de la croissance d'une racine courte) est toujours associé à un mycélium blanc floconneux (fig. 7), du même type que celui emballant les tiges de mousse, les aiguilles de pin, etc... Le troisième type, beaucoup moins fréquent, est représenté par des mycorhizes roses, épaisses, d'aspect velouté, toujours sous forme de racines courtes dichotomes (fig. 8). A la loupe aucun mycélium ne lui semble associé.

2.2. Etude du matériel végétal en décomposition

2.2.1. Aiguilles de pin

2.2.1.1. Manchon fongique à l'extérieur des aiguilles

La plupart des aiguilles sont entourées d'un manchon fongique, dans lequel quatre formes distinctes de champignons peuvent être rencontrées. Le plus fréquemment on trouve les hyphes mélanisées de *Cenococcum geophilum*, ascomycète mycorhizien, sous leur forme aérienne typique (fig. 12). Ce champignon a été déjà rencontré fréquemment dans les niveaux précédents (L_1 et L_2), mais sa nature mycorhizienne et son identité n'avaient pu être déterminées en raison de l'absence de caractères reconnaissables (sclérotés, mycorhizes noires). Dans les deux articles correspondants (PONGE 1984, 1985a), la majeure partie des descriptions d'hyphes mélanisées à la surface du matériel végétal en décomposition (feuilles de mousse en particulier), dans le tube digestif et les déjections des animaux, sont donc relatives à *Cenococcum geophilum* qui joue, comme nous le verrons, un grand rôle dans l'humus étudié. En compagnie de ce champignon, le recouvrant la plupart du temps, on trouve un basidiomycète très abondant dans le prélèvement étudié, dont les parois hyalines présentent des incrustations (fig. 13). Ces incrustations peuvent être beaucoup moins développées et même parfois absentes (fig. 12). Nous verrons par la suite quelles observations ont permis d'établir qu'il s'agit bien toujours du même champignon, associé aux mycorhizes coralloïdes brun-orangé des racines de pin. Un troisième type, moins fréquent, intriqué avec le précédent,

correspond à des hyphes d'environ $10\ \mu\text{m}$ de diamètre, à parois lisses et hyalines, à l'intérieur desquelles on observe fréquemment des repousses intra-hyphales (fig. 13). Bien qu'au niveau considéré aucune anse d'anastomose n'ait pu être observée le long des hyphes de ce champignon, il est probable qu'il s'agit du basidiomycète observé dans l'emballage fongique de certaines feuilles de mousses au niveau L_1 (PONGE 1984). Il n'a pas été observé en association mycorrhizienne, mais il n'est pas exclu qu'il s'agisse d'une différenciation d'hyphes de grand diamètre au sein du mycélium du champignon précédent. Les repousses intra-hyphales sont en effet, aux incrustations près, très semblables aux hyphes hyalines de $3\ \mu\text{m}$ de diamètre de ce champignon, et les deux formes sont toujours associées. La quatrième forme signalée est plus rare et correspond à un basidiomycète dont les hyphes sont lisses et légèrement plus larges que le basidiomycète à parois incrustées ($4\ \mu\text{m}$ de diamètre environ). Ce mycélium est associé aux mycorhizes roses, d'aspect velouté, des racines de pin.

On observe dans ce manchon, entre les hyphes fongiques, un développement bactérien (fig. 12). Parfois on observe les hyphes mélanisées de *Cenococcum geophilum* pénétrant à l'intérieur d'un matériel fongique en décomposition. Il s'agit dans ce cas du renouvellement d'un manchon précédent, peut-être formé par d'autres espèces. Il faut signaler également l'existence assez fréquente d'un petit champignon, vivant en parasite sur le manchon fongique entourant les aiguilles. Ses fructifications se présentent sous la forme de petits entonnoirs blanchâtres dont la paroi est formée d'hyphes accolées et soudées entre elles. Seuls les filaments internes, plus courts et non soudés entre eux, portent des conidies. Malheureusement, ils n'ont pas été étudiés en coupe et la conidiogénèse n'a pu être observée correctement. Il pourrait cependant s'agir de *Myrothecium s.l.* [MORELET communication personnelle].

2.2.1.2. Intérieur des aiguilles

2.2.1.2.0. Remarques préliminaires

À l'intérieur des aiguilles, il faut signaler deux phénomènes importants. Tout d'abord la présence constante de la faune même lorsque les fragments d'aiguille ne présentent aucun signe apparent de morsures ou de pénétrations, et ne possèdent aucune cavité particulière. La microfaune est toujours présente, sous la forme de protozoaires (amibes, flagellés), de rotifères ou de nématodes. Les thécamoebiens, pourtant très abondants à la surface des folioles de fougère, des feuilles de mousse et des aiguilles de pin, sont absents de l'intérieur des aiguilles sauf lorsque celles-ci ont été creusées par la mésofaune, sans doute en raison de leurs possibilités de déplacement plus limitées. Le stade de décomposition auquel sont arrivées les aiguilles de pin est donc caractérisé par une intervention massive de la faune, représentée par des groupes extrêmement variés. D'une façon moins générale, on constate également une pénétration des champignons mycorrhiziens à l'intérieur des aiguilles, notamment *Cenococcum geophilum*. Des basidiomycètes non-mycorhiziens sont également présents, mais le plus souvent à l'état de traces (parois vides), témoignant d'une attaque plus ancienne. Assez souvent, et ceci est valable également pour *Cenococcum geophilum*, les hyphes fongiques observées à l'intérieur des aiguilles semblent vides ou sénescentes (coloration nulle ou très éparse des cytoplasmes par le bleu de méthyle, absence d'opacité au contraste de phase). Les seuls micro-organismes vivant à l'intérieur des aiguilles, la plupart du temps, sont des bactéries ou, exceptionnellement bien qu'elles pullulent parfois, des algues (chlorophycées). Ce phénomène (lyse et remplacement des champignons) était déjà entamé dans la couche L_2 (PONGE 1985a), mais des figures de lyse bactérienne apparaissent maintenant dans certaines aiguilles, traduisant un arrêt de l'infestation (fig. 14). Il en est de même pour les cyanophycées chroococcales, qui sont maintenant en disparition, alors qu'elles étaient fréquemment observées à l'intérieur des aiguilles dans la couche précédente (PONGE 1985a).

2.2.1.2.1. Aiguilles attaquées par *Verticicladium trifidum*, non attaquées par *Cenococcum geophilum*

L'attaque de *Verticicladium trifidum* est reconnaissable aux hyphes hyalines à parois épaisses caractéristiques de ce champignon, que l'on peut observer dans les trachéides du xylème par exemple (elles sont sénescentes dans les aiguilles observées ici), ou aux formations

stromatiques développées par ce champignon au sein des tissus de l'hôte dans les cas d'évolution les plus avancés. On a pu observer des fragments d'aiguille où le mésophylle ainsi que l'endoderme étaient entièrement transformés en tissus fongiques mélanisés, apparemment vides de cytoplasme au moment du prélèvement, mais conservant néanmoins l'intégralité de leurs structures pariétales. L'ensemble épiderme + hypoderme peut être également transformé en stroma fongique mélanisé (fig. 12). Dans tous les cas observés d'invasion par *Verticicladium trifidum*, le tissu de transfusion est transformé en une bouillie, où seules subsistent des aréoles aux contours plus ou moins flous (fig. 15). Le développement bactérien est intense (fig. 15), sauf dans le cas unique observé où le champignon était encore actif (mais sénéscent). Des traces d'autres infestations fongiques antérieures peuvent subsister, sous forme de parois hyphales vides ou de diaphragmes de *Lophodermium pinastri*. Par rapport aux observations antérieures (PONGE 1985a), les aiguilles où le développement de *Verticicladium trifidum* a pu se poursuivre sont donc caractérisées par une continuation de la cellulolyse dans les tissus du cylindre central (le xylème étant épargné), et le développement de formations stromatiques remplaçant peu à peu l'épiderme, l'hypoderme, le mésophylle et l'endoderme. Même lorsque les tissus internes sont envahis postérieurement par des bactéries, il convient de souligner que la fonte des parois des tissus-hôtes est due non aux bactéries mais au champignon, car on retrouve dans la couche L₂ les mêmes cas de figure en l'absence de bactéries (PONGE 1985a).

D'autres phénomènes, dont l'importance et le lien avec le champignon considéré sont sans doute faibles (en raison de la non-répétitivité de ces observations) sont cependant à signaler: la présence de corpuscules bruns de grande taille dans le tissu de transfusion d'une aiguille (fig. 15), et le développement d'algues unicellulaires (chlorophycées), en couche régulière, juste sous l'hypoderme transformé en stroma mélanisé (fig. 16). Ce dernier phénomène, visible sur une assez grande surface du fragment d'aiguille observé (mais non retrouvé sur les autres fragments), n'avait pas été rencontré dans les couches sus-jacentes, où les algues colonisant les tissus internes étaient des cyanophycées chroococcales, toujours associées à un développement bactérien.

2.2.1.2.2. Aiguilles attaquées par *Cenococcum geophilum*

Si ce champignon entoure, en compagnie de basidiomycètes mycorrhiziens, l'ensemble des fragments d'aiguilles présent en F₁, on observe très souvent sa pénétration dans les tissus internes, où il forme des structures morphologiquement très différentes de son mycélium aérien. Le cas typique est non pas un envahissement graduel et général des tissus internes, comme avec *Verticicladium trifidum*, mais le développement d'un réseau très dense d'hyphes enchevêtrées dans la partie du mésophylle située juste sous l'hypoderme (fig. 17). Comme aucune structure cellulaire d'origine végétale n'est visible entre les hyphes, il est probable que le champignon a repoussé au cours de sa croissance les tissus végétaux environnants, et ne s'est pas développé en leur sein. Les hyphes apparaissent très contournées, de section plus petite (2 µm environ au lieu de 4 µm chez les hyphes aériennes) et moins mélanisées (couleur grise au lieu de noire). Parfois des chlamydozoïdes de 4 à 7 µm de diamètre apparaissent au sein de ce mycélium. Bien que la morphologie de ces tissus fongiques soit très différente de ce que forme *Cenococcum geophilum* à l'extérieur des aiguilles, il s'agit incontestablement du même champignon. L'étude de zones où se développent conjointement des hyphes longitudinales morphologiquement semblables aux hyphes aériennes, et des hyphes enchevêtrées du type décrit précédemment (fig. 18) permet de lever le doute. Ce type de mycélium, manifestant le polymorphisme important de cette espèce, a d'ailleurs été observé par HATCH (1934) en culture sur gélose et MIKOLA (1948) en culture sur milieu liquide. Cette variété de formes, (voir également les variations entre souches décrites par MIKOLA 1948) est d'ailleurs à l'origine de la diversité des noms sous lesquels ce même champignon a été décrit par les auteurs anciens (HATCH 1934). Ce tissu fongique, situé entre le mésophylle et l'hypoderme, apparaît toujours vide de cytoplasme, parfois même en voie de lyse (fig. 19). Cependant on n'y observe pas de développement bactérien. Les tissus du mésophylle et du cylindre central présentent des traces d'infestations fongiques antérieures, comme dans le cas précédent, mais on y trouve parfois quelques hyphes mélanisées typiques de *Cenococcum geophilum*, à

l'intérieur des trachéides du xylème. Il s'agit probablement dans ce cas d'un développement de la forme aérienne à partir d'une cassure de l'aiguille, car la relation entre ces hyphes et le mycélium se développant sous l'hypoderme n'a pu être observée. Les aiguilles colonisées par *Cenococcum geophilum* apparaissent appétentes pour la faune, en particulier les oribates Phthiracaridae et Euphthiracaridae car les aiguilles remplies des déjections de ces animaux qui ont été observées étaient également des aiguilles à *Cenococcum geophilum*. Cependant ces animaux, s'ils ingèrent les tissus internes de l'aiguille, délaissent le tapis dense d'hyphes mélanisées situé sous l'hypoderme. Cette colonisation animale intense rend donc assez rapidement creuses les aiguilles colonisées par *Cenococcum geophilum*, ce qui explique la présence des autres espèces du manchon fongique, souvent associées à *Cenococcum geophilum* dans les tissus internes. Ces autres champignons (basidiomycètes mycorhiziens) ne colonisent cependant jamais l'intérieur des trachéides et semblent seulement profiter des cavités creusées par la faune.

L'apparition de boules brunes semblables à celles qui avaient été signalées précédemment a également été observée (une seule fois, il s'agit donc d'un phénomène particulier à certaines aiguilles). Ces observations sont à rapprocher de phénomènes similaires et également particuliers à certaines aiguilles mis en évidence dans la couche L₂ (PONGE 1985a). Ceci reste difficile à interpréter en raison de la non-généralité du phénomène. Il est en effet délicat de faire intervenir certains composants chimiques connus qui se forment au moment de la mort des cellules végétales tels que les complexes polyphénols-protéines (HANLDEY 1954), car on devrait alors en trouver dans toutes les aiguilles, ce qui est loin d'être le cas. La question reste donc posée.

Le caractère essentiel de la colonisation des aiguilles par *Cenococcum geophilum* semble être l'incompatibilité de ce champignon avec un développement bactérien et algal interne. Les figures de lyse bactérienne signalées précédemment (fig. 14) proviennent d'ailleurs d'une aiguille envahie par ce champignon. *Cenococcum geophilum* est connu pour sa production d'antibiotiques (GRAND & WARD 1969). Il ne semble cependant pas intervenir directement dans le processus de décomposition, ne pénétrant que certaines cellules vides de cytoplasme (trachéides), sans apparemment en altérer les parois. L'incompatibilité de ce champignon avec *Verticicladium trifidum* semble également manifeste car les fragments d'aiguille attaqués par *Cenococcum geophilum* ne présentent pas de caractères attestant d'une occupation antérieure par *Verticicladium trifidum*. Le fait que les hyphes élaborées par *Cenococcum geophilum* sous l'hypoderme des aiguilles soient vides laisse supposer qu'il s'agit d'une colonisation ancienne, peut-être pendant l'automne et l'hiver précédents, la colonisation par *Verticicladium trifidum* étant plus récente (des hyphes viables de ce champignon sont encore visibles au niveau F₁, et sont en tout cas très abondantes dans les niveaux L₂ et L₁, d'origine printano-estivale). Les renseignements sur la phénologie de la croissance et l'écologie de *Cenococcum geophilum* concernent malheureusement exclusivement les mycorhizes produites par ce champignon.

2.2.2. Racines et mycorhizes de pin, champignons mycorhiziens

2.2.2.0. Remarques préliminaires

De nombreux auteurs ont entrepris de décrire les caractères anatomiques des ecto-mycorhizes du pin, soit en microscopie photonique (HATCH & DOAK 1933; HATCH 1934; Mc DOUGAL & DUFRENOY 1944; ROBERTSON 1954; FASSI & DE VECCHI 1962; MARKS 1965; FASSI & FONTANA 1966; SCANNERINI & PALENZONA 1967; WILCOX 1968; FORTIN *et al.* 1980), soit en microscopie électronique (FOSTER & MARKS 1966; MARKS & FOSTER 1967; SCANNERINI 1968; HOFSTEN 1969). Les structures mycéliennes extra-mycorhiziennes, bien que négligées par la plupart des auteurs précédents, ont cependant fait l'objet de quelques observations, notamment en ce qui concerne la rhizosphère (FOSTER & MARKS 1967) et plus récemment les rhizomorphes (DUDDRIDGE *et al.* 1980; FOSTER 1981; BROWNLEE *et al.* 1983). Il est donc inutile de répéter des observations déjà connues. C'est pourquoi seuls les aspects anatomiques peu ou non décrits, notamment les zones de passage d'un champignon à l'autre, et les processus de décomposition des racines mycorhizées, seront illustrés.

2.2.2.1.1. Racines vivantes

2.2.2.1.1. *Ecto-mycorhizes coralloïdes brun-orangé*

Déjà observées au niveau L₂, ces mycorhizes sont caractérisées par une tendance à des dichotomies répétées, aboutissant souvent (mais pas toujours) à des massifs coralloïdes. L'observation du manteau en coupe tangentielle permet de définir sa nature prosenchymateuse: il s'agit d'hyphes soudées entre elles par un ciment. Elles ne sont pas séparables. Son épaisseur est très variable, il est parfois réduit à une seule couche cellulaire. Vers l'apex des racines courtes mycothizées, le manteau disparaît. La colonisation interne est par contre toujours très accentuée, même vers l'apex, avec un filet de Hartig formé de 1 à 2 couches cellulaires, entre les cellules corticales hypertrophiées. On distingue en périphérie du cortex, sous le manteau, deux couches de cellules «à tannins». En périphérie du manteau, le prosenchyme laisse la place à des hyphes de moins en moins étroitement accolées, puis à un mycélium formé d'hyphes de 3 µm de section, à parois lisses et à nombreuses anses d'anastomose (mycélium à boucles, ou dicaryon, de basidiomycète). Si l'on veut intégrer ces mycorhizes dans une classification générale, avec toutes les réserves que cela suppose, on peut les rapporter au type A_e de DOMINIK (1969). Il convient cependant de revenir sur le terme d'ectendo-mycorhizes qui avait été adopté pour les décrire dans l'article précédent (PONGE 1985a). On ne distingue pas d'hyphes intra-cellulaires dans les cellules corticales mais des structures amyloïdes prenant fortement le bleu de méthyle s'accumulent parfois, qui avaient été prises à tort pour des hyphes fongiques. L'examen, ultérieur à la rédaction de l'article cité, des travaux de WILCOX (1971) sur la comparaison entre les ectendo-mycorhizes du pin et les ecto-mycorhizes, a permis de lever le doute. Il s'agit bien d'ecto-mycorhizes *sensu stricto*.

Les liens entre le champignon responsable de cette mycorhization et le mycélium hyalin de basidiomycète à parois incrustées présent en abondance dans la litière sont difficiles à établir à l'aide de coupes. En effet, les incrustations (probablement d'oxalate de calcium) n'apparaissent pas sur les hyphes situées dans le manteau ou à proximité immédiate, et il n'a pas été possible de suivre le trajet d'une hyphe depuis la racine jusqu'à la zone où les cristaux apparaissent. On remarquera cependant le caractère extrêmement variable de la production de ces cristaux, qui peuvent être complètement absents du mycélium, ou s'interrompre brusquement le long du trajet d'une hyphe (fig. 20). Les autres caractères ne changeant pas (boucles, anastomoses, ramifications, diamètre des hyphes, épaisseur des parois, etc. . .), on peut admettre l'hypothèse du caractère mycorhizien du basidiomycète à hyphes incrustées et le rattacher aux mycorhizes brun-orangé qu'il entoure toujours abondamment (fig. 7). Un caractère intéressant est à signaler également. Une cystide a été trouvée sur une hyphe de ce champignon (fig. 21), exactement semblable aux lagéno-cystides abondamment produites par le mycélium végétatif d'un basidiomycète (appartenant probablement au genre *Hyphodontia* groupe *arguta-pallidula-alutaria*, BOIDIN communication personnelle) se développant dans le bois tombé (PONGE 1985a). Il n'est donc pas exclu qu'il s'agisse du même champignon. La double écologie, mycorhizienne et saprophyte lignicole, des corticiacées, est d'ailleurs connue (KÄÄRIK & RENNERFELT 1957; VOZZO & HACSKAYLO 1971).

2.2.2.1.2. *Ecto-mycorhizes noires à *Cenococcum geophilum**

Contrairement au type précédent, l'identification de ces mycorhizes ne fait aucun doute. Elles correspondent au type G_a de DOMINIK (1969), et ont été décrites par de nombreux auteurs, tels que HATCH (1934), sous le nom de *Mycelium radialis nigro-strigosum*, MIKOLA (1948), TRAPPE (1971), KIFFER (1974) ou VOIRY (1981), sous le nom de *Cenococcum graniforme*. MARKS & FOSTER (1967) décrivent également des mycorhizes noires tout à fait semblables, sans toutefois nommer le champignon.

Leur morphologie extérieure est variable, elles peuvent être en massue (fig. 7) ou légèrement dichotomes (fig. 6), mais jamais ramifiées. On observe toujours de nombreuses hyphes partant à angle droit («jet black mycelium», HATCH 1934). En observation microscopique,

le manteau apparait de type pseudo-parenchymateux, il est formé d'hyphes mélanisées cloisonnées, cimentées entre elles, à disposition palissadique, et est épais d'au moins 4 couches de cellules. Son épaisseur augmente considérablement vers l'apex, contrairement au champignon précédent. De l'extérieur vers l'intérieur, les cellules du manteau perdent leur mélanisation. Le filet de Hartig, hyalin, est par contre plus mince qu'avec le champignon précédent, il n'est formé que par une seule couche de cellules. Les cellules corticales de la racine-hôte forment, sous le manteau, une seule couche de cellules «à tannins». A l'intérieur, on distingue ensuite une zone externe formée de cellules parenchymateuses mortes, puis vers l'intérieur une alternance de cellules vivantes et de cellules mortes. La colonisation interne est donc beaucoup moins intense qu'avec le basidiomycète décrit précédemment.

On observe souvent, dans la partie proximale des racines courtes mycorhizées par *Cenococcum geophilum*, dépourvue du manteau formé par ce champignon, un très faible manteau formé par le basidiomycète précédent, avec des hyphes non cimentées où les boucles sont reconnaissables. A ce niveau, on retrouve les caractéristiques de la colonisation interne par ce champignon: filet de Hartig à 2 couches de cellules, 2 couches de cellules corticales «à tannins». Au niveau du passage de *Cenococcum geophilum* à cet autre champignon, on observe un étranglement de la racine, affectant essentiellement le cortex.

La coexistence de *Cenococcum geophilum* avec d'autres champignons sur une même racine courte, le premier en colonisant l'apex, a déjà été décrite par MARKS & FOSTER (1967) et son mécanisme explicité. Cette possibilité se conçoit ici très bien si l'on considère les différences de comportement des deux champignons présents: alors que *Cenococcum geophilum* se développe préférentiellement de façon externe et vers l'apex (manteau plus épais), le basidiomycète se développe surtout de façon interne et ne forme pas ou peu de manteau vers l'apex.

Le mycélium de *Cenococcum geophilum* est formé d'hyphes mélanisées à parois épaisses, de 4 à 5 μm de section en général, le plus souvent lisses (figs. 12, 18), mais parfois aussi incrustées (fig. 22), bien qu'il ne semble pas s'agir dans ce cas de cristaux, mais de protubérances de la paroi. Nous avons cependant déjà vu (figs. 17, 18) que des modifications morphologiques profondes peuvent affecter le mycélium de ce champignon lorsqu'il pénètre dans des organes végétaux, notamment la perte de la mélanisation. Ceci peut également se produire parfois dans le mycélium aérien, les parois devenant brusquement plus minces et dépigmentées, la mélanisation se cantonnant alors aux cloisons inter-cellulaires (fig. 23).

