



HAL
open science

**Étude écologique d'un humus forestier par l'observation
d'un petit volume. II. la couche L2 d'un moder sous
Pinus sylvestris**
Jean-François Ponge

► **To cite this version:**

Jean-François Ponge. Étude écologique d'un humus forestier par l'observation d'un petit volume. II. la couche L2 d'un moder sous Pinus sylvestris. *Pedobiologia*, 1985, 28 (2), pp.73-114. hal-00507037

HAL Id: hal-00507037

<https://hal.science/hal-00507037>

Submitted on 13 Dec 2010

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.

Etude écologique d'un humus forestier par l'observation d'un petit volume.

II. La couche L₂ d'un moder sous *Pinus sylvestris*

JEAN-FRANÇOIS PONGE

1. Note préliminaire

Cet article fait partie d'une série dont le premier article (PONGE 1984a) a présenté les buts. Rappelons qu'il s'agit d'étudier d'un point de vue biologique l'humus de trois sols forestiers de la Forêt d'Orléans, France (projet PIREN-CNRS «Influence des monocultures de résineux et alternatives possibles»). Le présent article traite de la couche L₂, nomenclature équivalant au sous-horizon L_v de BABEL (1971): elle est formée d'aiguilles noires, collapsées, profondément attaquées par la microflore, ainsi que de parties mortes de tiges feuillées de mousse.

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, on peut remarquer une plus grande diversité du matériel végétal et la présence en quantités mesurables de déjections animales.

La présence de la litière de *Pteridium aquilinum* (L.), la fougère aigle (sous forme de folioles détachées et de rachis secondaires et tertiaires des frondes), permet de faire remonter l'âge des plus anciens éléments de cette couche à l'hiver (décembre ou janvier) ayant précédé la date du prélèvement (fin août 1981). Les euphylls présentes correspondent au mois de juin, la chute de litière formant la couche L₂ s'étale donc sur environ six mois (contre deux mois seulement pour la couche L₁).

La quantité de mousse présente dans cette couche (22% du volume total) est nettement inférieure à ce

qu'elle était dans la couche précédente (77%). Il faut cependant effectuer une correction en tenant compte d'un fragment d'une branche de 5 ans, qui représente à lui seul 44% du volume total. Correction effectuée, la proportion de mousse est de 39%, ce qui est tout de même en nette diminution par rapport à L₁. Ceci ne doit pas être attribué à une décomposition plus avancée de la mousse par rapport aux aiguilles de pin, mais à la faible production de *Pseudoscleropodium purum* (L.) pendant la période considérée (décembre–janvier à juin). Les tiges feuillées, quoique dépigmentées et envahies par un abondant feutrage mycélien, semblent encore intactes.

La datation de la fraction muscinale présente en L₂, comme dans la couche précédente, pose un problème difficile à résoudre. Les études de KILBERTUS (1968a, 1968b) sur la décomposition de *Pseudoscleropodium purum* montrent que cette mousse reste verte pendant un an et demi, puis les parties feuillées deviennent sénescentes et brunes pendant trois ans, le stade de mort définitive n'apparaissant donc qu'au bout de plus de quatre ans. Ceci évidemment ne correspond pas du tout à ce que l'on observe au niveau des éléments de litière provenant soit de *Pinus sylvestris* L. soit de *Pteridium aquilinum*. Il faut avoir cependant présent à l'esprit d'une part que les aiguilles peuvent s'insinuer entre les tiges feuillées de mousse, d'autre part que celles-ci, dans les mois de printemps et d'été ayant précédé l'échantillonnage, ont poussé entre les éléments de litière, sont donc passées pardessus. Ceci n'explique cependant pas pourquoi on trouve des éléments de la litière de fougère aigle de l'hiver précédent (cette litière peut difficilement s'insinuer) au niveau des parties mortes de *Pseudoscleropodium purum*. L'étude telle qu'elle a été menée, ne permet pas de répondre à cette question. On remarquera cependant que l'on rencontre un phénomène similaire en ce qui concerne la décomposition des aiguilles de pin sylvestre, car la présente étude semble indiquer des vitesses de décomposition beaucoup plus rapides que celles signalées dans la littérature. KENDRICK & BURGES (1962), en Grande-Bretagne, indiquent une durée de six mois pour la couche appelée ici L₁ (au lieu de deux mois) et deux ans pour la couche L₂ (au lieu de six mois). GUITTET (1967), en France, dans une zone à climat plus comparable, trouve par calcul que la couche L₂ «dure» trois fois plus longtemps que la couche L₁ (ce qui correspond aux présentes observations), mais ne peut effectuer de datation en l'absence d'une estimation statistiquement valable de la production annuelle de litière.

Les déjections animales prises en compte ici ne correspondent pas à l'ensemble de la faune car les déjections de Microarthropodes et d'Enchytréides n'ont pas été triées; elles ne forment pas encore d'amas importants à ce niveau, bien qu'elles soient en nombre considérablement plus élevé qu'en L₁, notamment les déjections d'Enchytréides. Les déjections dont le volume total a été mesuré sont plus grosses et correspondent à des animaux de grande taille: Lombrics, Isopodes ou Diplopodes. Certaines ont un aspect contourné pouvant les

faire attribuer aux Lombrics mais l'absence de ces animaux dans la faune présente à ce niveau invite à une certaine prudence dans leur identification. Peut-être l'étude des niveaux plus profonds permettra-t-elle de préciser leur appartenance.

La proportion de vides dans le niveau considéré est encore importante (77% contre 80% en L₁), aucun tassement n'est encore perceptible, si l'on rapporte le volume total des éléments triés (environ 12 cm³) au volume de couche L₂ prélevé (environ 50 cm³). Le volume de la faune comptabilisée (essentiellement la mésofaune) est encore très faible ($0,8 < V < 3,4 \mu\text{l}$), mais un peu plus élevé qu'en L₁ ($0,4 < V < 2 \mu\text{l}$).

L'aspect des aiguilles est nettement différent de la couche L₁. Elles sont brun-noirâtres pour la plupart, souvent recouvertes (comme d'ailleurs l'ensemble du matériel) par un feutrage mycélien lâche, et beaucoup plus collapsées qu'en L₁. On reconnaît encore les traces d'attaque par *Lophodermium pinastri* (SCHRAD.) et *Ceuthospora pinastri* (FR.), mais le développement de *Verticicladium trifidum* PREUSS est beaucoup plus important, beaucoup d'aiguilles étant couvertes par un tapis de conidiophores de ce champignon. Ces conidiophores forment d'ailleurs, dans les replis des aiguilles collapsées, à la face supérieure du limbe, un microcosme abritant de nombreux animaux très petits, dont la majeure partie n'a pas été prélevée ici, en raison de leur petitesse et de leur transparence (Nématodes, Rotifères, Ciliés, Thécamoebiens). Il s'agit là d'une des limites de la méthode utilisée, qui ne convient pas à l'étude de la microfaune. De certaines aiguilles sortent les rhizomorphes bruns de *Marasmius androsaceus* FRIES. Une décoloration semble se produire dans les aiguilles envahies par ce champignon. Ce phénomène a été observé aussi chez *Pinus thunbergii* PARL. [SOMA & SAITO 1979], *Abies alba* MILL. [GOURBIERE 1981], *Calluna vulgaris* SALISB. et divers végétaux de la lande (LATTER 1977). Ce Basidiomycète fait partie des pourritures blanches (HINTIKKA 1970). GOURBIERE (1981) considère que les rhizomorphes pénètrent les aiguilles, se résolvant ensuite en un mycelium interne. Or, dans le matériel présenté ici, les rhizomorphes sont courts (quelques cm) et vont en s'amincissant et se ramifiant à mesure que l'on s'éloigne de l'aiguille. Ils ne sont pas reliés entre eux. Tout laisse croire qu'il s'agit bien d'une sortie de l'aiguille et non du contraire. Les observations histologiques de MITCHELL & MILLAR (1978) montrent d'ailleurs des hyphes fins pénétrant la cuticule, provenant de rhizomorphes simplement appliqués contre les aiguilles, et des rhizomorphes sortant des aiguilles après avoir soulevé l'ensemble épiderme + hypoderme. Seul ce second phénomène a pu être observé ici, le premier correspondant sans doute à un stade d'infection révolu au moment du prélèvement. Le fait que les rhizomorphes de ce champignon soient absents de la couche L₁ suggère que l'infection a eu lieu en hiver ou au printemps, mais ne s'est pas poursuivie pendant l'été.

Des proliférations fongiques externes faisant penser par leur dureté et leur forme à des sclérotés peuvent s'observer sur certaines aiguilles, mais l'absence de fructifications n'a pu permettre l'identification de ce champignon.

L'action de la faune à ce niveau est très importante. Outre les grosses déjections de la macrofaune (2% du volume total) dont la composition sera étudiée plus loin, on peut noter que le groupe actif au moment du prélèvement est celui des Enchytréides. Toutes les aiguilles présentent des signes de morsures ou de pénétrations par ces animaux. Un individu a d'ailleurs été fixé alors qu'il pénétrait une aiguille. Quelques aiguilles présentent des brisures qui ne peuvent être attribuées, en raison de la taille de la morsure qui les a provoquées, aux Enchytréides, mais plutôt à des animaux de grande taille ayant laissé sur place leurs déjections (Lombrics, Diplopedes ou Isopodes). Les Enchytréides sont fréquemment observés dans les tiges feuillées de mousse en décomposition (c'est d'ailleurs dans ces micro-habitats que la majeure partie des individus a été rencontrée). Ces animaux se situent en général à l'intérieur du manchon de feuilles et d'hyphes mycéliennes entourant la tige. La tendance de ces animaux à pénétrer dans le matériel en décomposition est remarquable. Plusieurs individus ont été rencontrés entre l'écorce et le bois dans le fragment de branche présent dans le prélèvement, au milieu d'un amas de leurs déjections. D'autres amas de déjections d'Enchytréides sont présents, à la surface de l'écorce, entre les aiguilles lorsqu'elles sont encore réunies par deux et appliquées l'une contre l'autre, contre les tiges feuillées de mousse (entre la tige et les feuilles, très recouvertes), ou bien en amas floconneux envahis par un feutrage mycélien. Les déjections d'Oribates et de Collemboles sont présentes, en nombre plus grand que dans la couche précédente, la plupart du temps à la surface des aiguilles. Elles sont toujours isolées et de couleur brun sombre.

Les racines fines mycorhizées présentes à ce niveau sont en faible quantité (0,6% du volume total, les niveaux qu'elles occupent surtout étant les couches F₂ et H₁, PONGE 1984a). Elles sont recouvertes par un feutrage mycélien blanc grisâtre, d'aspect laineux, très abondant, identique à celui enveloppant les aiguilles en décomposition avancée, les tiges feuillées de mousse et les amas de déjections d'Enchytréides.

Il convient en outre de remarquer l'abondance des fragments d'écorce qui sont, en volume, autant représentés que les aiguilles (14,5%). Ceci était également vrai pour la couche L₁. Il est certain que cet élément, assez négligé dans les études sur la décomposition de la litière (à l'exception de quelques travaux, par exemple KUHLMAN 1969, 1970), mériterait des études particulières.

2.2. Etude du matériel végétal en décomposition

2.2.1. Aiguilles de pin

Comme dans le travail précédent (PONGE 1984a) seuls seront présentés quelques types démonstratifs, bien que la plus grande variété possible d'aiguilles ait été coupée (15 types morphologiquement différents).

2.2.1.1. Aiguilles attaquées par *Verticicladium trifidum*

A ce niveau, l'attaque par ce champignon est beaucoup plus poussée. La couleur des aiguilles est franchement noire, sur toute la surface. Une étude en coupe (Fig. 1) montre que c'est essentiellement la zone de contact entre l'hypoderme et le mésophylle qui est le siège de ce noircissement. Une couche noire opaque, non formée d'hyphes fongiques, tapisse la base de l'hypoderme. Le noircissement gagne les travées du mésophylle, encore reconnaissables, et dépourvues à ce stade d'hyphes vivantes.

La lyse des parois cellulaires des tissus internes est beaucoup plus poussée qu'au stade précédent (PONGE 1984a). L'endoderme est lysé, et la partie la plus externe du tissu de transfusion également (Fig. 2). La ligninolyse est effective, et l'on retrouve des aréoles plus ou moins bien reconnaissables au milieu de restes de trachéides de transfusion ayant subi une fonte totale de leurs parois. Au niveau des faisceaux libéro-ligneux l'attaque est plus récente, les parois lignifiées sont encore intactes, mais on observe des pénétrations d'hyphes vivantes dans les trachéides aréolés du métaxylème (Fig. 3), la pénétration se faisant par les aréoles (probablement après une lyse du torus). Ce degré d'attaque n'avait pas été observé au niveau de la couche L₁. On reconnaît les longs faisceaux hyalins fortement méthyllophiles de *Verticicladium trifidum*, qui suivent sur de très grandes longueurs les vaisseaux du bois secondaire.

Les mycologues ayant étudié la décomposition des aiguilles de pin, s'ils signalent très souvent l'importance de *Verticicladium trifidum* comme colonisateur interne, ont cependant très peu étudié l'attaque des tissus internes. Pratiquement aucun ne parle d'ailleurs du mycélium hyalin envahissant d'abord les cellules parenchymateuses renfermant du cytoplasme, sans attaque des parois (PONGE 1984a) puis les autres tissus, où il s'attaque alors aux parois (cellulolyse et ligninolyse). Ce mycélium est pourtant toujours associé, dans les présentes observations, aux formations stromatiques mélanisées typique de ce champignon. MITCHELL & MILLAR (1978) ont observé une perte de cellulose sous l'influence des stromas mélanisés, attribuant à ce phénomène un certain blanchiment (?) des aiguilles. Contrairement, et conformément aux présentes observations, LEHMANN & HUDSON (1977) attribuent à ce champignon la responsabilité du noircissement et du ramollissement (probablement dû à la ligninolyse?) des aiguilles. KENDRICK & BURGESS (1962) le considèrent

comme le principal responsable du noircissement des aiguilles et ont établi, chiffres à l'appui, la nature estivale de la production des conidiophores. Ils ont en outre effectué des observations en coupe qui leur ont permis de montrer, dans les zones occupées par ce champignon, l'existence de deux sortes d'hyphes, les unes hyalines «criblant» les cellules des tissus internes, les autres mélanisées pénétrant les cellules de l'épiderme et de l'hypoderme et provoquant le noircissement des parois. Dans la présente étude, les observations montrent plutôt que les hyphes hyalines forment le véritable mycélium, les hyphes mélanisées étant en fait transformées en formations stromatiques. Lorsque des cellules de l'hôte sont envahies par des hyphes dans la zone des stromas, comme par exemple les cellules de garde des stomates, ce sont des hyphes hyalines qui pénètrent à l'intérieur et digèrent le cytoplasme (PONGE 1984a). Des nodules stromatiques mélanisés apparaissent d'ailleurs çà et là dans les tissus internes, naissant à partir du mycélium hyalin (Fig. 4). Ces observations correspondent d'ailleurs à ce que l'on observe lors du développement de la forme imparfaite en culture (HUGHES 1951, GREMMEN 1960), ainsi qu'aux observations précises sur l'aiguille même de HUGHES (1951).

2.2.1.2. Aiguilles attaquées par *Marasmius androsaceus*

Ce champignon forme des rhizomorphes bruns, aplatis (Fig. 5), dont l'anatomie correspond aux descriptions de MACDONALD (1949) et TOWNSEND (1954). Si l'on se réfère aux critères de maturité (développement de la lumière interne) il s'agirait de rhizomorphes déjà âgés, ce qui expliquerait leur aspect aplati. Comme signalé précédemment, l'hypothèse est que l'infestation s'est produite pendant l'hiver et le printemps précédent, mais ne s'est pas poursuivie durant l'été.

Au voisinage du point de sortie des rhizomorphes on peut observer une lyse totale du mésophylle, qui est alors remplacé par un pseudoparenchyme fongique (Fig. 6). Les parois des tissus lignifiés restent cependant encore intactes à ce stade, mais on peut observer la présence de bactéries (peu abondantes) à l'intérieur même des trachéides aréolés du métaxylème. Ce phénomène traduit également l'ancienneté de l'attaque par ce champignon.

Les aiguilles sont fortement collapsées en raison de la disparition du mésophylle. Elles forment de nombreux replis qui abritent des populations de bactéries et d'algues, parfois des colonies composites (Fig. 7). Des grains de quartz, probablement transportés par la faune (Enchytréides ou Lombrics) se trouvent également par places dans ces microcosmes. Ils apparaissent recouverts, dans certains creux de leur surface, par de petites bactéries (Fig. 8).

Bien que *Marasmius androsaceus* ait été depuis longtemps reconnu comme susceptible de décomposer

la lignine (LINDEBERG 1944), ce qui a été confirmé par des études histologiques sur des aiguilles infestées (MITCHELL & MILLAR 1978, MITCHELL *et al.* 1978), les présentes observations ne mettent pas en évidence de modifications, ni même d'attaques, dans les trachéides du xylème. Les bactéries présentes, en faible nombre, proviennent sans doute d'une contamination ultérieure et ne semblent pas avoir d'effet important non plus, au stade considéré. L'attaque de la cellulose est cependant très nette, surtout dans la zone avoisinant la racine des rhizomorphes. On ne peut pas écarter l'hypothèse d'une détermination inexacte, d'autant que celle-ci a été effectuée uniquement d'après les rhizomorphes, les carpophores étant absents.

2.2.1.3. Aiguilles attaquées par des champignons non identifiés

2.2.1.3.1. *Sclérotés noirs*

Certaines aiguilles présentent, à leur surface, un ou plusieurs sclérotés noirs. Malheureusement, ces aiguilles sont à un stade d'infestation interne ultérieur (bactéries) et aucune fructification n'est visible, il n'est donc possible ni de décrire l'impact de ce champignon sur les tissus internes, ni de l'identifier.

2.2.1.3.2. *Excroissances blanchâtres*

Ce champignon se développe à l'intérieur de l'aiguille, dans le mésophylle et le tissu de transfusion, où il forme des cordons d'hyphes à paroi très épaisse et lumière étroite, donc de nature fibreuse (Fig. 9). Son développement est extra-cellulaire, il écarte donc simplement les tissus végétaux environnants, qui apparaissent mécaniquement broyés mais avec toujours leurs parois cellulaires (Fig. 10).

Ce champignon se développe également à la surface des aiguilles où il forme le même réseau fibreux (Fig. 11). Les aiguilles, à ce stade, sont souvent recouvertes extérieurement par un épais manchon formé par un réseau d'hyphes mélanisées vides, abritant de nombreux microorganismes, bactéries (Fig. 12) et algues (Fig. 13). Ce manchon se trouve soulevé par le développement des excroissances fibreuses externes, qui peuvent le traverser et apparaître en surface sous forme de masses blanchâtres, dures, très lisses en surface.

En ce qui concerne le réseau entourant les aiguilles, il faut signaler qu'il n'est pas lié particulièrement à ce champignon. Il s'agit d'un phénomène très courant dans la couche étudiée, qui correspond au «stade du réseau» décrit par de nombreux auteurs (KENDRICK & BURGESS 1962, HAYES 1965, LEHMANN & HUDSON 1977, MITCHELL *et al.* 1978, MITCHELL & MILLAR 1978, SOMA & SAITO 1979, GOURBIERE 1981). Les hyphes mélanisées y apparaissent mortes et ce mycélium est le lieu d'un abondant développement de microorganismes.

Il s'agit donc d'un stade ancien. Ce réseau s'est sans doute formé au cours de la période hivernale ou printanière. Dans la couche L₁, la colonisation externe des aiguilles est faible, mis à part les aiguilles se trouvant au contact de la couche sous-jacente (PONGE 1984a). On peut raisonnablement penser que la sécheresse de l'air en L₁ (milieu très aéré) au cours des mois d'été est un facteur limitant pour les colonisateurs externes, mais pas pour les colonisateurs internes tels que *Verticicladium trifidum*, dont le développement est au contraire très rapide.

2.2.1.4. Aiguilles à développement bactérien

Ces aiguilles présentent toujours des brisures ou morsures manifestant une intervention de la faune. Ce sont les hyphes mycéliennes qui semblent le premier objet de l'attaque des bactéries. On peut voir, dans les tissus où l'attaque des parois végétales par les champignons n'a pas eu le temps de se faire, des hyphes vides, morphologiquement semblables à celles décrites précédemment chez *Verticicladium trifidum*, avec des bactéries se développant à l'intérieur (Fig. 14). Dans le mésophylle, où l'attaque préalable par les champignons a été plus poussée, on peut voir se lyser les parois mélanisées de certaines hyphes de Dématiés (il s'agit d'un autre champignon que *Verticicladium trifidum*, peut-être *Aureobasidium pullulans* ARNAUD, souvent signalé). Les parois mélanisées semblent se fragmenter en amas grossiers (Fig. 15). Ce phénomène, pour être étudié correctement, nécessiterait cependant d'autres moyens d'observation (microscopie électronique à transmission). Il est en effet nécessaire de savoir s'il s'agit de perforations simples, confluentes, ou bien d'un remaniement total des parois, et quel est la rôle des bactéries dans ce processus.

2.2.1.5. Aiguilles à développement bactérien et algal

Il s'agit, là encore, d'aiguilles brisées par la faune. C'est un stade plus avancé que le stade décrit précédemment. Les aiguilles sont fortement collapsées, formant de nombreux replis. L'épiderme et l'hypoderme sont remplacés par un stroma fongique mélanisé (Fig. 16), mort, et surmontés par un réseau dense d'hyphes mélanisées, semblable à celui qui a été décrit précédemment (chapitre 2.2.1.3.2.), où l'on trouve de nombreuses bactéries).