2.2.2.1.3. *Ecto-mycorhizes roses*

Ces mycorhizes, d'aspect velouté et toujours dichotomes (fig. 8), possèdent un manteau très épais, dont la nature variable rend l'insertion dans la classification de DOMINIK (1969) assez difficile. Lorsque le manteau est de nature pseudo-parenchymateuse (plectenchyme vrai), elles se rapportent au type F_e , mais parfois le manteau prend nettement l'aspect d'un prosenchyme, avec des hyphes reconnaissables (fig. 24). Il s'agirait alors du type B_e . On voit les difficultés que pose une telle classification, ou du moins la généralisation de son application. On peut parfois observer dans le manteau une pénétration d'hyphes mélanisées de *Cenococcum geophilum*. Le filet de Hartig est très développé, mais il n'y a qu'une seule couche de cellules «à tannins». Sous cette couche périphérique, on observe parfois une accumulation de boules brunes dans les cellules corticales (fig. 25), semblables à celles décrites précédemment dans les aiguilles (fig. 15). Vers l'apex, le manteau est aussi épais, mais on n'observe plus alors ni cellules «à tannins», ni filet de Hartig. La colonisation y est donc uniquement externe.

L'observation du manteau en coupe tangentielle montre, lorsqu'il est de nature prosenchymateuse, de nombreuses anses d'anastomose (fig. 26). Bien que le contour des mycorhizes soit net et ne montre pas de passage graduel du manteau au mycélium extra-mycorhizien, on peut néanmoins observer à l'extérieur quelques hyphes de même nature que celles formant le manteau. Elles possèdent des anses d'anastomose (dicaryon de basidiomycète), des parois hyalines lisses et minces. Leur largeur (4 μm) est légèrement supérieure à celle du basidiomycète à parois incrustées (3 μm). On retrouve ce mycélium, quoique peu fréquem-

ment, dans l'emballage des éléments végétaux en décomposition et des déjections animales (figs. 134, 135), en compagnie du basidiomycète à parois incrustées et de *Cenococcum geophilum*

2.2.2.1.4. Racines longues

On peut observer quelques (rares) racines longues possédant, légèrement en arrière de la zone de croissance, une zone à rhizoïdes assimilateurs. Ces racines ne présentent aucun signe de modifications tissulaires dues à l'action d'un champignon: en particulier les cellules corticales ne sont pas hypertrophiées et l'on n'observe ni cellules «à tannins» ni filet de Hartig.

Les racines longues sont la plupart du temps colonisées par des champignons mycorrhiziens, même lorsqu'elles ne présentent aucun signe extérieur de mycorhization. Le développement interne du basidiomycète à hyphes incrustées est rarement accompagné par la formation d'un manteau. Lorsqu'il existe, ce dernier est très peu développé. Par contre, un filet de Hartig identique à celui des mycorrhizes est présent (fig. 27), et l'on observe des pénétrations longitudinales d'hyphes fongiques dans les cellules corticales, ainsi que dans l'endoderme. Les cellules «à tannins» sont cependant absentes dans le cortex et le cylindre central est toujours intact, avec des noyaux bien visibles dans les cellules parenchymateuses.

La présence de *Cenococcum geophilum* est visible extérieurement, soit à cause de la présence d'un manteau noir, avec sa structure palissadique typique et ses hyphes externes dressées, soit à cause de la présence d'hyphes libres courant longitudinalement à la surface de la racine, ce qui donne une couleur brune à la racine (faisant penser, à tort, à un phénomène de décomposition). A l'intérieur, on trouve un filet de Hartig normalement développé, mais les cellules corticales ne sont pas hypertrophiées et les cellules «à tannins» sont absentes. Une racine, dont l'apex était également mycorhizé par *Cenococcum geophilum* (fig. 11), a montré l'existence, sous le manteau caractéristique de ce champignon, d'un méristème encore intact, avec de nombreux noyaux, et l'absence totale de tout développement fongique interne. Il est probable que la colonisation externe de l'apex par *Cenococcum geophilum* a suivi un arrêt de croissance de la racine [perte de la forme en pointe caractéristique des apex en croissance (fig. 7)]. Cependant, il s'agit d'une colonisation superficielle. D'une manière générale, la virulence de ce champignon semble beaucoup moins importante que celle du basidiomycète précédent.

Il est important de noter que la colonisation mycorrhizienne n'affecte pas seulement les mycorrhizes proprement dites (racines courtes plus ou moins transformées), mais également les racines longues (MARKS & FOSTER 1973). Dans le cas du basidiomycète à parois incrustées (*Hyphodontia?*) on observe même des hyphes intra-cellulaires jusque dans l'endoderme, ce qui a probablement des conséquences sur l'assimilation hydrique et minérale au niveau des racines longues. Les observations de ROBERTSON (1954) montrent d'ailleurs que la colonisation mycorrhizienne vraie des racines courtes de pin se ferait, non pas directement par l'extérieur (à partir du manteau par exemple), mais par l'intermédiaire de leur jonction avec les racines longues infectées. La mycorhization des racines longues serait de nature plus interne, sans nécessairement qu'un manteau soit présent, ce qui n'est pas sans faire penser à un développement du type «ectendo-mycorhizes», tel que WILCOX (1968, 1971) l'a défini.

2.2.2.2. Racines en décomposition

2.2.2.2.1. Racines courtes

Seules des mycorrhizes brun-orangé à basidiomycète ont été observées en cours de décomposition. Leur couleur devient alors nettement brune. Le phénomène remarquable commun à tous les stades observés est l'absence de développement bactérien dans les tissus internes. Le cortex, en particulier, reste intact, avec son filet de Hartig et les cellules «à tannins». La décomposition affecte essentiellement le manteau fongique. On peut observer plusieurs étapes de ce phénomène: (a) les hyphes du manteau sont vides de cytoplasme, les plus extérieures ayant un contour flou, ce qui indique une lyse de la paroi; (b) le manteau est le siège d'un intense développement bactérien et algal, les hyphes devenant à peine reconnaissables; (c) un autre stade, peut-être succédant au précédent, peut-être concomitant, correspond à l'invasion du manteau par d'autres champignons, par exemple le basidiomycète à parois lisses associé aux mycorrhizes roses déjà décrites.

2.2.2.2. Racines longues

Elles sont essentiellement caractérisées par un développement du basidiomycète des mycorhizes brun-orangé dans le cylindre central. Ce développement se fait sous la forme d'hyphes à croissance longitudinale du type dicaryon (fig. 28). On peut observer également sur certaines racines un développement conjoint de ce champignon et de *Cenococcum geophilum*. Ce dernier est également présent à la surface sous forme d'un emballage d'hyphes. L'invasion de la stèle par les champignons responsables de la mycorhization semble donc être le premier stade de la décomposition des racines longues, et le seul stade observé à ce niveau.

On voit donc que les racines longues du pin se comportent tout à fait différemment des racines courtes tant vis-à-vis du phénomène de mycorhization que des phénomènes divers associés à la mort de la racine.

2.2.2.3. Sclérotés de *Cenococcum geophilum*

Bien que la description de ces sclérotés n'entre pas dans le cadre de l'écologie proprement dite des organismes du sol, l'abondance de ces organes est telle, et leur présence suffisamment constante dans les humus de type mor (FERDINANDSEN & WINGE 1925; MEYER 1964), pour que l'on s'attarde à les décrire, ou du moins à compléter les descriptions déjà données par FERDINANDSEN & WINGE (1925). Leur reconnaissance précise, par exemple sur des lames minces d'humus, peut offrir un grand intérêt en pédologie.

Les sclérotés de *Cenococcum geophilum*, dans le prélèvement étudié, se présentent sous la forme de sphères presque parfaites, de taille très diverse, d'où partent des hyphes rayonnantes (fig. 9). En coupe, on peut distinguer une paroi, formée de trois couches, et un cœur de nature assez homogène (fig. 29). La paroi (fig. 30) comprend une assise externe monocellulaire, formée de cellules à parois minces et mélanisées [TRAPPE (1971) a observé en coupe tangentielle une intéressante analogie entre cette assise et le manteau des ecto-mycorhizes à *Cenococcum geophilum*], faisant place à une couche de 7 à 10 cellules, disposées en files circulaires, dont les parois minces sont moins mélanisées que l'enveloppe externe, puis une couche de 10 cellules environ, de structure très différente: les parois sont très épaisses, absolument noires, les lumières cellulaires extrêmement étroites, et les limites cellulaires non observables en raison de l'opacité des parois. C'est cette dernière couche qui est principalement responsable de la couleur noire des sclérotés et de leur dureté. Le cœur (fig. 31) est formé de cellules à parois minces et légèrement mélanisées, à peu près disposées en files radiales, dont les méats sont comblés, la mélanisation étant plus franche au niveau des méats. Aucun sclérote creux n'a été observé, mais ce phénomène est considéré comme hiverno-printanier par FERDINANDSEN & WINGE (1925), et précédant la germination des sclérotés.

2.2.3. Brindilles de pin

2.2.3.0. Remarques préliminaires

Il s'agit de jeunes tiges de pin d'environ un an et demi, probablement tombées au sol au cours de l'hiver précédent. Deux phénomènes sont à remarquer essentiellement: (a) la décomposition de l'écorce des brindilles est bien entamée à ce niveau, sous l'influence conjointe de la faune et des champignons; (b) les basidiomycètes, qui n'avaient pas été observés dans les brindilles aux niveaux précédents (PONGE 1984, 1985a) pénètrent maintenant toutes les brindilles étudiées. C'est également le cas, pour certaines d'entre elles, de *Cenococcum geophilum*.

Il faut distinguer les phénomènes qui se déroulent dans l'écorce des brindilles de ce qui se passe dans le bois car aucune relation ne peut être établie entre eux, c'est pourquoi ces deux groupes de tissus végétaux seront envisagés séparément.

2.2.3.1. Bois

2.2.3.1.1. Pénétration des basidiomycètes sans attaque des parois ligneuses

On observe des pénétrations de champignons à l'intérieur des trachéides: un basidiomycète à hyphes étroites et lisses qui pourrait être le champignon associé aux mycorhizes brun-

orangé, un basidiomycète à hyphes très larges pouvant être une autre forme du précédent (variante supposée déjà décrite dans le manchon fongique des aiguilles, voir ci-dessus), et *Cenococcum geophilum*. Les infestations antérieures sont visibles, sous la forme d'hyphes mélanisées vides dans les rayons ligneux (*cf.* phénomènes décrits dans la couche L₁, PONGE 1984), de pycnides ou d'acervules en périphérie de l'écorce.

2.2.3.1.2. Pénétration fongique et bactérienne avec attaque de pourritures molles

La moitié environ des brindilles étudiées montre des attaques du type pourriture molle, avec les figures caractéristiques (fig. 32) décrites et expliquées par de nombreux auteurs (BAILEY & VESTAL 1937; COURTOIS 1963; CORBETT & LEVY 1963; CORBETT 1965; CASA-GRANDE & OUELETTE 1971; NILSSON 1973, 1974). On observe des cavités formées dans les parois cellulaires des trachéides du métaxylème, dans le sens de l'orientation des fibres ligno-cellulosiques. Les croisements observés sur la figure 32 sont dus à l'orientation croisée des fibres de deux trachéides adjacents. Des micro-hyphes constrictées sont parfois observables en-dehors des cavités proprement dites. Les microbiologistes du bois se sont souvent posé la question de savoir pourquoi des cavités étaient formées préférentiellement à certains endroits. La figure 33 montre, dans certaines zones non encore infectées par le champignon, la structure irrégulière de la paroi: on voit que les fibres (non visibles au grossissement utilisé) sont réunies en faisceaux, qui peuvent se séparer les uns des autres à certains endroits. Il est probable que le champignon profite de ces espaces et de ces irrégularités pour ébaucher des cavités (par attaque enzymatique externe).

Les brindilles observées et présentant ce type d'attaque montrent toujours la présence d'autres micro-organismes en abondance: basidiomycètes, le basidiomycète à hyphes larges déjà signalé étant présent dans les rayons vasculaires et médullaires, hyphes mélanisées de *Cenococcum geophilum*, bactéries pouvant coexister avec des champignons à l'intérieur des trachéides (fig. 33).

Si les micro-organismes sont abondants et variés à l'intérieur du bois dans les brindilles étudiées, en revanche aucune attaque par la faune n'a pu être mise en évidence. On peut donc considérer qu'il y a, dans la partie bois des brindilles, un certain retard par rapport aux aiguilles dans le processus de décomposition.

2.2.3.2. Ecorce

On peut fréquemment observer des rhizomorphes blancs sortant de l'écorce. Les tissus corticaux envahis par ces champignons montrent en coupe (fig. 34) une digestion des cellules, semblable à ce qui avait été observé dans les aiguilles envahies par *Marasmius androsaceus* au niveau L₂ (PONGE 1985a). Seule la résine subsiste intacte au milieu d'une bouillie où il est extrêmement difficile de distinguer les limites cellulaires du champignon. Bien que l'on n'ait pu observer aucune anse d'anastomose sur ces rhizomorphes, il est probable qu'il s'agit de basidiomycètes.

De nombreux sites abritent des colonies bactériennes diverses (fig. 35). Il est fréquent d'observer dans ces sites des protozoaires [amibes ou thécamcebiens, par exemple *Nebela collaris* (EHRENBERG, 1848) LEIDY, 1879].

L'écorce des brindilles est le siège d'une intense activité perforatrice des oribates phthiracarides et euphthiracarides [*Rhysotritia duplicata* (MICHAEL, 1880), *Phthiracarus*, voir plus loin l'étude consacrée à la faune], avec dépôt de déjections autour de l'écorce, dans des cavités ouvertes, ou à l'intérieur même, visibles seulement en coupe. On trouve également, entre l'écorce et le bois, des amas de déjections d'enchytréides, dont l'étude au microscope montre des fragments de résine. Le même phénomène avait été observé autour d'un fragment de jeune branche de pin, toujours entre l'écorce et le bois, dans la couche L₂ (PONGE 1985a). Les enchytréides ne semblent pas perforer l'écorce comme les oribates phthiracarides et euphthiracarides, évidemment en raison de l'absence de pièces buccales dures. Ils peuvent seulement s'insinuer entre l'écorce et le bois, ou bien là où existe un décollement des feuillettes. Des rotifères ont été trouvés dans ces couches de déjections, mais l'observation de leur tube

digestif n'a pas révélé d'éléments figurés, à l'exception d'une microflore intestinale (fig. 74) [probablement alimentation carnivore].

La surface de l'écorce est souvent envahie par un feutrage d'hyphes mélanisées de *Cenococcum geophilum* qui peuvent, à certains endroits, former un pseudo-parenchyme (fig. 36) semblable à ce que l'on observe dans le manteau des mycorhizes noires.

D'une manière générale, on peut donc voir que l'écorce des brindilles est le siège d'une intense activité biologique, à laquelle participe activement la faune, contrairement à ce que l'on observe dans le bois proprement dit.

2.2.4. Ecorce de pin

2.2.4.0. Note

Il s'agit de fragments d'écorce détachés du tronc ou de branches de pin, et non de l'écorce des brindilles, qui a été étudiée dans le chapitre précédent.

2.2.4.1. Fragments minces

Les fragments d'écorce minces correspondent essentiellement au détachement de l'épiderme, qui entraîne avec lui quelques feuillettes corticales. Ils sont caractérisés par le développement en surface d'un emballage formé d'hyphes de *Cenococcum geophilum* (fig. 37), ou du basidiomycète à hyphes incrustées des mycorhizes brun-orangé, mais aucune pénétration cellulaire par ces champignons n'a été observée. Des traces d'anciennes attaques fongiques (probablement sur l'arbre) peuvent être décelées sous la forme de pycnides ou d'acervules, mais ces organes étant vides n'ont pu être rattachés à des espèces ou des genres connus. On peut cependant signaler la présence d'un champignon imparfait dématié produisant de nombreux conidiophores cloisonnés, ses spores étant également cloisonnées (dictyospores). Bien que ces colonies fongiques soient envahies par un voile bactérien et algal, et par conséquent difficiles à observer, il pourrait cependant s'agir de *Spadicoides xylogenum* (A. L. SMITH) HUGHES [ROQUEBERT communication personnelle]. Sous le manchon fongique, ainsi que dans les fissures de l'écorce, on peut observer un intense développement bactérien (fig. 38).

Un certain nombre de ces fragments sont recouverts de mucus, traduisant le passage de lombrics ou de limaces. Ces amas de mucus, très transformés, renferment des hyphes fongiques sénescents ou mortes (fig. 64) et de nombreuses bactéries (fig. 65). Des amibes sont présentes en grand nombre dans ces formations. Les amas de mucus sont recouverts par l'emballage fongique déjà décrit, ce qui traduit l'ancienneté de leur dépôt. Des déjections de la macrofaune, du type C (attribué aux lombrics), sont également souvent présentes, appliquées étroitement contre les fragments d'écorce. Des rhizomorphes blancs ont également été observés au contact de l'écorce, mais il ne semble pas qu'ils en sortent car aucune figure correspondant au développement interne de ces champignons n'a pu être retrouvée dans les coupes.

A l'intérieur de ces fragments, en coupe, on n'observe pas d'attaques par des organismes vivants. On ne trouve ni champignons, ni faune, ni bactéries. Le contraste est donc très net entre le développement bactérien et fongique visible en surface (ainsi que dans les fissures), avec de nombreux protozoaires (surtout dans les amas de mucus), et l'intérieur de ces fragments, où aucun organisme vivant n'a été observé en coupe.

2.2.4.2. Fragments épais

En surface, on observe un développement bactérien similaire à ce qui a été précédemment décrit. Dans la profondeur de ces fragments d'écorce on n'observe par contre pas de bactéries mais de nombreuses traces d'une ancienne activité fongique. Les parois cellulaires apparaissent lysées, subsistant sous la forme de débris, dans lesquels on peut parfois observer des perforations dues à un ancien passage d'hyphes (fig. 39). Il s'agirait donc d'une destruction du type pourriture molle, bien que ce terme ait été utilisé seulement pour le bois. Quelques hyphes hyalines vivantes apparaissent parfois, mêlées à des parois vides, que l'utilisation du contraste de phase permet de distinguer nettement (FRANKLAND 1974). La plupart du temps, on observe des fragments de résine intacts au milieu de débris d'anciennes parois cellulaires subérisées.

On peut se poser la question du déterminisme de l'absence de bactéries au coeur des fragments d'écorce, alors qu'elles sont extrêmement abondantes en surface ainsi que dans les fissures. Il est possible que l'abondance de la résine et d'autres composés chimiques présents dans l'écorce soit néfaste pour le développement bactérien mais tolérable pour certaines souches fongiques particulières. A cet égard, le travail de UPDEGRAFF & GRANT (1975) montre que, sur 200 souches testées (et provenant elles-mêmes de l'écorce, après enrichissement), seuls 36 fungi imperfecti sont capables de se développer normalement sur des milieux préparés à partir d'extraits d'écorce de pin (*Pinus radiata* D. DON). La plupart d'entre eux sont des champignons capables de dégrader les composés phénoliques renfermés en quantité importante dans l'écorce (39 % du poids sec pour les seuls acides phénoliques, 60 % si on leur ajoute les composés éthanol-extractibles). Les bactéries et levures utilisées dans ces tests se sont avérées incapables de croître.

2.2.5. *Euphyllles de pin*

La plupart de ces euphyllles (bractées présentes dans les bourgeons et les jeunes pousses tombant assez rapidement dès le mois de juin) montrent des zones râclées par la faune, avec des déjections d'acariens oribates déposées à la surface. L'étude de ces déjections montre bien qu'elles proviennent des euphyllles. Souvent, au milieu de ces plages d'action, l'épiderme supérieur subsiste seul. A la surface des euphyllles court un tapis d'hyphes de *Cenococcum geophilum*, associé au mycélium du basidiomycète à hyphes incrustées déjà décrit, ainsi qu'au basidiomycète à hyphes lisses et légèrement plus larges (associé aux mycorhizes roses), visible essentiellement sous forme de parois vides. Mise à part l'ingestion par la faune, ce matériel au niveau F₁ n'est guère différent de ce qui avait été observé en L₂ (PONGE 1985a), mais l'hypothèse la plus probable est qu'il s'agit d'organes végétaux tombés récemment et insinués, en raison de leur petite taille, au travers des couches L₁ et L₂, jusqu'en F₁. Ceci montrerait alors, d'un point de vue écologique, que l'ingestion préférentielle de ce matériel en F₁ n'est pas nécessairement due à la nécessité d'une maturation préalable sous l'influence de la microflore mais des exigences écophysiologicals maintenant assez loin de la surface les animaux (oribates phthiracarides et euphthiracarides) capables d'ingérer ce matériel.

2.2.6. *Inflorescences mâles et pollen de pin*

La plupart des inflorescences mâles et des grains de pollen rencontrés semblent intacts ou peu décomposés. En particulier les grains de pollen, souvent rassemblés en amas, apparaissent vides de bactéries et de champignons, d'où l'hypothèse d'une insinuation au travers des couches L₁ et L₂, comme dans le cas des euphyllles. La plupart des bractées présentent des cellules renfermant de nombreuses granulations, mais certaines montrent déjà des hyphes fongiques très fines pénétrant les cellules, indiquant ainsi une première colonisation. Les bractées ainsi attaquées sont en général entourées d'un emballage fongique abondant, au sein duquel on distingue des bactéries, mais aucune colonie bactérienne interne n'a été observée.

Mentionnons la présence de grains de pollen en abondance dans les déjections de type C (lombrics), indiquant la nature printano-estivale (juin-juillet) de leur activité au niveau considéré. Ce phénomène ne se retrouve pas dans les déjections de type A (limaces?) et B (isopodes?), qui doivent alors correspondre à une activité plutôt hivernale ou hiverno-printanière.

2.2.7. *Divers pin*

Divers éléments végétaux, en faible quantité, sont présents, qui proviennent également du pin sylvestre. On distingue parmi eux des coiffes de bourgeons, qui se sont probablement également insinuées, après leur chute en avril-mai. Ce matériel assez tendre est grignoté par les oribates, qui déposent souvent leurs déjections à l'intérieur. Seul l'épiderme externe subsiste par endroits.

Des graines de pin sont présentes également, bien qu'aucun cône ou fragment de cône femelle n'ait été trouvé, du moins dans les couches déjà étudiées. Ces graines sont réduites à leur tégument, car l'albumen a été entièrement ingéré par la faune. Ce tégument est très difficile à observer, en raison du dépôt de pigments brun-rouge très opaques dans certaines cellules. La surface interne du tégument est recouverte de nombreuses bactéries et d'actinomycètes. L'aile de la graine, beaucoup plus fine (couche monocellulaire), permet une observation par transparence du réseau d'hyphes fongiques intracellulaires (fig. 40), dont certaines sont sénescents par endroits.

2.2.8. Pieds feuillés de *Pseudoscleropodium purum*

2.2.8.0. Remarques préliminaires

Les tiges et feuilles de mousse sont toujours abondamment recouvertes par un emballage fongique, où l'on reconnaît le basidiomycète à hyphes incrustées des mycorhizes brun-orangé, et *Cenococcum geophilum*. Ce dernier est parfois seul à constituer l'emballage.

2.2.8.1. Feuilles

2.2.8.1.1. Attaque du type pourriture molle

Les cellules, très étroites et allongées, sont envahies par des hyphes (sans anses d'anastomose) qui en remplissent souvent tout l'intérieur (fig. 41). Elles communiquent entre elles, d'une cellule à l'autre, par des micro-hyphes. Ce stade évolue soit par attaque bactérienne des champignons, le cytoplasme fongique disparaissant progressivement (perte de la méthylophilie) et les cellules étant envahies par de nombreux batonnets (fig. 42), soit par fragmentation et condensation du cytoplasme fongique (fig. 43). L'attaque des parois, très irrégulière, est particulièrement bien visible là où elles sont plus épaisses (fig. 44).

2.2.8.1.2. Attaque du type pourriture blanche

Les cellules sont envahies par des hyphes de basidiomycète (à anses d'anastomose). Les parois apparaissent amincies de façon très régulière et deviennent très transparentes (fig. 45). Dans ce dernier cas on n'observe pas de développement bactérien dans les cellules (il s'agit sans doute d'une attaque plus récente). Les feuilles ainsi attaquées apparaissent très modifiées lorsqu'on les observe à la loupe binoculaire. En particulier, le limbe perd sa planéité, ce qui traduit une perte de rigidité des parois cellulaires.

Par rapport au niveau L₂ (PONGE 1985a) on observe donc pour la première fois une attaque des parois. Remarquons également que l'abondance des tiges à peu près dépourvues de feuilles (mais où les insertions sont encore bien visibles) indique une ingestion importante par la faune, le processus de décomposition se poursuivant alors sous une autre forme (voir étude de la faune).

2.2.8.2. Tiges

2.2.8.2.0. Note

L'anatomie interne des tiges, étudiée à l'aide de coupes, montre une assise externe de cellules à parois épaissies, du type collenchyme, qui constitue le tissu de soutien. Le parenchyme interne est formé de cellules à parois beaucoup plus minces. Des zones circulaires, faisant penser, lorsqu'elles sont observées sur un fond de cellule, à des perforations, correspondent à un amincissement localisé de la paroi (figs. 47, 49). De nombreux stades de décomposition de ce parenchyme peuvent être observés au niveau de la couche F₁.

2.2.8.2.1. Cellules à contenu cellulaire encore présent

Le contenu des cellules parenchymateuses est granuleux, présentant parfois encore des restes de chloroplastes. Ce phénomène est semblable à ce qui avait été décrit précédemment à l'intérieur de certaines cellules des bractées florales mâles du pin. Il s'agit probablement d'un processus d'autolyse sans intervention de bactéries ou de champignons, au tout début de la décomposition. Cependant il faut signaler, dès ce stade, un brunissement des parois dans la partie centrale de la tige.

2.2.8.2.2. Pénétration d'hyphes fongiques

Il s'agit de basidiomycètes, visibles soit sous la forme d'hyphes vides, ce qui est le cas le plus fréquent (fig. 46), soit d'hyphes pleines, encore vivantes au moment du prélèvement (fig. 47). Les granulations observées précédemment disparaissent dans les cellules pénétrées par les champignons, mais les parois ne semblent pas affectées. La croissance fongique ne se fait donc qu'aux dépens du cytoplasme. Ce stade peut coexister avec le précédent, soit dans une autre partie de la tige, soit dans la même partie mais dans des cellules différentes. C'est dans ce dernier cas que l'on trouve en général des hyphes vivantes. Il est donc incontestable qu'il y a succession et non concomitance de ces deux stades même si toutes les cellules, ou toutes les parties de la tige, n'évoluent pas à la même vitesse. D'après leur diamètre et leur mode de ramification, les hyphes vides semblent correspondre au basidiomycète des mycorhizes roses. Cependant on ne peut pas exclure la possibilité d'une convergence de formes.

2.2.8.2.3. Pénétration de la microfaune

Les tissus parenchymateux situés dans la zone la plus centrale sont pénétrés par divers représentants de la microfaune, sans doute à l'occasion des cassures provoquées par l'action de la macrofaune (la présence de nombreuses déjections de type C collées contre des fragments de tige et l'abondance du matériel muscinal dans ces déjections attestent de l'importance de ce phénomène). On rencontre dans la lumière centrale des nématodes (ceux qui ont pu être déterminés appartiennent à la famille bactériophage des Plectidae), mais les cellules peuvent être pénétrées par des amibes, visibles sous la forme de kystes (fig. 48) ou de trophozoïtes (fig. 49). Il est possible que les pseudo-perforations (zones à paroi très amincie) soient le lieu de passage de ces animaux pour pénétrer les cellules, cependant aucune observation ne peut venir étayer cette hypothèse. L'observation de la faune s'accompagne de l'observation d'un développement bactérien (fig. 50) et algal (fig. 51) à l'intérieur des cellules parenchymateuses. Ces tiges, vues à la loupe, présentent un changement de couleur caractéristique, passant du jaune au rouge, qui n'apparaît pas au niveau des parois sur les coupes. Il faut signaler enfin que l'on a pu observer la pénétration d'hyphes de *Cenococcum geophilum* dans la lumière centrale de certaines de ces tiges.

2.2.8.3. Tiges creuses

Certaines tiges présentent une disparition totale des tissus parenchymateux, sans doute en raison de l'ingestion de ces tissus par la microfaune (ou certains représentants de la mésofaune, mais aucun dépôt de déjections n'a été observé). Seul subsiste le tissu de soutien, qui prend une couleur brune visible sur les coupes. A l'intérieur, plaqué contre le collenchyme, on trouve quelques traces de parois végétales provenant du parenchyme sous-jacent disparu. Souvent on observe le développement d'un tissu fongique formé d'hyphes (vides) accolées, du type rhizomorphe. Les tiges appartenant à ce stade ont un aspect transparent et brun clair caractéristique.

En conclusion de l'étude des tiges de mousse, on peut remarquer qu'il existe une analogie avec les successions observées à l'intérieur des aiguilles de pin, bien que le phénomène semble ici retardé et télescopé, l'ensemble des stades observés sur les aiguilles depuis la couche L₁ jusqu'à la couche F₁ étant observable sur les tiges de mousse de cette dernière couche. Les basidiomycètes (mycorhiziens?) interviennent alors en premier lieu à la place des parasites de vieillesse (*Lophodermium pinastri*) puis des saprophytes internes (*Verticicladium trifidum*) des aiguilles de pin. Les tissus de soutien jouent alors le même rôle que l'ensemble épiderme + hypoderme des aiguilles, le résultat de l'activité conjointe des champignons et de la faune étant le creusement de ces organes, qui sont alors réduits à une enveloppe vide. Les bactéries, abondantes dans les deux cas dès que l'on observe une pénétration animale, jouent un rôle relativement secondaire dans les niveaux considérés, du moins en ce qui concerne l'exportation de matière.

2.2.9. *Frondes de fougère aigle*

2.2.9.1. Folioles

La plupart des folioles sont réduites à leurs nervures, l'épiderme supérieur subsistant cependant assez souvent (fig. 52), ce qui résulte de l'activité de la faune (présence de déjections d'oribates, voir chapitre correspondant). Il convient de remarquer également l'existence de folioles dont le limbe entier est encore présent. Il s'agit dans ce cas de folioles réunies en paquets, et étroitement appliquées les unes contre les autres. Il est probable dans ce cas que certains limbes se sont trouvés hors d'atteinte des animaux, notamment de la mésofaune. D'une manière générale les folioles ou paquets de folioles sont abondamment recouverts d'un feutrage mycélien formé par les champignons mycorhiziens: basidiomycète à hyphes incrustées, *Cenococcum geophilum*. Une microfaune abondante et variée est présente à la surface: nématodes, amibes, thécamoebiens. L'observation de la colonisation interne a été faite par transparence, sans réalisation de coupes. Deux stades principaux peuvent être observés. Ils sont indépendants du degré de consommation du limbe par la faune.

2.2.9.1.1. Stade bactérien

Les cellules de l'épiderme et les cellules de garde des stomates sont envahies par des colonies bactériennes (fig. 53). On retrouve dans les cellules des traces d'anciennes attaques fongiques, sous la forme d'hyphes vides (fig. 54).

2.2.9.1.2. Stade à *Cenococcum geophilum*

Ce champignon, formant normalement un emballage autour des folioles, associé au basidiomycète des mycorhizes brun-orangé, peut pénétrer les cellules de l'épiderme (fig. 55, 56). La pénétration des cellules va de pair avec une perte partielle (fig. 55) ou totale (fig. 56) de la mélanisation. Ce phénomène est encore plus accentué qu'avec les aiguilles de pin (où d'ailleurs la pénétration n'était pas intra-cellulaire). On observe, avant tout passage de cloison, un élargissement des hyphes (haustorium). D'autres champignons ont été observés en compagnie de *Cenococcum geophilum*, notamment un basidiomycète (présence de boucles).

2.2.9.2. Pétioles

Il s'agit en fait des rachis secondaires et tertiaires, car aucun fragment de taille suffisamment importante pour être rapporté au pétiole proprement dit n'a été rencontré dans le prélèvement étudié. Cependant les phénomènes décrits ici semblent se produire de manière identique dans tous les fragments observés, quelle que soit leur taille. On observe toujours une disparition plus ou moins importante du parenchyme fondamental, liée à une intense activité animale à l'intérieur même des pétioles. La mésofaune y pénètre, comme l'attestent les déjections et les contenus intestinaux des animaux (voir étude de la faune). En ce qui concerne la microfaune, visible directement sur les coupes, on notera l'abondance des protozoaires, notamment des thécamoebiens (*Corythion dubium* TARANEK, 1881, surtout, mais aussi *Nebela collaris*). De nombreux kystes de protozoaires sont également visibles. L'activité de ces animaux se manifeste par la formation de cavités, dans lesquelles on retrouve des individus, ainsi que des restes cellulaires et fongiques envahis par des bactéries. En dehors de ces cavités, le parenchyme est envahi par des bactéries (fig. 57) et d'autres micro-organismes (algues, champignons?) dont l'identification n'a malheureusement pu être effectuée (fig. 58). On observe à l'intérieur des parois, des traces d'attaques anciennes du type pourriture molle (fig. 59). Les trachéides scalariformes montrent des hyphes vides de basidiomycète du type décrit précédemment dans la couche L_2 (PONGE 1985a). L'intérieur (parfois complètement creux) des fragments de pétioles est envahi, comme c'est également le cas pour les aiguilles de pin, par les champignons mycorhiziens: basidiomycète à hyphes incrustées, *Cenococcum geophilum* (sous sa forme aérienne mélanisée), basidiomycète à hyphes larges. Ce dernier champignon a également été observé pénétrant les trachéides, ce qui n'avait pas été remarqué dans les aiguilles de pin. Il est vrai que la largeur des trachéides de *Pteridium aquilinum* est beaucoup plus grande.

2.2.1.0. *Bouleau*

2.2.10.0. Note

Le matériel végétal provenant du bouleau (*Betula pubescens* EHRH.) est très peu abondant. Il s'agit d'akènes et de quelques fragments de limbe foliaire.

2.2.10.1. Feuilles

Les fragments de limbe foliaire de bouleau présents dans cette couche sont très amincis et décolorés. Les nervures sont intactes, ainsi que l'épiderme supérieur. Mais les autres tissus ont disparu, probablement ingérés par la faune, à l'exception de quelques îlots où subsiste le parenchyme palissadique. Les stomates sont rares, car ils sont essentiellement situés sur la face inférieure (disparue) des feuilles. On retrouve les traces d'un intense développement fongique, sous la forme d'hyphes vides, dans l'épiderme, le parenchyme lorsqu'il subsiste, et d'organes reproducteurs vides (ascocarpes ou pycnides?) grignotés par la faune. Les bactéries sont présentes mais peu nombreuses. Les fragments de limbe sont entourés par un emballage mycélien formé par les champignons habituels déjà décrits. Il semble donc que la décomposition du matériel foliaire provenant du bouleau soit bloquée (du moins la fraction non ingérée par la faune) à un stade où tout cytoplasme (tant fongique que végétal) a disparu. Aucune attaque nette des parois n'a pu être mise en évidence.

2.2.10.2. Akènes

Certains akènes sont absolument intacts et sans doute viables. D'autres présentent des signes d'attaque fongique récente (peu de pénétration interne, hyphes pleines). Il s'agit donc probablement d'une immixtion jusqu'en F₁ d'akènes récemment tombés (le prélèvement a eu lieu au mois d'août). Les akènes en décomposition montrent, sur les ailes, un développement en surface d'hyphes hyalines (hyphomycètes) et mélanisées [*Cenococcum geophilum* (fig. 60)]. L'intérieur de la graine montre, en coupe, une pénétration de quelques hyphes mélanisées, dont l'appartenance à *Cenococcum geophilum* n'a pu être clairement établie. On ne trouve pas de bactéries à l'intérieur.

2.2.11. *Mucus*

2.2.11.0. Remarques préliminaires

Provenant soit des limaces, soit des lombrics, les amas de mucus sont toujours appliqués contre un matériel végétal (le plus souvent l'écorce de pin) le long duquel l'animal a rampé. Ils sont le siège d'un développement particulièrement dense de micro-organismes, mais deux stades peuvent être distingués. Dans tous les cas, ils sont emballés par les hyphes mélanisées de *Cenococcum geophilum*, le plus souvent avec des parois incrustées (fig. 22), et les hyphes hyalines à parois incrustées du basidiomycète des mycorhizes brun-orangé. On trouve en surface de nombreuses bactéries et des algues chlorophycées.

2.2.11.1. Développement fongique

Il s'agit d'un champignon non identifié, sous une forme que l'on n'a retrouvée nulle part ailleurs dans le matériel étudié. Le mycélium de ce champignon est un feutrage extrêmement dense d'hyphes hyalines irrégulières, dont l'opacité au contraste de phase atteste qu'elles sont pleines, donc probablement vivantes au moment du prélèvement (fig. 61). Au sein de ce feutrage on trouve des zones à hyphes mélanisées, probablement formées par ce même champignon (fig. 63). Ces hyphes semblent avoir tendance à se fragmenter. En périphérie, on trouve une pullulation de bactéries (fig. 62).

2.2.11.2. Lyse du champignon

Les contours des hyphes deviennent flous et le cytoplasme perd son opacité au contraste de phase (fig. 64). Au sein des zones mélanisées, on observe des amas de spores échinulées [arthrospores (fig. 65)]. A ce stade, les amas de mucus sont parcourus par les hyphes de *Ceno-*

coccum geophilum (fig. 65). L'ensemble du matériel est alors envahi par les bactéries (fig. 65), mais on notera que les amas serrés d'hyphes en voie de lyse (fig. 64) sont dépourvus de bactéries. La lyse résulte donc d'un processus autogène et non d'une attaque bactérienne, les bactéries envahissant seulement après sa mort le matériel fongique.

Le mucus semble donc être un milieu particulièrement propice au développement des micro-organismes bien que très sélectif.

2.2.12. *Rhizomorphes*

On observe fréquemment, dans la couche étudiée, des rhizomorphes blancs sortant de fragments d'écorce, de brindilles, de déjections de la macrofaune. En coupe transversale (fig. 66), les hyphes qui les constituent ne présentent pas de différenciations particulières, contrairement aux rhizomorphes bruns de *Marasmius androsaceus* présents dans la couche précédente (PONGE 1985a). La présence de boucles et surtout de cystides à oxalate de forme caractéristique (fig. 67) permet d'identifier ce champignon: il s'agit d'*Odontia bicolor* (ALB. et SCHW. ex FRIES) BRES. [NOBLES 1953, 1965]. Ces organes typiques, ainsi que les boucles, n'étant pas présents sur tous les rhizomorphes observés, bien que les autres caractères (diamètre et arrangement des hyphes, couleur) soient les mêmes, il n'est pas possible d'affirmer que tous ces rhizomorphes appartiennent à *Odontia bicolor*. De même, l'aspect des hyphes, leur section, font penser au mycélium du basidiomycète associé aux mycorhizes roses (voir chapitre correspondant). Aucune relation directe n'ayant cependant été observée entre ces rhizomorphes et les mycorhizes roses, il s'agit d'une simple hypothèse, que le matériel mycorhizien du niveau suivant permettra peut-être de vérifier.

2.2.13. *Grains de quartz*

Des grains de sable peuvent être rencontrés çà et là dans le prélèvement. Il s'agit probablement d'un matériel transporté par la faune. Au niveau considéré, on trouve des grains plus nombreux et surtout plus gros qu'au niveau précédent (couche L₂, PONGE 1985a), traduisant ainsi l'activité importante de la macrofaune (lombrics essentiellement). Il s'agit de grains lavés, provenant sans doute de l'horizon A₁₂. Aucun dépôt particulier n'a pu y être observé. De nombreux grains de quartz sont également présents dans certaines déjections à contenu minéral (voir étude de la faune).

2.2.14. *Cocons d'araignées*

On trouve assez fréquemment des amas de filaments de nature non cellulaire, dépourvus de toute contamination microbienne (fig. 68). Ils ont été interprétés comme des cocons (vides) d'araignées.

2.2.15. *Colonies de chrysomonadines*

On observe souvent des amas gélatineux extrêmement riches en bactéries, dans lesquels se trouvent des colonies de protozoaires de forme caractéristique, chaque cellule étant enfermée dans une logette rigide portant un appendice en forme de bouchon (fig. 69). Il s'agit vraisemblablement de chrysomonadines, en colonies palmelloïdes, souvent enkystées. Elles n'ont pu être identifiées, mais il s'agit probablement de formes primitives, telles que le genre *Chrysopsis* [HOLLANDE 1952]. Cette gelée se trouve le plus souvent sur les antennes des collemboles, mais des kystes ont été rencontrés aussi à la surface de fragments d'écorce de pin.

2.3. Etude de la faune

2.3.1. *Individus vivants*

2.3.1.0. Remarques générales

Le tableau 2 montre l'inventaire des espèces et des groupes retrouvés libres dans le milieu ou en disséquant des aiguilles de pin et fragments divers. Il sous-estime cependant de manière

considérable les nématodes, dont beaucoup d'autres individus ont été retrouvés dans les coupes, et probablement aussi les rotifères. Les protozoaires n'ont pas été recherchés du tout, bien que leur présence ait été notée sur les coupes et autres montages microscopiques, en raison de leur petite taille, de leur transparence et de leur habitat souvent caché (intérieur des aiguilles, des tiges de mousse, etc. . .). Certains représentants de la mésofaune, enfin, sont probablement sous-estimés: il s'agit des oribates appartenant au genre *Phthiracarus*, dont les formes larvaires accomplissent leur développement à l'intérieur-même des aiguilles de pin. Or, seule une petite partie de celles-ci ont été disséquées.

Compte-tenu de ces réserves, une comparaison avec les niveaux sus-jacents peut être tentée. En ce qui concerne les effectifs, les enchytréides constituent le groupe dominant, comme dans le niveau précédent (PONGE 1985a), mais ce n'est plus vrai en ce qui concerne le volume, car les oribates l'emportent alors, à cause de la dominance dans ce groupe de formes de grande taille (*Phthiracarus*, *Rhysotritia duplicata*). L'évolution de ces deux groupes avec la profondeur semble fondamentalement différente. Si les enchytréides montrent une progression continue tant en ce qui concerne les effectifs (7, 39 puis 83 individus) que les volumes ($V_1 = 0,22, 2,6$ puis $4,6$ microlitres), les oribates montrent une chute suivie d'une remontée considérable des effectifs (46, 12 puis 58 individus) et surtout des volumes ($V_1 = 0,98, 0,092$ puis 11 microlitres). La composition spécifique de ce groupe d'acariens est cependant très différente maintenant (voir plus loin). Le deuxième groupe en effectif, bien qu'occupant un faible volume, est formé par les collemboles, qui sont de plus en plus nombreux à mesure que l'on s'enfonce (9, 12 puis 67 individus). Les nématodes également sont de plus en plus nombreux, même si leur nombre est sous-estimé (1, 21 puis 42 individus). Les larves de diptères sont seulement légèrement plus nombreuses qu'en L_2 (14 individus au lieu de 12), mais nettement plus importantes en volume ($V_1 = 1,4$ microlitres contre $0,33$ en L_2), en raison de la régression des Cecidomyiidae, de petite taille, au sein de ce groupe. D'une manière plus générale, on peut remarquer que la faune s'accroît en effectif (76, 106 puis 311 individus), en volume ($V_1 = 1,96, 3,4$ puis 18 microlitres), mais également en diversité, notamment en ce qui concerne les espèces au sein des groupes.

2.3.1.1. Protozoaires

Ce groupe n'a pu être exploré systématiquement. Cependant un grand nombre de ces animaux ont été rencontrés au cours des observations du matériel en décomposition.

Les amibes (trophozoïtes) ont été observées à l'intérieur du matériel végétal en décomposition [aiguilles de pin surtout, mais aussi écorce de pin, tiges de mousse (fig. 49)], plus rarement en surface [folioles de fougère aigle, écorce de pin, emballage fongique (fig. 70)]. Elles semblent par contre être absentes des cadavres animaux.

Les thécamoebiens (visibles sous forme de thèques vides ou d'individus vivants, ces derniers étant en faible proportion) occupent un beaucoup plus grand nombre de micro-biotopes. On les rencontre partout, tant à la surface qu'à l'intérieur du matériel en décomposition. Une distinction écologique semble cependant s'opérer entre les espèces, *Phryganella acropodia* (HERTWIG & LESSER, 1874) HOPKINSON, 1909 [fig. 114] étant massivement mais exclusivement présente dans les cadavres d'arthropodes (essentiellement dans les cadavres d'oribates), alors que d'autres espèces abondantes colonisent aussi bien le matériel végétal que les cadavres [*Nebela collaris* (fig. 72), *Euglypha* spp., *Corythion dubium* (fig. 73)]. On notera que *Nebela collaris* est souvent présente à l'intérieur même du matériel végétal (aiguilles de pin, nervures de fougère, écorce). Les autres espèces [*Pseudodifflugia gracilis* var. *terricola* BONNET & THOMAS, 1960; *Nebela militaris* PENARD, 1890, *Trinema complanatum* var. *aerophila* (DECLÔIRE, 1960) BONNET & THOMAS, 1960] ont été trouvées avec une fréquence trop faible pour que leur écologie puisse être distinguée clairement.

Parmi les flagellés, les colonies de chrysomonadines (dont beaucoup d'individus sont enkystés) ont été observées sur les antennes des collemboles (fig. 69) et à la surface de l'écorce de pin. Les grégarines sont présentes essentiellement sous la forme de sporocystes en amas à l'intérieur de certains animaux vivants, essentiellement des enchytréides. Une colonie a été

également observées à l'intérieur d'une patte d'arthropode (cadavre). Ce type d'infection, fréquent chez les invertébrés du sol, a été bien décrit par PURRINI (1983).

Les kystes de protozoaires, dont l'appartenance à un groupe particulier est difficile à établir, ont été observés à l'intérieur du matériel végétal en décomposition [nervures de fougère, tiges de mousse (fig. 48)].