L'intérieur de l'aiguille est dans un état de décomposition avancée, sous l'influence de bactéries très nombreuses. Les aréoles sont parfois la seule trace visible des tissus à trachéides (Fig. 17). On voit se développer à ce stade des colonies algales à l'intérieur même de l'aiguille. Il peut s'agir de colonies de Chlorophycées (Fig. 18), présentant des chloroplastes colorés en violet par l'ensemble bleu de méthyle-Soudan III (observation identique dans les aiguilles vertes et les feuilles de mousse vivantes), ou bien de Cyanophycées Chroococcales

(Fig. 19), dont les corps cellulaires fixent le bleu de méthyle de façon diffuse, sans structure nucléaire ou plastidiale différenciée.

Certaines aiguilles correspondant à ce stade présentent un développement de Protozoaires. Le mode de fixation utilisé permet difficilement la conservation et l'observation des trophozoïtes, aussi est-ce essentiellement grâce à la présence de kystes que ce groupe a pu être reconnu, à l'intérieur même des aiguilles (Fig. 20). Il n'est pas possible, d'après les seuls kystes, de savoir s'il s'agit de Ciliés ou d'Amibes.

2.2.1.6. Aiguilles avec pénétrations d'Enchytréides

Si les brisures ou morsures sont la forme la plus fréquente, au niveau considéré, de l'activité de la faune, un certain nombre d'aiguilles présentent des phénomènes de pénétration, réalisée par les Enchytréides. Ce phénomène avait déjà été observé dans la couche L₁, où il était cependant exceptionnel (PONGE 1984a). On peut observer le long de la galerie creusée par l'animal un dépôt de mucus, dans lequel se développent des microorganismes, algues (Fig. 21) ou bactéries (Fig. 22). D'autres éléments transportés (voir à ce sujet PONGE 1984a) se déposent à l'intérieur même de l'aiguille, grains de pollen de pin (Fig. 23), fragments de thèques de Thécamoebiens, par exemple des *Euglypha* (Fig. 24).

Lorsque l'animal dépose ses déjections à l'intérieur de l'aiguille (ce qui n'est pas toujours le cas), on peut voir que la matière végétale ingérée (déjà fortement attaquée par des champignons) n'est plus reconnaissable (Fig. 25). On y distingue des fragments d'hyphes, vides, dont le contenu ne prend plus le bleu de méthyle et ne présente aucune opacité au contraste de phase (FRANKLAND 1974, 1975). Ces déjections sont le lieu de prolifération de nombreuses bactéries (Figs. 26 et 27).

Le reste de l'aiguille est à un stade de décomposition très avancé, avec bactéries, algues et Protozoaires (Fig. 28 et 29). On peut voir, dans le mésophylle, de nombreux sphérules bruns, de tailles diverses (Fig. 30). L'examen de tissus moins atteints par le processus de décomposition (métaxylème), permet de reconnaître l'origine de ces sphérules: il s'agit de la condensation d'une substance brune à l'intérieur des cellules, contre les parois (Fig. 31). Plusieurs auteurs ayant étudié la décomposition du matériel foliaire (hêtre, chêne), décrivent des structures analogues. OLAH *et al.* (1978) parlent de substances brunes provenant de la condensation et de l'oxydation du cytoplasme. TOUTAIN (1981) parle de produits bruns provenant de la formation de complexes polyphénols-protéines au moment du contact entre les produits phénoliques (tannins) renfermés dans les vacuoles et les protéines du cytoplasme. Il attribue à ces produits la responsabilité du brunissement du matériel

végétal en décomposition. Si de telles condensations ont effectivement été mises en évidence expérimentalement par réaction entre des protéines et des substances tannantes extraites de végétaux (HANDLEY 1954, KONONOVA 1961), rien ne prouve cependant que telle est la nature chimique de ces sphérules. Dans le présent matériel, ils sont présents aussi dans des trachéides du métaxylème, donc des cellules dépourvues de cytoplasme, mais renfermant peut-être encore des substances de la sève au moment de la chute de l'aiguille. De toute façon, il ne semble pas s'agir, dans le matériel étudié, d'un phénomène atteignant l'ensemble des aiguilles, même en décomposition avancée. Et en aucune façon, ces produits ne peuvent être tenus, ici, pour responsables du brunissement.

2.2.1.7. Emballage fongique des aiguilles

Un feutrage mycélien emballe les aiguilles présentes à ce niveau, en agglutinant parfois plusieurs ensemble (Fig. 32). Il s'agit d'un réseau lâche formé d'hyphes à anses d'anastomose (mycelium secondaire) de Basidiomycète, de 3 μm environ de section (Fig. 33), et d'hyphes à parois mélanisées de 4 μm de section (Fig. 34). Le premier type présente souvent des parois incrustées (Fig. 34), mais les moyens optiques utilisés ne permettent pas de savoir s'il s'agit de formations cristallines ou d'irrégularités de la paroi.

Cet emballage abrite des animaux, par exemple des Nématodes. On y trouve aussi des déjections de la mésofaune, dont le contenu révèle que le mycélium secondaire de Basidiomycète décrit ci-dessus a été consommé (Fig. 35). Les fragments d'hyphes y sont dépourvus d'incrustations et le contour des parois est assez flou, indiquant un processus de lyse (on n'observe cependant pas de développement bactérien, il s'agit donc probablement d'une action de l'animal).

2.2.1.8. Conclusions relatives à la décomposition des aiguilles

L'attaque des tissus internes par *Verticicladium trifidum* se poursuit dans la couche étudiée ici. Mais d'autres espèces sont présentes, correspondant à des infestations plus strictement hivernales ou printanières (*Marasmius androsaceus* et deux champignons indéterminés). Sous l'action de ces champignons, notamment *Verticicladium trifidum* et *Marasmius androsaceus*, on peut observer une lyse complète de certains tissus, comme le mésophylle (cellulolyse). Une lyse des trachéides de transfusion (ligninolyse) a été observée sous l'influence de *Verticicladium trifidum*. Cette dernière espèce peut être considérée, dans le prélèvement étudié, comme le principal responsable du noircissement des aiguilles, essentiellement au niveau de la face interne de l'hypoderme.

L'action de la faune, particulièrement celle d'animaux de grande taille (Lombrics, Isopodes ou Diplopodes?) et celle des Enchytréides très actifs au moment du prélèvement, par les ouvertures qu'elle provoque dans l'ensemble cuticule + épiderme + hypoderme (qu'il y ait ou non pénétration) et la grande quantité de germes viables transportés, provoque une invasion massive des tissus internes par des bactéries et des algues, souvent accompagnées de Protozoaires. La lyse des tissus internes peut alors être totale, dans les aiguilles où le processus de décomposition est le plus avancé, probablement au bout de 8-9 mois. Les bactéries et les algues se développant à l'intérieur des aiguilles ou dans les nombreux replis dûs au collapsage forment des colonies dont l'allure rappelle fortement ce que l'on observe dans les micro-agrégats de niveaux plus profonds (ARPIN *et al.* 1980).

Les aiguilles en décomposition sont entourées par un manchon d'hyphes mélanisées, souvent vides (relictuelles de l'hiver et du printemps), et emballées dans un mycelium lâche, où domine un Basidiomycète à hyphes incrustées, consommé par la faune.

2.2.2. *Brindilles de pin*

Par rapport à la couche précédente, où les tissus à parois cellulosiques étaient seuls lysés et envahis par des champignons (fungi imperfecti), on peut voir maintenant un développement bactérien, y compris dans les trachéides du métaxylème (Fig. 36). On retrouve des traces de la colonisation fongique antérieure par la présence d'hyphes hyalines mortes (contenu non méthylophile et transparent au contraste de phase). Les parois des trachéides commencent à se lyser (Fig. 37). Aucun développement de Basidiomycète n'a pu être observé dans ces brindilles, il semble donc qu'elles ne connaissent qu'une succession Ascomycètes (formes imparfaites) → Bactéries.

Dans les rayons vasculaires, on retrouve les hyphes (vides) des Dématiés les ayant envahis dans la couche L₁, et l'écorce abrite de nombreuses colonies algales du même type que celles décrites dans la couche précédente (PONGE 1984a). Des déjections de la mésofaune sont présentes à la surface, renfermant de nombreuses bactéries, ainsi que des fragments d'hyphes mélanisées, vides (Fig. 38).

2.2.3. *Euphyllles de Pin*

Elles sont apparemment intactes à ce niveau, mais il faut considérer que leur nature est membraneuse et leur chute encore récente (Juin). L'épiderme a un aspect typique, distinct de celui des pseudophylles (aiguilles)

(Fig. 39). Elles sont recouvertes d'un tapis d'hyphes mélanisées peu ramifiées (Fig. 40), de 4 μm de large environ, du type décrit dans l'emballage des aiguilles en décomposition avancée (où elles sont en compagnie d'un Basidiomycète). De même, les euphylls sont elles aussi emballées dans un réseau lâche formé par un mycélium secondaire de Basidiomycète, à parois incrustées.

Des déjections d'Oribates sont présentes à la surface des euphylls. Elles sont formées de matériel fongique mélanisé, et sont elles-mêmes emballées par le Basidiomycète.

2.2.4. Inflorescences mâles de Pin

On peut observer à l'intérieur un développement de bactéries et d'algues, ainsi que de nombreux grains de quartz (Fig. 41), traduisant une intense pénétration par les Enchytréides (transport du quartz par les Enchytréides, voir PONGE 1984a). A la surface de ces grains, on peut observer de nombreuses ponctuations brunâtres (Fig. 42). L'hypothèse, qui sera testée lors de l'étude des niveaux d'où proviennent les grains transportés, est qu'il s'agit de cadavres bactériens.

2.2.5. Jeune branche de Pin

Il s'agit d'une tranche dont l'âge peut être estimé à 5 ans. Elle est formée d'une écorce, décollée du bois et absente par endroits, recouvrant du bois, profondément ramolli dans sa partie périphérique, où il est translucide et ponctué de noir. Entre l'écorce et le bois se trouve une fine couche de matière fine, avec présence d'Enchytréides, dont certains pénètrent dans l'écorce même. Il s'agit d'une couche de déjections, dont l'étude sera faite dans le chapitre consacré à la faune (chapitre 2.3.).

La partie non recouverte par l'écorce a vu se développer un tapis de conidiophores de *Haplographium delicatum* BERCK. & BR. (Fig. 43), stade conidial de l'Ascomycète *Hyaloscypha dematiicola* (BERCK. & BR.). Dans sa partie plus profonde, le bois semble peu modifié dans son aspect, bien qu'il ait subi une lyse de la lamelle mitoyenne (les vaisseaux se séparent facilement).

2.2.5.1. Ecorce

L'écorce est ici en voie de décomposition, contrairement aux fragments observés dans la couche L₁. Les boules brunes, précédemment décrites à l'intérieur des cellules du periderme, tendent à subsister seules, s'entourant de bactéries (Fig. 44). De nombreux sites abritent, par ailleurs, des colonies bactériennes (Fig. 45).

2.2.5.2. Bois

La partie interne du bois est envahie par le mycélium secondaire à boucles d'un Basidiomycète à hyphes très contournées, de section étroite (2 μm environ), porteuses de cystides de forme particulière (Figs. 46 et 47). Ces cystides sont situées à l'apex d'un cystidiophore court, dressé, et sont recouvertes de nombreuses incrustations. Ce type de structure a été observé en culture dans le mycélium secondaire de plusieurs Corticiacées du groupe *Odontia* (*Echinodontium tinctorium* [ELL. & EV.], NOBLES 1965; *Grandinia farinacea* [PERS.], KAARIK & RENNERFELT 1957; *Hyphodontia arguta*, *pallidula* et *alutaria*, BOIDIN communication personnelle).

Les trachéides aréolés apparaissent lysés dans la partie périphérique du bois, y compris les aréoles, qui ont perdu leur torus (Fig. 48). Dans la partie du bois située juste sous l'écorce on trouve de nombreuses spores brun-sombre, isolées ou en chaîne, appartenant probablement au genre *Scytalidium* PESANTE. On peut observer également des hyphes hyalines de forte section (7 à 10 μm), vides, dont seule la paroi est légèrement colorée par le bleu de méthyle (Fig. 49). En suivant leur trajet, on peut voir qu'elles sont en relation avec les conidiophores de *Haplographium delicatum* (dans les zones dépourvues d'écorce où ce champignon a fructifié) et qu'il s'agit donc de son mycélium. Dans la couche de déjections d'enchytréides présente entre l'écorce et le bois, qui sera étudiée plus loin, on peut voir des hyphes encore vivantes au moment du prélèvement, avec un contenu cellulaire méthylophile et des apex en croissance riches en inclusions cytoplasmiques (Fig. 50). Il semble donc qu'il y ait eu, dans la partie périphérique du bois, une succession fongique Ascomycètes (formes imparfaites) → Basidiomycète (Corticiacée), le Basidiomycète ayant été le seul à coloniser l'intérieur de cette branche. La croissance de l'un des Ascomycètes s'est poursuivie cependant dans la couche de déjections d'enchytréides située entre l'écorce et le bois. Ce schéma correspond à ce qui a été observé par BUTCHER (1968) sur *Pinus radiata*, avec une colonisation superficielle par plusieurs espèces d'Ascomycètes (formes imparfaites), les Basidiomycètes ne venant que longtemps après, mais pénétrant loin à l'intérieur du bois. Il peut sembler contradictoire avec ce qui est communément admis à la suite des travaux de MANGENOT (1952) et MEREDITH (1959, 1960). Dans les schémas de ces auteurs, ce sont des Basidiomycètes parasites qui colonisent tout d'abord les troncs, envahissant la totalité du bois une fois l'arbre tombé ou abattu (mécanisme similaire à ce que l'on observe sur les aiguilles). Si l'on saute ce stade, qui n'a peut-être pas existé ici (ou bien n'a pas laissé de traces), on retrouve la même succession Ascomycètes (formes imparfaites) en surface, fructifiant là où l'écorce a disparu (MANGENOT 1952), puis une seconde vague de Basidiomycètes, envahissant le cœur du bois à partir de la périphérie, et éliminant les occupants précédents (antagonismes, MEREDITH 1960).

On peut signaler également que, dans la partie périphérique, le bois renferme une quantité notable de résine, à l'intérieur de laquelle se trouvent des cristaux de forme toujours semblable: il s'agit de prismes aplatis à base rhomboïdale (Fig. 51). Leur nature n'a pu être établie. La résine s'accumule entre le bois et l'écorce où elle a, semble-t-il, été consommée en grande partie par les enchytréides, et se retrouve dans leurs déjections.

2.2.6. *Mycorhizes*

Les mycorhizes (les racines fines du pin sylvestre semblent entièrement mycorhizées dans la station d'étude) ne sont pas encore très abondantes au niveau considéré, puisque l'observation à l'œil a montré qu'elles étaient surtout présentes dans les couches F₂ et H₁ (PONGE 1984a). Cependant elles constituent, dès ce niveau, un élément non négligeable.

Il s'agit d'ectomycorhizes, ou plus exactement ce qui a été décrit chez le pin sous le nom d'ectendomycorhizes ou mycorhizes ectendotrophes (MacDougal & DUFRENOY 1944, MIKOLA 1965, FOSTER & MARKS 1966, v. HOFSTEN 1969). On y distingue en effet un manteau fongique prosenchymateux mince, un filet de HARTIG, mais il existe, dans certaines cellules corticales, des hyphes intracellulaires. D'après la classification de DOMINIK (1969), on peut rapporter ces mycorrhizes au type A_e.

Le manteau est recouvert d'un feutrage mycélien laineux formé d'hyphes à anses d'anastomose (mycélium secondaire de Basidiomycète), morphologiquement très proche du mycélium décrit dans l'emballage des aiguilles et des euphylls, mais à parois lisses (Fig. 52). Plus loin on retrouve des hyphes à parois incrustées, mais les hyphes en croissance ont encore cependant des parois lisses (Fig. 53). Cette incrustation des parois est d'ailleurs très irrégulière et semble plus être une réaction physiologique du champignon à certaines conditions de milieu qu'un caractère génétiquement déterminé de la paroi (LAPEYRIE 1983).

Le problème qui se pose et dont l'importance pour l'écologie de l'humus étudié ici est fondamentale, est la nature mycorhizienne ou non du mycélium formant l'emballage des résidus organiques en décomposition. Bien qu'aucune continuité entre les hyphes du manteau et le mycélium extra-mycorhizien n'ait été observée ici (mais ce n'est guère facile à l'aide de coupes), il faut remarquer que plusieurs études ont montré que le champignon mycorhizant envahissait la litière et le sol ou envoyait des rhizomorphes à une grande distance des racines (FASSI & DE VECCHI 1962, SKINNER & BOWEN 1974, GADGIL & GADGIL 1975, FOSTER 1981, BROWNLEE *et al.* 1983). Lors de l'étude des niveaux proprement mycorrhiziens (couches F₂ et H₁) l'accent sera mis sur ce problème et des techniques d'observation seront mises en œuvre pour établir l'existence ou non d'une continuité

entre le manteau et le mycélium extra-mycorrhizien. Il convient de remarquer cependant que, même en présence d'une discontinuité entre le champignon responsable de la mycorrhization et ce mycélium, les liens entre ces deux éléments peuvent être étroits. Les observations de FOSTER & MARKS (1967) et MARKS & FOSTER (1967) montrent en effet que des hyphes étrangers peuvent pénétrer dans le manteau et se mêler intimement aux hyphes mycorrhiziens. Le problème est donc loin d'être simple à résoudre.

2.2.7. Mousse (*Pseudoscleropodium purum*)

2.2.7.1. Tiges

Les cellules apparaissent envahies par des algues et des bactéries (Fig. 54), les parois elles-mêmes apparaissant dégradées. Le processus ne semble pas ici être le même que dans l'étude réalisée en microscopie électronique par KILBERTUS *et al.* (1970), dans une station pourtant semblable. L'auteur cité décrit en effet, pour ce qui concerne la tige, des cellules vides mais à parois intactes. Les illustrations de l'article cité représentent des parois très épaisses, correspondant à un tissu de soutien du type collenchyme, contrairement au parenchyme banal, à parois minces, étudié ici. Ceci pourrait expliquer la discordance des résultats entre ces deux études.

2.2.7.2. Feuilles

Lorsqu'il n'y a pas de déchirures dans les feuilles, on n'observe pas d'attaque interne par des microorganismes: les cellules sont vides mais à parois intactes, y compris la lamelle mitoyenne (Fig. 55). Lorsqu'une déchirure a eu lieu dans le limbe, probablement à cause d'une ingestion par des Enchytréides, très abondants dans les tiges feuillées de mousse, on peut observer, dans les cellules dont la paroi a été rompue, un développement de bactéries (coques) qui remplissent la totalité de la loge cellulaire (Fig. 56).

Le plus fréquemment, on trouve autour des feuilles un emballage formé par le mycélium secondaire de Basidiomycète décrit précédemment, associé parfois à un autre mycélium à boucles, formé d'hyphes beaucoup plus épaisses (10 μm de section) et à parois lisses (Fig. 57).

Par rapport aux parties vertes étudiées dans la couche L₁, on peut noter la disparition du mycélium dématié stérile adhérent à la surface, et son remplacement par un emballage assez lâche, sans contact étroit avec les feuilles, formé par des mycéliums secondaires de Basidiomycètes. Ces résultats concordent tout à fait avec le schéma établi par KILBERTUS (1968a, 1968b), à l'exception du Basidiomycète brun qui est ici remplacé par un Basidiomycète hyalin. Le Basidiomycète blanc à hyphes incrustées décrit par KILBERTUS (1968) et KILBERTUS

et al. (1970) ressemble fort à celui présent ici autour des mycorrhizes et dans l'emballage des fragments végétaux en décomposition. Cet auteur émet d'ailleurs également l'hypothèse de l'origine mycorrhizienne de ce champignon. Des études statistiques effectuées par KILBERTUS (1972) sur les liens entre l'abondance des mycorrhizes et la présence de *Pseudoscleropodium purum* montrent d'ailleurs que cette mousse favorise hautement la mycorrhization, surtout dans les premiers centimètres.

On peut se poser également la question du devenir du mycélium dématié tapissant certaines feuilles vertes en L₁, mycélium qui a disparu dans la couche L₂. L'intervention de la faune (Oribates, Enchytréides, Larves de Diptères) est probable, étant donnée l'importance de ce type de matériel fongique dans leurs déjections et leurs contenus intestinaux (voir ci-dessous, et également PONGE 1984a). Cependant ce réseau d'hyphes mélanisées demeure encore sur les aiguilles. Il y est malgré tout beaucoup plus dense et l'on peut raisonnablement penser que l'impact de la faune est alors relativement plus limité.

2.2.8. Fougère aigle (*Pteridium aquilinum*)

2.2.8.1. Foliolles

On peut trouver des folioles à différents stades de décomposition, dont ne seront présentés ici que deux exemples, représentant les deux stades extrêmes rencontrés.

2.2.8.1.1. Foliolles à limbe encore présent

Mis à part les nervures, seul l'épiderme supérieur est encore présent. On reconnaît les poils épidermiques articulés, de forme typique (Fig. 58). Les cellules épidermiques sont pénétrées par des hyphes hyalines (Fig. 59), ainsi que les cellules de garde des stomates (Fig. 60). Un réseau formé d'hyphes à parois mélanisées et de mycélium secondaire de Basidiomycète à parois échinulées court à la surface du limbe (Fig. 61). Il s'agit du même emballage que les aiguilles de pin. Une attaque ancienne par un Ascomycète appartenant à la famille des Microthyriacées est manifestée par la présence d'ascocarpes (thyriothèces) vides, posées à la surface du limbe (Fig. 62). Des déjections d'Oribates sont également présentes, elles contiennent du matériel fongique.

2.2.8.1.2. Foliolles réduites à leurs nervures

Dans ce stade très avancé, le limbe a totalement disparu. On peut incriminer pour expliquer ce phénomène, comme d'ailleurs la disparition des tissus internes et de l'épiderme inférieur au stade précédent,

l'activité de la faune. On peut en effet observer nettement des traces de découpage par la faune de chaque côté des nervures (Fig. 63). Là encore, ce sont les Enchytréides qui sont supposés être les principaux responsables de cette attaque, car on retrouve entre les nervures des déjections sphériques, à contours flous, rassemblées en amas, qui renferment des éléments tissulaires (trachéides scalariformes) provenant du matériel foliaire.