2.3.1.2. Rotifères

Bien que ce groupe n'ait pas subi un échantillonnage adéquat, en raison de la petite taille et de la transparence des individus, un certain nombre d'animaux ont été repérés, soit au cours du tri à la loupe binoculaire (3 individus dans des déjections d'enchytréides entre l'écorce et le bois d'une brindille de pin), soit dans les coupes effectuées (intérieur d'une aiguille de pin, surface d'une déjection de type A), soit à l'intérieur de cadavres animaux (cadavre de *Phthiracarus*). Aucun élément figuré n'a été observé dans le tube digestif, à l'exception d'une microflore intestinale (fig. 74), présente chez tous les individus.

2.3.1.3. Nématodes

On observe une dominance des Dorylaimidae (il s'agit des genres *Eudorylaimus* et *Dorylaimus*, qui avaient été regroupés par erreur sous le nom de *Dorylaimus* dans l'article précédent, PONGE 1985a). Cette dominance était déjà effective au niveau précédent, mais ici un plus grand nombre d'individus ont été retrouvés, soit à la loupe binoculaire (26, contre 8 au niveau L₂), soit au cours des investigations au microscope (2 individus dans des cadavres d'arthropodes). La plupart des tubes digestifs ne renferment pas d'éléments figurés, mais lorsque de tels éléments apparaissent, il s'agit toujours d'amas bactériens, souvent en voie de lyse (contours flous, perte de l'opacité cytoplasmique au contraste de phase). Ces observations confirment donc celles faites au niveau précédent (PONGE 1985a). Le comportement bactériophage des Dorylaimidae dans un milieu où les champignons dominent est intéressant à souligner, car ce groupe n'est pas considéré comme ayant une alimentation bien définie (ARPIN communication personnelle). Il faut cependant remarquer que les animaux apparemment vides se sont peut-être nourris à partir d'hyphes fongiques car il s'agit de nématodes à cavité buccale munie de stylet, permettant de perforer des parois cellulaires et de sucer les jus. On peut donc simplement dire que les bactéries constituent au moins une partie de leur régime alimentaire.

Le taxon venant en seconde position, tant du point de vue des effectifs que du volume, est l'espèce *Prionchulus punctatus* (COBB, 1917) ANDRÁSSY, 1958 appartenant à la famille des Mononchidae. On retrouve dans les tubes digestifs de petits nématodes plus ou moins digérés, avalés entiers (*Cephalobus*, Tylenchinae indéterminé) et des fragments chitineux d'origine animale inconnue mais manifestant le caractère prédateur de cette espèce (ARPIN 1980). Comme dans les observations précédentes (PONGE 1984) et confirmant l'étude d'ARPIN & KILBERTUS (1981) en microscopie électronique, on retrouve des amas bactériens en voie de lyse montrant l'existence d'une composante bactériophage dans le comportement alimentaire de ces animaux prédateurs.

D'autres nématodes ne figurant pas dans le tableau 2 (non trouvés lors du tri sous la loupe binoculaire) ont été observés sans pouvoir être mesurés, lors de l'étude des cadavres (2 *Eudorylaimus*, 1 *Cephalobinae*, 1 *Acrobelinae*, 3 nématodes indéterminés). Un Tylenchinae (groupe mycophage) a été trouvé sur une coupe, contre le manteau d'une mycorhize brun-orangé à basidiomycète.

Des infestations, par des bactéries et des protozoaires (probablement des flagellés), ont pu également être mises en évidence.

2.3.1.4. Enchytréides

2.3.1.4.0. Remarques préliminaires

Ces animaux sont extrêmement abondants au niveau étudié. On trouve un grand nombre d'individus de petite taille, assez trapus, provenant de la fragmentation d'individus adultes.

Tableau 2. Inventaire (effectif et volume) de la faune

Groupes et espèces	Effectif	V ₁ (microlitres)	V ₂ (microlitres)
Rotifères	3	8,2 × 10 ⁻⁴	2,1 × 10 ⁻⁴
Nématodes	42	1,9 × 10 ⁻²	4,9 × 10 ⁻³
<i>Eudorylaimus</i>	26	1,1 × 10 ⁻²	2,9 × 10 ⁻³
<i>Prionchulus punctatus</i>	10	8,0 × 10 ⁻³	2,0 × 10 ⁻³
<i>Dorylaimus</i>	3	2,1 × 10 ⁻⁴	5,2 × 10 ⁻⁵
<i>Anaplectus</i>	2	1,8 × 10 ⁻⁴	4,4 × 10 ⁻⁵
<i>Cephalobus</i>	1	5,3 × 10 ⁻⁵	1,3 × 10 ⁻⁵
Enchytréides	83	4,6	1,1
Oribates	58	11	2,8
<i>Rhysotritia duplicata</i>	14	3,5	8,8 × 10 ⁻¹
<i>Phihiracarus</i>	10	7,2	1,8
<i>Oppia subpectinata</i>	9	1,7 × 10 ⁻²	4,4 × 10 ⁻³
<i>Oppiella nova</i>	7	5,7 × 10 ⁻³	1,4 × 10 ⁻³
<i>Nothrus sylvestris</i>	5	3,7 × 10 ⁻¹	9,2 × 10 ⁻²
<i>Nanhermannia nanus</i>	3	3,0 × 10 ⁻²	7,5 × 10 ⁻³
<i>Suctobelba subcornigera</i>	3	1,6 × 10 ⁻³	3,9 × 10 ⁻⁴
<i>Oppiidae</i> (nymphes indét.)	3	7,6 × 10 ⁻⁴	1,9 × 10 ⁻⁴
<i>Oribatula tibialis</i>	2	1,4 × 10 ⁻²	3,5 × 10 ⁻³
<i>Ceratozetes</i>	1	1,8 × 10 ⁻³	4,6 × 10 ⁻⁴
<i>Odontocopeus elongatus</i>	1	5,8 × 10 ⁻³	1,5 × 10 ⁻³
Acarie divers	38	4,1 × 10 ⁻¹	1,0 × 10 ⁻¹
Actinedida	17	1,8 × 10 ⁻²	4,5 × 10 ⁻³
Uropodina	9	7,6 × 10 ⁻²	1,9 × 10 ⁻²
Acaridida	7	2,6 × 10 ⁻³	6,6 × 10 ⁻⁴
Gamasina	5	3,1 × 10 ⁻¹	7,7 × 10 ⁻²
Araignées	1	1,0 × 10 ⁻¹	2,6 × 10 ⁻²
Isopodes	1	6,5 × 10 ⁻²	1,6 × 10 ⁻²
<i>Trichoniscus</i>	1	6,5 × 10 ⁻²	1,6 × 10 ⁻²
Collemboles	67	2,0 × 10 ⁻¹	5,0 × 10 ⁻²
<i>Folsomia manolachei</i>	23	2,8 × 10 ⁻²	7,0 × 10 ⁻³
<i>Parisotoma notabilis</i>	15	2,4 × 10 ⁻²	6,1 × 10 ⁻³
<i>Pseudosinella terricola</i>	8	9,2 × 10 ⁻²	2,3 × 10 ⁻²
<i>Willemia anophthalma</i>	8	3,1 × 10 ⁻³	7,8 × 10 ⁻⁴
<i>Isotomiella minor</i>	4	5,4 × 10 ⁻³	1,4 × 10 ⁻³
<i>Lepidocyrtus lanuginosus</i>	4	2,6 × 10 ⁻²	6,5 × 10 ⁻³
<i>Entomobrya</i>	2	7,1 × 10 ⁻³	1,8 × 10 ⁻³
<i>Megalothorax minimus</i>	2	2,1 × 10 ⁻³	5,2 × 10 ⁻⁴
<i>Pogonognathellus flavescens</i>	1	1,1 × 10 ⁻²	2,8 × 10 ⁻³
Larves de Diptères	14	1,4	3,6 × 10 ⁻¹
Sciaridae	13	1,4	3,6 × 10 ⁻¹
Cecidomyiidae	1	1,6 × 10 ⁻³	4,1 × 10 ⁻⁴
Larves de Coléoptères	1	1,4 × 10 ⁻²	3,4 × 10 ⁻³
Cantharidae	1	1,4 × 10 ⁻²	3,4 × 10 ⁻³
Nymphes de Diptères	2	4,2 × 10 ⁻¹	1,0 × 10 ⁻¹
Imagos d'Insectes	1	4,7 × 10 ⁻³	1,2 × 10 ⁻³
<i>Thripsidae</i>	1	4,7 × 10 ⁻³	1,2 × 10 ⁻³

Note: Le volume réel est compris entre V₁ et V₂ (Ponge 1984).

Ce mode de multiplication végétative est obligatoire chez *Cognettia sphagnetorum* (VEJDOVSKY, 1877) [STANDEN 1973], qui est très probablement l'espèce dominante ici. Les individus les plus courts, dont la régénération n'est pas achevée, sont encore à jeun. Sur 83 individus étudiés, seuls 2 appartiennent manifestement à une autre espèce. Ceux-ci sont plus effilés, ont un intestin rectiligne (contrairement à l'espèce dominante, PONGE 1985a) et une microflore intestinale nettement différente.

2.3.1.4.1. Généralités

L'alimentation de *Cognettia sphagnetorum* est extrêmement disparate, bien qu'un certain choix existe indubitablement. Le tableau 3 indique les pourcentages d'occurrence des grands groupes d'aliments parmi les 61 individus non à jeun. Il faut bien réaliser que ces chiffres n'indiquent pas la quantité respective de chacun des aliments consommés, mais leur fréquence

Tableau 3. Pourcentages d'occurrence des principaux aliments ingérés par *Cognettia sphagnetorum*

Aliments ingérés	Fréquence [%]
Matériel fongique	90
Bactéries	66
Matériel végétal (pin)	34
Matériel végétal (mousse)	34
Thèques de thécamoebiens	31
Grains de pollen de pin	28
Grains de quartz	8
Déjections de la mésofaune	8
Algues	5
Matériel végétal (autre)	3

Note: Il s'agit du pourcentage d'individus renfermant un aliment donné par rapport au nombre total d'individus ayant le tube digestif plein.

relative parmi tous les individus ayant le tube digestif plein peu ou prou. Le matériel végétal (pin, mousse, divers) est constitué par des fragments tissulaires, qui occupent un volume parfois important, alors que les bactéries peuvent être fréquemment présentes sans constituer pour autant une composante importante du régime alimentaire. Le calcul réel des quantités ingérées nécessiterait des moyens d'investigation beaucoup plus complexes. Compte tenu de ces réserves, on peut considérer que l'alimentation de ces animaux se partage, pour l'essentiel entre le matériel végétal (un tiers des individus non à jeun en renferment) et le matériel microbien (champignons surtout, bactéries dans une moindre mesure, algues en très faible proportion).

La lecture du tableau 3 montre une fréquence importante des thèques de thécamoebiens (il n'est pas possible de savoir s'il s'agissait d'individus vivants, étant donné que les cytoplasmes sont digérés) et des exines de pollen de pin. Il est probable que les animaux exercent là un choix car ces éléments, s'ils sont présents dans le milieu, ne le sont certes pas avec une fréquence aussi importante. A l'opposé, on peut dire que les déjections animales semblent délaissées par ces animaux, en tout cas les déjections de la mésofaune, les seules qui puissent être reconnues en tant que déjections. Le matériel végétal présent dans les déjections de la macrofaune étant trop peu transformé pour que l'on puisse le distinguer du matériel «frais», il n'est cependant pas exclu que les enchytréides consomment ce type de déjections. Mais aucun enchytréide n'a été vu pénétrant ces éléments, contrairement aux aiguilles et brindilles de pin et aux tiges de mousse.

2.3.1.4.2. Matériel muscinal

Les fragments de mousse sont présents de façon assez fréquente (comme le pin), ce qui est un phénomène nouveau par rapport au niveau précédent. A la lumière des articles précédents (PONGE 1984, 1985a, b) il est intéressant de constater que le matériel muscinal est consommé au niveau L_1 (où la mousse est verte donc vivante = alimentation herbivore), délaissé en L_2 (où la mousse est morte mais non envahie de façon interne par les champignons), puis à nouveau consommé en F_1 (où les cellules sont envahies par des champignons, avec attaque des parois = alimentation microbivore et saprophage). Ce phénomène peut s'expliquer si l'on considère que seuls les tissus renfermant du cytoplasme (qu'il s'agisse de cytoplasme végétal ou fongique) sont attractifs pour ces animaux. Les fragments tissulaires de mousse observés par transparence dans le tube digestif des enchytréides montrent une attaque en cours des parois cellulaires, les contours devenant flous au contraste de phase (fig. 75). Les hyphes fongiques à l'intérieur des cellules ne sont plus visibles. Il est donc probable que l'activité digestive des enchytréides s'exerce non seulement sur les jus cytoplasmiques, qui sont la source de nourriture réellement attractive, mais également sur les parois fongiques et muscinales. En ce qui concerne ces dernières, il faut préciser que leur attaque a déjà été largement préparée par les champignons (voir chapitre correspondant) et ne fait donc que se poursuivre à l'intérieur de l'intestin des enchytréides. Les fragments de mousse intacte ingérés au niveau L_1 ne montraient pas de telles figures de lyse (PONGE 1984).

2.3.1.4.3. Tissus provenant du pin

Plusieurs observations, similaires à celles ayant été faites précédemment (PONGE 1984, 1985a), montrent que les tissus ingérés sont très divers. Les éléments reconnaissables, permettant d'identifier ce matériel végétal, sont: les fragments d'épiderme et d'hypoderme, les cellules de garde des stomates, les trachéides aréolés, les fragments de résine. Les parois cellulaires sont toujours intactes, sauf dans le cas où les tissus végétaux ont manifestement fait l'objet d'une sévère attaque microbienne. La figure 76 montre un amas d'aréoles, seul reste probable d'un ensemble de trachéides (tissu de transfusion?), au milieu d'un réseau d'hyphes (vides) de basidiomycète. Les seuls éléments reconnaissables étant des formations cellulaires à parois très épaisses et lignifiées, il est difficile de savoir si les enchytréides sont capables de digérer ou du moins de lyser partiellement les parois des cellules plus fragiles comme celles du mésophylle ou du parenchyme de transfusion. La question reste donc posée, du moins au niveau de cette étude.

2.3.1.4.4. Matériel fongique

On retrouve, comme dans les niveaux précédemment étudiés (PONGE 1984, 1985a), un mélange de matériel hyalin (essentiellement des rhizomorphes et mycéliums de basidiomycètes) et mélanisé (hyphes de *Cenococcum geophilum*). Les hyphes mélanisées, mis à part les cas d'attaque préalable par des bactéries ou des animaux déjà signalés dans les articles précédents, semblent intactes. Par contre, on observe toujours des figures de lyse du matériel hyalin (fig. 77). Les parois des hyphes semblent s'épaissir et leurs contours devenir plus flous. Dans le cas du basidiomycète des mycorhizes brun-orangé (hyphes à incrustations d'oxalate), on observe des amas compacts où parfois ne subsistent plus que les cristaux d'oxalate de calcium (fig. 78). Il est donc probable que *Cognettia sphagnetorum* (ou sa microflore associée) possède des enzymes capables d'attaquer la paroi des champignons, sauf lorsqu'elle est imprégnée de mélanine.

2.3.1.4.5. Bactéries

On observe une lyse des colonies bactériennes, selon les modalités déjà observées: les contours deviennent flous, traduisant l'attaque de la paroi (fig. 79).

2.3.1.4.6. Thèques de thécamoébiens

On peut observer des thèques encore intactes (figs. 71, 72, 73) mais aussi de nombreuses figures de lyse, par exemple chez *Trinema* (fig. 80), *Euglypha* (fig. 81) ou *Phryganella acropodia* (fig. 82). Dans ce dernier cas, les grains de quartz et débris divers incorporés à la thèque subsistent seuls. Pratiquement tous les amas de quartz observés dans l'intestin des enchytréides étudiés peuvent être attribués, après une observation minutieuse, à la lyse d'une thèque de *Phryganella acropodia* et non à une ingestion directe de particules minérales.

2.3.1.4.7. Pollen de pin

L'exine des grains de pollen est parfois encore reconnaissable, notamment l'exo-exine finement ornementée des sacs aérifères (fig. 83), mais la plupart du temps on ne retrouve que des amas granuleux (fig. 84), traduisant une digestion tout au moins partielle de la paroi pollénique.

2.3.1.4.8. Déjections de la mésofaune

Les déjections d'oribates (fig. 85) conservent une forme reconnaissable, tandis que d'autres, probablement de collemboles, semblent se disperser plus ou moins dans l'intestin (fig. 86). Les bactéries, abondantes dans ce second type de déjections, sont en voie de lyse.

2.3.1.4.9. Algues

Il peut s'agir de cyanophycées, filamenteuses ou uni-cellulaires, qui sont en général lysées dans l'intestin, ou bien de chlorophycées (fig. 87), qui semblent rester viables la plupart du temps (opacité du cytoplasme au contraste de phase). La difficulté de digérer les algues vertes (y compris leurs cytoplasmes) a déjà été soulignée dans un article précédent (PONGE 1985a).

2.3.1.4.10. Microflore intestinale

Celle de *Cognettia sphagnetorum* comporte deux types morphologiques principaux de bactéries, déjà décrits au niveau L₂ (PONGE 1985a). L'autre espèce d'enchytréide (du moins d'après les deux individus observés) possède un seul type morphologique, distinct de ceux observés chez *Cognettia sphagnetorum* (fig. 88). Il semble donc qu'une certaine spécificité existe dans la microflore intestinale de ces animaux.

2.3.1.4.11. Transport sur le tégument

Peu de remarques sont à ajouter aux observations faites dans les niveaux précédents (PONGE 1984, 1985a). L'abondance des particules minérales transportées, bien que ces animaux semblent se nourrir exclusivement de matière organique (à l'exception des thèques de *Phryganella acropodia*), atteste de mouvements verticaux importants, probablement journaliers, bien que les études expérimentales effectuées sur *Cognettia sphagnetorum* [SPRINGETT *et al.* 1970] n'aient pas mis en évidence ce phénomène de façon significative. Les spores de champignons sont toujours transportées en abondance, comme l'atteste la fig. 89, constituant ainsi un moyen de dissémination non négligeable.

2.3.1.5. Oribates

2.3.1.5.0. Généralités

Ce groupe est principalement représenté, en effectif (41%), mais surtout en volume (97%) par l'ensemble Phthiracaridae + Euphthiracaridae (genres *Rhysotritia* et *Phthiracarus*), dont l'alimentation est essentiellement à base de matériel végétal. Ce groupe apparaît pour la première fois dans cette étude, à l'exception d'un individu appartenant au genre *Phthiracarus* rencontré au niveau L₁ (PONGE 1984). C'est également le cas pour *Nothrus sylvestris* (Koch, 1839), absent des couches L₁ et L₂. Les autres espèces ont, pour la plupart, été déjà rencontrées.

2.3.1.5.1. Phthiracaridae + Euphthiracaridae

Ce groupe correspond à deux familles autrefois regroupées sous le nom de Phthiracaridae, représentées ici par les genres *Rhysotritia* (Phthiracaridae) et *Phthiracarus* (Euphthiracaridae). La localisation de ces deux genres par rapport aux micro-biotopes inventoriés est différente, surtout si l'on prend en compte leur stade ontogénique (tableau 4). Si les adultes des deux genres sont quasi-exclusivement présents à l'extérieur des aiguilles de pin, il n'en est pas de même pour les larves: alors que les larves de *Phthiracarus* (ainsi d'ailleurs que les nymphes) sont présentes uniquement à l'intérieur des aiguilles, celles de *Rhysotritia duplicata* sont surtout présentes dans le milieu. La présence de débris de chorion les entourant parfois encore entièrement atteste que l'éclosion (et donc la ponte) a lieu en dehors des aiguilles, la pénétration éventuelle dans le matériel végétal s'effectuant alors ultérieurement. Un grand nombre de pré-larves (13), non comptabilisées dans l'effectif de cette espèce car non actives, ont été trouvées également dans le milieu, renfermées à l'intérieur des oeufs reconnaissables à leur chorion très orné. L'écologie différentielle des larves de *Phthiracarus* et *Rhysotritia*, liée au fait que les oeufs de *Phthiracarus* ne sont pas protégés par un chorion et sont pondus dans des niches creusées par la femelle à l'intérieur-même du matériel végétal, a été mise en évidence par les observations de GRANDJEAN (1940).

Tableau 4. Localisation des oribates phthiracarides et euphthiracarides

Stade	Genre	Aiguille	Milieu
Larve	<i>Phthiracarus</i>	3	—
Nymphe	<i>Phthiracarus</i>	2	—
Adulte	<i>Phthiracarus</i>	1	4
Larve	<i>Rhysotritia</i>	2	9
Nymphe	<i>Rhysotritia</i>	—	1
Adulte	<i>Rhysotritia</i>	—	2

L'alimentation des phthiracarides et euphthiracarides est essentiellement constituée par du matériel végétal en provenance du pin. Les larves broient finement les cellules végétales, grâce au mouvement combiné du rutellum et des chélicères (DINSDALE 1974b), de sorte qu'aucun élément n'est plus reconnaissable, mais les adultes et les nymphes, chez lesquels le broyage est plus grossier, montrent parfois des aréoles attestant de l'origine du matériel ingéré. Du matériel fongique (essentiellement hyphes de basidiomycète ou de *Cenococcum geophilum*) est parfois présent, mais en petite quantité et exclusivement chez les adultes. Une microflore intestinale a été observée uniquement chez les adultes de *Rhysotritia duplicata*; cependant il faut noter que les observations de DINSDALE (1974a, 1975) montrent des bactéries associées aux micro-villosités du post-colon, chez *Phthiracarus* sp.

Un phénomène intéressant est l'évolution de l'aspect du matériel végétal ingéré au cours du transit intestinal. On observe fréquemment, comme chez tous les oribates, deux ou trois déjections en formation dans le tube digestif (PONGE 1984; voir pour les justifications anatomiques WOODRING & COOK 1962; HÖGEBEL-MÄYERS 1967; TARMAN 1968). La dernière déjection, prête à être émise dans le milieu et localisée dans le rectum, présente toujours un degré de compactage et de brunissement plus intense que la déjection précédente, qui n'a pas achevé son transit et est présente soit dans le colon soit dans le mésentéron (voir DINSDALE 1974a, 1975 concernant le compactage du bol alimentaire au niveau du colon). L'étude microscopique comparée des déjections II et III (figs. 90, 91) montre que, alors que les parois végétales sont encore intactes dans la déjection II, leurs contours ne sont plus aussi nets dans la déjection III et ce d'autant moins que l'on observe des parties plus internes du bol alimentaire. Dans un article précédent (PONGE 1985a) le brunissement, observé chez des espèces mycophages, avait été attribué à un accroissement de la proportion d'hyphes mélanisées (parois vides) au cours du transit intestinal, en raison de la plus forte résistance à la digestion des parois fongiques imprégnées de mélanine. De même, dans les déjections présentes dans le milieu, la perte de netteté et la transformation en une substance amorphe brunâtre des parois fongiques mélanisées avait été attribuée à une évolution lente de la matière organique au cours du vieillissement des déjections. Les présentes observations montrent cependant que les deux processus de brunissement et d'amorphisation de la matière organique se produisent déjà au cours des dernières étapes du transit intestinal, et concernent aussi les parois cellulaires végétales. Il y a là tous les signes d'un processus d'humification (humine héritée au sens de DUCHAUFOUR 1977) entamé dans le tube digestif des acariens oribates.