Dans les fragments d'épiderme supérieur subsistant à ce stade, on peut observer le développement de colonies bactériennes à l'intérieur des cellules épidermiques (Fig. 64). On peut observer également des locules fongiques vides de nature indéterminée (pycnides ou ascocarpes?), encore en contact avec des fragments de limbe au niveau des nervures, ou bien subsistant seuls au sein de l'emballage fongique encore plus dense à ce stade (Fig. 65).

2.2.8.2. Rachis

Il s'agit de fragments de rachis secondaires ou tertiaires de la feuille de fougère aigle, et non de pétioles. Dans le parenchyme fondamental, on peut trouver, sur le même fragment, une succession de stades de décomposition. Par endroits, les cellules ont leurs parois encore intactes, mais le cytoplasme est envahi par le mycélium secondaire à parois lisses d'un Basidiomycète (Fig. 66). A d'autres endroits, les cellules parenchymateuses sont totalement lysées et envahies par des bactéries, bacilles (Fig. 67) ou coques (Fig. 68). Les trachéides scalariformes restent cependant encore intacts dans les fragments étudiés, bien qu'ils soient envahis par des hyphes du Basidiomycète décrit dans le parenchyme (Fig. 69). L'étude de déjections d'Enchytréides récoltées à la surface d'un fragment d'écorce de pin a révélé la présence de trachéides scalariformes provenant incontestablement du matériel présentement étudié (Fig. 70), indiquant par là que les Enchytréides ingèrent les tissus internes des rachis de fougère aigle.

Il est difficile de comparer ces résultats avec des études réalisées précédemment. Seule la décomposition des pétioles de fougère aigle a été étudiée de façon précise (FRANKLAND 1966, 1969). Ces travaux ont montré des successions fongiques sur plusieurs années, la faune n'intervenant, occasionnellement, qu'à partir de la deuxième année. Le processus étudié ici est évidemment beaucoup plus rapide, puisque l'on observe le passage à un stade bactérien au bout de six mois, avec ingestion conjointe par la faune. Cependant il faut rappeler qu'il ne s'agit pas ici de pétioles, mais d'organes beaucoup plus minces.

2.3. Etude de la Faune

2.3.1. *Individus vivants*

Comme dans le précédent article de cette série (PONGE 1984a), les animaux ont été récoltés au cours du tri des éléments de litière sous la loupe binoculaire. D'une manière générale, le contenu intestinal a été étudié par transparence à travers le corps de l'animal, celui-ci ayant été éclairci par montage dans le chloral-lactophénol. Seuls les Oribates ayant une carapace sombre ont été disséqués. Le volume des animaux a été estimé selon la même méthode, sur les animaux montés entre lame et lamelle, par encadrement entre deux volumes (PONGE 1984a). Le Tableau 2 contient les indications relatives aux volumes et aux effectifs des groupes rencontrés.

Par rapport à la couche L₁ on peut remarquer, d'une part que la diversité des groupes est beaucoup plus importante, d'autre part qu'il y a eu une forte régression des Oribates et un fort accroissement des Enchytréides. Alors que le volume des Oribates présents a été divisé par dix environ, le volume des Enchytréides a été multiplié par ce même facteur. Les chiffres relatifs aux Collemboles sont à envisager avec précaution, en ce qui concerne les volumes, car l'espèce *Pogonognathellus flavescens* (TULLBERG), dont un individu seulement était présent dans la couche L₁, constituait à elle seule la quasi-totalité du volume de ce groupe, alors que le volume est réparti sur plusieurs petites espèces dans la couche L₂. On notera cependant pour ce groupe un remplacement de l'espèce *Parisotoma notabilis* (SCHÄFFER) (8 individus sur 9 Collemboles en L₁) par *Folsomia manolachei* BAGNALL (7 individus sur 12 Collemboles en L₂), toutes deux appartenant à la famille des Isotomidae. Les larves de Diptères restent approximativement à un même volume, mais on remarquera un remplacement des Cecidomyidae, dominants en L₁, par les Sciaridae. Des nymphes appartenant à ce groupe sont également présentes en L₂, alors qu'elles étaient absentes de la couche précédente. Plusieurs petits groupes apparaissent, représentés par des individus uniques et de petite taille: les Tardigrades, les Pauropodes et les Copépodes.

En ce qui concerne la microfaune, cette étude ne permet absolument pas de la quantifier, bien que de nombreuses observations aient été faites concernant les Thécamœbiens, d'autres Protozoaires, et les Nématodes. Ce dernier groupe figure cependant dans le tableau 2 en raison du nombre d'individus observés et de la possibilité, lorsqu'ils ne sont pas trop cachés, de les récolter à vue. Même si ces chiffres, pris isolément, constituent une sous-estimation considérable des effectifs, le fait qu'un seul Nématode ait été récolté en L₁ contre 21 dans la présente couche indique un accroissement spectaculaire du peuplement.

Dans la suite de cet article seront exposées les conclusions que permet de tirer l'observation des contenus intestinaux et des déjections. En ce qui concerne les liens entre ces observations et les travaux précédemment entrepris sur l'alimentation des animaux du sol, on se réfèrera à un article portant spécialement sur ces problèmes, abordés sous l'angle du partage des ressources trophiques (PONGE 1985).

2.3.1.1. Enchytréides

L'intestin est la plupart du temps rempli par du matériel très divers. Sa forme en zigzag typique, liée à la métamérisation de l'animal (Figs. 71 et 72), est à l'origine de la disposition en chapelets lâchement assemblés des déjections. Parfois, mais cela est malgré tout exceptionnel, l'intestin contient un seul type d'aliment, par exemple de la résine (Fig. 73). Il est difficile d'estimer l'aliment dominant. Si le matériel fongique est particulièrement abondant, il est souvent accompagné de résidus végétaux (trachéides, par exemple), qui indiquent que l'animal a ingéré les tissus internes de fragments végétaux (aiguilles, bois), avec le matériel fongique correspondant. Ce qui frappe de toute façon dès la première observation, c'est le caractère hétéroclite des éléments présents dans l'intestin, caractère qui ne se retrouve pas chez les autres groupes étudiés.

Les hyphes hyalines ingérées (correspondant la plupart du temps au mycélium secondaire de Basidiomycète formant l'emballage), sont souvent lysées (Figs. 74 et 75). Parfois, lorsqu'il s'agit de parois plus épaisses, les contours restent nets bien que les hyphes soient fortement ramollies et compactées (Fig. 76).

Dans le cas des hyphes à parois mélanisées, les parois restent souvent intactes, et la comparaison avec l'évolution des parois hyalines est possible lorsque le matériel ingéré renferme ces deux éléments côte à côte (Fig. 77). Mais certaines parois présentent des perforations (Fig. 78), ressemblant aux figures d'attaque par des bactéries décrites par ailleurs (OLAH *et al.* 1978). Il est probable que ces hyphes étaient déjà dans cet état avant d'être avalées. Certaines hyphes mélanisées semblent par contre plus fortement lysées, avec amincissement et ramollissement des parois (Fig. 79). Il est possible que, dans ce cas, la lyse soit due à l'animal. On peut se demander si les Enchytréides sont capables, à une première ingestion, de détruire les membranes imprégnées de mélanine. Les études de REISINGER (1972, 1978) sur l'Acarien *Tyrophagus putrescentiae* ont en effet montré que deux ingestions successives au moins (avec développement de microorganismes entre temps) étaient nécessaires pour que les parois soient dégradées. Les observations du présent matériel ont cependant permis de répondre par l'affirmative à la question posée. Plusieurs individus se sont trouvés porteurs, sur leur tégument, des grosses spores à parois internes échinulées de *Sphaeropsis sapinea* (FR.) (Fig. 80). Dans le tube digestif, on retrouve ces mêmes spores, mais leur paroi se dissocie (Figs. 81 et 82). Les Enchytréides (du moins l'espèce étudiée, présumée être *Cognettia sphagnetorum* VEDJ.) sont donc potentiellement capables de détruire, à une première ingestion, des parois mélanisées. Cependant l'observation du présent matériel montre que cette lyse n'a probablement pas toujours le temps de se réaliser au cours du transit intestinal, notamment pour ce qui concerne les hyphes. Il est fréquent de rencontrer des algues dans le tube digestif, par exemple des Chlorophycées

unicellulaires (Fig. 83), très semblables à celles qui prolifèrent dans les déjections d'Oribates au niveau de la couche L₁ (PONGE 1984a), ou bien des Cyanophycées filamenteuses (Fig. 84). Dans le premier cas, on trouve fréquemment des cellules à cytoplasme présent, turgescents, probablement encore viables (Fig. 83), à l'intérieur même du tube digestif (contrairement au matériel fongique, qui ne subsiste qu'à l'état de parois). Mais ces cellules sont cependant attaquées par certaines bactéries de la microflore intestinale, qui s'agglutinent autour d'elles et parviennent à les lyser. Les cellules sont alors vides et collapsées. La Figure 85 montre diverses étapes de cette dégradation. Dans le cas des algues filamenteuses, on observe une séparation des corps cellulaires, puis les cellules sont vidées, en conservant toutefois leur paroi cellulosique rigide (Fig. 86). Le fait que des cellules encore intactes soient présentes dans le tube digestif indique que les algues sont relativement difficiles à digérer. Cela avait été émis comme hypothèse pour expliquer la prolifération de ces microorganismes dans les déjections d'Oribates au niveau de la couche L₁ (PONGE 1984). Le travail de KILBERTUS & VANNIER (1979) en microscopie électronique a montré également le passage de cellules algales viables à travers le tube digestif des Collembolés.

Le matériel végétal provenant des aiguilles est ingéré. On retrouve des éléments cellulaires très abîmés (Fig. 87). Seuls les trachéides du protoxylème (Fig. 87) et du métaxylème (Fig. 88) sont encore reconnaissables bien que très déformés. Il est probable que la lyse déjà poussée effectuée par les champignons et les bactéries (voir chapitre 2.2.1.) se poursuit dans le tube digestif de ces animaux. La résine, abondante entre l'écorce et le bois dans les branches tombées (voir chapitre 2.2.5.) est également ingérée. On retrouve intacts les cristaux déjà décrits précédemment au sein de fragments de résine avalés tout rond (Fig. 89). Parfois ils forment de véritables accumulations remplissant la totalité de l'intestin (Fig. 73). La valeur alimentaire de cette résine est douteuse. Peut-être constitue-t-elle seulement un complément indispensable du régime alimentaire, une source d'oligo-éléments? La fréquence des fragments de résine dans le tube digestif des individus observés laisse cependant penser que cette résine est recherchée. En effet, elle n'est pas particulièrement abondante dans le milieu étudié, contrairement au matériel muscinal qui, par contre, n'est pas ingéré du tout au niveau de la couche L₂. Le choix est donc certain.

Un autre élément assez fréquent est constitué par des déjections animales, probablement de microarthropodes en raison de la petitesse des éléments présents (Fig. 90). De nombreuses bactéries en voie de lyse (contours flous) sont présentes dans ces déjections. On reconnaît aussi des fragments de parois d'hyphes mélanisées, très abîmées.

Quatre autres composants du régime alimentaire sont à signaler car, s'ils ne sont pas aussi abondants

que les précédents, leur fréquence n'est pas négligeable. Il s'agit de diverses sortes de théques de Thécamœbiens, où l'on peut observer des phénomènes de lyse comme par exemple chez les *Trinema* (Fig. 91), de cadavres ou de mues de microarthropodes où seules subsistent les phanères (Fig. 92), de grains de quartz (Fig. 93), enfin de grains ou de fragments de grains de pollen, le plus souvent de pin sylvestre (Fig. 94), mais parfois d'autres plantes présentes dans la station, par exemple *Molinia coerulea* (L.) (Fig. 95).

La microflore intestinale est beaucoup plus riche que dans les animaux de la couche L₁. On la trouve chez tous les individus, répartie dans tous les métamères intestinaux. Outre la bactérie très petite décrite précédemment (Fig. 85), on peut observer un bacille légèrement incurvé (Fig. 96) et des coques (Fig. 97). Si plusieurs de ces types peuvent être observés dans un même individu, chaque métamère ne possède jamais qu'un seul type de colonie. La microflore intestinale n'est qu'exceptionnellement vue en contact avec les éléments ingérés (Fig. 85), dans le cas habituel elle se présente sous la forme de nuages entourant le bol alimentaire ou dispersés dans la lumière de l'intestin lorsque les métamères sont vides (c'est dans ces conditions qu'ont été réalisées les photographies présentées ici).

Le régime alimentaire des Enchytréides observés dans la couche L₂ peut paraître hétéroclite. En fait, ces animaux opèrent probablement un choix, comme le prouve l'absence du matériel muscinal et l'abondance de la résine. Le travail de MACMILLAN (1975) a remarquablement mis en évidence ce phénomène chez les Collemboles.

2.3.1.2. Oribates

Ce groupe, dominant dans la couche L₁, est ici en forte régression et a été remplacé par les Enchytréides. Les cadavres sont d'ailleurs presque aussi nombreux (10) que les individus vivants (12). Ceci traduit l'abandon de ce niveau par le groupe dans son ensemble, qui aurait suivi la croissance des parties vertes de la mousse et l'apport de litière fraîche. A l'intérieur des Oribates, on peut constater une régression des grandes formes (*Platynothrus*, *Adoristes*, *Ceratoppia*, etc.), à l'exception de *Nanhermania nana* BERLESE qui apparaît seulement au niveau L₂, et un maintien des petites formes, appartenant essentiellement au genre *Oppia*. Les raisons de ce déplacement vers le haut ne sont pas claires, d'autant que l'observation a eu lieu au cours d'une période relativement sèche (fin août). Trois hypothèses sont envisageables: soit l'activité intense des Enchytréides à ce moment de l'année a causé une gêne, ou même une répulsion à l'encontre des Oribates de la litière, les amenant à se cantonner dans des niveaux très superficiels où les Enchytréides, plus sensibles à la sécheresse, sont désavantagés, soit c'est le mycélium de l'emballage, en phase de croissance, qui constitue cette

gène ou cette répulsion (il peut empêcher le déplacement des individus de grande taille, ou bien rendre inaccessibles les ressources alimentaires), soit encore il s'agit de raisons trophiques. Les observations du régime alimentaire des individus ayant pu être étudiés peuvent étayer cette dernière hypothèse, sans pour autant que l'on puisse conclure en raison du trop petit nombre d'individus n'étant pas à jeûn.

Chez *Platynothrus peltifer* (KOCH), on retrouve la même bactérie de la microflore intestinale signalée dans la couche précédente (PONGE 1984a), présente à proximité du bol alimentaire formé de matériel fongique très transformé (Fig. 98). D'autres observations sur un autre individu (Fig. 99) montrent un matériel profondément transformé, où seuls sont reconnaissables des fragments d'hyphes fongiques. Dans tous les cas, le développement bactérien est intense. Il s'agit probablement de déjections d'Oribates, en raison de la petitesse des fragments découpés. Ce type d'alimentation (coprophagie) n'avait pas été observé chez cette espèce au niveau L₁.

Chez le genre *Oppia*, les individus non à jeûn observés renferment tous le même matériel fongique (Fig. 100). Il s'agit de fragments d'hyphes du Basidiomycète le plus commun dans l'emballage (petite section, parois incrustées). On peut observer une lyse de ces parois, qui perdent leurs incrustations puis dont les contours deviennent flous. Ce mycélium n'est apparemment pas consommé par *Platynothrus peltifer*. On peut donc émettre l'hypothèse que cette dernière espèce ne trouve pas, au niveau de la couche L₂, une nourriture convenable, contrairement aux *Oppia*. Elle se contenterait alors, pour ce qui concerne les quelques individus ne migrant pas, de réingérer ses propres déjections, déposées alors que la couche L₂ était encore une couche L₁. Bien que les hyphes mélanisées, qui constituaient l'essentiel du régime alimentaire de cette espèce dans la couche L₁ (PONGE 1984a, voir aussi l'étude des déjections d'Oribates au chapitre 2.3.2.3. du présent travail), soient très abondantes au niveau L₂, il faut remarquer que ces hyphes sont vides la plupart du temps. Elles peuvent donc n'avoir plus aucune valeur alimentaire pour les individus de cette espèce, et être alors délaissées. Tout ceci mériterait une étude précise mais les travaux consultés portant sur l'alimentation de cette espèce ne permettent pas de conclure, les auteurs ne décrivant pas l'état du matériel fongique ingéré (HARTENSTEIN 1962a, 1962b, LITTLEWOOD 1969, PANDE & BERTHET 1973, ANDERSON 1975, BEHAN-PELLETIER & HILL 1983).

2.3.1.3. Collemboles

Ce groupe, contrairement aux Oribates, s'est accru en effectif (12 individus contre 9 en L₁) et surtout en diversité spécifique (6 espèces contre 2 en L₁). Comme dans la couche L₁, ce sont les Isotomidae qui dominent le peuplement, *Parisotoma notabilis* (SCHAEFFER) ayant néanmoins été remplacé par *Folsomia manolachei* BAGNALL. Comme dans la couche précédente, le contenu des tubes digestifs est formé de matériel fongique

transformé, avec de nombreuses bactéries. Plusieurs degrés de transformation peuvent être observés (Figs. 101 et 102). Dans le cas de cette dernière figure, il s'agit de matériel dématé à peine reconnaissable (il s'agit de spores), faisant penser à ce que bien des auteurs ont nommé «humus» ou «matière organique amorphe» (KNIGHT & ANGEL 1967, BODVARSSON 1970, GILMORE & RAFFENSPERGER 1970, MACMILLAN & HEALEY 1971, HÅGVAR & KJØNDAL 1981). L'hypothèse explicative, liée à la présence d'un grand nombre de bactéries incluses dans le bol alimentaire, est qu'il s'agit de déjections animales, probablement d'Oribates en raison de la petitesse des fragments et de la nature fongique du matériel présent. L'étude des déjections animales, envisagée au chapitre 2.3.2., montrera que cette hypothèse est tout à fait vraisemblable. On n'observe pas de microflore intestinale.

2.3.1.4. Larves de Diptères

Ce groupe s'est légèrement accru en effectif par rapport à la couche L₁ (12 individus au lieu de 7) mais on notera surtout le remplacement des Cecidomyidae par les Sciaridae, qui assurent également leur nymphose à ce niveau. L'effectif des Chironomidae reste toujours très bas.

Les Sciaridae possèdent une microflora intestinale (Fig. 103). Contrairement à ce qui avait été observé dans la couche L₁ (PONGE 1984a), le matériel ingéré est strictement fongique. Ce résultat correspond à ce qui a été observé chez les Enchytréides. Le matériel bryal semble délaissé lorsque les cellules sont vides. Les hyphes fongiques gardent leurs parois intactes, qu'elles soient mélanisées (Fig. 104) ou hyalines (mycélium de l'emballage, Fig. 105). L'absence de lyse des parois, même hyalines, est exceptionnelle parmi les groupes étudiés. Aucun matériel d'origine végétale (aiguilles, etc.) n'a été observé dans les tubes digestifs.

Les Cecidomyidae, comme dans la couche L₁, ne possèdent pas d'éléments figurés dans leur tube digestif. On peut penser à une alimentation liquide. Cette hypothèse a été émise par HEALEY & RUSSEL-SMITH (1971), observations de l'anatomie des pièces buccales à l'appui. On remarquera cependant qu'ils transportent de nombreux germes microbiens probablement viables adhérant à leur tégument, bactéries (Fig. 106), archéthalles de Chlorophycées (Fig. 107) par exemple. Ce rôle de transport les rapproche des Enchytréides.

Les Chironomidae renferment un matériel fongique profondément transformé, avec de nombreuses bactéries, comme cela a été observé chez les Collembolés (Fig. 108). Ceci, joint à la présence d'une matière organique brune amorphe dans un tube digestif observé au niveau L₁ (PONGE 1984a) indique également que ces animaux ingèrent probablement des déjections animales. Cependant, dans la couche L₁, des amas d'hyphes mycéliennes correspondant à une ingestion directe avaient été observées également, avec lyse des parois

hyalines. La différence de régime alimentaire avec les Sciaridae est donc manifeste (déjà observée par HEALEY & RUSSEL-SMITH 1971), ainsi que la différence d'impact sur les parois fongiques.

2.3.1.5. Nématodes

Ce groupe semble abondant au niveau considéré, du moins par rapport au niveau précédent, où seul un Mononchidae avait été récolté. Peu d'individus renferment des éléments figurés dans leur tube digestif, mis à part quelques débris de parois fongiques mélanisées chez une femelle d'*Anaplectus* (Fig. 109), deux mastax de Rotifère chez une larve de *Clarkus papillatus*, un amas de bactéries en voie de lyse chez une larve de *Dorylaimus*. Par contre, une microflore intestinale est bien visible chez les *Anaplectus* (Fig. 109) et les *Tyolaimophorus* (Fig. 110), où elle tapisse la muqueuse intestinale.

2.3.1.6. Thécamœbiens

Ces Protozoaires sont bien visibles sur le matériel végétal qui a été monté directement entre lame et lamelle, essentiellement les folioles de fougère aigle où ils sont particulièrement abondants. Par contre les chances de les rencontrer sont beaucoup plus faibles sur les aiguilles de pin car ce matériel a été étudié à l'aide de coupes. Comme quelques Thécamœbiens ont été observés sur des coupes d'aiguilles collapsées, dans les replis de l'épiderme, il est probable que ces animaux y sont aussi abondants. Ont pu être observés *Nebela collaris* (EHRENBERG) (Fig. 111), de nombreux *Euglypha*, *Assulina semilunum* (EHRENBERG), *Phryganella acropodia* (HERTWIG & LESSER), *Corythion dubium* TARANEK. Il est à remarquer qu'aucune observation de Thécamœbien n'avait été faite dans la couche précédente, mis à part un individu (théque) dans l'intestin d'un Enchytréide (PONGE 1984a).