2.3.1.5.2. *Nothrus sylvestris*

On notera l'abondance particulière du matériel en provenance de *Cenococcum geophilum*: hyphes coupées en morceaux, fragments de formations stromatiques. Les hyphes à parois incrustées du basidiomycète des mycorhizes brun-orangé sont également présentes, en moindre proportion, ainsi que quelques restes de parois végétales pouvant provenir des racines de pin. Le basidiomycète hyalin, lorsqu'il est présent, accompagne toujours *Cenococcum geophilum*. L'interprétation alimentaire du contenu du tube digestif est, sous toutes réserves, que *Nothrus sylvestris* se nourrit, dans le milieu observé, des mycorhizes noires à *Cenococcum geophilum*, essentiellement leur manteau fongique, le parenchyme cortical pouvant être ingéré accidentellement. Ceci pourrait expliquer l'absence de cette espèce dans les couches L₁ et L₂ où *Cenococcum geophilum*, bien que présent sous forme d'hyphes, ne fournit pas de mycorhizes, en raison de l'absence du réseau racinaire du pin à ce niveau. On remarquera l'analogie avec l'alimentation de *Platynothrus peltifer* (KOCH, 1839), appartenant également à la famille des Camisiidae, étudié au niveau L₁ (PONGE 1984). La ségrégation de niveau entre ces deux espèces phylétiquement proches et ayant une alimentation voisine peut être due à un phénomène du même type que celui mis en évidence expérimentalement par ANDERSON (1978) entre *Hermaniella granulata* (NICOLET, 1855) et *Nothrus sylvestris*.

Aucune microflore intestinale n'a été observée, contrairement à *Platynothrus peltifer* (PONGE 1984). On remarquera un phénomène curieux, très différent de ce que l'on observe sur les autres animaux étudiés ici. Les déjections III et parfois déjà les déjections II montrent une lyse du matériel dématié, les hyphes hyalines à parois incrustées du basidiomycète

restant intactes (du moins leurs parois). Ce phénomène surprenant montre combien l'équipement enzymatique des animaux du sol, et en particulier des acariens oribates, doit avoir des spécificités très particulières et une grande plasticité en fonction du matériel ingéré. Les remarquables travaux de STEFANIAK & SENICZAK (1976, 1981, 1983) et SENICZAK & STEFANIAK (1978) montrent d'ailleurs, sur différentes espèces d'oribates, que les individus sélectionnent des souches de bactéries associées distinctes selon le substrat alimentaire auquel ils ont été accoutumés en élevage.

2.3.1.5.3. *Oppiidae*

Oppiella nova (OUDEMANS, 1902) se nourrit du basidiomycète hyalin à hyphes incrustées déjà décrit. Les hyphes, coupées en morceaux et agglutinées, sont manifestement lysées dans le tube digestif de ces animaux. Du mycélium mélanisé, provenant sans doute de *Cenococcum geophilum*, est parfois présent, mais ses parois restent intactes. Exceptionnellement, un individu a montré du matériel dématié très dégradé, mais l'abondance des bactéries mêlées aux fragments de mycélium laisse supposer que c'est une déjection animale qui a été ingérée.

L'alimentation d'*Oppia subpectinata* (OUDEMANS, 1901) ne diffère pas sensiblement de celle d'*Oppiella nova*, avec une lyse du basidiomycète, les hyphes de *Cenococcum geophilum* gardant leurs parois intactes. Mais la part prise par ce dernier champignon dans le régime alimentaire est plus importante que chez l'espèce précédente, peut-être en raison de la plus grande taille d'*Oppia subpectinata*, et donc de ses pièces buccales, rendant ainsi plus aisé le découpage des hyphes larges et à parois résistantes de *Cenococcum geophilum*.

Les nymphes d'*Oppiidae* indéterminées présentent également ce type d'alimentation strictement mycophage avec lyse des parois des hyphes hyalines. Les présentes observations confirment donc ce qui avait été observé chez le genre *Oppia* au niveau L₂ (PONGE 1985a).

2.3.1.5.4. *Autres espèces*

A l'exception de *Suctobelba subcornigera* Forsslund, 1945, où aucun élément figuré n'a été observé, les autres espèces étudiées, *Oribatula tibialis* (NICOLET, 1855), *Nanhermannia nanus* (NICOLET, 1855), *Odontocephus elongatus* (MICHAEL, 1879) et *Ceratozetes* sp. ont une alimentation strictement mycophage, partagée entre les hyphes du basidiomycète à parois incrustées et les hyphes de *Cenococcum geophilum*. On observe une lyse des parois du basidiomycète chez *Ceratozetes* sp., et l'on peut remarquer une nette dominance des hyphes mélanisées chez *Oribatula tibialis*.

A l'intérieur du groupe des oribates on remarque donc l'originalité de l'ensemble Phthiracaridae-Euphthiracaridae, dont le comportement alimentaire est nettement macro-phytophage, au sens de LUXTON (1972). HAYES (1963) a montré que différentes espèces de phthiracarides et euphthiracarides pouvaient avoir des préférences pour des stades distincts de décomposition des aiguilles de pin, phénomène que les présentes observations ne confirment pas, du moins entre les genres *Phthiracarus* et *Rhysotritia*. Il n'en reste pas moins vrai, comme l'a mis en évidence HAYES (1963), que cette famille, dans sa totalité, délaisse les stades de décomposition les moins avancés, ce qui explique son absence des couches L₁ et L₂. Les autres espèces sont mycophages [ou micro-phytophages au sens de LUXTON (1972)] ou présentent une nette préférence pour les champignons. Le phénomène de transfert d'une alimentation phytophage non-exclusive vers la mycophagie lorsque du matériel fongique est présent en abondance dans le milieu affecte un grand nombre d'espèces d'oribates (HARTENSTEIN 1962a, b; LUXTON 1972; HAQ 1981; BEHAN-PELLETIER & HILL 1983).

2.3.1.6. Acariens divers et araignées

Les autres acariens étudiés ainsi que les araignées ne possèdent pas, dans leur tube digestif, d'éléments figurés permettant de définir leur régime alimentaire. Seul un individu appartenant aux Acaridida possède des fragments de mycélium de basidiomycète ainsi que des bactéries dans son tube digestif. Un grand nombre de ces animaux sont cependant des prédateurs, qui n'ingèrent pas des proies entières, mais l'hémolymphe et certains tissus internes obtenus par succion (et prédigestion à l'extérieur dans le cas des araignées).

2.3.1.7. Isopodes

L'examen du contenu intestinal des deux individus observés, qui sont des juvéniles appartenant au genre *Trichoniscus* [probablement *Trichoniscus pusillus pusillus* BRANDT, 1833, DALLENS communication personnelle], montre un matériel très composite et très dégradé: on y distingue du matériel fongique (spores brisées, hyphes de *Cenococcum geophilum* en longs morceaux), minéral (grains de quartz), des fragments de cuticules d'arthropodes, des thèques (brisées) de thécamoebiens et une certaine quantité de matière organique amorphe où l'on ne discerne pas d'éléments reconnaissables. Ceci fait penser à l'alimentation des enchytréides et l'hypothèse interprétative est que ces animaux ont ingéré des déjections de ce groupe. On observe des différences très importantes avec les déjections de type B observées à ce niveau (voir plus loin leur étude), où le matériel est essentiellement végétal et très peu transformé.

2.3.1.8. Collemboles

La famille des Isotomidae est dominante du point de vue des effectifs, avec les trois espèces *Folsomia manolachei* BAGNALL, 1839, *Parisotoma notabilis* (SCHÄFFER, 1896), représentées respectivement par 23, 15 et 4 individus, soit au total 42 individus sur 67 collemboles recensés. *Folsomia manolachei* domine le peuplement par ses effectifs, comme dans le niveau précédent (PONGE 1985a), mais un beaucoup plus grand nombre d'espèces l'accompagnent. On notera en particulier l'apparition des poduromorphes, avec *Willemia anophthalma* BÖRNER (1901), espèce caractéristique des humus très acides (PONGE 1980, 1983; POZO 1986), de l'entomobryen acidophile *Pseudosinella terricola* GISIN, 1967 et du groupe des néélides avec *Megalothorax minimus* (WILLEM, 1900). L'apparition de ces espèces, absentes des couches L₁ et L₂, correspond au passage de la surface à la profondeur (PONGE 1980). Malgré tout un certain nombre d'espèces typiquement épigées sont toujours présentes, comme *Entomobrya* sp. (il s'agit de jeunes non identifiables à l'espèce) et *Pogonognathellus flavescens* (TULLBERG, 1871).

Folsomia manolachei ingère essentiellement du matériel fongique hyalin ou mélanisé, les hyphes étant coupées en petits morceaux irréguliers, mêlé à de nombreuses bactéries. Les hyphes hyalines (basidiomycète à parois incrustées) présentent différents degrés de lyse des parois, certaines étant devenues à peine perceptibles. On trouve également, bien que moins fréquemment, des aréoles de pin mêlées au matériel fongique, attestant d'une composante végétale en provenance du pin, probablement des aiguilles (fig. 92). Comme dans le niveau précédent (PONGE 1985a) l'hypothèse envisagée est que cette espèce a ingéré du matériel présent dans des déjections animales (oribates ou plus probablement enchytréides ici, en raison de l'irrégularité des fragments d'hyphes), où un développement bactérien intense a lieu préalablement à leur ingestion. On doit de toute façon écarter l'hypothèse d'une ingestion directe d'aiguilles de pin dans un état de décomposition très avancé car l'on devrait alors retrouver au moins des fragments d'épiderme et d'hypoderme en plus des aréoles libres provenant des tissus internes, ainsi que des stromas mélanisés provenant des champignons saprophytes des aiguilles (*Verticicladium trifidum*). Les hyphes fongiques de basidiomycète présentes ainsi que les bactéries pourraient alors provenir de la colonisation ultérieure des déjections d'enchytréides (voir plus loin l'étude correspondante), et constitueraient la source de nourriture principale de cette espèce, en adjonction avec les produits de dégradation divers présents dans ces déjections.

On peut faire des observations strictement identiques chez *Isotomiella minor*, avec également des aréoles de pin visibles au milieu d'un matériel fongique et bactérien très transformé. Le contenu intestinal de *Parisotoma notabilis* semble également similaire: il est formé de bactéries et de fragments fongiques très transformés, mais on notera une proportion très forte d'individus à jeûn (12 sur 15, soit 80%), et plusieurs individus présentant une infection bactérienne généralisée (fig. 93). La population présente dans la couche F₁ du volume étudié est donc très peu active sur le plan alimentaire et dans un état de faiblesse certain. Aucune explication n'a pu être donnée à ce phénomène, mais il s'agit d'une espèce sujette à de brusques fluctuations d'effectifs dans les élevages (PONGE observations personnelles).

L'alimentation de *Pseudosinella terricola* est totalement différente. Cette espèce, qui domine par son volume les collemboles, appartient au groupe acidophile *terricola-mauli* [PONGE 1980, 1983]. Elle est mycophage et se comporte, du point de vue trophique, comme l'espèce voisine *Pseudosinella alba* (PACKARD, 1873) [ARPIN *et al.* 1980; PONGE & CHARPENTIÉ 1981]. Le matériel ingéré est exclusivement fongique et les bactéries sont absentes: il s'agit d'hyphes hyalines et mélanisées coupées en petits morceaux réguliers (fig. 94) ou de spores, ici des spores mélanisées (fig. 95). Les hyphes mélanisées semblent garder leurs parois intactes, ce qui n'est pas du tout le cas des hyphes hyalines (figs. 94, 96). Dans ce dernier cas, et lorsqu'il s'agit d'hyphes à parois incrustées, on observe un rassemblement de cristaux d'oxalate, qui subsistent une fois les parois fongiques lysées (fig. 96), comme dans le cas des enchytréides (fig. 78). Lorsque le processus digestif est encore peu avancé, on peut observer des zones bien délimitées où les parois hyalines sont lysées, alors que le reste du contenu intestinal est encore intact (fig. 97). Les observations de HUMBERT (1974) montrent la co-existence de zones à pH différent dans l'intestin moyen des collemboles (où demeure très longtemps le bol alimentaire), la zone de transition se déplaçant de l'arrière vers l'avant au cours de la digestion! Il est donc tout à fait possible que l'analyse instantanée du contenu intestinal à un stade précoce de la digestion fournisse des images telles que celle de la figure 97. Les spores, de grande taille (basidiospores?), apparaissent le plus souvent cassées, mais leur paroi n'est pas lysée. C'est donc essentiellement le cytoplasme qui est digéré, probablement comme chez *Pseudosinella alba* (PONGE & CHARPENTIÉ 1981).

L'alimentation de *Willemia anophthalma*, espèce liée aux humus très acides et hydro-morphes (PONGE 1980, 1983; POZO 1986), est voisine de celle de l'espèce précédente, avec une dominante mycophage. Quelques différences sont cependant à signaler. Le matériel dématé est absent, on ne trouve donc que des fragments d'hyphes hyalines de basidiomycète (fig. 98). L'absence totale d'incrustations d'oxalate laisse supposer que ces cristaux sont dissous par le suc digestif, contrairement à l'espèce précédente, mais d'une manière analogue à ce qui a été observé chez les oribates du genre *Oppia* au niveau précédent (PONGE 1985a). Au cours de la lyse des fragments de mycélium de basidiomycète, on peut observer que les cloisons septa) résistent plus longtemps à la digestion que les parois externes (Fig. 98). Une autre différence par rapport à *Pseudosinella terricola* est la présence de bactéries dans le régime alimentaire. Celles-ci apparaissent lysées (fig. 99) et sont absentes des individus à jeûn, il ne s'agit donc pas d'une microflore symbiotique mais d'un aliment.

L'alimentation de *Lepidocyrtus lanuginosus* (GMELIN, 1788), appartenant à un genre très voisin de *Pseudosinella*, semble être essentiellement à base d'algues chlorophycées unicellulaires, mêlées ou non à du matériel fongique ou bactérien, mais toujours dominantes (fig. 100). Ceci ne concerne cependant que deux individus sur quatre, les deux autres étant à jeûn. On observe une disparition générale du cytoplasme (pas d'opacité au contraste de phase) et, parfois, une lyse de certaines parois. L'équipement enzymatique de cette espèce semble donc bien adapté à une alimentation algale, même si celle-ci ne constitue pas son régime obligatoire, contrairement à la plupart des autres animaux observés au cours de cette étude.

L'observation des deux individus appartenant au genre *Entomobrya* montre du matériel fongique formé exclusivement de spores mélanisées, brisées lorsqu'elles sont de grosse taille, à parois intactes lorsqu'elles sont petites, mêlé à des bactéries, ainsi que des grains de pollen de pin, brisés en petits morceaux. On remarquera donc l'absence d'hyphes fongiques, pourtant très abondantes dans le milieu.

Megalothorax minimus possède la particularité de montrer, à l'intérieur de l'intestin, plusieurs pelotes fécales en formation (fig. 101) comme chez les oribates (voir ci-dessus), mais on n'observe pas le compactage et le brunissement décrits chez ce groupe d'acariens du sol. Le contenu de ces pelotes est formé de bactéries et de très petits fragments non reconnaissables. Parmi les espèces étudiées, *Megalothorax minimus*, qui appartient à un groupe possédant des caractères taxinomiques originaux (MASSOUD 1971; DALLAI 1979), est la seule à n'ingérer que des aliments de l'ordre du micromètre. Par son alimentation, cette espèce appartient en fait plus à la microfaune qu'à la mésofaune du sol.

Le seul individu appartenant à l'espèce *Pogonognathellus flavescens* (TULLBERG, 1871) qui ait pu être observé montre des hyphes fongiques hyalines (en voie de lyse) et mélanisées (à parois intactes) coupée coupées en morceaux, mêlées à des bactéries.

On peut donc voir une grande variété de comportements alimentaires chez les espèces étudiées, sans toutefois que les présentes observations puissent permettre de conclure à un réel partage des ressources. Mis à part les comportements très typés de *Pseudosinella alba*, *Willemia anophthalma*, *Lepidocyrtus lanuginosus* et *Megalothorax minimus*, les autres espèces possèdent un régime où des éléments fongiques divers sont mêlés à des bactéries, provenant vraisemblablement de déjections animales (coprophagie). On observe une lyse du matériel fongique hyalin et des bactéries, les éléments mélanisés (hyphes, spores) étant soit coupés en morceaux, soit brisés, mais sans lyse apparente des parois. Beaucoup d'auteurs, devant le caractère profondément dégradé de certains éléments du contenu intestinal des collemboles, ont parlé de matière organique humifiée ou amorphe (POOLE 1959; KNIGHT & ANGEL 1967; GILMORE & RAFFENSPERGER 1970; BÖDVARSSON 1970; MARSHALL 1978). L'étude comparative des déjections animales et des contenus intestinaux de l'ensemble des groupes présents permet de donner un poids certain à l'hypothèse de la coprophagie, déjà émise par POOLE (1959). On remarquera également le grand nombre d'individus à jeûn chez toutes les espèces (29%, si l'on met à part le cas un peu particulier de *Parisotoma notabilis*). Ceci est propre aux collemboles et est lié au stress physiologique que représente la mue, phénomène qui se poursuit de façon régulière tout au long de la vie de ces insectes a-métaboles (SINGH 1964; JOOSSE 1975).

En ce qui concerne les éléments transportés sur le tégument, on remarquera, outre les colonies de chrysomonadines déjà mentionnées (fig. 69), dont le mucilage semble favoriser un intense développement bactérien, de nombreuses colonies bactériennes adhérant aux antennes ou aux pattes (fig. 102). Le transport de germes, bien que de moindre ampleur que chez les enchytréides, est donc un aspect non négligeable du rôle de ces insectes dans le fonctionnement biologique du sol.

2.3.1.9. Larves d'insectes

Si le nombre total de larves de diptères n'a pratiquement pas varié par rapport au niveau L₂ (14 individus contre 12 précédemment), on observe cependant une poursuite du phénomène démographique déjà observé (PONGE 1985a), c'est-à-dire un remplacement des Cecidomyiidae par les Sciaridae au fur et à mesure que l'on s'enfonce dans la litière plus âgée. Les Cecidomyiidae sont maintenant pratiquement inexistantes (un seul individu, contre 13 Sciaridae). Il est tout à fait dommage que l'absence d'éléments figurés dans le tube digestif n'ait pas permis d'étudier le régime alimentaire des Cecidomyiidae. Les Chironomidae sont complètement absents du volume étudié en F₁, mais ils n'étaient de toute façon présents que sous forme d'individus isolés dans les deux premiers niveaux.

Les Sciaridae présents ingèrent une quantité notable de matériel végétal provenant des aiguilles de pin. Deux individus ont d'ailleurs été récoltés à l'intérieur des aiguilles. Si le matériel fongique semble intact, du moins les parois des hyphes, tant hyalines que mélanisées, comme cela avait déjà été observé dans les couches L₁ et L₂ (PONGE 1984, 1985a), en revanche le matériel provenant du pin sylvestre subit une lyse très nette (fig. 103). Ce phénomène est à signaler car il ne correspond pas à ce que l'on observe dans l'ensemble des autres groupes, où le matériel fongique hyalin semble très facilement digéré, contrairement aux parois ligno-cellulosiques des tissus du pin. Du point de vue des choix trophiques on constate donc, comme chez les enchytréides, une reprise du comportement macrophytophage (mousses vertes en L₁, aiguilles de pin en F₁), le matériel végétal étant délaissé en L₂ au profit des seuls champignons. Contrairement aux enchytréides cependant, on n'observe que très peu de matériel muscinal dans le tube digestif des Sciaridae au niveau F₁. D'autres composants du régime alimentaire sont également à signaler tels que grains de pollen de pin, bactéries, théques de thécamoebiens (*Euglypha* spp., *Nebela collaris*), parfois mais très rarement du quartz. Les morceaux ingérés, notamment les hyphes fongiques, sont longs, contrairement aux découpages fins réalisés par les micro-arthropodes (collemboles, oribates), mais cependant moins longs que chez les enchytréides.

Tableau 5. Inventaire des cadavres et fragments d'origine animale

Groupes ou espèces	Effectif
Enchytréides	13
Oribates	248
<i>Rhysotritia duplicata</i>	50
<i>Platynothrus peltifer</i>	35
<i>Phthiracarus</i>	29
<i>Oribatula tibialis</i>	23
<i>Ceratoppia bipilis</i>	21
<i>Chamobates</i>	21
<i>Oppia ornata</i>	11
<i>Oppia subpectinata</i>	11
Oppiidae indéterminés	10
<i>Oppiella nova</i>	5
<i>Micreremus brevipes</i>	4
<i>Nanhermannia nanus</i>	3
<i>Adoristes ovatus</i>	3
Oribates indéterminés	3
<i>Nothrus sylvestris</i>	2
<i>Parachipteria punctata</i>	2
<i>Suctobelba</i> groupe <i>sarekensis</i>	2
<i>Oppiella obsoleta</i>	2
Pelopsidae indéterminés	1
<i>Suctobelba</i> groupe <i>trigona</i>	1
<i>Suctobelba</i> groupe <i>nasalis</i>	1
<i>Schelorbates latipes</i>	1
Acariens divers	40
Gamasina	24
Uropodina	12
Actinedida	3
Acaridida	1
Araignées	2
Fragments d'arthropodes divers	29
Oeufs (morts)	4

Les deux autres familles présentes, Cecidomyiidae pour les diptères (1 individu) et Cantharidae pour les coléoptères (1 individu) ne possèdent pas d'éléments figurés dans leur tube digestif. Rien ne peut donc être dit quant à leur alimentation. C'est également le cas, évidemment, pour les nymphes de diptères. Signalons cependant que les larves de Cantharidae sont connues pour être carnivores (PAULIAN 1949).

2.3.2. Cadavres

2.3.2.0. Remarques préliminaires

Le tableau 5 montre l'effectif et la nature des divers cadavres et fragments d'animaux morts qui ont été rencontrés lors du tri à la loupe binoculaire. Parmi les fragments divers d'arthropodes se trouvent souvent des pattes ou des ailes d'insectes supérieurs isolées, qui peuvent très bien provenir de l'amputation d'imagos, donc d'individus vivants. Ils ont cependant été comptabilisés avec les cadavres. Aucune mue d'arthropode n'a été rencontrée.

La progression du nombre de cadavres par rapport au niveau précédent est considérable. Elle est beaucoup plus forte que la progression du nombre d'individus vivants (4, puis 15, puis 336 cadavres et fragments respectivement en L₁, L₂ et F₁ contre 75, puis 85, puis 226 individus vivants, en excluant la microfaune). C'est donc à un processus d'accumulation que l'on assiste, essentiellement sous la forme d'exo-squelettes d'oribates, qui dominent largement l'inventaire (74% des éléments recensés). Les cadavres de collembolés sont par contre complètement absents, alors que ce groupe a accru considérablement son effectif au niveau F₁. Les cadavres d'oribates correspondant pratiquement tous à des adultes, on peut émettre

l'hypothèse d'un moindre degré de prédation chez ces animaux, notamment les adultes, dont la longévité et le faible taux de reproduction sont connus (NORTON 1985). Cependant ce même auteur signale l'existence d'un parasitisme possible chez les oribates adultes, à la fois externe et interne. La mortalité due à ce phénomène n'entraîne cependant pas la disparition des cuticules épaissies des oribates, qui peuvent donc s'accumuler dans le milieu, contrairement à celles, plus tendres, des animaux qui sont facilement happés par des prédateurs.

2.3.2.1. Enchytréides

Il s'agit de fragments bruns, dont l'intérieur est extrêmement difficile à observer en raison de l'opacité des tissus. Ces cadavres apparaissent comme tannés, et dépourvus de traces de développement de micro-organismes. Etant donné leur petite taille et l'intensité du phénomène de fragmentation de l'espèce dominante, *Cognettia sphagnetorum*, au niveau considéré, l'hypothèse envisagée est qu'il s'agit de fragments n'ayant pu régénérer un individu, donc non viables.

2.3.2.2. Oribates

On observe une dominance de l'ensemble Phthiracaridae-Euphthiracaridae (79 éléments, soit 32 % du total attribuable aux oribates), ce qui est normal étant donné l'abondance de ce groupe au niveau considéré. Cependant *Platynothrus peltifer* abonde également, alors que cette espèce caractérise la couche L₁. Il s'agit probablement du témoignage d'une activité passée de cette espèce alors que la litière présente en F₁ était dans une position plus superficielle et à un stade de décomposition moins avancé, probablement à la fin de l'hiver ou au printemps précédent. La présence de *Micrereumus brevipes* (MICHAEL, 1888), espèce non rencontrée dans les niveaux étudiés, est à signaler, car cet oribate ne vit pas dans le sol, mais dans le feuillage des arbres (TRAVÉ 1963). Il s'agirait donc de cadavres d'animaux arboricoles qui s'accumulent au sein de la litière.

Il n'est guère possible de mettre en évidence des différences entre les espèces quant au mode d'évolution des cadavres. Il faut cependant signaler l'existence d'une relation entre la mortalité des adultes de certaines espèces et le développement des larves. La majorité des cadavres appartenant à l'espèce *Rhysotritia duplicata* (80%) possèdent à l'intérieur un, deux ou plus rarement trois oeufs parfaitement formés, renfermant souvent des pré-larves, mais parfois réduits à un chorion vide. Ce phénomène ne se retrouve pas chez *Phthiracarus*, où un seul corps a été vu renfermant un oeuf. Chez *Ceratoppia bipilis* (HERMAN, 1804) et dans une moindre mesure chez *Oribatula tibialis* on trouve dans les cadavres de certaines femelles une larve ou bien une mue larvaire. Il est donc probable que chez certains oribates l'éclosion se fasse parfois à l'intérieur du cadavre de la mère. Le matériel végétal ou fongique ingéré par la mère peu de temps avant sa mort, étant souvent présent à l'intérieur du corps, peut servir de nourriture aux larves, du moins pendant un certain temps. Il est d'ailleurs fréquent de voir le matériel ingéré et présent normalement sous la forme de deux ou trois grosses pelotes repris sous forme de déjections nombreuses, de beaucoup plus petite taille, provenant de larves d'oribates (fig. 104) ou d'enchytréides (fig. 105) ayant pénétré à l'intérieur du corps d'un adulte mort. En ce qui concerne *Rhysotritia duplicata*, aucune larve n'a été observée à l'intérieur du corps des femelles mortes. Seul un chorion vide a été observé. Il est probable qu'une mortalité importante survient chez les femelles de *Rhysotritia duplicata* porteuses d'oeufs [ou plus exactement de pré-larves, comme l'a remarqué GRANDJEAN (1940)], l'éclosion pouvant alors se produire à l'intérieur du cadavre de la mère si le développement a été mené à son terme, mais la larve ne restant alors pas très longtemps. Chez *Ceratoppia bipilis* et *Oribatula tibialis* le phénomène de développement larvaire à l'intérieur du cadavre de la mère durerait plus longtemps, jusqu'à la mue suivante éventuellement. Ces hypothèses, élaborées dans le but d'expliquer les présentes observations, nécessiteraient bien sûr, pour être confirmées, des observations plus nombreuses et une vérification expérimentale en élevage, ce qui n'entre pas dans le cadre de la présente étude.

Les cadavres rencontrés possèdent une grande variété de modalités d'attaque par les micro-organismes et animaux du sol, sans qu'il soit possible de définir une spécificité. Il est également très difficile de mettre en évidence une succession entre champignons et bactéries, ou entre champignons différents. On peut simplement remarquer que le stade le plus évolué semble correspondre à un nettoyage de l'intérieur des cadavres par des animaux ayant pénétré à l'intérieur [enchytréides (fig. 105), oribates (fig. 104), reconnaissables par leurs déjections lorsqu'ils en ont laissé]. Dans ce cas on n'observe plus de micro-organismes, à l'exception d'une mince couche tapissant l'intérieur de la cuticule.

L'intérieur des cadavres est colonisé par divers champignons, co-habitant souvent entre eux. Un hyphomycète non identifié a été fréquemment rencontré, qui n'a pas été observé dans le matériel végétal ni dans les déjections animales. On peut le trouver sous la forme d'un réseau d'hyphes à cloisons peu nombreuses (fig. 106), dont une partie peut être réduite à l'état de fantômes, c'est-à-dire de parois vides, en compagnie de bactéries ou non (fig. 107). Les champignons mycorrhiziens sont également présents. *Cenococcum geophilum* est souvent présent, seul (fig. 108) ou en compagnie de bactéries (fig. 109). Ce champignon attaque également la cuticule elle-même. On peut voir les hyphes mélanisées courir à la surface de la cuticule, avec une zone d'attaque brune de quelques micromètres d'épaisseur de part et d'autre des hyphes (fig. 110). L'attaque de la cuticule est également réalisée par des hyphomycètes non identifiés (fig. 111). Les basidiomycètes pénètrent également l'intérieur des cadavres, par exemple le basidiomycète des mycorhizes brun-orangé (fig. 112). On a pu observer dans deux cadavres d'oribates un basidiomycète produisant des cystides identiques à celles de la figure 21. Ce champignon, décrit dans le bois de pin au niveau L₂ (PONGE 1985a) et attribué au groupe *arguta-pallidula-alutaria* du genre *Hyphodontia*, n'est donc pas un xylocole strict, et l'hypothèse qu'il s'agit du champignon associé aux mycorhizes brun-orangé est à prendre en compte, en attendant une confirmation ultérieure. Les champignons mycorrhiziens sont également présents autour des cadavres qu'ils emballent comme le reste du matériel en décomposition.

Les bactéries présentes à l'intérieur des cadavres offrent souvent des analogies curieuses avec celles de la microflore intestinale observées chez les individus vivants (PONGE 1984, 1985a), par exemple chez *Platynothrus peltifer* (fig. 113). On peut observer également des actinomycètes (fig. 114), mais de façon peu fréquente.

Un grand nombre d'organismes animaux semblent s'installer, au moins temporairement, dans les cadavres d'oribates. Outre les enchytréides et les oribates (larves ou adultes de petites espèces) déjà signalés, dont la visite se traduit par le dépôt de déjections reconnaissables et, dans le cas des enchytréides, de grains de quartz et de pollen, on remarque de nombreux thécamoebiens. Il s'agit presque toujours de *Phryganella acropodia* (62 % des observations), dont la localisation préférentielle à l'intérieur des cadavres d'arthropodes a été signalée plus haut. Des nématodes et des rotifères ont également été observés, mais plus rarement.

2.3.2.3. Autres arthropodes

Aucune distinction ne peut être faite par rapport à ce qui a été vu chez les oribates. On observe une colonisation interne et externe (emballage) par des champignons, notamment les champignons mycorrhiziens déjà décrits. Le basidiomycète associé aux mycorhizes roses d'aspect velouté a été observé à l'intérieur d'un acarien gamaside (fig. 115). Plus les cadavres ou fragments de pattes sont de grande taille, plus on trouve de traces de passage d'animaux divers: nématodes, thécamoebiens, acariens, enchytréides.

2.3.3. Déjections

2.3.3.1. Déjections de type A (limaces?)

L'examen à la loupe (fig. 3) montre qu'elles renferment des fragments entiers d'aiguilles de pin, sans grand changement apparent. L'examen microscopique confirme cette impression, montrant des tissus pourtant fragiles tels que le mésophylle avec une structure bien conservée (fig. 116). On reconnaît également des parois fongiques lorsque les aiguilles ingérées

ont subi au préalable une attaque de champignons, mais d'une manière générale aucun cytoplasme ne subsiste. Le développement de micro-organismes à l'intérieur de ces déjections est très rare, localisé à des micro-sites: bactéries (fig. 117), cyanophycées chroococcales (fig. 118), et très rarement des champignons. Il semble que ces déjections ne constituent pas un milieu de développement idéal pour la microflore. Le matériel végétal, dépourvu de cytoplasme y compris fongique, semble bloqué à un stade de décomposition moins avancé que les aiguilles présentes au niveau étudié.

2.3.3.2. Déjections de type B (isopodes?)

Bien que les fragments d'aiguilles de pin dont sont constituées ces déjections soient plus courts que dans le type A (fig. 4), on observe les mêmes caractéristiques au microscope: subsistance des structures tissulaires et des parois fongiques, absence de cytoplasme, microflore colonisatrice confinée dans des microsites étroits. On remarquera que ces micro-sites à algues (fig. 119) ou à bactéries sont d'autant plus nombreux que l'on se trouve près de la surface des déjections. La colonisation interne de ces déjections semble donc assez lente. Les raisons peuvent être multiples: difficulté de pénétration, en raison de l'absence de pores ouverts et de vecteurs (faune), conditions anaérobies. Ces hypothèses ont été déjà envisagées pour expliquer les particularités des agrégats du sol (KILBERTUS 1980). Cependant, on peut remarquer des traces de pénétration de la mésofaune, par exemple des déjections d'oribates à l'intérieur de cavités (fig. 120). Le problème reste donc posé.

Dans ce type de déjections on peut cependant rencontrer, d'une déjection à l'autre, une grande variation dans la fréquence des micro-sites où est localisée la microflore colonisatrice. Les déjections renfermant de nombreux micro-sites à bactéries montrent des figures de lyse de colonies bactériennes (fig. 121), indiquant probablement un degré d'ancienneté plus élevé.

Les éléments ingérés (aiguilles de pin) peuvent renfermer tout ou partie d'une déjection animale appliquée contre eux. C'est ainsi que la figure 122 montre le passage brusque du tissu de transfusion des aiguilles de pin à un matériel végétal finement broyé. Il s'agit probablement d'une déjection de type C (lombrics) appliquée directement contre une morsure ayant atteint le cylindre central. Ce cas de figure, anecdotique, montre cependant l'intérêt de l'étude exhaustive des aliments à la disposition des animaux dans le milieu pour comprendre ce que renferment leurs déjections, dont la complexité n'est en fait qu'apparente.

On remarquera dans ce type, comme dans le type précédent, l'absence de pénétration par les champignons mycorrhiziens. L'absence de matériel muscinal est également remarquable, indiquant un choix trophique très net.

2.3.3.3. Déjections de type C (lombrics)

Deux différences fondamentales peuvent être observées par rapport aux types précédents: le matériel présent est formé de morceaux beaucoup plus petits, quoique de taille irrégulière (fig. 123) (il s'agit d'un broyage au niveau du gésier, et non d'un découpage à l'aide de pièces buccales comme chez les oribates), d'autre part le contenu est très composite, les divers éléments étant intimement mélangés: cellules végétales provenant du pin ou de la mousse, hyphes et stromas fongiques, grains de pollen de pin, résine, déjections d'oribates (fig. 124). Le fait que ces dernières aient gardé leur forme reconnaissable est un indice de leur grande cohésion. Quelques grains de quartz sont présents, mais assez rares. Les hyphes fongiques, surtout représentées par le basidiomycète à parois incrustées des mycorrhizes brun-orangé, sont abondantes, ce qui n'était pas le cas dans les deux types précédents. Il ne semble donc pas qu'un choix trophique très net existe, puisqu'à peu près tous les éléments présents en abondance au niveau considéré se retrouvent dans ces déjections.

Les déjections libres, non appliquées contre un substrat végétal, ne sont pas le siège d'un intense développement bactérien ou algal. On retrouve, comme précédemment, des microsites bourrés de micro-organismes, par exemple des colonies de cyanophycées chroococcales (fig. 125). Parfois un développement bactérien plus important a lieu en surface (fig. 126). Cependant, on observe des pénétrations fongiques importantes, par *Cenococcum geophilum*

(fig. 10) ou bien par des rhizomorphes de basidiomycètes. Des animaux pénètrent également à l'intérieur et y forment des galeries, par exemple des oribates phthiracarides ou eupthiracarides (fig. 127). L'activité d'un adulte de *Rhysotritia duplicata* a pu ainsi être mise en évidence, grâce à la présence d'un oeuf (à chorion caractéristique) au milieu de déjections, dans une galerie.

Un grand nombre de ces déjections sont étroitement appliquées à la surface d'un fragment végétal (aiguille ou écorce de pin, tige de mousse, etc. . .), ou bien-même écrasées entre deux fragments végétaux. Ce sont probablement les mouvements des animaux qui sont responsables de ces déformations. Dans ce cas, le développement bactérien est souvent beaucoup plus intense, et atteint le coeur de la déjection en-dehors des micro-sites déjà colonisés. L'origine externe de cette contamination peut être attestée par l'état de décomposition plus avancé, en périphérie, du matériel présent, notamment les parois fongiques hyalines (fig. 128). Il est difficile d'expliquer les différences de développement bactérien constatées entre les déjections écrasées et les déjections intactes. Plusieurs hypothèses très différentes peuvent être avancées, sans qu'il soit possible de trancher: différence d'âge, les déjections intactes étant plus récentes (mais pourtant certaines sont pénétrées par des champignons à croissance lente: *Cenococcum geophilum*, basidiomycètes), re-contamination par l'animal les ayant écrasées, rupture des conditions d'anaérobiose, etc.

Il faut noter que ces déjections, attribuées aux lombrics, ne constituent pas pour autant une incorporation de la matière organique à la matière minérale. Il s'agit probablement de lombrics épigés. Une seule espèce a d'ailleurs été identifiée dans cette station (BOUCHÉ communication personnelle): il s'agit de *Dendrobaena octaedra* (SAVIGNY, 1826), lombric épigé associé aux humus les plus acides (SACHELL 1967; BOUCHÉ 1972; MARTINUCCI & SALA 1979).

2.3.3.4. Déjections minérales

2.3.3.4.0. Remarques préliminaires

Un certain nombre de déjections, très instables lorsqu'elles sont manipulées, sont présentes, bien qu'en nombre assez faible, dont le contenu presque exclusivement minéral atteste qu'elles proviennent de niveaux beaucoup plus profonds. Leur aspect est semblable aux déjections de type C (lombrics), bien que l'espèce présente, *Dendrobaena octaedra*, soit considérée comme épigée. On notera cependant que MARTINUCCI & SALA (1979) relativisent la position préférentielle de cette espèce dans la litière, car ils la citent également dans le groupe des fouisseurs faibles. Il n'est donc pas impossible que cet animal s'enfonce à certains moments, probablement pour des raisons physiologiques [diapause, ou stade de quiescence, SACHELL (1967)]. Il n'y a cependant jamais incorporation de matière minérale à la matière organique car les déjections observées sont soit organiques pures (en très grande majorité), soit minérales pures (aux nuances près que l'on verra plus loin).

2.3.3.4.1. Déjections minérales blanches

Celles-ci sont censées provenir de l'horizon A₁₂ très pauvre en matière organique. Si elles sont constituées pour l'essentiel de grains de quartz et de particules fines (argiles, limons), on observe cependant les traces d'une microflore provenant sans doute des horizons profonds: bactéries à la surface des grains de quartz (fig. 129), hyphes fongiques hyalines vides et collapsées joignant entre eux des amas minéraux (fig. 130). Ces hyphes ont un pouvoir agglutinant important: elles apparaissent souvent enrobées de particules argileuses et limoneuses (fig. 131). Il convient de rappeler à ce sujet que la synthèse de composés organiques ayant un fort pouvoir d'aggrégation sur les particules fines (<50 μm) du sol a été vérifiée expérimentalement chez les champignons (MARTIN *et al.* 1959).

2.3.3.4.2. Déjections minérales grises

Outre les champignons colonisateurs décrits précédemment, on y trouve des fragments de sclérotés et d'hyphes (vides) de *Cenococcum geophilum* (fig. 132) et des fragments organiques opaques de couleur brun foncé, non identifiables au stade actuel de cette étude. Malgré la couleur grise de ces déjections, provenant essentiellement des éléments organiques présents

(matériel fongique mélanisé, matière organique humifiée), les grains de quartz apparaissent propres, non recouverts de dépôts quelconques (à l'exception des bactéries, comme précédemment). Ces déjections viennent probablement de l'horizon A₁₁, très riche en matière organique et de couleur noirâtre (PONGE 1984).

2.3.3.5. Déjections d'enchytréides

Ces déjections se présentent en amas brun clair, soit libres dans le milieu, soit à l'intérieur des fragments d'aiguilles de pin (fig. 2), soit encore entre le bois et l'écorce des fragments de branches et brindilles de pin tombées. Un abondant feutrage mycélien les recouvre, assurant l'essentiel de la cohésion de ces amas (fig. 133). On reconnaît le matériel ingéré par ces animaux et décrit précédemment, le matériel végétal (en provenance du pin essentiellement) étant dominant. Le matériel fongique hyalin ingéré par ces animaux n'est plus reconnaissable, il a donc été probablement en grande partie digéré. Par contre les parois végétales du pin restent intactes. On n'observe pas de développement bactérien notable, par contre les déjections sont abondamment parcourues, du moins en périphérie, par les hyphes des champignons mycorhiziens: on reconnaît *Cenococcum geophilum*, le basidiomycète des mycorhizes brun-orangé, sous sa forme incrustée (fig. 134) ou lisse, le basidiomycète des mycorhizes roses (fig. 135). Au sein de l'emballage, on notera la présence, non constante mais assez fréquente, d'algues cyanophycées hormogonales à hétérocystes (fig. 134). Les thécamoebiens sont extrêmement nombreux, ainsi que les amibes nues (fig. 70). Quelques colonies de cyanophycées chroococcales sont également présentes, mais assez rares (fig. 136).

2.3.3.6. Déjections d'oribates

Les déjections d'oribates, qu'elles aient été rencontrées à l'intérieur des aiguilles de pin (fig. 1), dans l'écorce, dans les déjections de la macrofaune (figs. 120, 127) ou bien à l'extérieur, renferment essentiellement du matériel végétal provenant du pin, reconnaissable à la présence d'aréoles. Parfois une certaine quantité de matériel fongique est présente, où seules les hyphes mélanisées de *Cenococcum geophilum* sont reconnaissables (fig. 137). Il s'agit donc, pour l'essentiel, de déjections de phthiracarides et euphthiracarides, les plus petites correspondant aux larves, les plus grosses aux adultes, les nymphes étant intermédiaires. Le degré de broyage des cellules végétales diffère selon la taille (donc la stase) des individus, comme cela a été exposé dans le chapitre consacré à ces animaux. On observe toujours une opposition d'aspect entre la périphérie et le centre (fig. 138). Les observations sur les déjections de grande taille, où le matériel est broyé plus grossièrement (fig. 139), montrent en périphérie des restes de parois cellulaires, fortement réfringentes au contraste de phase, alors que l'intérieur est constitué par une masse brunâtre, opaque, non réfringente, où aucun élément n'est plus reconnaissable. Nous avons vu précédemment que ce phénomène n'était pas dû à une maturation des déjections mais se produisait à l'intérieur même du tube digestif des animaux (fig. 91). Les sphères brunes déjà observées dans certaines aiguilles (fig. 15) semblent rester parfaitement intactes dans les déjections (fig. 140). Il s'agirait donc de substances particulièrement résistantes aux enzymes digestifs tant microbiens qu'animaux.

La colonisation microbienne des déjections d'oribates, au niveau étudié, est faible, le plus souvent cantonnée en surface, où l'on peut observer le développement de bactéries ou d'algues (fig. 141), mais certaines déjections, de petite taille et de couleur claire, ont été observées, avec un intense développement bactérien sur toute leur épaisseur (fig. 142). Il pourrait, dans ce cas, s'agir de déjections plus anciennes. La suite de ce travail permettra peut-être de savoir si le vieillissement des déjections conduit, de manière générale, à un développement bactérien interne.

2.3.3.7. Déjections de sciarides

Les déjections de larves de sciarides (reconnues comme telles lorsque les larves étaient encore présentes au milieu de leur déjections) renferment des éléments très variés. La consommation de pin est attestée par la présence de restes d'épiderme (fig. 143) ou de trachéides du xylème, de même pour la fougère aigle, mais le matériel fongique est largement dominant

(parois d'hyphes de *Cenococcum geophilum* ou du basidiomycète hyalin à parois incrustées, fragments de sclérotés ou de manteaux mycorrhiziens). On trouve également parfois des fragments de mousse. Mais l'absence des tissus internes plus tendres et peu lignifiés (tissu de transfusion, mésophylle, cortex racinaire pour le pin, parenchyme fondamental pour la fougère), jointe aux observations déjà faites sur les individus vivants (fig. 103), laisse supposer qu'ils ont été entièrement digérés, y compris donc leurs parois. Par contre, les parois fongiques restent intactes, d'où la dominance apparente de ce matériel.

On n'observe pas de développement bactérien à l'intérieur des déjections, seulement des algues cyanophycées à la périphérie de certaines d'entre elles (Fig. 144).

3. Conclusions

Par rapport aux deux niveaux précédemment étudiés (L_1 et L_2), on notera l'importance considérable de l'activité de la faune dans la couche F_1 . Plusieurs groupes zoologiques, phylogénétiquement très différents, participent à la fragmentation des aiguilles de pin: lombrics, isopodes et limaces (reconnus, avec réserves pour le second et le troisième, par leurs déjections) pour la macrofaune, enchytréides, oribates phthiracarides et euphthiracarides et larves de diptères sciarides pour la mésofaune. La microfaune participe également très activement à la colonisation interne des aiguilles: amibes, thécamoebiens, nématodes, rotifères. Parmi ces groupes, on retiendra essentiellement comme dominants, l'activité lombricienne pour la macrofaune et celle des oribates phthiracarides et euphthiracarides pour la mésofaune. Les processus sont très différents, puisque les lombrics incorporent le matériel provenant des aiguilles à d'autres éléments très divers: mousse, pollen, champignons, etc. . . , alors que les phthiracarides et euphthiracarides accumulent des déjections essentiellement à l'intérieur des aiguilles de pin, le matériel ingéré étant alors purement constitué par les tissus internes du pin.