2.3.2. Déjections animales

2.3.2.1. Déjections de la macrofaune

Certaines de ces déjections ont un aspect contourné typique des déjections de Lombrics. Cependant un grand nombre sont étroitement appliquées contre les tiges feuillées de mousse ou les aiguilles de pin et leur forme est alors difficilement reconnaissable. Elles pourraient très bien dans ce dernier cas être attribuées à des Isopodes ou des Diplopodes. En attendant de trouver d'éventuels représentants de la macrofaune dans les couches sous-jacentes et d'éclaircir le problème de l'origine de ces déjections, il convient de remarquer que toutes ont à peu près les mêmes caractères microscopiques. Elles renferment des éléments végétaux correspondant à

l'ensemble du matériel en décomposition décrit précédemment: mousse, fougère aigle, aiguilles de pin, écorce, bois. Il s'agit de fragments grossiers ayant conservé la plupart du temps leur intégrité tissulaire. L'état des cellules est identique à ce qui avait été observé précédemment (chapitre 2.2.), avec maintien des épidermes (Fig. 112 et 113), des trachéides du métaxylème (Fig. 114), des grains de pollen de pin (Fig. 115). Cependant, on peut trouver parfois des cellules de garde des stomates de pin, isolées (Fig. 116). Les autres tissus sont lysés, probablement sous l'action du développement fongique interne, dont on retrouve les traces sous la forme d'hyphes vides, et surtout sous l'action d'un intense développement bactérien et algal, en colonies (Figs. 117 et 118). Ces colonies sont peu différentes de ce qui avait été observé à l'intérieur des aiguilles, mais elles semblent proliférer. Les fragments de mousse, présents la plupart du temps sous forme de feuilles entières (Fig. 119), présentent parfois des figures de lyse des parois cellulaires (Figs. 120 et 121), qui n'avaient pas été observées dans l'étude du matériel végétal (chapitre 2.2.7.2.). Il ne semble pas qu'il existe de choix trophique très net, car aucun élément n'est exclu. On remarquera cependant l'abondance des cadavres et mues d'arthropodes (Fig. 115), qui ne peut s'expliquer par une ingestion au hasard. Des Nématodes sont présents, à l'état vivant, dans ces déjections et il faut y signaler aussi le développement des hyphes du Basidiomycète de l'emballage.

Si la quasi-totalité des déjections de la macrofaune rencontrées à ce niveau ont un aspect brun-noirâtre dû à leur contenu exclusivement organique (la couleur foncée est due aux parois vides d'hyphes mélanisées), une déjection de forme contournée et très claire a été rencontrée, dont le contenu est purement minéral, quartzeux (Fig. 122), sans développement bactérien. Il s'agit d'un des premiers phénomènes de remontées minérales observés dans cette étude, mis à part le transport de grains de quartz sur le tégument des Enchytréides (PONGE 1984a).

2.3.2.2. Déjections d'Enchytréides

Les déjections d'Enchytréides sont toujours présentes sous forme d'amas floconneux (Fig. 123). Selon la localisation de ces amas, le matériel dominant n'est pas le même. A l'intérieur des aiguilles de pin, comme dans les déjections s'accumulant entre les deux aiguilles d'une même paire, le matériel provient strictement des pseudophylles. On retrouve des fragments encore intacts de l'hypoderme (Fig. 124), des stomates (cellules de garde) isolés au milieu de restes des tissus foliaires très abimés (Fig. 125), toujours avec de nombreux fragments fongiques vides. Dans le cas des accumulations de déjections entre l'écorce et le bois, on retrouve des fragments de trachéides et de résine, ainsi que des spores brunes de *Scytalidium*. Le mycélium de *Haplographium delicatum* (qui sporule à la surface du bois, là où l'écorce ne le recouvre pas) se développe dans ces amas de

déjections. Les amas libres (non enfermés dans un creux du matériel végétal) renferment des fragments d'origine variée (aiguilles, bois, écorce, fougère aigle (Fig. 70)), mais jamais de fragments de mousse, et sont toujours le siège d'un intense développement du mycélium de l'emballage, au contact direct des tissus végétaux en décomposition (Fig. 126). Dans tous les cas, on observe un intense développement de bactéries (Fig. 127) et d'algues Cyanophycées (Figs. 128 et 129).

2.3.2.3. Déjections d'Oribates

Les déjections d'Oribates sont beaucoup plus nombreuses qu'au niveau précédent (PONGE 1984a). Elles sont isolées et posées à la surface du matériel végétal ou prises dans le mycélium de l'emballage. Leur forme est caractéristique (Fig. 130). A l'intérieur, à l'exception parfois de fragments de grains de pollen de pin et d'écaillés de Collembolés, on trouve du matériel fongique, la plupart du temps des hyphes mélanisées, coupées en fragments courts (Fig. 131). La différence d'évolution des parois mélanisées ou non est spectaculaire lorsque deux fragments d'hyphes à paroi de nature différente se trouvent côte à côte (Fig. 132). Des colonies bactériennes sont présentes, soit dans des micro-cavités à l'intérieur de la déjection (Fig. 133), soit à la périphérie (Fig. 134). On peut observer parfois des algues unicellulaires (Chlorophycées) en voie de multiplication, à la surface des déjections (Fig. 135). Ces algues sont du même type que celles qui ont été observées à l'intérieur du tube digestif des Enchytréides (chapitre 2.3.1.1., Figs. 83 et 85). Elles sont cependant beaucoup moins nombreuses qu'au niveau de la couche L₁, où elles donnaient une couleur verdâtre aux déjections (PONGE 1984a). Ce phénomène est sans doute dû à la moindre quantité de lumière qui arrive ici.

Les déjections présentent une évolution particulière des parois mélanisées, fortement compactées lors du passage à travers le tube digestif. Il s'agit d'une lyse des parois, avec rassemblement de la mélanine en amas grossiers de couleur brune, les hyphes perdant alors totalement leur forme. Ce phénomène a lieu au cœur même de certaines déjections, probablement plus âgées (Fig. 136) et se poursuit jusqu'à envahir la totalité du matériel fongique (Fig. 137). Ce phénomène n'a pas été observé chez les autres groupes. L'hypothèse est qu'il s'agit d'un processus anaérobie (fermentation). Cependant on n'observe pas de développement particulier de microorganismes dans les zones où cette lyse se produit.

Tout à fait exceptionnellement à ce niveau, quelques déjections renferment du matériel végétal provenant incontestablement d'aiguilles de pin (Fig. 138). On ne trouve pas de restes de trachéides, mais seulement des fragments d'épiderme, indiquant par là qu'une morsure simple, sans pénétration, a eu lieu.

2.3.2.4. Déjections de Collemboles

Elles se trouvent essentiellement sur les aiguilles de pin, en nombre beaucoup plus faible que les déjections d'Oribates, mais isolées pareillement. Leur aspect noir est lié à la présence de matériel fongique mélanisé. Contrairement à ce qui avait été observé lors de l'étude des animaux vivants, certaines de ces déjections indiquent nettement un régime mycophage et non coprophage (Figs. 139 et 140), avec une forte lyse des parois hyalines, les parois mélanisées demeurant intactes. Le développement bactérien est toujours intense (Fig. 141).

2.3.3. Cadavres et mues

Il faut remarquer qu'un grand nombre de cadavres et de mues se trouvent inclus dans les déjections de la macrofaune (chapitre 2.3.2.1., Fig. 115). Le Tableau 3 donne la liste des cadavres et fragments (ailes, pattes d'arthropodes) rencontrés à l'état libre lors du tri sous la loupe binoculaire. Les cadavres d'Oribates sont largement dominants. On remarquera la présence de deux cadavres de Phthiracaridae (Oribates), indiquant que des représentants de cette famille, bien que non observés à l'état vivant, ont colonisé ce niveau.

A la surface des cadavres d'Oribates, on trouve toujours un réseau d'hyphes mélanisées (Fig. 142), comme dans la couche précédente (PONGE 1984a). L'aile de Diptère présente également cet envahissement de surface (Fig. 143). On ne voit cependant pas de processus de chitinolyse. L'intérieur est envahi par des bactéries (Fig. 144), où peuvent ensuite se développer des Protozoaires, par exemple ici un petit Thécamœbien, *Corythion dubium* (Fig. 145).

3. Conclusions

L'étude de la couche L₂ montre que le processus de décomposition par les champignons se poursuit, notamment sous l'influence de *Verticicladium trifulidum*, champignon spécifique des aiguilles de pin. Un stade nouveau peut cependant être défini, correspondant à un développement d'algues (Cyanophycées) et de bactéries à l'intérieur même des aiguilles. Ces microorganismes se développent également à l'extérieur, entre les nombreux replis de l'épiderme dûs au collapsage des aiguilles. Ce développement se fait essentiellement aux dépens des précédents occupants (champignons) et poursuit le processus de décomposition. La lyse des parois lignifiées est cependant essentiellement le fait de champignons (*Verticicladium trifulidum* pour les aiguilles, un Basidiomycète du groupe *Odontia* pour le bois).

Le passage à un stade bactérien et algal dès cette couche pourtant très superficielle est essentiellement lié à l'activité des Enchytréides et de représentants de la macrofauna (comprenant certainement des Lombrics), dont les morsures très nombreuses et parfois même les pénétrations dans le cas des Enchytréides, permettent la rupture de l'ensemble cuticule + épiderme + hypoderme, qui faisait de l'aiguille un système clos, et amènent des germes viables au sein même des tissus dans lesquels ceux-ci peuvent se développer (mésophylle essentiellement).

On peut se demander quel est le devenir de la matière végétale lorsqu'elle se trouve directement intégrée à des déjections animales. Cette étude montre que, pour tous les groupes animaux considérés, on observe un développement de microorganismes (bactéries, algues) dans les déjections. Les Oribates présentent, à cause du degré de compaction du matériel rejeté et des conditions anaérobies qui en résultent probablement, une évolution particulière des parois mélanisées de champignons Dématiés, qu'il serait intéressant de suivre en microscopie électronique. On peut signaler que le développement bactérien semble moins intense dans les déjections de la macrofaune que dans les autres groupes, en particulier la densité d'algues et de bactéries et le degré de décomposition du matériel végétal ne semblent pas fondamentalement différents de ce que l'on observe à l'intérieur des aiguilles. Ceci est peut-être lié au fait que des fragments très grossiers sont ingérés par la macrofaune, qui gardent un aspect inchangé (bien qu'à première vue la fragmentation soit manifeste, ce qui a induit en erreur beaucoup de spécialistes de la faune du sol). Les Enchytréides, en fragmentant plus les tissus végétaux, avec une bonne aération de leurs déjections (ce qui n'est pas le cas des Oribates), favoriseraient donc mieux le développement bactérien. La quantité de matière végétale ayant transité par leur tube digestif est cependant encore très faible au niveau considéré.

A propos du développement d'algues Cyanophycées à l'intérieur des aiguilles de pin, il convient de signaler qu'il s'agit peut-être d'un phénomène lié aux conditions particulières de la station. En effet, il s'agit d'un sol hydromorphe (pseudo-gley) où une certaine humidité est maintenue même en été (présence de *Molinia coerulea*). Ceci expliquerait également l'abondance estivale des Enchytréides et la présence (quoiqu'en faible nombre) de Copépodes. Une étude mériterait d'être faite sur le métabolisme de ces algues car il faut se rendre compte qu'à l'intérieur même des aiguilles elles ne trouvent pas des conditions d'éclairement favorables à la photosynthèse. Examinées sans coloration, dans l'eau, ces colonies s'avèrent d'ailleurs parfaitement incolores. Leur métabolisme est donc probablement hétérotrophe et il est possible qu'elle interviennent alors directement dans les processus de décomposition, au même titre que les bactéries et les champignons.

Le type de méthode utilisé ici permet certes de visualiser l'ensemble des interactions entre la microflore, la faune, le matériel d'origine végétale et les éléments minéraux (ce dernier élément étant pour l'instant d'une importance secondaire). Mais il faut bien se rendre compte des limites étroites de validité des observations et déductions présentées ici, limites exposées dès la présentation de ce travail (PONGE 1984a): le volume étudié est très petit, non représentatif d'une station, l'étude n'a pas été répétée à différents moments de l'année, le niveau d'observation est mal adapté à la fois à la macrofaune (trop peu d'individus vivants susceptibles d'être présents dans le prélèvement) et à la microfaune (comptage direct impossible). Moyennant ces réserves, la somme d'informations récoltée est très grande, surtout en regard du faible coût et du peu de difficultés des observations, et elle permet d'effectuer, dans certains domaines, des avancées certaines, par exemple en ce qui concerne l'impact de certains champignons sur les tissus internes (*Verticicladium trifidum*), peu ou mal connu. On retiendra en outre la vision synthétique du sol, que recherche l'écologiste, impossible dans une étude qui porterait sur un plus grand volume, en raison de l'hétérogénéité croissante qui en résulterait.

4. Remerciements

Plusieurs chercheurs ont fourni, grâce à leurs compétences respectives, une aide précieuse au cours de ce travail. Il convient donc de remercier particulièrement Mrs. M. MORELET et J. GARBAYE, Laboratoire de Pathologie Forestière, INRA-CNRF Nancy-Champenoux, Mme M.F. ROQUEBERT et Mr. P. BOURRELLY, Laboratoire de Cryptogamie, Muséum National d'Histoire Naturelle de Paris, Mr. F. GOURBIERE, Laboratoire d'Ecologie végétale, Université de Lyon I, Mrs. J. BOIDIN et G. GAY, Laboratoire de Mycologie, Université de Lyon I, Mr. P. BELLEMERE, Laboratoire de Sciences Naturelles, ENS Saint-Cloud, Mrs. P. ARPIN et J.M. POURVIN, Mme M.M. COUTEAUX, Laboratoire d'Ecologie Générale, Muséum National d'Histoire Naturelle de Paris, Mr. L. MATILE, Laboratoire d'Entomologie, Muséum National d'Histoire Naturelle de Paris, Mr. F.C. PAGE, Institute of Terrestrial Ecology, Cambridge (G.-B.).

5. Résumé

Cet article traite d'une étude micromorphologique de la couche L₂ d'un moder hydromorphe dans une station de pin sylvestre (*Pinus sylvestris* L.). Les relations entre la faune du sol, la microflore (champignons, bactéries, algues) et la litière en décomposition ont été établies grâce à l'observation de l'ensemble du matériel présent dans un petit volume de sol. Comme résultat, il a été observé que la faune du sol (dans le cas présent les Enchytréides) joue un rôle dans la colonisation bactérienne des aiguilles de pin. La couche L₂ est un niveau où

l'intérieur des aiguilles est envahi par des algues du sol et des bactéries, avec un développement de Protozoaires. Des germes viables sont transportés sur le tégument des animaux du sol qui les insinuent directement dans les tissus internes. La décomposition des autres composants de la litière tels que le bois, l'écorce et les brindilles de pin, les folioles de fougère aigle et la mousse [*Pseudoscleropodium purum* (L.)] a été également étudiée. Les spectres alimentaires de différents groupes de la faune du sol ont été établis.

6. References

- ANDERSON, J.M., 1975. Succession, diversity and trophic relationships of some soil animals in decomposing leaf litter. *Journal of Animal Ecology* **44**, 475–495.
- ARPIN, P., G. KILBERTUS, 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*. GauthierVillars, Paris, 87–150.
- BABEL, D., 1971. Gliederung und Beschreibung des Humusprofils in mitteleuropäischen Wäldern. *Geoderma* **5**, 297–324.
- BEHAN-PELLETIER, V.M., & S.B. HILL, 1983. Feeding habits of Oribatei (Acari) from an acid peat bog, Glenamoy, Ireland. *Revue d'Ecologie et de 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.
- 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 interplant connections and providing pathways for assimilate and water transport. *Plant and Soil* **71**, 433–443.
- BUTCHER, J.A., 1968. The ecology of fungi infecting untreated sapwood of *Pinus radiata*. *Canadian Journal of Botany* **46**, 1577–1589.
- DOMINIK, T., 1969. Key to ectotrophic mycorrhizae. *Folia Forestalia Polonica Serie A* **15**, 309–321.
- FASSI, B., & E. DE VECCHI, 1962. Ricerche sulle micorrize ectotrofiche del pino strobo in vivaio. I. Descrizione di alcune forme piu diffuse in Piemonte. *Allionia* **8**, 133–152.
- FOSTER, R.C., 1981. Mycelial strands of *Pinus radiata* D. DON: ultrastructure and histochemistry. *The New*

- Phytologist **88**, 705–712.
- & G.C. MARKS, 1966. The fine structure of the mycorrhizae of *Pinus radiata* D. DON. Australian Journal of Biological Sciences **19**, 1027–1038.
- — 1967. Observations on the mycorrhizae of forest trees. II. The rhizosphere of *Pinus radiata* D. DON. Australian Journal of Biological Sciences **20**, 915–926.
- FRANKLAND, J.C., 1966. Succession of fungi on decaying petioles of *Pteridium aquilinum*. Journal of Ecology **54**, 41–63.
- 1969. Fungal decomposition of bracken petioles. Journal of Ecology **57**, 25–36.
- 1974. Importance of phase-contact microscopy for estimation of total fungal biomass by the agar-film technique. Soil Biology and Biochemistry **6**, 409–410.
- 1975. Estimation of live fungal biomass. Soil Biology and Biochemistry **7**, 339–340.
- GADGIL, R.L., & P.D. GADGIL, 1975. Suppression of litter decomposition by mycorrhizal root of *Pinus radiata*. New Zealand Journal of Forest Science **5**, 33–41.
- GILMORE, S.K., & E.M. RAFFENSPERGER, 1970. Foods ingested by *Tomocerus* spp. (Collembola, Entomobryidae), in relation to habitat. Pedobiologia **10**, 135–140.
- GOURBIERE, F., 1981. Vie et décomposition des aiguilles de sapin (*Abies alba* MILL.). Etude des microflores fongiques associées. Thèse de Doctorat d'Etat, Université de Lyon I, 140 pp.
- GREMMEN, J., 1960. A contribution to the mycoflora of pine forests in the Netherlands. Nova Hedwigia **1**, 251–288 + planches 50–57.
- GUITTET, J., 1967. Composition et évolution de la litière de pins sylvestres en peuplements ouverts sur pelouse xérophile. Oecologia Plantarum **2**, 43–62.
- HÅGVAR, S., & B.R. KJØNDAL, 1981. Succession, diversity and feeding habits of microarthropods in decomposing birch leaves. Pedobiologia **22**, 285–408.
- HANDLEY, W.R.C., 1954. Mull and mor formation in relation to forest soils. Forestry Commission Bulletin No. **23**, London, 115 pp.

- HARTENSTEIN, R., 1962a. Soil Oribatei. I. Feeding specificity among forest soil Oribatei (Acarina). *Annals of the Entomological Society of America* **55**, 202–206.
- 1962b. Soil Oribatei. V. Investigations on *Platynothrus peltifer* (Acarina: Camisiidae). *Annals of the Entomological Society of America* **55**, 709–713.
- HAYES, A.J., 1965. Studies on the distribution of some Phthiracarid mites (Acari: Oribatidae) in a coniferous forest soil. *Pedobiologia* **5**, 252–261.
- HEALEY, I.N., & A. RUSSEL-SMITH, 1971. Abundance and feeding preferences of fly larvae in two woodland soils. In: *Organismes du sol et production primaire. Proceedings of the IVth Colloquium pedobiologiae, Dijon (France), 14/IX–19/IX 1970*. INRA, Paris, 177–191.
- HINTIKKA, V., 1970. Studies on white-rot humus formed by higher fungi in forest soils. *Communicationes Instituti Forestalis Fenniae* **69**, 1–68.
- HOFSTEN, A. VON, 1969. The ultrastructure of mycorrhiza. I. Ectotrophic and ectendotrophic mycorrhiza of *Pinus silvestris*. *Svensk Botanisk Tidskrift* **63**, 455–464 + planches 1–10.
- HUGHES, S.J., 1951. Studies on micro-fungi. IX. *Calcarisporium*, *Verticicladium*, and *Hansfordia* (gen. nov.). *Mycological Papers No. 43*, Kew, 25 pp.
- KÄÄRIK, A., & E. RENNERFELT, 1957. Investigations on the fungal flora of spruce and pine stumps. *Meddelanden från statens Skogsforskningsinstitut* **47**, 1–88.
- KENDRICK, W.B., & A. BURGES, 1962. Biological aspects of the decay of *Pinus silvestris* leaf litter. *Nova Hedwigia* **4**, 131–344 + planches 65–78.
- KILBERTUS, G., 1968a. Décomposition d'une mousse: *Pseudoscleropodium purum* (HEDW.) FLEISCH. dans la nature. *Bulletin de l'Ecole Nationale Supérieure d'Agronomie de Nancy* **10**, 20–32.
- 1968 b. Vitesse de décomposition de *Pseudoscleropodium purum* (HEDW.) FLEISCH. dans la nature. *Revue d'Ecologie et de Biologie du Sol* **5**, 237–244.
- 1972. Influence d'un tapis de mousses sur la mycorrhization de *Pinus silvestris*. *Oecologia Plantamm* **7**, 79–84.

- F. MANGENOT & O. REISINGER, 1970. Décomposition des végétaux. II. Etude aux microscopes électroniques de *Pseudoscleropodium purum* (HEDW.) FLEISCH. Bulletin de l'École Nationale Supérieure d'Agronomie de Nancy **12**, 61–67.
- & G. VANNIER, 1979. Microbial analysis and weight estimation of feces produced by four sympatric Collembola species in forest litter. *Revue d'Ecologie et de Biologie du Sol* **16**, 169–180.
- KNIGHT, C.B., & R.A. ANGEL, 1967. A preliminary study of the dietary requirements of *Tomocerus* (Collembola). *The American Midland Naturalist* **77**, 510–517.
- KONONOVA, M.M., 1961. Soil organic matter, its nature, its role in soil formation and in soil fertility. Pergamon Press, New York, 450 pp.
- KUHLMAN, E.G., 1969. Mucorales isolated from pine root bark and wood. *Canadian Journal of Botany* **47**, 1719–1723.
- 1970. Decomposition of loblolly pine bark by soil- and root-inhabiting fungi. *Canadian Journal of Botany* **48**, 1787–1793.
- LAPEYRIE, F., 1983. Recherches préliminaires sur le rôle des ectomycorhizes dans l'implantation d'*Eucalyptus delegatensis* en France: conditions d'inoculation des plants, comportement des partenaires en présence de calcaire. Thèse de Docteur-Ingénieur, Université de Lyon I.
- LATTER, P.M., 1977. Decomposition of moorland litter, in relation to *Marasmius androsaceus* and soil fauna. *Pedobiologia* **17**, 418–427.
- LEHMANN, P.F., & H.J. HUDSON, 1977. The fungal succession on normal and urea-treated pine needles. *Transactions of the British Mycological Society* **68**, 221–228.
- LINDBERG, G., 1955. Über die Physiologie ligninabbauender Bodenhymenomyzeten. Studien an Schwedischen *Marasmius*-Arten. *Symbolae Botanicae Upsalienses* **8**.
- LITTLEWOOD, C.F., 1969. A surface sterilisation technique used in feeding algae to Oribatei. In: G.O. EVANS (ed.), *Proceedings of the 2nd International Congress of Acarology, Sutton Bonington 1967*. Hungarian Academy of Sciences, Budapest, 53–56.
- MACDONALD, J.A., 1959. The heather rhizomorph fungus, *Marasmius androsaceus* FRIES. *Proceedings of the*

- Royal Society of Edinburgh Series B **43**, 230–241 + 1 planche.
- MACDOUGAL, D.T., & J. DUFRENOY, 1944. Mycorrhizal symbiosis in *Aplectrum*, *Corallorhiza* and *Pinus*. *Plant Physiology* **19**, 440–465.
- MACMILLAN, J.H., 1975. Interspecific and seasonal analysis of the gut contents of three Collembola (Family Onychiuridae). *Revue d'Ecologie et de Biologie du Sol* **12**, 449–457.
- & I.N. HEALEY, 1971. A quantitative technique for the analysis of the gut contents of Collembola. *Revue d'Ecologie et de Biologie du Sol* **8**, 295–300.
- MANGENOT, F., 1952. Recherches méthodiques sur les champignons de certains bois en décomposition. *Revue Générale de Botanique* **59**, 381–399, 439–471, 477–519, 544–555.
- MARKS, G.C., & R.C. FOSTER, 1967. Succession of mycorrhizal associations on individual roots of radiata pine. *Australian Forestry* **31**, 193–201.
- MEREDITH, D.S., 1959. The infection of pine stumps by *Fomes annosus* and other fungi. *Annals of Botany* **23**, 455–476.
- 1960. Further observations on fungi inhabiting pine stumps. *Annals of Botany* **24**, 63–78.
- MIKOLA, P., 1965. Studies on the ectendotrophic mycorrhiza of pine. *Acta Forestalia Fennica* **79**, 1–55.
- MITCHELL, C.P., & C.S. MILLAR, 1978. Mycofloral successions on corsican pine needles colonized on the tree by three different fungi. *Transactions of the British Mycological Society* **71**, 303–317.
- C.S. MILLAR & D.W. MINTER, 1978. Studies on decomposition of Scots pine needles. *Transactions of the British Mycological Society* **71**, 343–348.
- NOBLES, M.K., 1965. Identification of wood-inhabiting Hymenomycetes. *Canadian Journal of Botany* **43**, 1097–1139.
- OLAH, G.M., O. REISINGER & G. KILBERTUS, 1978. Biodégradation et humification, atlas ultrastructural. Les Presses de l'Université Laval, Québec et Librairie Vuibert, Paris, 331 pp.
- PANDE, Y.D., & P. BERTHET, 1973. Studies on the food and feeding habits of soil Oribatei in a black pine plantation. *Oecologia (Berlin)* **12**, 413–426.

- PONGE, J.F., 1984a. Etude écologique d'un humus forestier par l'observation d'un petit volume, premiers résultats. I. La couche L₁ d'un moder sous pin sylvestre. *Revue d'Ecologie et de Biologie du Sol* **21**, 161–187.
- 1985. Utilisation de la micro morphologie pour l'étude des relations trophiques dans le sol: la couche L d'un moder hydromorphe sous *Pinus sylvestris* (Forêt d'Orléans, France) (à paraître).
- REISINGER, O., 1972. Contribution à l'étude ultrastructurale de l'appareil sporifère chez quelques Hyphomycètes à paroi mélanisée. Genèse, modification et décomposition. Thèse de Doctorat d'Etat, Université de Nancy I, 269 pp. + 19 planches.
- 1978. Etude ultrastructurale préliminaire des relations trophiques complexes entre la microfaune et la microflore. Modèle champignon-acarien. 103^e Congrès national des sociétés savantes, Nancy 1978, fascicule 3, 287–298.
- SKINNER, M.F., & G.D. BOWEN, 1974. The uptake and translocation of phosphate by mycelia, strands of pine mycorrhizas. *Soil Biology and Biochemistry* **6**, 53–56.
- SOMA, K., & T. SAITÔ, 1979. Ecological studies of soil organisms with references to the decomposition of pine needles. I. Soil macrofaunal and mycofloral surveys in coastal pine plantations. *Revue d'Ecologie et de Biologie du Sol* **16**, 337–354.
- TOUTAIN, F., 1981. Les humus forestiers, structures et modes de fonctionnement. *Revue Forestière Française* **33**, 449–477.
- TOWNSEND, B.B., 1954. Morphology and development of fungal rhizomorphs. *Transactions of the British Mycological Society* **37**, 222–233.

Adresse de l'auteur: Laboratoire d'Ecologie Générale, ER 204-CNRS, 4, avenue du Petit-Château, F-91800 Brunoy (France).

7. Appendix: Légendes des figures (1-145)

7.1. Abréviations et explications générales

a. = algue; ap. = apex; ar. = aréole; a.a. = anse d'anastomose; a.g. = amas grossier; b. = bactérie ; b.b. = boule brune ; c. = cystide; cr. = cristal; c.a. = colonie d'algues; c.b. = colonie bactérienne; c.g. = cellule de garde; c.n. = couche noire; ec. = écaille; f.e. = fragment d'épiderme; f.g. = fragment d'hyphe; f.m. = feuille de mousse; g.p. = grain de pollen; g.q. = grain de quartz; h.h. = hyphe hyaline; h.m. = hyphe mélanisée; k.P. = kyste de Protozoaire; ps. = pseudo-parenchyme; p.b. = ponctuation brunâtre; p.e. = poil épidermique; p.i. = paroi incrustée; r.d.h.h. = réseau dense d'hyphe hyalines; s. = soie; sp. = spore; s.b. = sphérule brun; th. = thèque; tr. = trachéide; t.m. = travée du mésophylle.

longueur du trait = 50 μm .

BMSL = montage dans le bleu de méthyle-Soudan III-lactophénol.

CPL = montage dans le chloral-lactophénol.

LN = observation en lumière naturelle.

CP = observation au contraste de phase.

Note

Les agrandissements indiqués en légende se rapportent aux illustrations d'origine données par l'auteur et non aux reproductions contenues dans cette publication. Un trait d'une longueur de 50 μm est indispensable pour les illustrations.

7.2. Aiguilles attaquées par *Verticicladium trifidum* (Figs. 1–4)

Fig. 1. Epiderme, hypoderme, mésophylle, endoderme, tissu de transfusion, fibres péri-vasculaires. BMSL, LN ($\times 120$).

Fig. 2. Tissu de transfusion. BMSL, CP ($\times 240$).

Fig. 3. Métaxylème. BMSL, LN ($\times 240$).

Fig. 4. Tissu de transfusion. BMSL, CP ($\times 240$).

7.3. Aiguilles attaquées par *Marasmius androsaceus* (Figs. 5–8)

Fig. 5. Rhizomorphe. CLP, CP ($\times 160$).

Fig. 6. Mésophylle, fibres péri-vasculaires, protoxylème, métaxylème au niveau du départ d'un rhizomorphe. BMSL, CP ($\times 120$).

Fig. 7. Extérieur d'une aiguille, dans un repli. BMSL, CP ($\times 240$).

Fig. 8. Idem. BMSL, LN ($\times 240$).

7.4. Aiguilles attaquées par un champignon formant des excroissances blanchâtres (**Figs. 9–13**)

Fig. 9. Tissu de transfusion. BMSL, LN ($\times 240$).

Fig. 10. Mésophylle. BMSL, LN ($\times 240$).

Fig. 11. Extérieur d'une aiguille, réseau fibreux dense. BMSL, LN ($\times 240$).

Fig. 12. Extérieur d'une aiguille, réseau d'hyphes mélanisées vides avec bactéries. BMSL, LN ($\times 240$).

Fig. 13. Idem avec algues. BMSL, LN ($\times 240$).

7.5. Aiguilles à développement bactérien (**Figs. 14 & 15**)

Fig. 14. Protoxylème. BMSL, LN ($\times 240$).

Fig. 15. Mésophylle. BMSL, LN ($\times 240$).

7.6. Aiguilles à développement bactérien et algal (**Figs. 16–20**)

Fig. 16. Epiderme. BMSL, LN ($\times 240$).

Fig. 17. Tissu de transfusion. BMSL, CP ($\times 240$).

Fig. 18. Colonie algale à l'intérieur d'une aiguille. BMSL, CP ($\times 240$).

Fig. 19. Idem. BMSL, LN ($\times 240$).

Fig. 20. Kystes de Protozoaires à l'intérieur d'une aiguille. BMSL, LN ($\times 240$).

7.7. Aiguilles avec pénétrations d'Enchytréides (**Figs. 21–31**)

Fig. 21. Mucus le long d'une galerie, avec algues et bactéries. BMSL, LN ($\times 240$).

Fig. 22. Idem, avec bactéries. BMSL, LN ($\times 240$).

Fig. 23. Grain de pollen de pin dans une galerie. BMSL, CP ($\times 240$).

Fig. 24. Thèque de Thécamœbien dans une galerie. BMSL, CP ($\times 240$).

Fig. 25. Contenu d'une déjection. BMSL, CP ($\times 240$).

Fig. 26. Colonies bactériennes dans une déjection. BMSL, LN ($\times 400$).

Fig. 27. Idem. BMSL, LN ($\times 240$).

Fig. 28. Kystes de Protozoaires à l'intérieur d'une aiguille. BMSL, LN ($\times 240$).

Fig. 29. Mésophylle, algues et bactéries. BMSL, LN ($\times 240$).

Fig. 30. Idem, sphérules bruns. BMSL, CP ($\times 240$).

Fig. 31. Métaxylème, sphérules bruns. BMSL, LN ($\times 240$).

7.8. Emballage fongique des aiguilles (Figs. 32–35)

Fig. 32. Emballage, vue d'ensemble. CLP, CP ($\times 160$).

Fig. 33. Mycélium secondaire de Basidiomycète. CLP, CP ($\times 240$).

Fig. 34. Hyphes à parois mélanisées et hyphes hyalines à parois incrustées de Basidiomycète. CLP, CP ($\times 240$).

Fig. 35. Déjection de la mésofaune dans l'emballage, contenu. CLP, CP ($\times 240$).

7.9. Brindilles de pin (Figs. 36–38)

Fig. 36. Trachéides du métaxylème, hyphes fongiques vides et bactéries. BMSL, CP ($\times 240$).

Fig. 37. Idem, parois en voie de lyse. BMSL, CP ($\times 240$).

Fig. 38. Déjection de la mésofaune, contenu. BMSL, LN ($\times 240$).

7.10. Euphylls de pin (Figs. 39 & 40)

Fig. 39. Epiderme. CLP, LN ($\times 240$).

Fig. 40. Réseau d'hyphes mélanisées. CLP, LN ($\times 120$).

7.11. Inflorescences mâles de pin (Figs. 41–42)

Fig. 41. Grains de quartz, bactéries. BMSL, LN ($\times 240$).

Fig. 42. Grains de quartz avec punctuations brunâtres. BMSL, LN ($\times 240$).

7.12. Jeune branche de pin (Figs. 43–51)

Fig. 43. Conidiophore de *Haplographium delicatum*. BMSL, CP ($\times 240$).

Fig. 44. Ecorce, cellules à parois en voie de lyse. BMSL, LN ($\times 120$).

Fig. 45. Colonies bactériennes dans l'écorce. BMSL, CP ($\times 240$).

Fig. 46. Mycélium secondaire de Basidiomycète avec cystides. CLP, CP ($\times 240$).

Fig. 47. Idem, avec spores en chaînes. CLP, CP ($\times 240$).

Fig. 48. Trachéides aréolés en voie de lyse. CLP, CP ($\times 240$).

Fig. 49. Hyphes vides du mycélium de *Haplographium delicatum*. BMSL, LN ($\times 240$).

Fig. 50. Hyphes intactes, apex en croissance. BMSL, LN ($\times 120$).

Fig. 51. Résine, avec cristaux. CLP, LN ($\times 240$).

7.13. Mycorhizes (Figs. 52 & 53)

Fig. 52. Mycélium extra-mycorhizien à parois lisses, près du manteau. CLP, CP ($\times 240$).

Fig. 53. Idem, plus loin, hyphes à parois incrustées, apex en croissance à paroi lisse. BMSL, LN ($\times 240$).

7.14. Mousse – *Pseudoscleropodium purum* (Figs. 54–57)

Fig. 54. Parenchyme de la tige, avec algues et bactéries. BMSL, LN ($\times 240$).

Fig. 55. Limbe foliaire, parois intactes. CLP, CP ($\times 240$).

Fig. 56. Idem, bord coupé, développement bactérien. CLP, CP (× 240).

Fig. 57. Emballage, deux mycéliums secondaires de Basidiomycètes. CLP, CP (× 240).

7.15. Fougère aigle – *Pteridium aquilinum* (Figs. 58–70)

Fig. 58. Poil épidermique articulé. CLP, CP (× 240).

Fig. 59. Hyphes hyalines dans les cellules épidermiques. CLP, CP (× 240).

Fig. 60. Hyphes hyalines dans les cellules de garde d'un stomate. CLP, CP (× 240).

Fig. 61. Emballage, hyphes mélanisées et mycélium secondaire de Basidiomycète. CLP, CP (× 340).

Fig. 62. Thyriothèce de Microthyriacée à la surface du limbe. CLP, CP (× 240).

Fig. 63. Découpage du limbe par la mésofaune. CLP, CP (× 240).

Fig. 64. Colonie bactérienne et hyphes fongiques dans les cellules épidermiques. CLP, CP (× 240).

Fig. 65. Locules fongiques vides, mycélium de l'emballage. CLP, CP (× 60).

Fig. 66. Rachis, parenchyme avec hyphes mycéliennes. BMSL, LN (× 240).

Fig. 67. Idem, avec bacilles. BMSL, CP (× 240).

Fig. 68. Idem, avec coques. BMSL, LN (× 240).

Fig. 69. Trachéide scalariforme, avec hyphe fongique. BMSL, CP (× 240).

Fig. 70. Idem, dans déjection d'Enchytréide. Hyphe fongique mélanisée avec bactéries. BMSL, LN (× 240).

Fig. 71. Tube digestif en zig-zag. CLP, CP (× 120).

Fig. 72. Vue d'ensemble du contenu intestinal en zig-zag. CLP, LN (× 120).

7.16. Enchytréides (Figs. 71–97)

Fig. 73. Résine, avec cristaux. CLP, CP (× 60).

Fig. 74. Hyphes hyalines et bactéries en voie de lyse. CLP, CP (× 240).

Fig. 75. Hyphes hyalines de Basidiomycète, en voie de lyse. CLP, CP (× 240).

Fig. 76. Hyphes hyalines à parois non lysées. CLP, CP (× 240).

Fig. 77. Hyphes hyalines lysées, hyphe mélanisée à paroi presque intacte. CLP, CP (× 240).

Fig. 78. Hyphe mélanisée avec nombreuses perforations. CLP, CP (× 240).

Fig. 79. Hyphes mélanisées en voie de lyse. CLP, CP (× 240).

Fig. 80. Spores de *Sphaeropsis sapinea* transportées sur le tégument. CLP, CP (× 240).

Fig. 81. Spores de *Sphaeropsis sapinea* après ingestion. CLP, CP (× 240).

Fig. 82. Idem, divers degrés de dissociation de la paroi. CLP, CP (× 240).

Fig. 83. Algues unicellulaires intactes dans l'intestin. CLP, CP (× 240).

Fig. 84. Algues filamenteuses à paroi intacte dans l'intestin. CLP, CP (× 240).

Fig. 85. Algues unicellulaires, attaque par la microflore intestinale. CLP, CP (× 240).

Fig. 86. Algue filamenteuse, cellules dissociées à paroi intacte. CLP, CP (× 240).

Fig. 87. Trachéide réticulé, fragments de cellules végétales dissociées. CLP, CP (× 240).

Fig. 88. Trachéide du métaxylème en voie de lyse. CLP, CP (× 240).

Fig. 89. Fragment de résine, avec cristaux. CLP, CP (× 240).

Fig. 90. Déjection de micro-arthropode dans l'intestin. CLP, CP (× 240).

Fig. 91. Thèque de *Trinema* sp. (Thécamœbien) en voie de dissociation. CLP, CP (× 240).

Fig. 92. Cadavre ou mue de micro-arthropode en voie de lyse, spores fongiques. CLP, CP (× 240).

Fig. 93. Contenu composite, grains de quartz, vue d'ensemble. CLP, CP (× 120).

Fig. 94. Matériel fongique, bactéries, fragment de grain de pollen de pin. CLP, CP (× 240).

Fig. 95. Grain de pollen de *Molinia coerulea*, exine déchirée, hyphes hyalines et bactéries en voie de lyse. CLP, CP (× 240).

Fig. 96. Microflore intestinale. CLP, CP ($\times 240$).

Fig. 97. Idem, autre bactérie. CLP, CP ($\times 240$).

7.17. Oribates (**Figs. 98–100**)

Fig. 98. Matériel dématié transformé, microflore intestinale. CLP, CP ($\times 240$).

Fig. 99. Matériel fongique ou végétal très transformé, bactéries. CLP, CP ($\times 240$).

Fig. 100. Fragments d'hyphes du Basidiomycète de l'emballage, perte des incrustations et lyse des parois. CLP, CP ($\times 240$).

7.18. Collemboles (**Figs. 101 & 102**)

Fig. 101. Matériel fongique dématié lysé, bactéries. CLP, CP ($\times 240$).

Fig. 102. Spores mélanisées compactées et très transformées. CLP, CP ($\times 240$).

7.19. Larves de Diptères (**Figs. 103–108**)

Fig. 103. Sciaridae, microflore intestinale. CLP, CP ($\times 240$).

Fig. 104. Sciaridae, hyphes hyalines et mélanisées à parois intactes. CLP, CP ($\times 240$).

Fig. 105. Sciaridae, mycélium de l'emballage, parois intactes. CLP, CP ($\times 240$).

Fig. 106. Cecidomyidae, transport de bactéries sur le tégument. CLP, CP ($\times 240$).

Fig. 107. Cecidomyidae, archéthalle de Chlorophycée transporté sur le tégument. CLP, CP ($\times 240$).

Fig. 108. Matériel fongique très transformé, hyphe mélanisée à paroi encore intacte. CLP, CP ($\times 240$).

7.20. Nématodes (**Figs. 109 & 110**)

Fig. 109. *Anapletus* sp., microflore intestinale, débris fongiques mélanisés. CLP, CP ($\times 240$).

Fig. 110. *Tylolaimophorus* sp., microflore intestinale. CLP, CP ($\times 240$).

7.21. Thécamœbiens (**Fig. 111**)

Fig. 111. *Nebela collaris*, sur foliole de fougère aigle. CLP, CP (× 240).

7.22. Déjections de la macrofaune (Figs. 112–122)

Fig. 112. Epiderme d'aiguille de pin, face externe, avec réseau d'hyphes mélanisées. CLP, LN (× 240).

Fig. 113. Hypoderme d'aiguille de pin, face interne. CLP, LN (× 240).

Fig. 114. Métaxylème de pin. CLP, CP (× 240).

Fig. 115. Mue ou cadavre d'Acarien, grain de pollen de pin. CLP, CL (× 240).

Fig. 116. Cellule de garde de stomate de pin. CLP, CP (× 240).

Fig. 117. Colonies bactériennes. BMSL, LN (× 240).

Fig. 118. Colonie d'algues. BMSL, LN (× 240).

Fig. 119. Feuille de mousse entière, parois intactes. CLP, CP (× 240).

Fig. 120. Fragment de feuille de mousse, parois en voie de lyse. CLP, CP (× 240).

Fig. 121. Idem, lyse plus poussée. CLP, CP (× 240).

Fig. 122. Grains de quartz. CLP, CP (× 240).

7.23. Déjections d'Enchytréides (Figs. 123–129)

Fig. 123. Amas de déjections au creux d'une aiguille de pin, vue d'ensemble. CLP, LN (× 24).

Fig. 124. Fragment d'hypoderme d'aiguille de pin, face interne. CLP, CP (× 240).

Fig. 125. Cellule de garde de stomate de pin. CLP, CP (× 240).

Fig. 126. Mycélium de l'emballage, trachéides aréolés en voie de lyse. CLP, CP (× 240).

Fig. 127. Colonies bactériennes. CLP, CP (× 240).

Fig. 128. Colonie de Cyanophycées, bactéries. BMSL, LN (× 240).

Fig. 129. Idem, autre espèce. BMSL, LN (× 240).

7.24. Déjections d'Oribates (**Figs. 130–138**)

Fig. 130. Déjections, vue d'ensemble. BMSL, LN ($\times 24$).