L'impact des animaux sur les cytoplasmes, tant végétaux que microbiens, est très net, il n'en est cependant pas de même pour les parois cellulaires. Si les parois des champignons hyalins (basidiomycètes essentiellement) sont digérées par presque tous les groupes présents (à l'exception des larves de sciarides), les parois des cellules végétales ne présentent des indices de transformation certaine (en dehors de la fragmentation) que chez les sciarides, les phthiracarides et euphthiracarides. Dans le premier de ces groupes on peut suspecter une hydrolyse de la cellulose, les oribates effectuant plutôt une transformation sans solubilisation, mais avec brunification. Tout ceci est évidemment déduit d'observations morphologiques qui ne sont pas à l'échelle de la molécule. Il n'est donc pas possible, bien que cela soit tentant, de dire que dans le premier cas nous avons affaire à une dégradation (au sens chimique du terme) et dans le second cas à un processus d'humification. Cependant, il y a incontestablement transformation des parois cellulaires par ces deux groupes, dans des directions très différentes. En ce qui concerne les parois fongiques mélanisées (*Cenococcum geophilum* essentiellement), on remarquera que seuls certains oribates Camisiidae (*Platynothrus peltifer*, *Nothrus sylvestris*) semblent à même de transformer ces substances particulièrement résistantes.

Bien que l'activité de la faune soit beaucoup plus importante à ce niveau qu'au niveau précédent, on constate que la plupart des éléments végétaux n'ont pas subi une évolution plus poussée. On observe une grande variété de microorganismes, bactéries, algues ou champignons, avec une accumulation très nette de parois vides de champignons, tant hyalins que mélanisés. Mais le développement microbien le plus important est, de loin, celui des champignons liés aux mycorrhizes du pin. Les bactéries sont en nette régression au niveau considéré, et les déjections animales ne semblent pas constituer un milieu qui leur soit très favorable. En ce qui concerne les algues, les cyanophycées chroococcales, souvent rencontrées au niveau précédent, sont également en régression, ce phénomène étant moins net pour les chlorophycées.

Il convient, au stade actuel de ce travail, d'être prudent quant aux conclusions que l'on peut tirer des résultats partiels d'ores-et-déjà acquis. On constate une concomitance entre le

développement massif des champignons mycorhiziens et un arrêt du développement bactérien, développement qui était pourtant bien entamé dès le niveau L_2 . Ce résultat, s'il se confirme dans la suite de ce travail, peut avoir des conséquences importantes pour la compréhension du fonctionnement des humus de type moder.

4. Remerciements

Il convient de remercier tout particulièrement Mr G. WAUTHY (Laboratoire d'Ecologie générale, MNHN, Brunoy), qui a identifié les acariens oribates, fort nombreux au niveau étudié. Nos remerciements vont également à Mme M. M. COÛTEAUX (Laboratoire d'Ecologie générale, MNHN, Brunoy), Mme M. F. ROQUEBERT (Laboratoire de Cryptogamie, MNHN, Paris), Mrs L. MATILE et R. M. QUENTIN (Laboratoire d'Entomologie, MNHN, Paris), Mr F. MORELET (Laboratoire de Pathologie forestière, INRA-CNRF, Champenoux), Mr J. BOIDIN (Laboratoire de Mycologie, Université Lyon-I, Villeurbanne), pour leur aide précieuse dans les domaines dont ils sont spécialistes. Nos remerciements vont également à Mr J. F. DAVID (Laboratoire d'Ecologie générale, MNHN, Brunoy), à Mrs les Pts A. MACFADYEN (Grande-Bretagne) et K. CHRISTIANSEN (U.S.A.) ainsi qu'au Dr. V. BEHAN-PELLETIER (Canada) pour leur lecture attentive du manuscrit et leur commentaires constructifs.

5. Summary

[Ecological study of a forest humus by observing a small volume.

III. The F_1 layer from a moder humus under *Pinus sylvestris*]

This paper is the third in a series, the aim of which is to demonstrate the value of micromorphological investigations in soil ecological studies.

After microstratification of a soil sample from a Scots pine stand (Forêt d'Orléans, Loiret, France), the F_1 layer was studied using the following procedures: 1. Sorting the different components under a dissecting microscope, 2. Counting and measuring soil animals, observing their digestive tract by clearing or after dissection, and by mounting their faeces, 3. Thin-sectioning different types of vegetation, observing these sections under a light microscope with an appropriate stain procedure.

The principal results from this study concern the decomposition of pine needles, twigs and bark, ecto-mycorrhizae and their associate mycelia (*Cenococcum geophilum* and several basidiomycetes), decomposition of mosses (*Pseudoscleropodium purum*), bracken leaves and animal bodies in the F_1 layer.

All the observed needles are comminuted by members of the soil fauna, with different modalities according to their alimentary behaviour. Macrofaunal species (primarily the epigeic lumbricid worm *Dendrobaena octaedra*) break the needles and ingest entire pieces of vegetation. They make holes which allow both the microfauna (amoebae, nematoda and also some testacea) and mycorrhizal fungi to enter. The same phenomenon can be observed in moss stems and bracken petioles. Lumbricidae are able to crush the pine material and to mix it with other organic elements. Unlike them, woodlice and slugs do not crush the needles, which can be found without any structural change in their faeces, only protoplasm appearing to be digested. Macrofaunal faeces do not seem to promote any bacterial development except at their periphery, unless the excrements are squashed by animal movements, in which case they become more suitable for bacterial contamination.

Among the mesofaunal groups, oribatid mites (mainly phthiracarids and euphthiracarids), enchytraeid worms and diptera larvae (sciarids) are very active in tunnelling the needles. Phthiracarid and euphthiracarid mites are specialized feeders on this type of food, while enchytraeids and also, but to a lesser extent, sciarid larvae are more omnivorous. Other oribatid species consume fungal mycelium almost exclusively. Among the Collembola (springtails), the Isotomidae, represented by the three ubiquitous species *Parisotoma notabilis*, *Folsomia manolachei* and *Isomiella minor*, seem to consume only excremental material, while two strongly acidophilic species, *Pseudosinella terricola* and *Willemia anophthalma*, consume only fungal hyphae. Cell wall material is probably hydrolyzed, at least partly, by some mesofaunal groups but a distinction must be made between the three categories: hyaline fungal walls, melanized (dematiaceous) fungal walls, and higher plant cell walls. Hyaline fungal walls seem to be digested by all groups except sciarid larvae. Melanized walls are transformed (and perhaps digested to some extent?) only by oribatid mites (mostly camisiid mites), while higher plant cell walls seem to be (at least partly) digested only by sciarid larvae, phthiracarid and euphthiracarid mites, with a distinct browning during passage through the post-colon in the latter two groups.

Early wood in the pine twigs is attacked by soft-rot fungi which develop their typical cavities within the S_2 layer of tracheid walls. Similar decay pathways were also recorded in pieces of pine bark, moss leaves and bracken petioles.

The decomposition of fine roots was also studied and the role of mycorrhizal fungi as prime root-invaders at, or prior to root death, is discussed.

Generally speaking there seems to be a regression in the development of bacteria (in comparison with the L_1 and L_2 layers), while mycorrhizal associated mycelia grow not only at the periphery of decaying fragments (as in the L layers), but also through the vegetation tissues.

6. Références

- ANDERSON, J. M., 1978. Competition between two unrelated species of soil Cryptostigmata (Acari) in experimental microcosms. *Journal of Animal Ecology* **47**, 787—803.
- ARPIN, P., 1980. Les éléments prédateurs de la microfaune du sol. *In*: P. PESSON (ed.), *Actualités d'écologie forestière*. Gauthier-Villars, Paris, 507—517.
- J. F. DAVID, G. G. GUITTONNEAU, G. KILBERTUS, J. F. PONGE & G. VANNIER, 1986a. Influence du peuplement forestier sur la faune et la microflore du sol et des humus. 1. Description des stations et étude de la faune du sol. *Revue d'Ecologie et Biologie du Sol* **23**, 89—118.
- — — — — 1986b. Influence du peuplement forestier sur la faune et la microflore du sol et des humus. 2. Microbiologie et expériences au laboratoire. *Revue d'Ecologie et Biologie du Sol* **23**, 119—153.
- & G. KILBERTUS, 1981. Ultrastructure du contenu digestif et de l'épithélium intestinal chez quelques nématodes prédateurs (Mononchida) et bactériophages. *Revue de Nématologie* **4**, 131—143.
- — J. F. PONGE & G. VANNIER, 1980. Importance de la microflore et de la microfaune en milieu forestier. *In*: P. PESSON (ed.), *Actualités d'écologie forestière*. Gauthier-Villars, Paris, 87—150.
- BABEL, U., 1971. Gliederung und Beschreibung des Humusprofils in mittel-europäischen Wäldern. *Geoderma* **5**, 297—324.
- BAILEY, I. W., & M. R. VESTAL, 1937. The significance of certain wood-destroying fungi in the study of the enzymatic hydrolysis of cellulose. *Journal of the Arnold Arboretum* **18**, 196—205 + 2 planches.
- BARBAULT, R., 1981. *Ecologie des populations et des peuplements. Des théories aux faits*. Masson, Paris, 200 pp.
- BEHAN-PELLETIER, V. M., & S. B. HILL, 1983. Feeding habits of sixteen species of Oribatei (Acari) from an acid peat bog, Glenamoy, Ireland. *Revue d'Ecologie et Biologie du Sol* **20**, 221—267.
- BÖDVARSSON, H., 1970. Alimentary studies of seven common soil-inhabiting Collembola of Southern Sweden. *Entomologica Scandinavica* **1**, 74—80.
- BOUCHÉ, M. B., 1972. *Lombriciens de France. Ecologie et systématique*. INRA, Paris, 671 pp.
- BOURNERIAS, M., 1979. *Guide des groupements végétaux de la région parisienne*, 2^e édition. SEDES, Paris, 509 pp.
- BROWNLEE, C., J. A. DUDDRIDGE, A. MALIBARI & D. J. READ, 1983. The structure and function of mycelial systems of ectomycorrhizal roots with special reference to their role in forming inter-plant connections and providing pathways for assimilate and water transport. *Plant and Soil* **71**, 433—443.
- CASAGRANDE, F., & G. B. OUELLETTE, 1971. A technique to study the development in wood of soft rot fungi and its application to *Ceratocystis ulmi*. *Canadian Journal of Botany* **49**, 155—159.
- CHRISTIANSEN, K., 1967. Competition between collembolan species in culture jars. *Revue d'Ecologie et Biologie du Sol* **4**, 439—462.
- CORBETT, N. H., 1965. Micro-morphological studies on the degradation of lignified cell walls by ascomycetes and fungi imperfecti. *Journal of the Institute of Wood Science* **14**, 18—29.
- & J. F. LEVY, 1963. Penetration of tracheid walls of *Pinus sylvestris* L. (Scots pine) by *Chaetomium globosum* KUNZ. *Nature* **198**, 1322—1323.
- COURTOIS, W., 1963. Mikromorphologische Befallsymptome beim Holzabbau durch Moderfäulepilze. *Holzforschung und Holzverwertung* **15**, 88—101.
- DALLAI, R., 1979. Investigations on Collembola. 24. On the systematics of Neelidae with redescription of *Neelides folsomi* CARODI. *Animalia* **6**, 271—281 + 12 planches.
- DINSDALE, D., 1974a. The digestive activity of a phthiracarid mite mesenteron. *Journal of Insect Physiology* **20**, 2247—2260.
- 1974b. Feeding activity of a phthiracarid mite (Arachnida: Acari). *Journal of Zoology* **174**, 15—21.
- 1975. Excretion in an oribatid mite *Phthiracarus* sp. (Arachnida: Acari). *Journal of Zoology* **177**, 225—231.
- DOMINIK, T., 1969. Key to ectotrophic mycorrhizae. *Folia Forestalia Polonica, série A* **15**, 309—321.
- DUCHAUFOUR, Ph., 1977. *Pédologie. 1. Pédogénèse et classification*. Masson, Paris, 477 pp.
- DUDDRIDGE, J. A., A. MALIBARI & D. J. READ, 1983. Structure and function of mycorrhizal rhizomorphs with special reference to their role in water transport. *Nature* **287**, 834—836.
- FASSI, B., & E. DE VECCHI, 1962. Ricerche sulle micorrize ectotrofiche del pino strobo in vivaio. 1. Descrizione di alcune forme più diffuse in Piemonte. *Allionia* **8**, 133—152.
- & A. FONTANA, 1966. Ricerche sulle micorrize ectotrofiche del pino strobo in vivaio. 2. Micorrize di *Thelephora terrestris* EHRH. ex FRIES, di *Laccaria laccata* (SCOP.) BERK. et Br. e di *Hebeloma mesophaeum* PERS. ex FRIES. *Allionia* **12**, 48—53.
- FERDINANDSEN, C., & O. WINGE, 1925. *Cenococcum* Fr. A monographic study. *Den Kongelige Veterinær- og Landbohøjskole Aarsskrift*, 332—382.
- FORTIN, J. A., Y. PICHÉ & M. LALONDE, 1980. Technique for the observation of early morphological changes during ectomycorrhiza formation. *Canadian Journal of Botany* **58**, 361—365.
- FOSTER, R. C., 1981. Mycelial strands of *Pinus radiata* D. Don: ultrastructure and histochemistry. *The New Phytologist* **88**, 705—712 + 7 planches.

- FOSTER, R. C. & G. C. MARKS, 1966. The fine structure of the mycorrhizas of *Pinus radiata* D. Don. Australian Journal of Biological Sciences **19**, 1027—1038.
- — 1967. Observations on the mycorrhizas of forest trees. 2. The rhizosphere of *Pinus radiata* D. DON. Australian Journal of Biological Sciences **20**, 915—926.
- FRANKLAND, J. C., 1974. Importance of phase-contrast microscopy for estimation of total fungal biomass by the agar-film technique. Soil Biology and Biochemistry **6**, 409—410.
- GILMORE, S. K., & E. M. RAFFENSPERGER, 1970. Foods ingested by *Tomocerus* spp. (Collembola, Entomobryidae), in relation to habitat. Pedobiologia **10**, 135—140.
- GRAND, L. F., & W. W. WARD, 1969. An antibiotic detected in conifer foliage and its relation to *Cenococcium graniforme* mycorrhizae. Forest Science **15**, 286—288.
- GRANDJEAN, F., 1940. Observations sur les oribates (15 e série). Bulletin du Museum National d'Histoire Naturelle, 2 e série **12**, 332—339.
- HANDLEY, W. R. C., 1954. Mull and mor formation in relation to forest soils. Forestry Commission Bulletin No **23**, 115 pp.
- HAQ, M. A., 1981. Feeding habits of ten species of oribatid mites (Acari: Oribatei) from Malabar, South India. Indian Journal of Acarology **6**, 39—50.
- HARTENSTEIN, R., 1962a. Soil Oribatei. 1. Feeding specificity among forest soil Oribatei (Acarina). Annals of the Entomological Society of America **55**, 202—206.
- 1962b. Soil Oribatei. 5. Investigations on *Platynothrus peltifer* (Acarina: Camisiidae). Annals of the Entomological Society of America **55**, 709—713.
- HATCH, A. B., 1934. A jet-black mycelium forming ectotrophic mycorrhizae. Svensk Botanisk Tidskrift **28**, 369—383.
- & K. D. DOAK, 1933. Mycorrhizal and other features of the root system of *Pinus*. Journal of the Arnold Arboretum **14**, 85—99.
- HAYES, A. J., 1963. Studies on the feeding preferences of some phthiracarid mites (Acari: Oribatidae). Entomologia Experimentalis et Applicata **6**, 241—256.
- HOEBEL-MÄVERS, M., 1967. Funktionsanatomische Untersuchungen am Verdauungstrakt der Hornmilben (Oribatei). Thèse de doctorat, Braunschweig Universität, 46 pp. + 71 figures hors-texte.
- HOFSTEN, A. VON, 1969. The ultrastructure of mycorrhiza. 1. Ectotrophic and ectendotrophic mycorrhiza of *Pinus silvestris*. Svensk Botanisk Tidskrift **63**, 455—464 + 10 planches.
- HOLLANDE, A., 1952. Classe des chryomonadines (Chryomonadina STEIN, 1878). In: P. P. GRASSÉ (ed.), Traité de zoologie. Anatomie, systématique, biologie, tome 1. Masson, Paris, 471—570.
- HUMBERT, W., 1974. Etude du pH intestinal d'un collembole (insecte, aptérygote). Revue d'Ecologie et Biologie du Sol **11**, 89—97.
- JOOSSE, E. N. G., 1975. Feeding activity and availability of food in Collembola. In: J. VANĚK (ed.), Progress in soil zoology, Proceedings of the 5th International Colloquium on Soil Zoology, Prague, 17/IX—22/IX 1973. Czechoslovak Academy of sciences, Prague, 315—324.
- KÄÄRIK, A., & E. RENNERT, 1957. Investigations on the fungal flora of spruce and pine stumps. Meddelanden från Statens Skogsforskningsinstitut No **47.7**, 88 pp.
- KIFFER, E., 1974. Etude des champignons mycorrhiziens et de quelques autres souches associées à l'épicéa en Lorraine. Thèse de doctorat d'état, Université de Nancy I, 109 pp. + 11 planches.
- KILBERTUS, G., 1980. Etude des microhabitats contenus dans les agrégats du sol. Leur relation avec la biomasse bactérienne et la taille des procaryotes présents. Revue d'Ecologie et Biologie du Sol **17**, 543—557.
- KNIGHT, C. B., & R. A. ANGEL, 1967. A preliminary study of the dietary requirements of *Tomocerus* (Collembola). The American Midland Naturalist **77**, 510—517.
- LUXTON, M., 1972. Studies on the oribatid mites of a Danish beech wood soil. 1. Nutritional biology. Pedobiologia **12**, 434—463.
- MCDUGAL, D. T., & J. DUFRENOY, 1944. Mycorrhizal symbiosis in *Aplectrum*, *Corallorhiza* and *Pinus*. Plant Physiology **19**, 440—465.
- MANIL, G., 1959. Aspects pédologiques du problème de la classification des sols forestiers. Pédologie **9**, 214—226.
- MARKS, G. C., 1965. The classification and distribution of the mycorrhizas of *Pinus radiata*. Australian Forestry **29**, 238—251.
- & R. C. FOSTER, 1967. Succession of mycorrhizal associations on individual roots of radiata pine. Australian Forestry **31**, 193—201.
- — 1973. Structure, morphogenesis, and ultrastructure of ectomycorrhizae. In: G. C. MARKS & T. T. KOZŁOWSKI (eds.), Ectomycorrhizae. Academic Press, New York, 1—41.
- MARSHALL, V. G., 1978. Gut content analysis of the collembolan *Bourletiella hortensis* (FITCH) from a forest nursery. Revue d'Ecologie et Biologie du Sol **15**, 243—250.
- MARTIN, J. P., J. O. ERVIN & R. A. SHEPHERD, 1959. Decomposition and aggregating effect of fungus cell material in soil. Soil Science Society of America, Proceedings **23**, 217—220.
- MARTINUCCI, G., & G. SALA, 1979. Lumbricids and soil types in prealpine and alpine woods. Bollettino di Zoologia **46**, 279—297.
- MASSOUD, Z., 1971. Contribution à la connaissance morphologique et systématique des collemboles Neelidae. Revue d'Ecologie et Biologie du Sol **8**, 195—198.

- MEYER, F. H., 1964. The role of the fungus *Cenococcum graniforme* (Sow.) FERD. et WINGE in the formation of mor. In: A. JONGERIUS (ed.), Soil micromorphology, Proceedings of the 2nd International Working-Meeting on soil micromorphology, Arnhem, 22/IV—25/IV 1964. Elsevier, Amsterdam, 23—31 + 1 planche.
- MIKOLA, P., 1948. On the physiology and ecology of *Cenococcum graniforme* especially as a mycorrhizal fungus of birch. Communicationes Instituti Forestalis Fenniae No 36.3, 104 pp.
- MINTER, D. W., 1981. *Lophodermium* in pines. Mycological Papers No 147, 54 pp. + 1 planche et 65 figures hors-texte.
- NILSSON, T., 1973. Studies on wood degradation and cellulolytic activity of microfungi. Studia Forestalia Suecica No 104, 40 pp.
- NILSSON, T., 1974. Formation of soft rot cavities in various cellulose fibers by *Humicola alopallonella* MEYERS et MOORE. Studia Forestalia Suecica No 112, 30 pp.
- NOBLES, M. K., 1953. Studies in wood-inhabiting hymenomycetes. 1. *Odontia bicolor*. Canadian Journal of Botany 31, 745—749.
- 1965. Identification of cultures of wood-inhabiting hymenomycetes. Canadian Journal of Botany 43, 1097—1139.
- NORTON, R. A., 1985. Aspects of the biology and systematics of soil arachnids, particularly saprophagous and mycophagous mites. Quaestiones Entomologicae 21, 523—541.
- PAULIAN, R., 1949. Ordre des coléoptères (Coleoptera LINNÉ, 1758). Partie systématique. Premier sous-ordre: *Heterogastra* JEANNEL et PAULIAN, 1944. In: P. P. GRASSÉ (ed.), Traité de zoologie. Anatomie, systématique, biologie, 9. Masson, Paris, 892—989 + 1 planche.
- PONGE, J. F., 1980. Les biocénoses des collemboles de la forêt de Sénart. In: P. PESSON (ed.), Actua-lités d'écologie forestière. Gauthier-Villars, Paris, 151—176.
- 1983. Les collemboles, indicateurs du type d'humus en milieu forestier. Résultats obtenus au sud de Paris. Acta Oecologica, Oecologia Generalis 4, 359—374.
- 1984. Etude écologique d'un humus forestier par l'observation d'un petit volume, premiers résultats. 1. La couche L₁ d'un moder sous pin sylvestre. Revue d'Ecologie et Biologie du Sol 21, 161—187.
- 1985a. Etude écologique d'un humus forestier par l'observation d'un petit volume. 2. La couche L₂ d'un moder sous *Pinus sylvestris*. Pedobiologia 28, 73—114.
- 1985b. Utilisation de la micromorphologie pour l'étude des relations trophiques dans le sol: la couche L d'un moder hydromorphe sous *Pinus sylvestris* (Forêt d'Orléans, France). Bulletin d'Ecologie 16, 117—132.
- & M. J. CHARPENTIER, 1981. Etude des relations microflore-microfaune: expériences sur *Pseudo-sinella alba* (PACKARD), collembole mycophage. Revue d'Ecologie et Biologie du Sol 18, 291—303.
- POOLE, T. B., 1959. Studies on the food of Collembola in a Douglas fir plantation. Proceedings of the Zoological Society of London 132, 71—82.
- POZO, J., 1986. Ecological factors affecting Collembola populations. Ordination of communities. Revue d'Ecologie et Biologie du Sol 23, 299—311.
- PURRINI, K., 1983. Soil invertebrates infected by microorganisms. In: PH. LEBRUN *et al.* (eds.), New trends in soil biology, Proceedings of the 8th International Colloquium of soil zoology, Louvain-la-Neuve, 30/VIII—2/IX 1982. Université catholique de Louvain, Louvain-la-Neuve, 167—178.
- ROBERTSON, N. F., 1954. Studies on the mycorrhiza of *Pinus sylvestris*. 1. The pattern of development of mycorrhizal roots and its significance for experimental studies. The New Phytologist 53, 253—283 + 1 planche.
- SACHELL, J. E., 1967. Lumbricidae. In: A. BURGESS & F. RAW (eds.), Soil biology. Academic Press, London, 259—322.
- SCANNERINI, S., 1968. Sull'ultrastruttura delle ectomicorrize. 2. Ultrastruttura di una micorriza di ascomicete: *Tuber albidum* × *Pinus strobus*. Allionia 14, 77—95.
- SCANNERINI, S. & M. PALENZONA, 1967. Ricerche sulle ectomicorrize di *Pinus strobus* in vivaio. 3. Micorrize di *Tuber albidum* PICO. Allionia 13, 187—194.
- SENICZAK, S., & O. STEFANIUK, 1978. The microflora of the alimentary canal of *Oppia nitens* (Acarina, Oribatei). Pedobiologia 18, 110—119.
- SINGH, S. B., 1964. Periodicity in the feeding habit of *Tomocerus longicornis* (MÜLLER) (Collembola). Indian Journal of Entomology 26, 123—124.
- SPRINGETT, J. A., BRITAIN, J. E., & B. P. SPRINGETT, 1970. Vertical movement of Enchytraeidae (Oligochaeta) in moorland soils. Oikos 21, 16—21.
- STANDEN, V., 1973. The production and respiration of an enchytraeid population in blanket bog. Journal of Animal Ecology 42, 219—245.
- STEFANIAK, O., & S. SENICZAK, 1976. The microflora of the alimentary canal of *Achiapteria coleoprata* (Acarina, Oribatei). Pedobiologia 16, 185—194.
- & S. SENICZAK, 1981. The effect of fungal diet on the development of *Oppia nitens* (Acari, Oribatei) and on the microflora of its alimentary tract. Pedobiologia 21, 202—210.
- & S. SENICZAK, 1983. Intestinal microflora in representatives of different feeding groups of soil moss mites (Acarida, Oribatida). In: PH. LEBRUN *et al.* (eds.), New trends in soil biology, Proceedings of the 8th International Colloquium of soil zoology, Louvain-la-Neuve, 30/VIII—2/IX 1982. Université catholique de Louvain, Louvain-la-Neuve, 622—624.