Fig. 131. Hyphes mélanisées à parois intactes, en courts fragments. CLP, CP ($\times 240$).

Fig. 132. Fragments hyalins (en voie de lyse) et mélanisés (intacts). CLP, CP ($\times 240$).

Fig. 133. Colonie bactérienne dans une micro-cavité, matériel fongique dématié. CLP, CP ($\times 240$).

Fig. 134. Colonie bactérienne à la périphérie, matériel fongique dématié, écailles de Collemboles. CLP, CP ($\times 240$).

Fig. 135. Développement d'algues unicellulaires à la surface d'une déjection. CLP, CP ($\times 240$).

Fig. 136. Passage d'hyphes à paroi mélanisée reconnaissable à des hyphes à paroi profondément transformée (rassemblement en amas grossiers). CLP, CP ($\times 240$).

Fig. 137. Hyphes mélanisées entièrement transformées. CLP, CP ($\times 240$).

Fig. 138. Fragments d'épiderme d'aiguille de pin, bactéries. BMSL, LN ($\times 240$).

7.25. Déjections de Collemboles (**Figs. 139–141**)

Fig. 139. Fragments d'hyphes mélanisées. CLP, CP ($\times 240$).

Fig. 140. Matériel fongique, bactéries. CLP, CP ($\times 240$).

Fig. 141. Développement bactérien, matériel fongique. CLP, CP ($\times 240$).

7.26. Cadavres et mues (**Figs. 142–145**)

Fig. 142. Cadavre d'*Adoristes ovatus*, développement d'un réseau d'hyphes mélanisées à la surface de la cuticule. CLP, CP ($\times 240$).

Fig. 143. Fragment d'aile de Diptère, hyphes mélanisées. CLP, CP ($\times 240$).

Fig. 144. Cadavre d'*Oppia*, développement bactérien à l'intérieur. CLP, CP ($\times 240$).

Fig. 145. *Corythion dubium* (Thécamœbien), à l'intérieur d'une patte d'arthropode. CLP, LN ($\times 240$).

Synopsis: *Original scientific paper*

PONGE, J.F., 1985. Etude écologique d'un humus forestier par l'observation d'un petit volume. II. La couche L₂ d'un moder sous pin sylvestre [Ecological study of a forest humus by observing a small volume. II. The L₂ layer from a moder humus under Scots pine].

This paper is the second of a series, the aim of these publications being to demonstrate the value of micromorphological investigations in soil ecological studies.

After micro stratification of a soil sample from a Scots pine stand (Forêt d' Orléans, Loiret, France), the L₂ layer has been studied with the following procedures: 1. Sorting the different elements under a magnifying-glass, 2. Counting soil animals, observing their digestive tract by clearing or after dissection, and by mounting their faeces, 3. Thin sectioning different types of vegetable materials, 4. Observing sections under a light microscope with an appropriate staining.

The principal results in the studied layer concern decomposition of pine needles, twigs and branches, ectotrophic mycorrhizas and their associated mycelium, decomposition of mosses (*Pseudoscleropodium purum*) and bracken leaves.

The development of fungal mycelium mainly occurs inside the needles and *Verticicladium trifidum* (the imperfect state of *Desmazierella acicola*) is the main cellulolytic agent. It also greatly contributes to the blackening of the needles. Other fungi have also been observed and described but their role is less significant (among them is *Marasmius androsaceus*). A new phase of decomposition is described with blue-green algae and bacteria, which replace fungal colonies after the needles were broken or nibbled by soil animals (especially lumbricid and enchytraeid worms).

Twigs are invaded by Hyphomycetes while branches have a peripheral zone with Hyphomycetes surrounding an internal zone with a ligninolytic Basidiomycete development. Moss leaves and stems appear to be resistant to decomposition since lysis of cell walls only starts in the macrofaunal faeces. By contrast, decomposition of bracken leaves is well advanced: the parenchym tissues have been completely removed by fauna leaving the vascular network, sometimes with the upper epidermis still present.

Trophic relations of different members of soil fauna are also discussed.

Key words: Litter decomposition, *Pinus sylvestris*, moder humus, soil fungi, soil bacteria, soil algae, Enchytraeidae, Oribatei, Collembola, Diptera larvae, Nematoda, Protozoa, animal faeces, trophic relationships.

Tableau 1. Tri à la loupe binoculaire: volumes des divers éléments

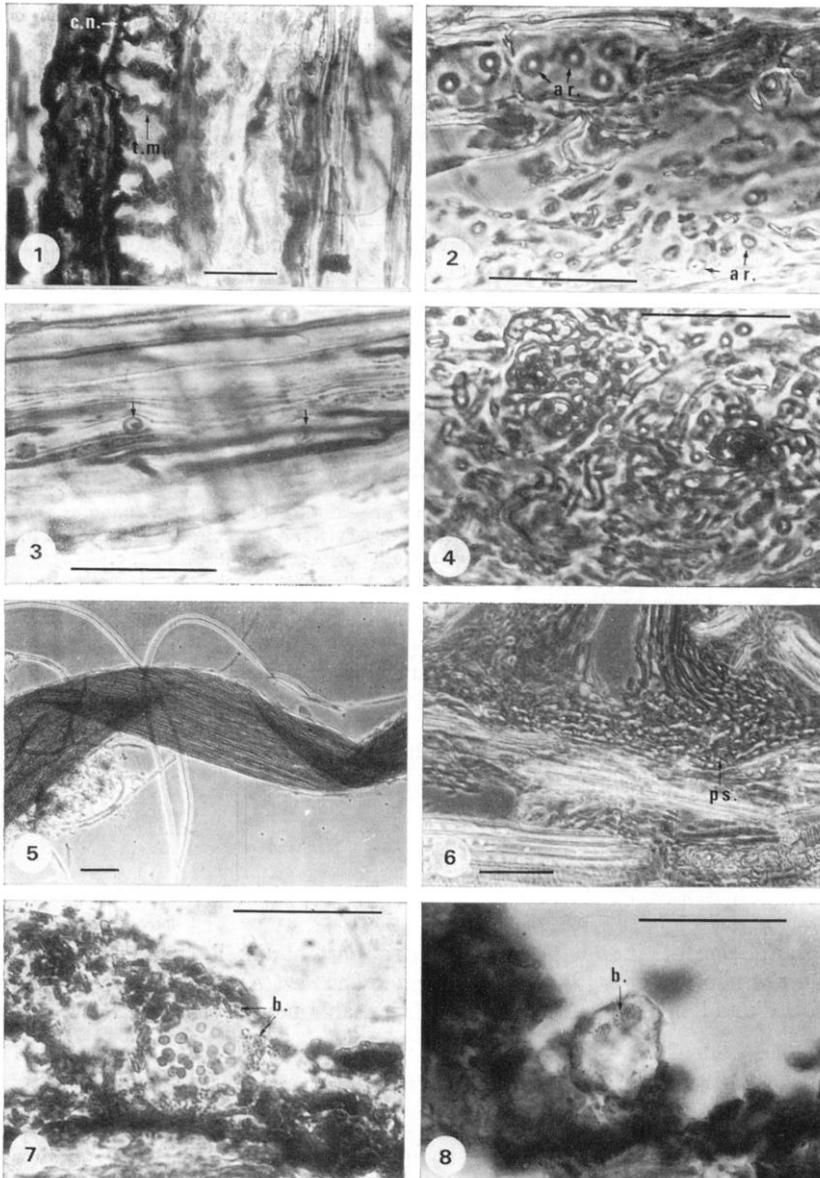
Eléments triés	Volume en microlitres
Bois pin	5 100 ± 100
Mousse	2 600 ± 100
Ecorce pin	1 700 ± 100
Aiguilles pin	1 700 ± 100
Déjections animales	220 ± 10
Brindilles pin	200 ± 10
Mycorhizes pin	70 ± 10
Feuilles fougère	80 ± 10
Inflorescences mâles pin	22 ± 2
Euphylls pin	12 ± 2
Faune vivante	0,8 < V < 3,4
Total	11 700 ± 100

Tableau 2. Faune: individus vivants, effectifs et volumes

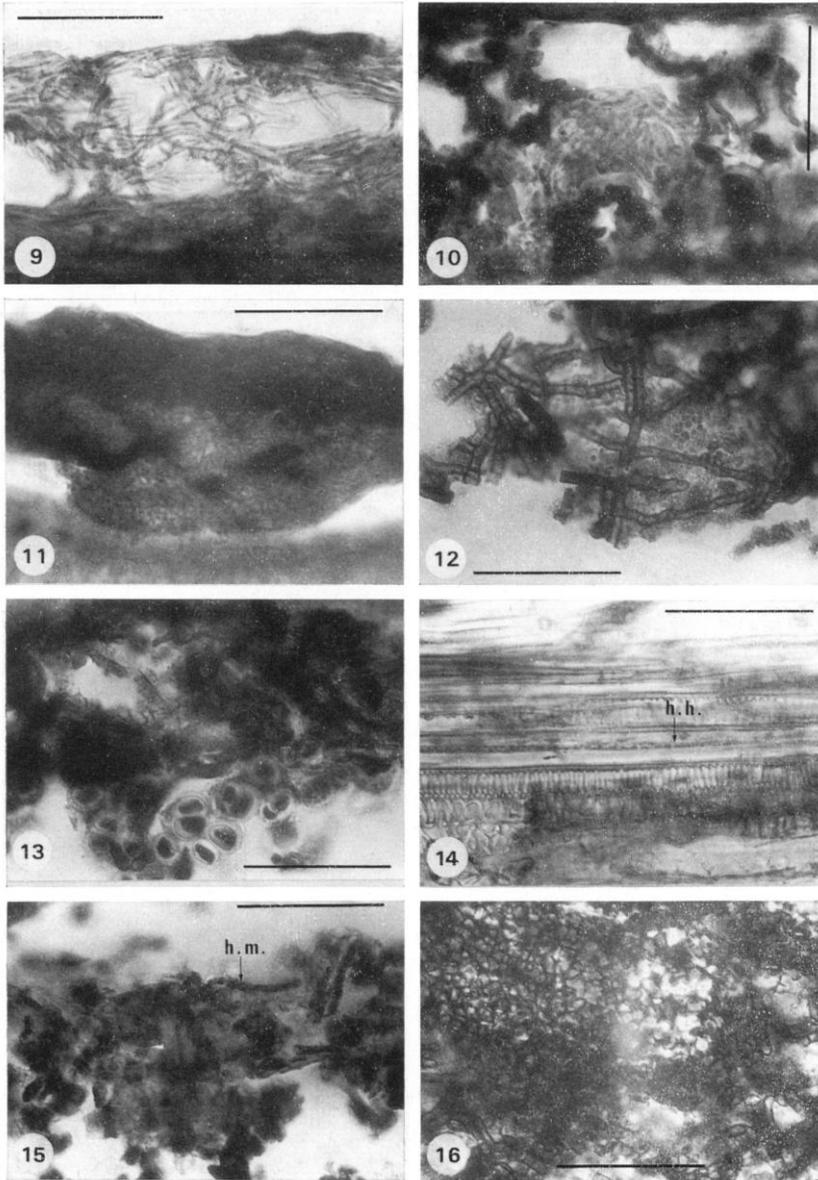
Groupes et espèces	Effectif	V _I (Microlitres)	V _{II} (Microlitres)
Nématodes	21	0,10.10 ⁻¹	0,03.10 ⁻¹
<i>Dorylaimus</i> sp.	8	0,60. 10 ⁻²	0,15 .10 ⁻²
<i>Anaplectus</i> sp.	6	0,16.10 ⁻²	0,04.10 ⁻²
<i>Tylolaimophorus</i> sp.	4	0,63.10 ⁻³	0,16.10 ⁻³
<i>Prionchulus</i> sp.	2	0,18.10 ⁻²	0,05.10 ⁻²
<i>Clarkus papillatus</i>	1	0,25.10 ⁻³	0,06.10 ⁻³
Enchytréides	39	2,6	0,7
Tardigrades	1	0,95.10 ⁻³	0,24.10 ⁻³
Paupopodes	1	0,27.10 ⁻³	0,07.10 ⁻³
Oribates	12	0,92.10 ⁻¹	0,23.10 ⁻¹
<i>Oppia</i> sp.	4	0,81.10 ⁻²	0,20.10 ⁻²
<i>Platynothrus peltifer</i>	3	0,60.10 ⁻¹	0,15.10 ⁻¹
<i>Nanhermannia nana</i>	2	0,29.10 ⁻²	0,07.10 ⁻²
<i>Adoristes ovatus</i>	1	0,16.10 ⁻¹	0,04.10 ⁻¹
<i>Suctobelba</i> sp.	1	0,97.10 ⁻³	0,24.10 ⁻³
<i>Belboidea</i> sp.	1	0,48.10 ⁻²	0,12.10 ⁻²
Acariens divers	5	0,42. 10 ⁻¹	0,11.10 ⁻¹
Gamasides indéterminés	2	0,34.10 ⁻¹	0,09.10 ⁻¹
Mésostigmates indéterminés	1	0,59.10 ⁻²	0,15.10 ⁻²
Tydéides indéterminés	1	0,47.10 ⁻³	0,12.10 ⁻³
Acaridiés indéterminés	1	0,17.10 ⁻²	0,04.10 ⁻²
Copépodes	1	0,95.10 ⁻³	0,24.10 ⁻³
Collemboles	12	0,18.10 ⁻¹	0,04.10 ⁻¹
<i>Folsomia manolachei</i>	7	0,10.10 ⁻¹	0,03.10 ⁻¹
<i>Isotomiella minor</i>	1	0,17.10 ⁻²	0,04.10 ⁻²
<i>Allacma fusca</i>	1	0,20.10 ⁻²	0,05.10 ⁻²
<i>Lepidocyrtus lanuginosus</i>	1	0,10.10 ⁻²	0,03.10 ⁻²
<i>Parisotoma notabilis</i>	1	0,11.10 ⁻²	0,03.10 ⁻²
<i>Proisotoma minima</i>	1	0,20.10 ⁻²	0,05.10 ⁻²
Larves Diptères	12	0,33	0,08
Sciaridae	8	0,33	0,08
Cecidomyidae	3	0,22.10 ⁻²	0,06.10 ⁻²
Chironomidae	1	0,61.10 ⁻²	0,15.10 ⁻²
Nymphes Diptères	2	0,25	0,06
Sciaridae	2	0,25	0,06

Tableau 3. Effectifs des cadavres et fragments de cadavres

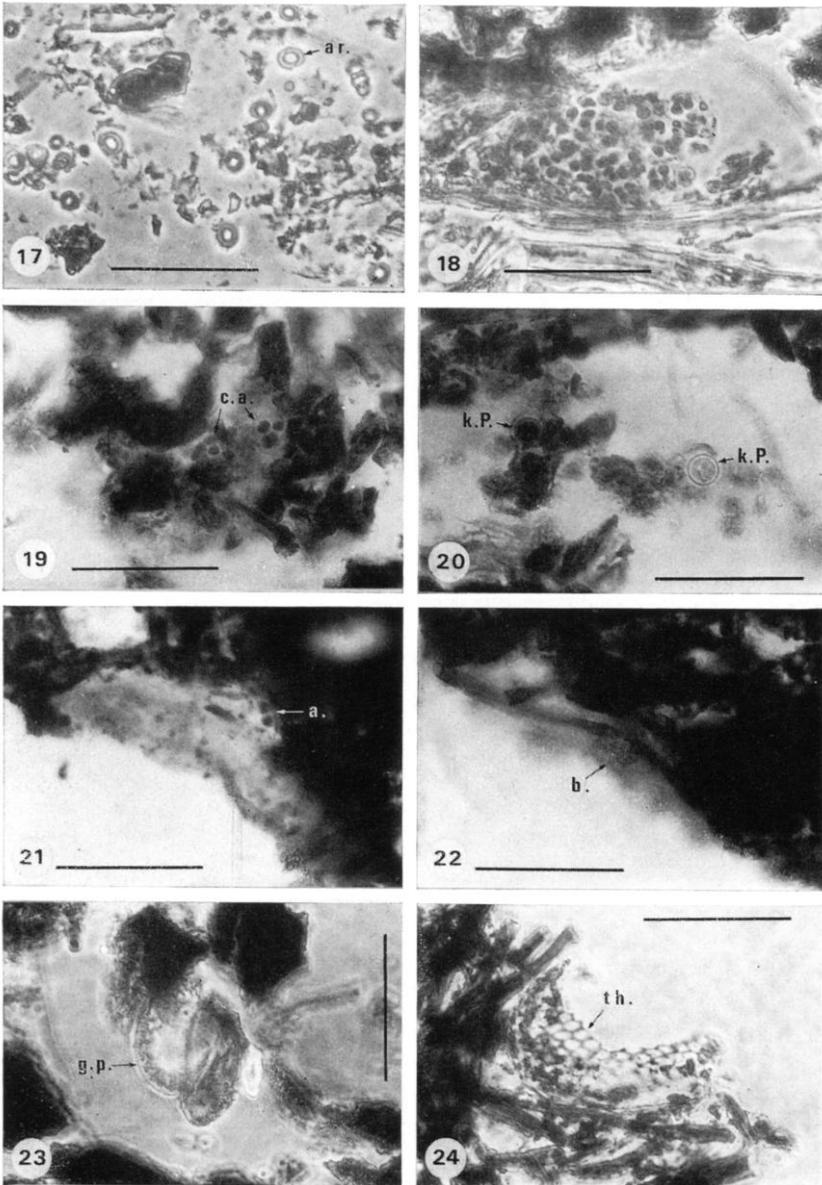
Fragments de pattes d'arthropodes	2
Mésostigmates indéterminés	2
Oribates indéterminés	2
Phthiracarides indéterminés	2
<i>Adoristes ovatus</i>	2
<i>Oppia</i> sp.	1
<i>Oribatula tibialis</i>	1
<i>Platynothrus peltifer</i>	1
<i>Nanhermannia nana</i>	1
Aile de Diptère	1