- TARMAN, K., 1968. Anatomy, histology of oribatid gut and their digestion. *Biološki Vestnik* **16**, 67—76.
- TRAPPE, J. M., 1971. Mycorrhiza-forming ascomycetes. *In*: E. KACSKAYLO (ed.), *Mycorrhizae*, Proceedings of the 1st North American Conference on mycorrhizae, IV 1969. USDA Forest Service, Washington, 19—37.
- TRAVÉ, J., 1963. *Ecologie et biologie des oribates (acariens) saxicoles et arboricoles*. Hermann, Paris, 267 pp.
- UPDEGRAFF, D. M., & W. D. GRANT, 1975. Microbial utilization of *Pinus radiata* bark. *Applied Microbiology* **30**, 722—726.
- VOIRY, H., 1981. Classification morphologique des ectomycorrhizes du chêne et du hêtre dans le nord-est de la France. *European Journal of Forest Pathology* **11**, 284—299.
- VOZZO, J. A., & E. HACSAYLO, 1971. Inoculation of *Pinus caribea* with ectomycorrhizal fungi in Puerto Rico. *Forest Science* **17**, 239—245.
- WIDCOX, H. E., 1968. Morphological studies of the roots of red pine, *Pinus resinosa*. 2. Fungal colonization of roots and the development of mycorrhizae. *American Journal of Botany* **55**, 686—700.
- WIDCOX, H. E., 1971. Morphology of ectendomycorrhizae in *Pinus resinosa*. *In*: E. HACSAYLO (ed.), *Mycorrhizae*, Proceedings of the 1st North American Conference on mycorrhizae, IV 1969. USDA Forest Service, Washington, 54—68.
- WOODRING, J. P., & E. F. COOK, 1962. The internal anatomy, reproductive physiology and molting process of *Ceratozeles cisalpinus* (Acarina: Oribatei). *Annals of the Entomological Society of America* **55**, 164—181.

Adresse de l'auteur: J.-F. PONGE, Laboratoire d'Ecologie générale, UA 689-CNRS, 4 avenue du Petit-Château, F-91800 BRUNOY (France).

Synopsis: *Original scientific paper*

PONGE, J. F., 1988. Etude écologique d'un humus forestier par l'observation d'un petit volume. III. La couche F₁ d'un moder sous *Pinus sylvestris* [Ecological study of a forest humus by observing a small volume. III. The F₁ layer from a moder humus under *Pinus sylvestris*]. *Pedobiologia* **31**, 1—64.

This paper is the third of a series devoted to micromorphological investigations in a forest humus (hydromorphic moder under *Pinus sylvestris* L.). The F₁ layer is studied here. Observing living (roots) or dead plant material (pine needles, twigs and bark pieces, moss stems and leaves, bracken petioles and leaflets, etc. . .), soil fauna (living animals, bodies, faeces) and microflora (bacteria, algae, fungi) sets the prominent place of mycorrhizal associate mycelia (*Cenococcum geophilum*, several basidiomycetes) and activity of soil animals (epigeic earthworms, phthiracarid and euphthiracarid oribatid mites, enchytraeidae for the main part) in the studied layer. Bacterial development, which was significant in the L₂ layer, now seems to be strongly depressed.

Key words: Litter decomposition, *Pinus sylvestris*, moder humus, soil fungi, soil bacteria, soil fauna, mycorrhizal fungi, *Cenococcum geophilum*, ectomycorrhizae, Nematoda, Testacea, Enchytraeidae, Oribatei, Collembola, Lumbricidae, trophic relationships.

7. Appendix: Légendes des figures (1-144)

7.0. Abréviations et explications générales

Longueur du trait = 50 μm , à l'exception des figures 1 à 11 où le trait représente une longueur de 1 mm.

BMLP = montage dans le bleu de méthyle-lactophénol.

CLP = montage dans le chloral-lactophénol.

LN = observation en lumière naturelle.

CP = observation en contraste de phase.

7.1. Tri à la loupe binoculaire (figs. 1—11)

Fig. 1. Déjections d'oribates à l'intérieur d'une aiguille de pin.

Fig. 2. Pénétrations d'enchytréides à l'intérieur d'une aiguille de pin, avec dépôt de déjections. (\rightarrow) = enchytréides.

Fig. 3. Déjection de type A (limaces ?).

Fig. 4. Déjection de type B (isopodes ?).

Fig. 5. Déjection de type C (lombrics).

Fig. 6. Racine longue de pin mycorhizée par *Cenococcum geophilum* en deçà de sa zone de croissance et portant deux racines courtes mycorhizées par le même champignon.

Fig. 7. Racine longue de pin avec apex en croissance et portant deux mycorhizes de type différent (mycorhize noire à *Cenococcum geophilum* et mycorhize brun-orangé à basidiomycète).

Fig. 8. Mycorhizes roses à basidiomycète.

Fig. 9. Sclérote de *Cenococcum geophilum*.

Fig. 10. Déjection de type C d'où sortent des hyphes de *Cenococcum geophilum*.

Fig. 11. Racine longue de pin dont la croissance est stoppée et l'apex mycorhizé par *Cenococcum geophilum*.

7.2. Aiguilles de *Pinus sylvestris* (figs. 12—19)

Fig. 12. Hyphes larges de *Cenococcum geophilum*, hyphes étroites du basidiomycète des mycorhizes brun-orangé, développement bactérien entre les hyphes. Epiderme et hypoderme transformés en stroma fongique mélanisé sous le manchon. CLP, CP.

Fig. 13. Hyphes étroites à parois incrustées du basidiomycète des mycorhizes brun-orangé, hyphes larges à repousses intra-hyphales. CLP, CP.

Fig. 14. Bactéries en voie de lyse. BMLP, CP.

Fig. 15. Tissu de transfusion transformé en bouillie avec développement bactérien. Présence de corps bruns. CLP, CP.

Fig. 16. Couche d'algues unicellulaires sous l'hypoderme, de part et d'autre d'un stomate. CLP, CP.

Fig. 17. Réseau d'hyphes enchevêtrées dans le mésophylle juste sous l'hypoderme. CLP, CP.

Fig. 18. Réseau mixte d'hyphes à croissance longitudinale et d'hyphes enchevêtrées. CLP, CP.

Fig. 19. Réseau d'hyphes enchevêtrées en voie de lyse. CLP, CP.

7.3. Racines et mycorhizes de *Pinus sylvestris* (figs. 20—31)

Fig. 20. Mycélium extra-mycorhizien. Passage d'une zone à parois incrustées à une zone à parois presque lisses. CLP, CP.

Fig. 21. Idem. Cystide portée par une hyphe mycélienne. CLP, CP.

Fig. 22. Mycélium extra-mycorhizien. Hyphes mélanisées à parois incrustées. CLP, LN.

Fig. 23. Idem. Passage d'une zone mélanisée à une zone hyaline sur la même hyphe. CLP, CP.

Fig. 24. Manteau prosenchymateux en coupe transversale. CLP, CP.

Fig. 25. Accumulation de boules brunes dans les cellules du cortex. CLP, CP.

Fig. 26. Manteau prosenchymateux en coupe tangentielle. Anses d'anastomose (\rightarrow). CLP, CP.

Fig. 27. Filet de Hartig. CLP, CP.

Fig. 28. Invasión du cylindre central par les hyphes du basidiomycète des mycorhizes brun-orangé. CLP, CP.

Fig. 29. Vue d'ensemble en coupe. Couches de la paroi, coeur. CLP, CP.

Fig. 30. Détail de la paroi. CLP, CP.

Fig. 31. Détail du coeur. CLP, CP.

7.4. Brindilles de *Pinus sylvestris* (figs. 32—36)

Fig. 32. Attaque du bois du type pourriture molle. BMLP, LN.

Fig. 33. Coexistence bactéries-champignons à l'intérieur des trachéides. BMLP, CP.

Fig. 34. Tissus corticaux envahis par un champignon formant des rhizomorphes blancs. CLP, CP.

Fig. 35. Site à bactéries. CLP, CP.

Fig. 36. Pseudo-parenchyme de *Cenococcum geophilum* à la surface de l'écorce. CLP, CP.

7.5. Ecorce de *Pinus sylvestris* (figs. 37—39)

- Fig. 37. Emballage d'hyphes de *Cenococcum geophilum* autour d'un fragment mince. CLP, CP.
Fig. 38. Développement bactérien dans une fissure de l'écorce. CLP, CP.
Fig. 39. Fragment épais, perforations d'origine fongique dans un débris de paroi cellulaire (→). CLP, CP.

7.6. Divers *Pinus sylvestris* (fig. 40)

- Fig. 40. Hyphes fongiques intra-cellulaires dans l'aile de la graine, dépôts de pigments dans certaines cellules. BMLP, LN.

7.7. Pieds feuillés de *Pseudoscleropodium purum* (figs. 41—51)

- Fig. 41. Hyphes fongiques remplissant l'intérieur des cellules. BMLP, LN.
Fig. 42. Invasions des cellules par des bactéries en bâtonnets. BMLP, LN.
Fig. 43. Fragmentation et condensation du cytoplasme fongique. BMLP, LN.
Fig. 44. Attaque irrégulière des parois. BMLP, LN.
Fig. 45. Parois régulièrement amincies et transparentes, hyphes de basidiomycète à l'intérieur des cellules. BMLP, LN.
Fig. 46. Hyphes vides de basidiomycète à l'intérieur des cellules. CLP, CP.
Fig. 47. Hyphes vivantes de basidiomycète. (→) = pseudo-perforation. CLP, CP.
Fig. 48. Kystes d'amibes à l'intérieur des cellules. CLP, CP.
Fig. 49. Trophozoïte. (→) = pseudo-perforation. CLP, CP.
Fig. 50. Développement bactérien. CLP, CP.
Fig. 51. Développement d'algues cyanophycées. CLP, CP.

7.8. Pieds feuillés de *Pteridium aquilinum* (figs. 52—59)

- Fig. 52. Epiderme supérieur subsistant seul entre les nervures. CLP, CP.
Fig. 53. Développement bactérien dans les cellules épidermiques et les cellules de garde des stomates. BMLP, LN.
Fig. 54. Hyphes fongiques vides. CLP, CP.
Fig. 55. Pénétration d'hyphes de *Cenococcum geophilum* dans les cellules épidermiques. CLP, LN.
Fig. 56. Idem, perte de la mélanisation. CLP, LN.
Fig. 57. Invasions du parenchyme par des bactéries. CLP, CP.
Fig. 58. Micro-organismes non identifiés. CLP, CP.
Fig. 59. Perforations dans les parois causées par une attaque ancienne du type pourriture molle. (→) = hyphe fongique vivante encore présente. BMLP, LN.

7.9. Akènes de *Betula pubescens* (fig. 60)

- Fig. 60. Hyphes hyalines d'hyphomycète et hyphes mélanisées de *Cenococcum geophilum* à la surface des ailes. BMLP, LN.

7.10. Mucus (figs. 61—65)

- Fig. 61. Hyphes hyalines vivantes. CLP, CP.
Fig. 62. Pullulation bactérienne en périphérie. CLP, CP.
Fig. 63. Zone à hyphes mélanisées. CLP, CP.
Fig. 64. Hyphes hyalines en voie de lyse. CLP, CP.
Fig. 65. Invasions bactériennes. CLP, CP.

7.11. Rhizomorphes (figs. 66—67)

- Fig. 66. Rhizomorphe sortant d'un fragment d'écorce de pin en coupe transversale. CLP, CP.
Fig. 67. Rhizomorphe d'*Odontia bicolor*. (→) = cystide ayant perdu ses cristaux d'oxalate de calcium. CLP, CP.

7.12. Divers (figs. 68—69)

- Fig. 68. Filaments de soie d'araignée. CLP, CP.
Fig. 69. Chrysoomonadines enkystées transportées par une antenne de collembole. Intense développement bactérien. CLP, CP.

7.13. Protozoaires (figs. 70—73)

- Fig. 70. Trophozoïte d'amibe à l'intérieur de l'emballage fongique de déjections d'enchytréides. BMLP, LN.
Fig. 71. Thèque de *Phryganella aeropodia* dans le tube digestif d'un enchytréide. CLP, CP.
Fig. 72. Thèque de *Nebela collaris*, idem. CLP, CP.
Fig. 73. Thèque de *Corythion dubium* renfermant des colonies bactériennes, idem. CLP, CP.

7.14. Rotifères (fig. 74)

Fig. 74. Microflore intestinale. CLP, CP.

7.15. Enchytréides (figs. 75—89)

Fig. 75. Fragment de feuille de mousse dans l'intestin, parois en voie de lyse. CLP, CP.

Fig. 76. Amas d'aréoles (provenant de trachéides de pin) et d'hyphes vides de basidiomycète. CLP, CP.

Fig. 77. Hyphes hyalines en voie de lyse. CLP, CP.

Fig. 78. Amas de cristaux d'oxalate de calcium provenant d'hyphes hyalines incrustées de basidiomycète. CLP, CP.

Fig. 79. Colonie bactérienne en voie de lyse. CLP, CP.

Fig. 80. Thèque de *Trinema* sp. en voie de lyse. CLP, CP.

Fig. 81. Thèque d'*Euglypha* sp., idem. CLP, CP.

Fig. 82. Thèque de *Phryganella aeropodia*, idem. Les grains de quartz subsistent intacts. CLP, CP.

Fig. 83. Exo-exine des sacs aérifères du pollen de pin encore reconnaissable. CLP, CP.

Fig. 84. Amas granuleux provenant de l'exine de pollen de pin lysée dans l'intestin des enchytréides, fragments d'hyphes fongiques mélanisées de *Cenococcum geophilum*. CLP, CP.

Fig. 85. Déjections d'oribates. CLP, CP.

Fig. 86. Autre déjection de la mésofaune, dispersée dans l'intestin. CLP, CP.

Fig. 87. Colonie viable d'algues chlorophycées. CLP, CP.

Fig. 88. Microflore intestinale, type morphologique différent de ce que l'on trouve chez *Cognettia sphagnetorum*. CLP, CP.

Fig. 89. Spores de champignons transportées sur le tégument. CLP, CP.

7.16. Oribates (figs. 90—91)

Fig. 90. *Phthiracarus* sp., déjection II, parois végétales à contour net. CLP, CP.

Fig. 91. Idem, déjection III, parois végétales à contour flou, brunissement des zones les plus internes. CLP, CP.

7.17. Collemboles (figs. 92—102)

Fig. 92. *Folsomia manolachei*, hyphes hyalines en voie de lyse, aréoles provenant de trachéides de pin. CLP, CP.

Fig. 93. *Parisotoma notabilis*, septicémie. CLP, CP.

Fig. 94. *Pseudosinella terricola*, hyphes fongiques hyalines (lysées) et mélanisées (parois intactes) coupées en petits morceaux. CLP, CP.

Fig. 95. Idem, spores mélanisées plus ou moins brisées. CLP, CP.

Fig. 96. Idem, hyphes hyalines lysées, amas de cristaux d'oxalate de calcium. CLP, CP.

Fig. 97. Idem, passage d'une zone à hyphes à parois intactes (centre de la photo) à une zone à parois lysées (à droite et à gauche de la photo). CLP, CP.

Fig. 98. *Willemia anophthalma*, hyphes hyalines de basidiomycète en voie de lyse. CLP, CP.

Fig. 99. Idem, bactéries en voie de lyse. CLP, CP.

Fig. 100. *Lepidocyrtus lanuginosus*, algues chlorophycées (parois vides) mêlées à des bactéries. CLP, CP.

Fig. 101. *Megalothorax minimus*, pelotes fécales en formation dans l'intestin. CLP, CP.

Fig. 102. *Parisotoma notabilis*, bactéries transportées sur une patte. CLP, CP.

7.18. Larves de sciarides (fig. 103)

Fig. 103. Matériel végétal provenant du pin (aréoles) en voie de lyse. CLP, CP.

7.19. Cadavres (fig. 104—115)

Fig. 104. Déjections d'oribates de petite taille à l'intérieur d'un cadavre de *Phthiracarus* sp. CLP, CP.

Fig. 105. Déjections d'enchytréides à l'intérieur d'un cadavre de *Chamobates* sp. CLP, CP.

Fig. 106. Hyphes fongiques vivantes d'hyphomycète à l'intérieur d'un cadavre d'*Oppia subpectinata*. CLP, CP.

Fig. 107. Hyphes fongiques vivantes et mortes à l'intérieur d'un cadavre de *Platynothrus peltifer*. CLP, CP.

Fig. 108. Hyphes mélanisées de *Cenococcum geophilum* à l'intérieur d'une patte d'un cadavre de *Rhysotritia duplicata*. CLP, CP.

Fig. 109. Hyphes mélanisées de *Cenococcum geophilum* et bactéries à l'intérieur d'un cadavre de *Rhysotritia duplicata*. CLP, CP.

Fig. 110. *Oribatula tibialis*, attaque de la cuticule par les hyphes de *Cenococcum geophilum*. CLP, CP.

Fig. 111. *Chamobates* sp., attaque de la cuticule par des hyphes d'hyphomycète. CLP, CP.

Fig. 112. Développement du basidiomycète des mycorhizes brun-orangé à l'intérieur d'un cadavre de *Rhizotritia duplicata*. CLP, CP.

Fig. 113. Bactéries à l'intérieur d'un cadavre de *Platynothrus peltifer*, ressemblant à celles de la microflore intestinale. CLP, CP.

Fig. 114. *Oribatula tibialis*, actinomycètes contre la face interne de la cuticule. CLP, CP.

Fig. 115. Basidiomycète des mycorhizes roses à l'intérieur du cadavre d'un acarien gamaside. CLP, CP.

7.20. Déjections de type A (limaces ?) (figs. 116—118)

Fig. 116. Mésophylle d'aiguilles de pin. Cellules vides mais parois intactes. CLP, CP.

Fig. 117. Micro-site à bactéries. CLP, CP.

Fig. 118. Micro-site à cyanophycées chroococcales.

7.21. Déjections de type B (isopodes ?) (figs. 119—122)

Fig. 119. Micro-site à algues (chlorophycées). CLP, CP.

Fig. 120. Déjections d'oribates à l'intérieur d'une cavité. CLP, CP.

Fig. 121. Colonie bactérienne en voie de lyse. CLP, CP.

Fig. 122. Passage du tissu de transfusion des aiguilles de pin (droite de la photo) à du matériel végétal finement broyé (déjection de lombric). CLP, CP.

7.22. Déjections de type C (lombrics) (figs. 123—128)

Fig. 123. Matériel végétal provenant du pin, broyé finement mais irrégulièrement. CLP, CP.

Fig. 124. Déjection d'oribate. CLP, CP.

Fig. 125. Micro-site à cyanophycées chroococcales. CLP, CP.

Fig. 126. Développement bactérien en surface. CLP, CP.

Fig. 127. Déjections d'oribates phthiracarides ou euphthiracarides à l'intérieur d'une galerie. CLP, CP.

Fig. 128. Parois fongiques hyalines en voie de lyse. CLP, CP.

7.23. Déjections minérales (figs. 129—132)

Fig. 129. Bactéries à la surface d'un grain de quartz. CLP, CP.

Fig. 130. Hyphes fongiques hyalines vides agglomérant des particules minérales. CLP, CP.

Fig. 131. Agglutination de particules argileuses et limoneuses autour d'hyphes fongiques morts. CLP, CP.

Fig. 132. Fragments d'hyphes de *Cenococcum geophilum*. CLP, CP.

7.24. Déjections d'enchytréides (figs. 133—136)

Fig. 133. Emballage des déjections par le basidiomycète des mycorhizes brun-orangé. CLP, CP.

Fig. 134. Idem, hyphes incrustées. Développement d'algues cyanophycées filamenteuses. CLP, CP.

Fig. 135. Hyphes du basidiomycète des mycorhizes roses dans l'emballage des déjections. CLP, CP.

Fig. 136. Colonie de cyanophycées chroococcales. BMLP, LN.

7.25. Déjections d'oribates (figs. 137—142)

Fig. 137. Persistance des parois mélanisées de *Cenococcum geophilum*. CLP, CP.

Fig. 138. Brunissement du matériel végétal finement broyé à l'intérieur des déjections. CLP, CP.

Fig. 139. Parois cellulaires reconnaissables dans une déjection de grande taille (broyage plus grossier). CLP, CP.

Fig. 140. Persistance des boules brunes observées dans certaines aiguilles. CLP, CP.

Fig. 141. Développement d'algues cyanophycées à la périphérie. CLP, CP.

Fig. 142. Développement bactérien intense à l'intérieur de déjections de petite taille. CLP, CP.

7.26. Déjections de sciarides (figs. 143—144)

Fig. 143. Restes d'épiderme de pin (cellules de garde des stomates). CLP, CP.

Fig. 144. Développement d'algues cyanophycées à la périphérie. CLP, CP.



