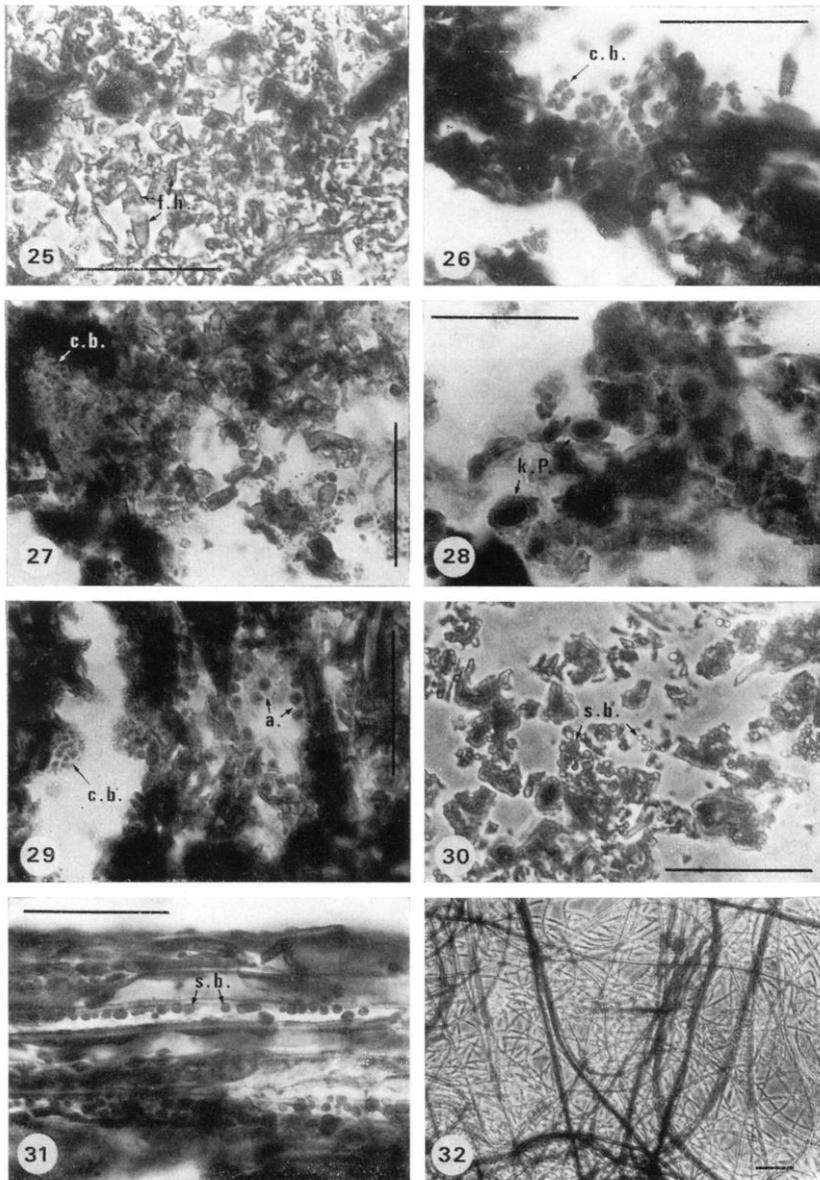
Figs. 1-8



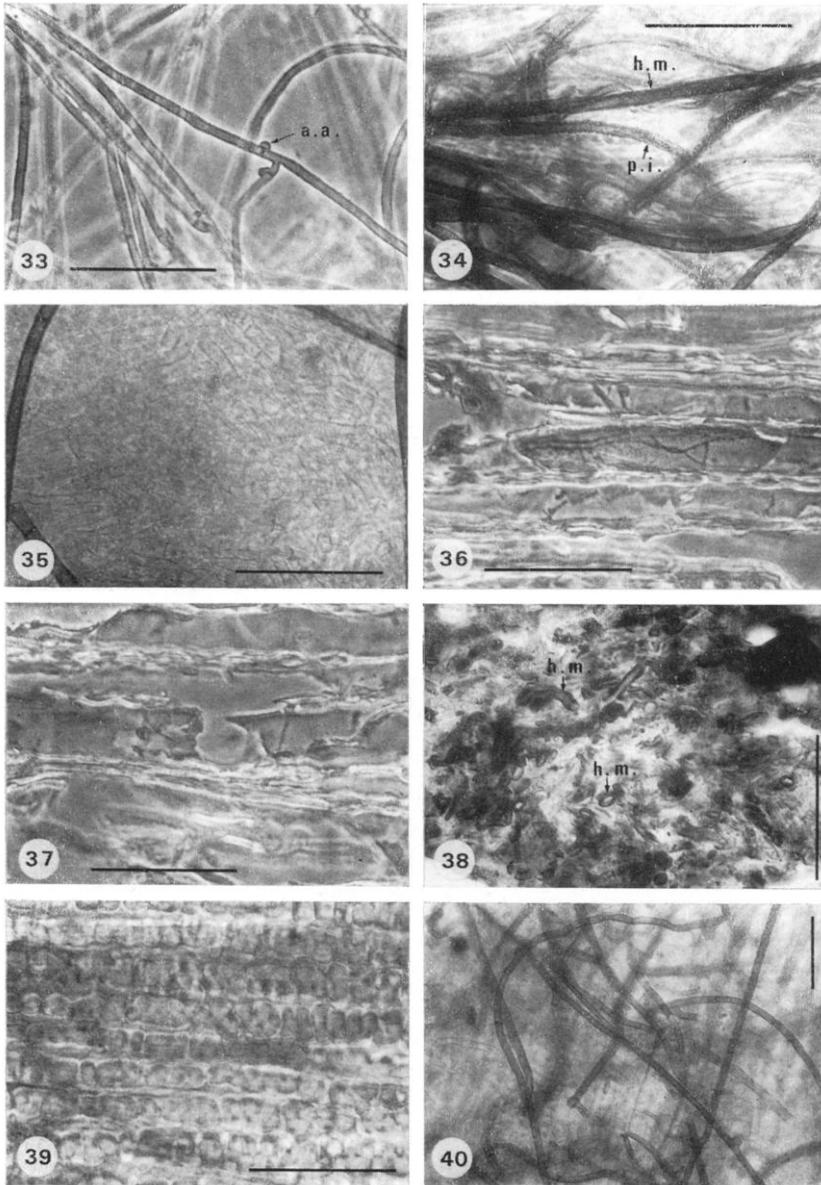
Figs. 9-16



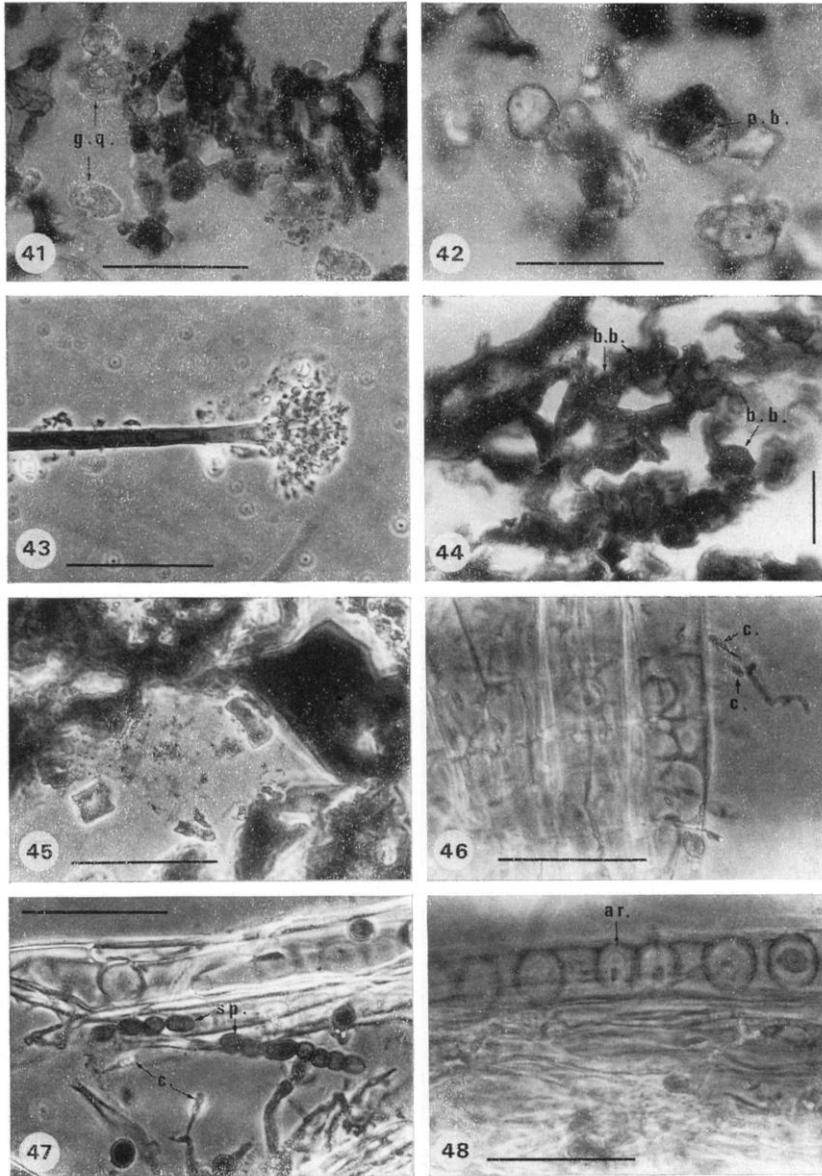
Figs. 17-24



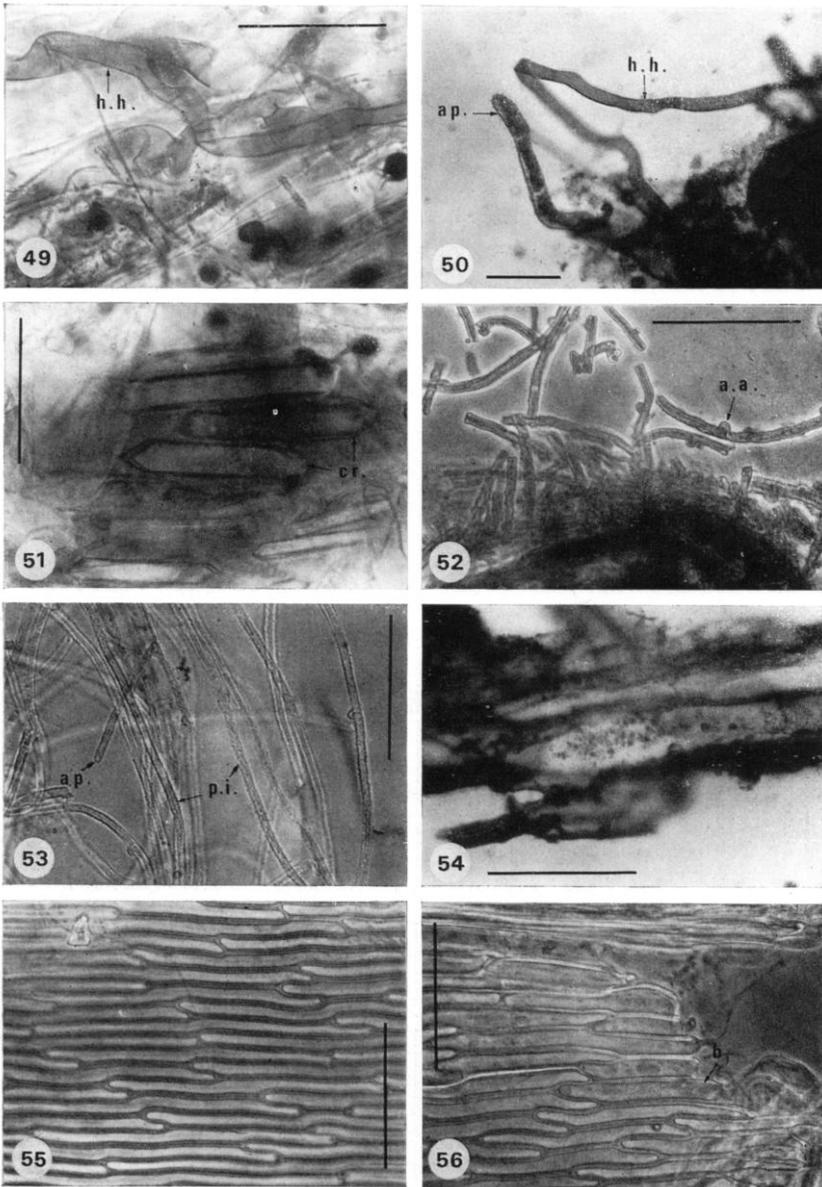
Figs. 25-32



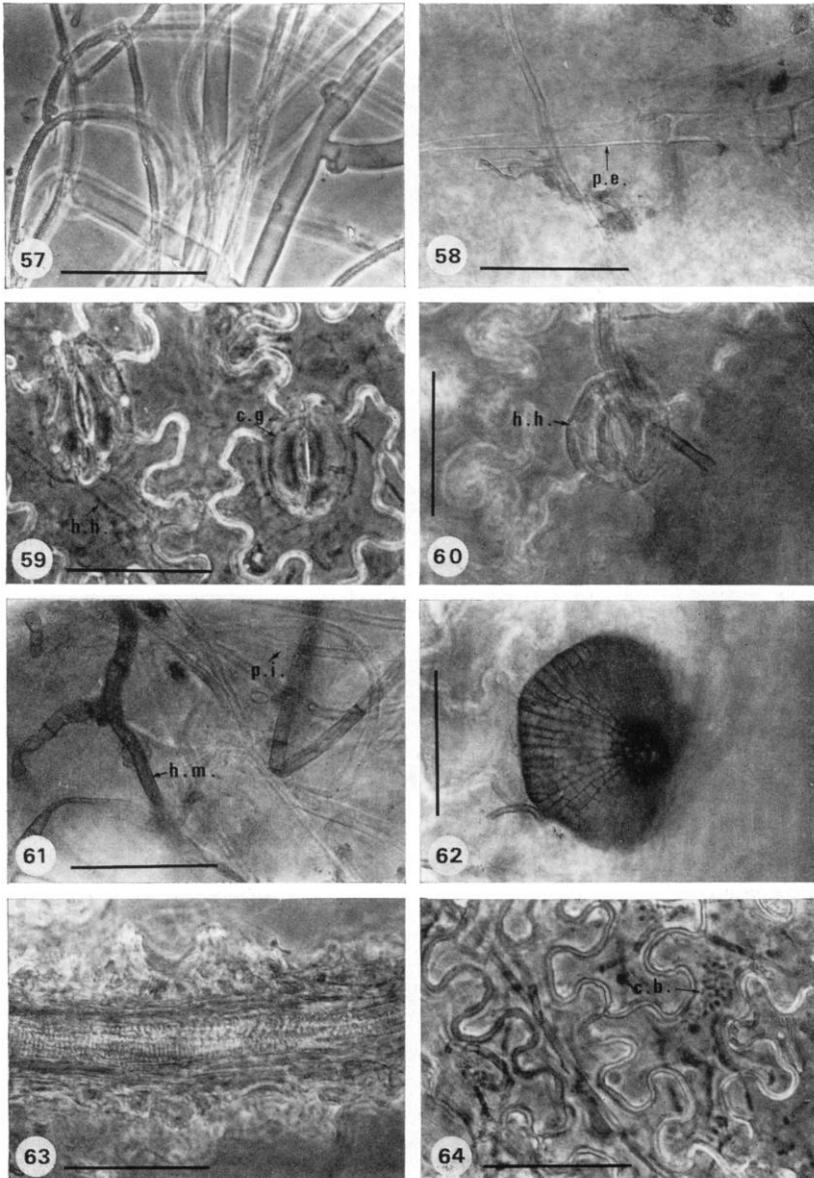
Figs. 33-40



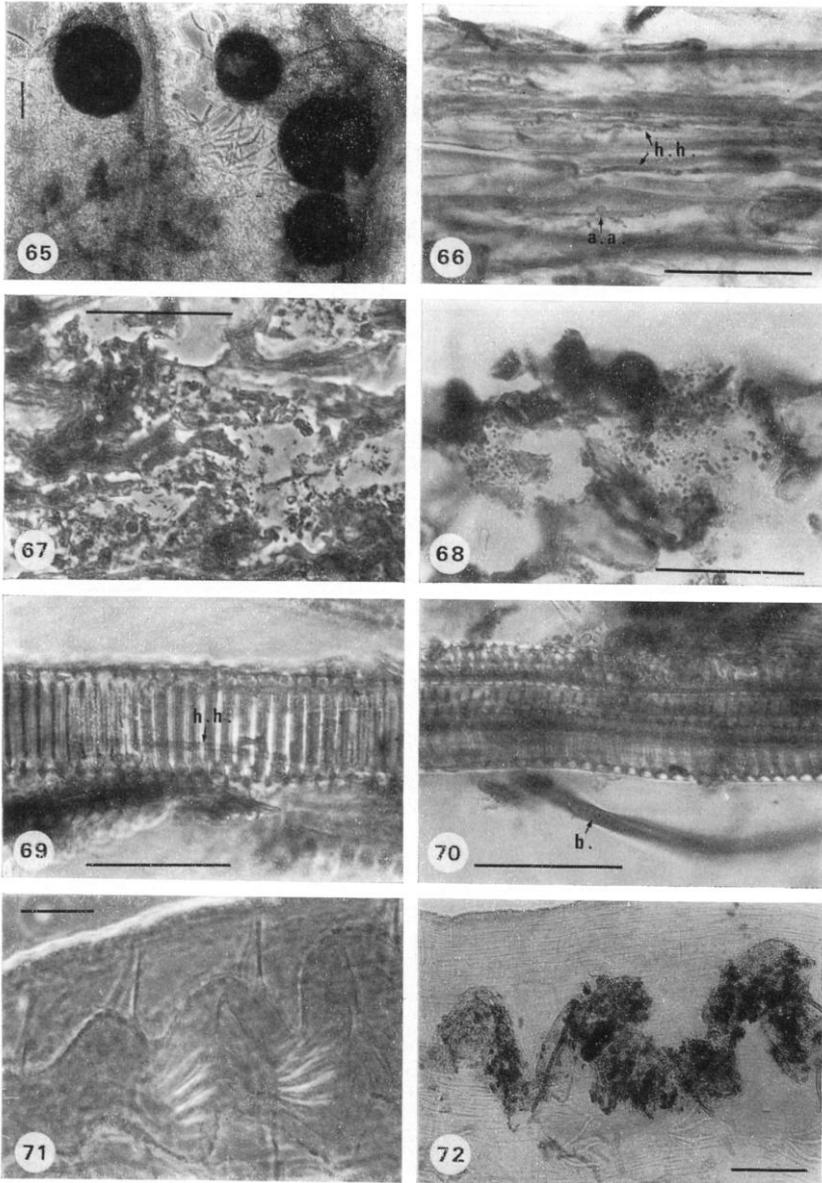
Figs. 41-48



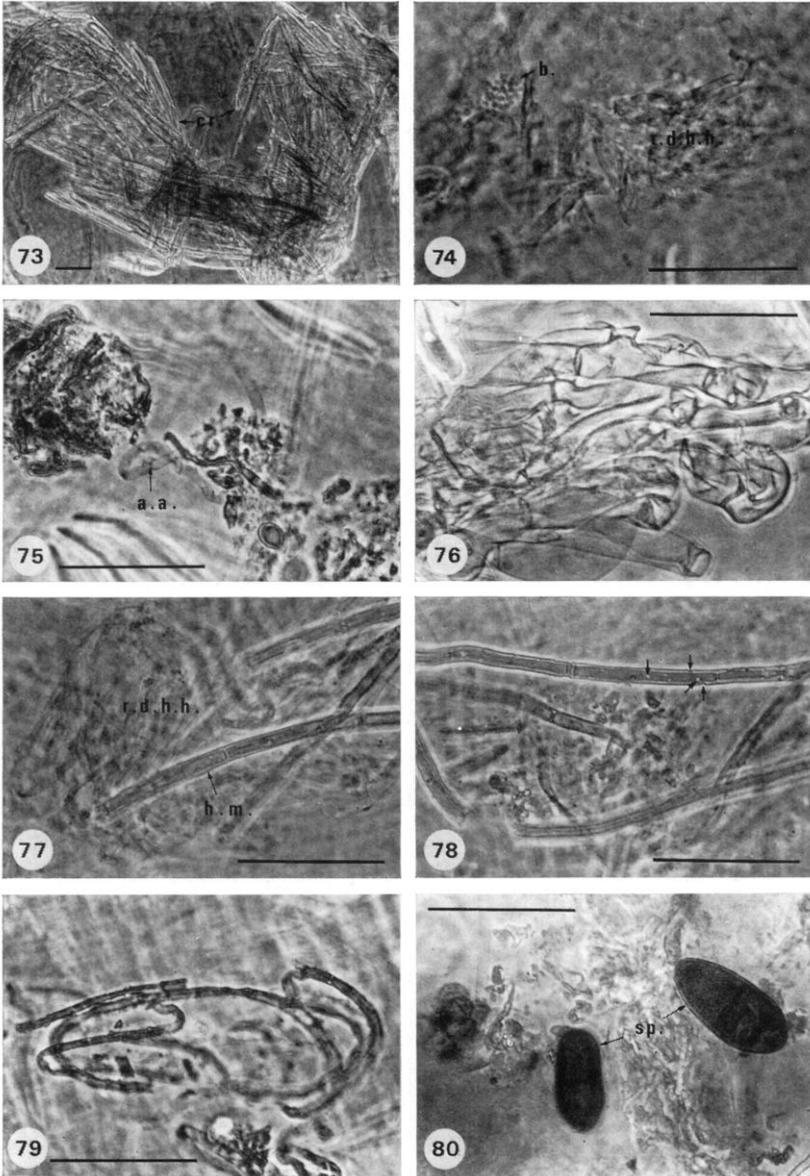
Figs. 49–56



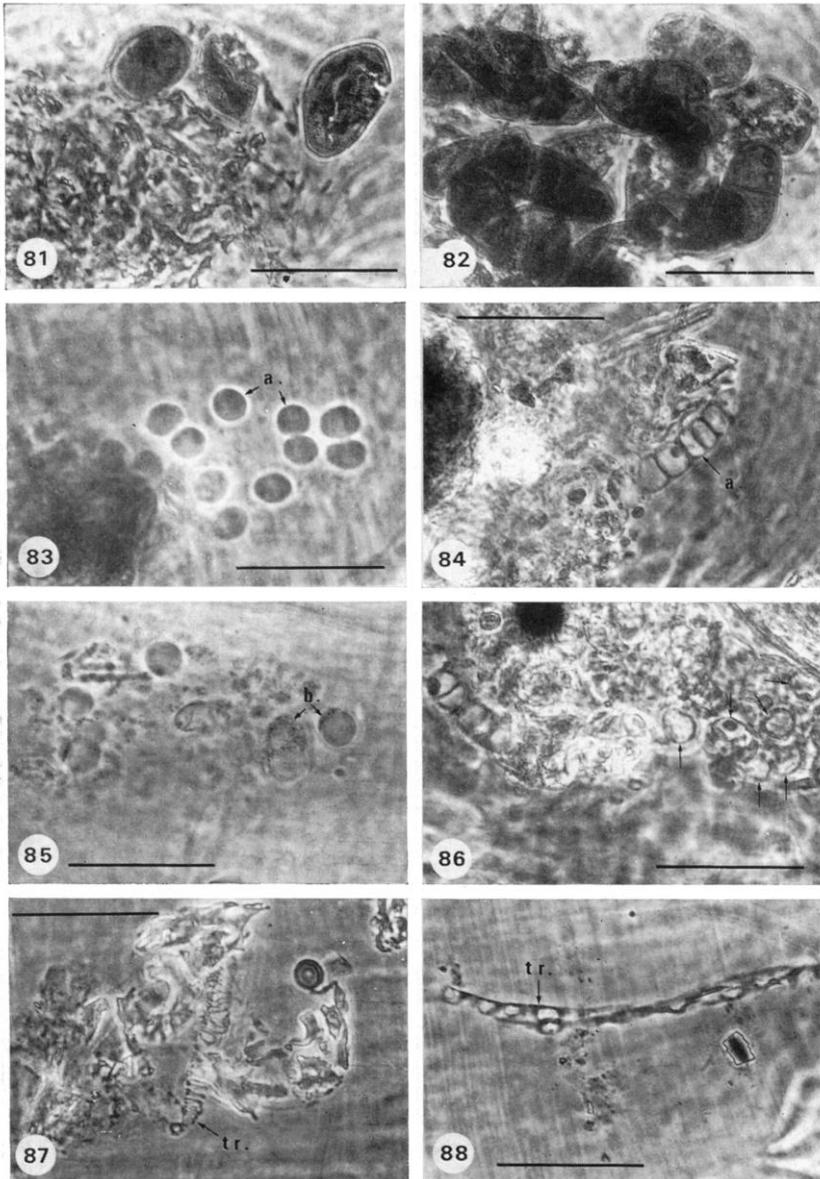
Figs. 57-64



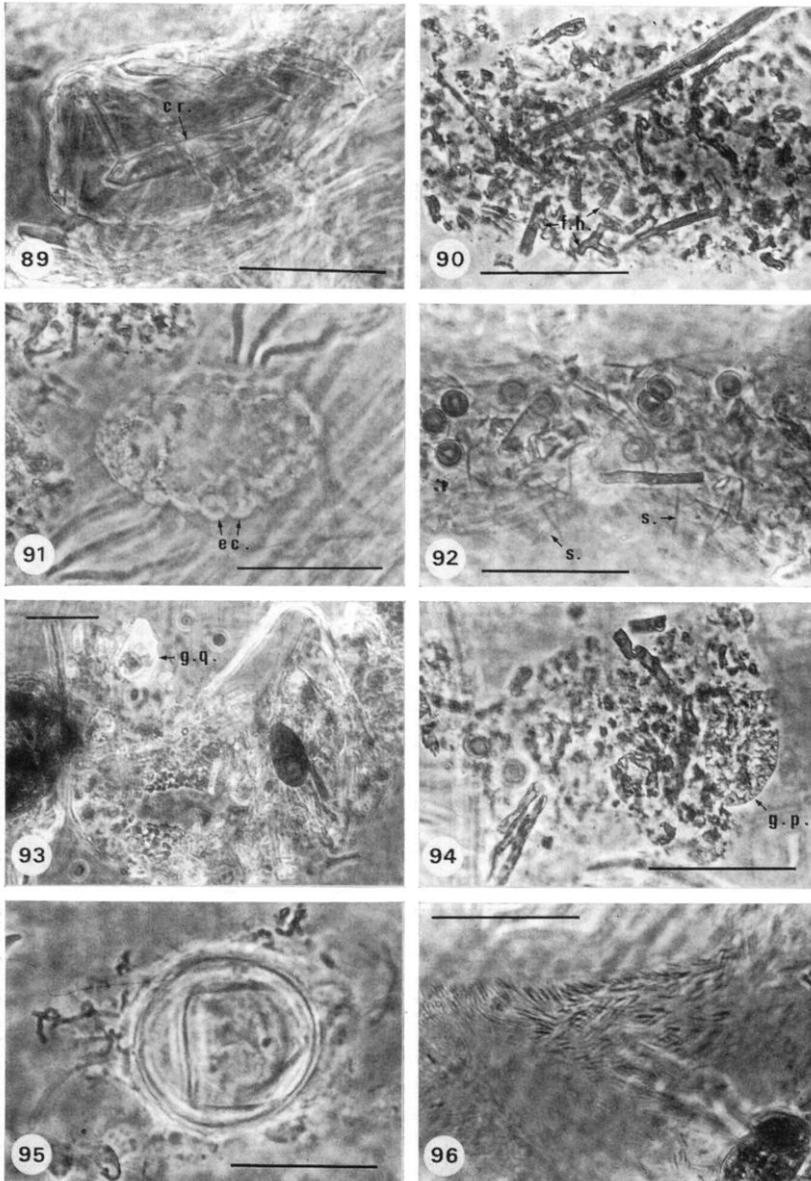
Figs. 65-72



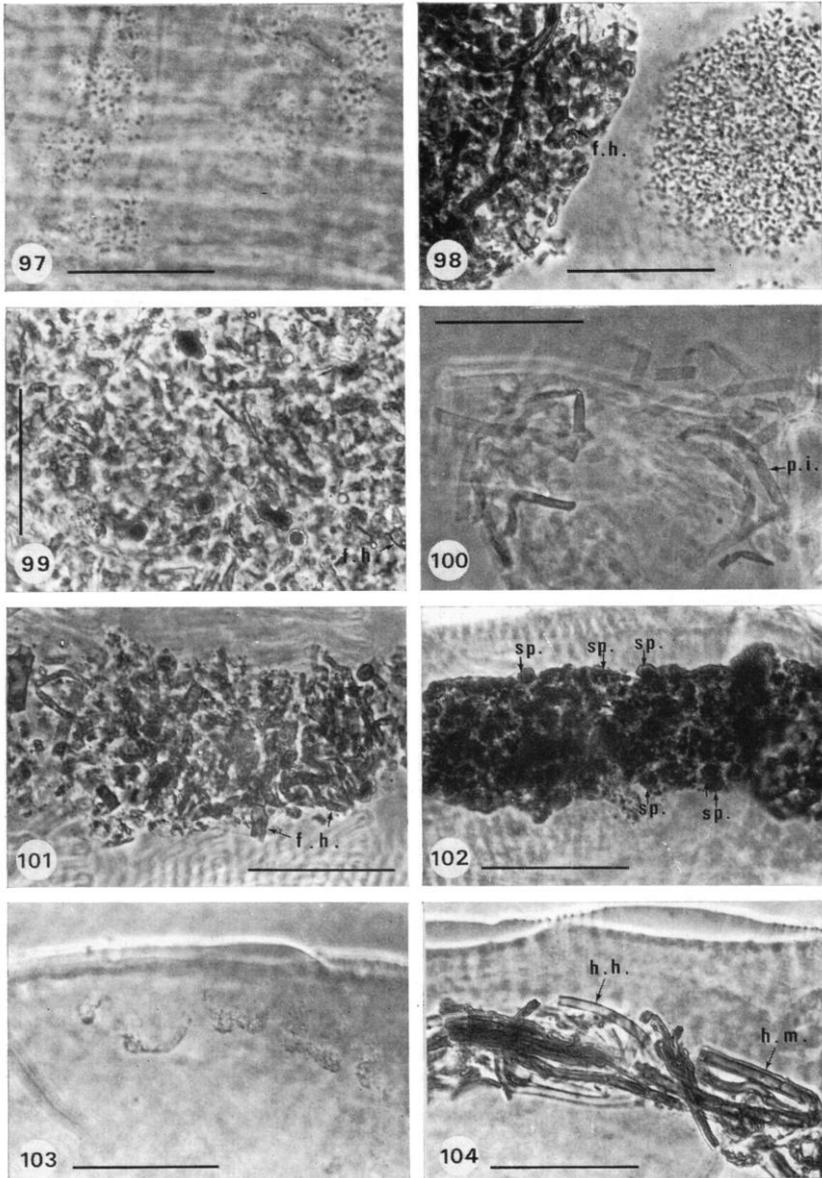
Figs. 73–80



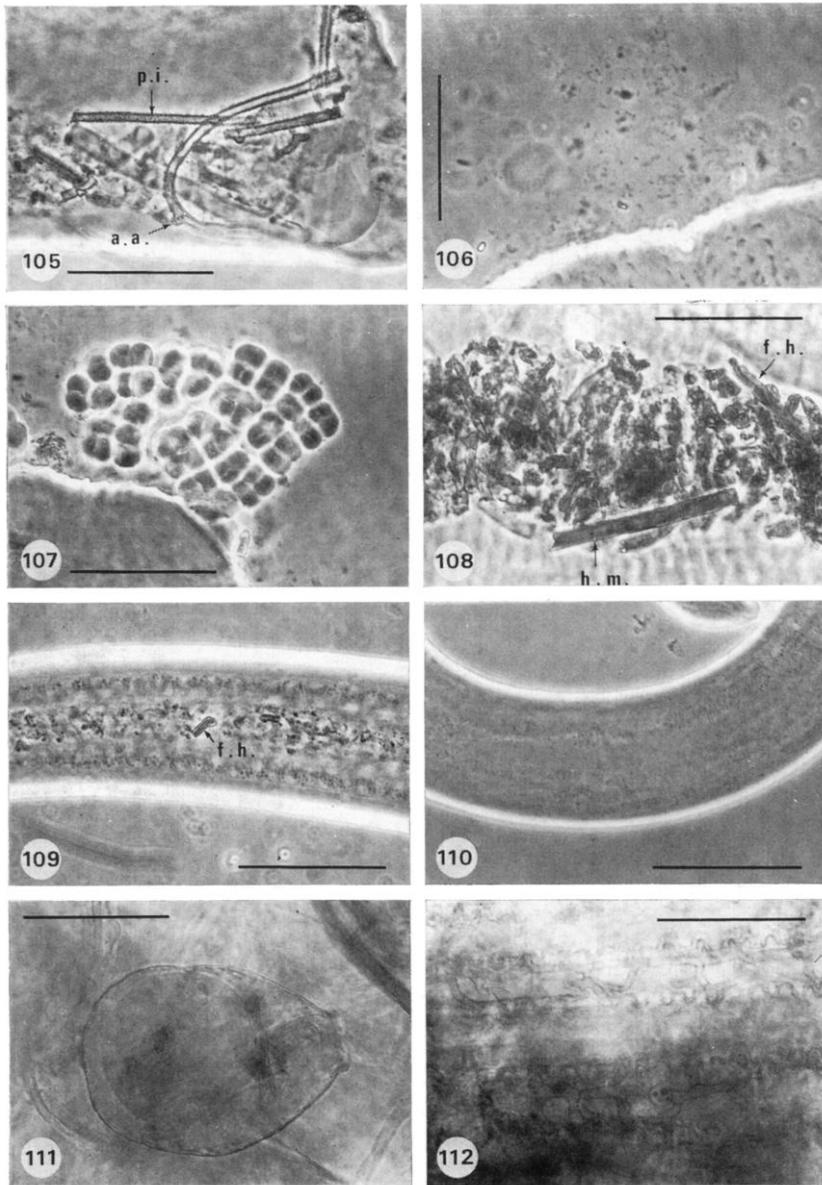
Figs. 81-88



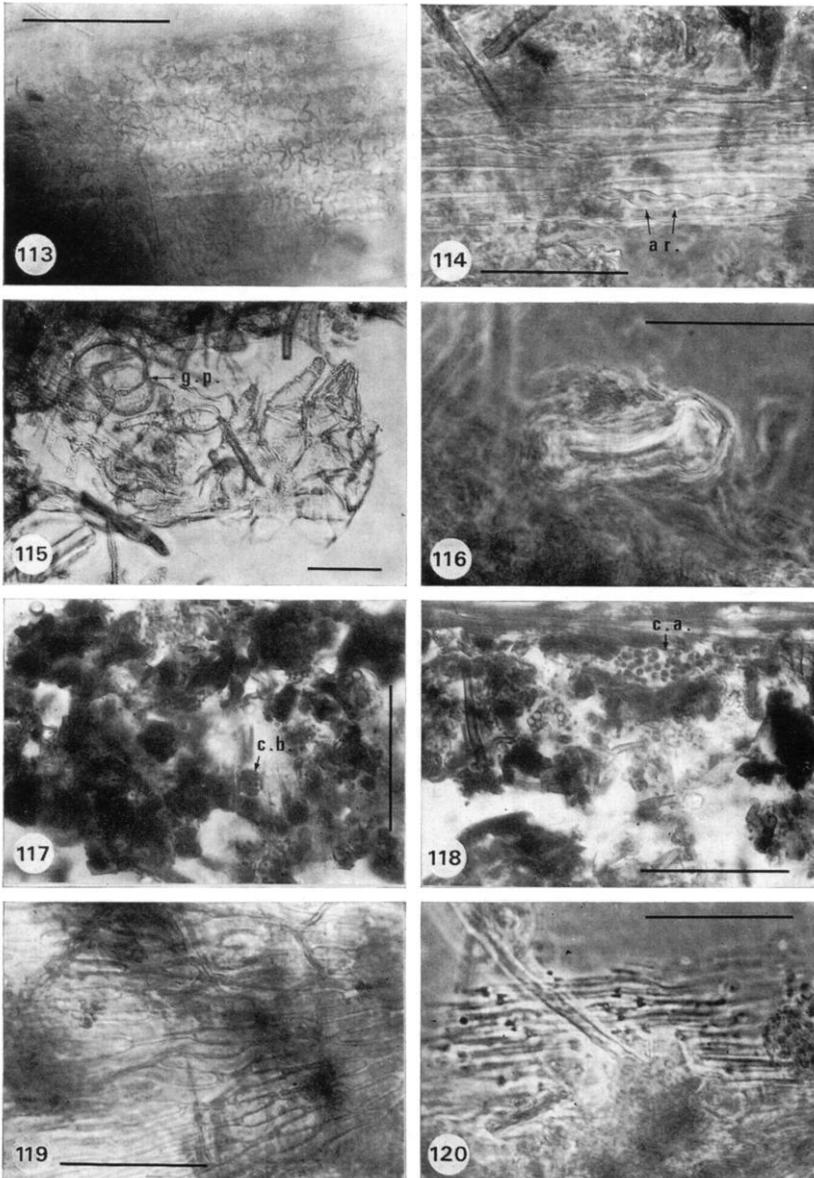
Figs. 89-96



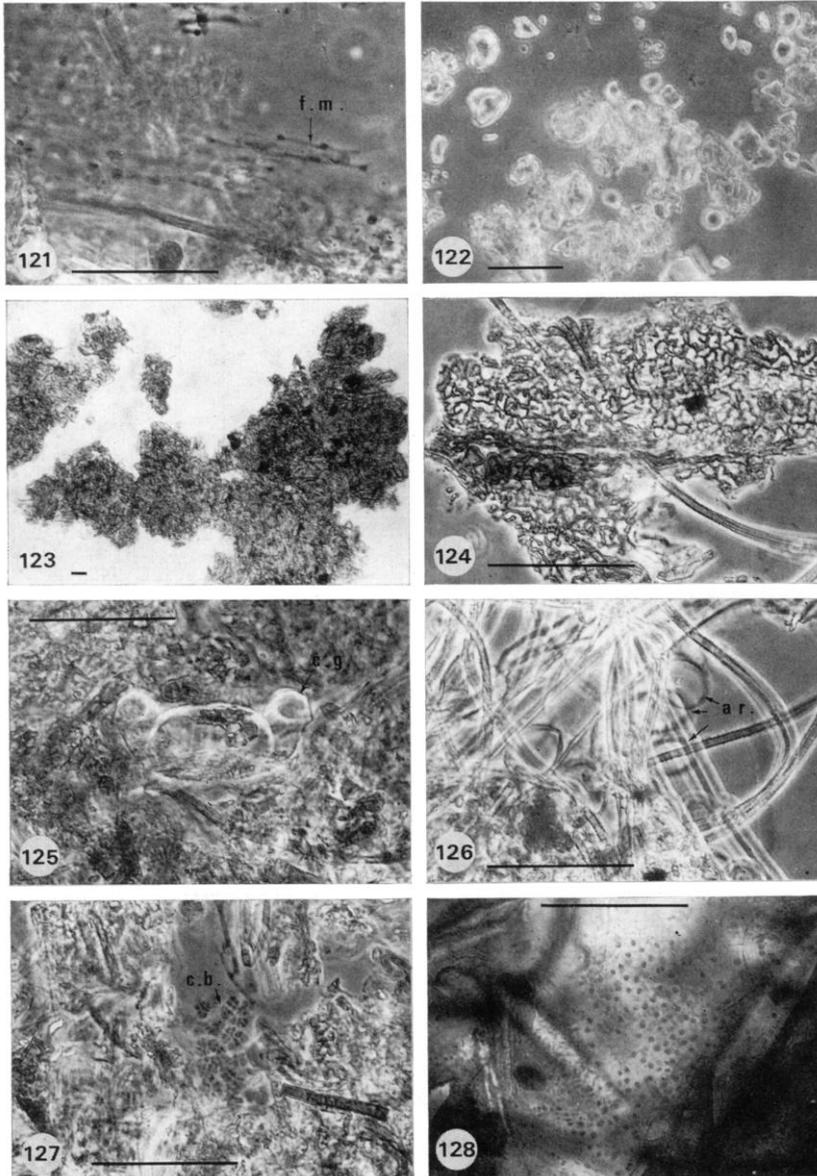
Figs. 97-104



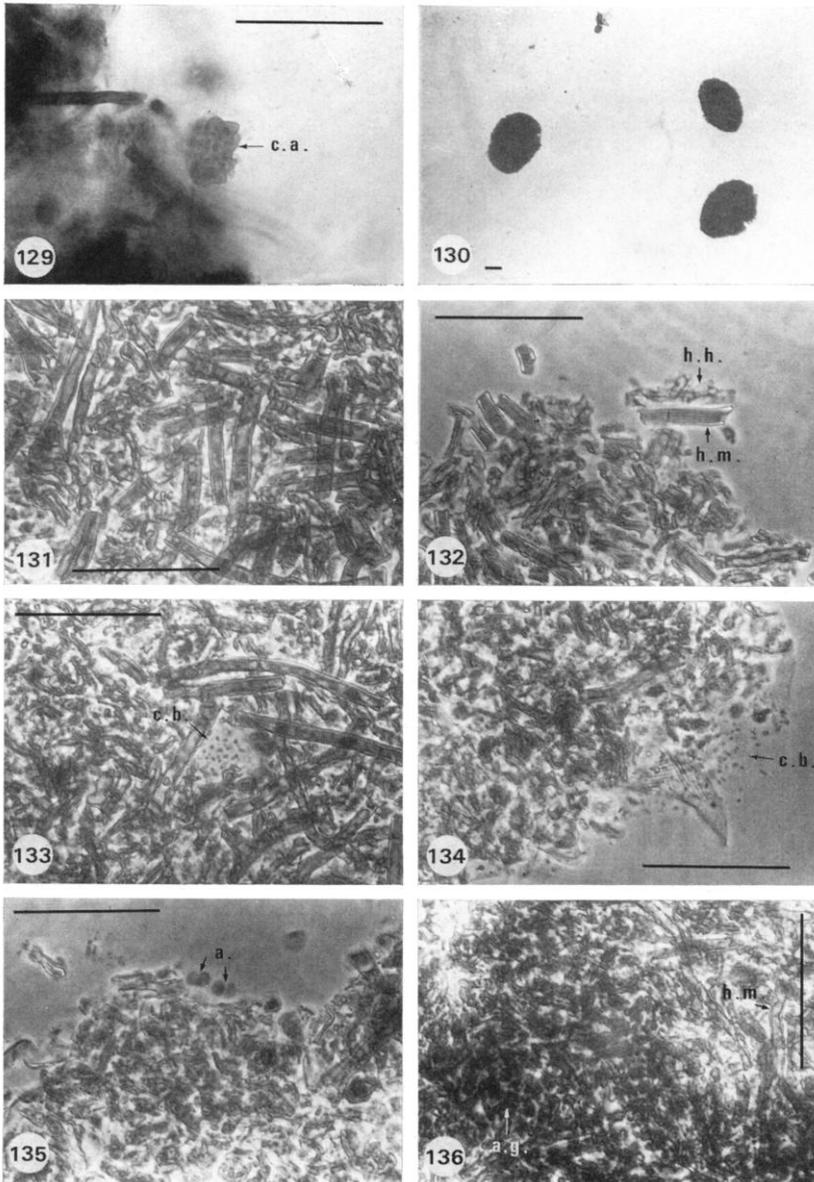
Figs. 105-112



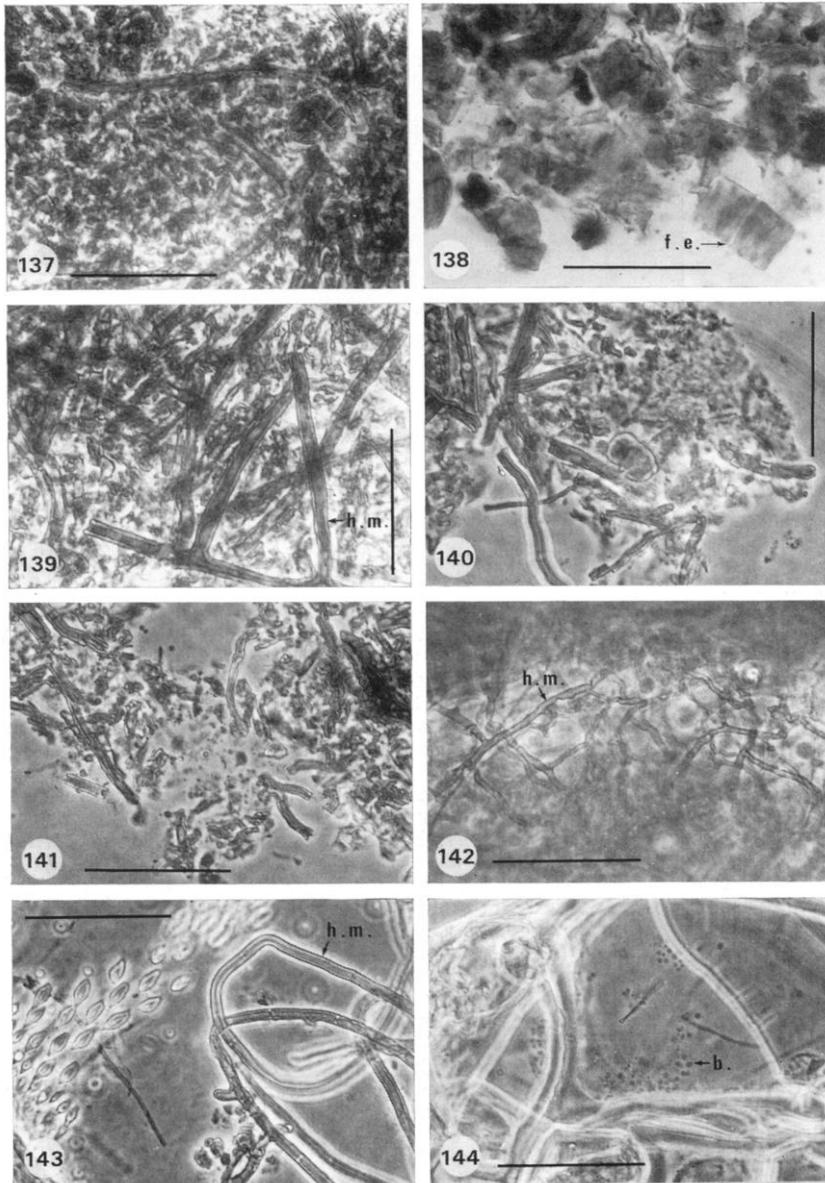
Figs. 113-120



Figs. 121-128



Figs. 129–136



Figs. 137-144

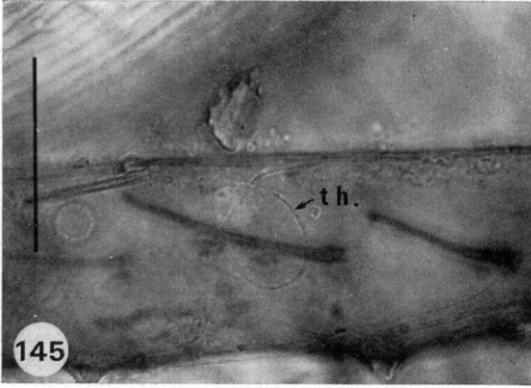


Fig. 145