



HAL
open science

Utilisation de la micromorphologie pour l'étude des relations trophiques dans le sol: la couche L d'un moder hydromorphe sous *Pinus sylvestris* (Forêt d'Orléans, France)

Jean-François Ponge

► **To cite this version:**

Jean-François Ponge. Utilisation de la micromorphologie pour l'étude des relations trophiques dans le sol: la couche L d'un moder hydromorphe sous *Pinus sylvestris* (Forêt d'Orléans, France). *Bulletin d'Ecologie*, 1985, 16 (1), pp.117-132. hal-00507041

HAL Id: hal-00507041

<https://hal.science/hal-00507041>

Submitted on 16 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.

**UTILISATION DE LA MICROMORPHOLOGIE POUR L'ÉTUDE DES
RELATIONS TROPHIQUES DANS LE SOL: LA COUCHE L D'UN
MODER HYDROMORPHE SOUS *PINUS SYLVESTRIS* (Forêt d'Orléans,
France)**

par Jean-François PONGE

Muséum National d'Histoire Naturelle, Laboratoire d'Écologie Générale – E.R. 204, C.N.R.S.

4, avenue du Petit Château – 91800 BRUNOY (France)

MOTS CLÉS: Sol – Relations trophiques – Ressources alimentaires – Litière – Enchytréides – Oribates – Collemboles – Larves de Diptères – Micromorphologie – *Pinus sylvestris*

RÉSUMÉ

Au cours d'investigations morphologiques dans la couche L d'un humus de type moder sous pin sylvestre, des différences notables concernant l'exploitation des ressources par les animaux du sol (particulièrement les vers Enchytréides, les Oribates, les Collemboles et les larves de Diptères) ont été trouvées entre les niveaux L₁ et L₂. Dans le premier niveau la mousse vivante est principalement consommée par les groupes de grande taille tels que les Enchytréides et les larves de Sciarides, tandis que les hyphes de champignons sont consommées non seulement par ces groupes mais aussi par les Oribates. Dans le second niveau la mousse est délaissée tandis que les aiguilles de pin sont mangées par les Enchytréides. Au contraire les larves de Sciarides n'ingèrent pas de matériel provenant du pin mais leurs contenus intestinaux renferment seulement du matériel fongique. Ces résultats ainsi que des observations microscopiques sur la transformation des aliments ayant traversé un tube digestif conduisent à rejeter, car ne correspondant pas aux conditions d'environnement particulières au sol, le modèle classique de séparation des niches et de partage des ressources.

KEY-WORDS: Soil – Trophic relationships – Alimentary resources – Litter – Enchytraeidae – Oribatei – Collembola – Diptera larvae – Micromorphology – *Pinus sylvestris*

SUMMARY

Utilization of micromorphology in order to study trophic relationships in the soil: the L layer from a moder humus under Pinus sylvestris (Forêt d'Orléans, France)

During the course of morphological investigations upon the L layer of a moder humus under Scots pine, big differences were noticed between the L₁ and L₂ levels, concerning the exploitation of resources by soil animals (peculiarly Enchytreid worms, Oribatei, Collembola and Diptera larvae). At the first level living moss is chiefly consumed by the large-sized groups such as Enchytraeidae and Sciarid larvae, whereas fungal hyphae are consumed not only by these two groups but also by Oribatei. At the second level moss is forsaken whereas pine needles are eaten by Enchytraeidae. On the contrary, Sciarid larvae do not eat pine material and their intestinal guts only contain fungus material. These results and microscopical observations upon the transformation of the nutrients after they have passed through a digestive tract lead to reject the classical model of niche separation and resources partition as not fitted for soil environmental conditions.

Cette étude a été entreprise dans le cadre d'un travail de micromorphologie visant à décrire l'ensemble des relations entre les êtres vivants, le matériel végétal en décomposition et les éléments minéraux au cours de la décomposition et de l'incorporation de la litière. L'étude de la couche L a fait l'objet de deux articles (PONGE, 1984, 1985) où sont présentés les résultats des investigations micromorphologiques ().*

I – INTRODUCTION

Si les divers groupes de la faune du sol ont d'ores et déjà été bien étudiés au point de vue de leurs habitudes alimentaires, dans des expériences au laboratoire ou des observations sur des animaux capturés, peu de travaux portent sur la répartition des ressources entre des groupes différents, ou entre des espèces différentes à

(*) Ce travail fait partie intégrante du projet PIREN-CNRS «Influence des monocultures de résineux et alternatives possibles»

l'intérieur d'un même groupe, et sur les liens entre les ségrégations trophiques et les ségrégations spatiales. De telles études nécessitent la considération d'un volume peu important, de façon à comparer des sites communiquant les uns avec les autres et susceptibles d'être atteints par les individus étudiés.

Quatre techniques ont été utilisées jusqu'à présent:

a — L'introduction sur le terrain de petites quantités de litière enfermées dans des sacs dont les mailles laissent passer la faune a permis d'étudier, outre le partage des ressources trophiques entre les groupes colonisant ces substrats, la succession des organismes au cours du processus de décomposition (ANDERSON 1975; HÅGVAR et KJØNDAL, 1981).

b — L'étude de coupes épaisses de sol après inclusion dans la gélatine a permis d'observer les animaux *in situ* et, combinée avec l'observation des contenus des tubes digestifs, a permis d'établir les liens entre alimentation et microhabitat, diversité des habitats et diversité spécifique, etc .. (ANDERSON et HEALEY, 1970; PANDE et BERTHET, 1973; ANDERSON, 1978 a); cette technique est préférable à l'étude des lames minces car elle autorise l'observation d'un plus grand volume de sol dans un champ donné de la loupe binoculaire.

c — L'étude du transfert d'isotopes radioactifs depuis un substrat marqué jusqu'à des organismes divers intervenant directement (transfert rapide) ou indirectement (transfert lent) dans le processus de décomposition a permis de déterminer la part respective de tel ou tel groupe dans l'ingestion d'un substrat donné (COLEMAN et MAC GINNIS, 1970; MAC BRAYER et REICHLER, 1971; KOWAL et CROSSLEY, 1971).

d — L'étude de microcosmes en laboratoire a permis, sur des espèces animales précises et introduites simultanément en quantité déterminée, de préciser dans quelle mesure la compétition spatiale et trophique aboutit à des phénomènes ségrégatifs (ANDERSON, 1978 b).

II – MÉTHODOLOGIE

Dans la présente étude, c'est l'observation de tubes digestifs d'animaux prélevés sur le terrain qui a été choisie. Après avoir effectué une microstratification sur une surface restreinte selon la technique préconisée par BABEL (1971, 1972) et mise à profit par BRUN (1978), un petit volume de chaque couche est prélevé (50 cm³) et fixé immédiatement dans l'alcool à 95°. Les éléments présents sont observés et triés sous la loupe binoculaire. Dans la litière, les animaux sont en général emprisonnés ou posés à la surface d'éléments végétaux ou fongiques,

ce qui permet de définir leur micro-habitat au moment de la fixation. Les animaux sont ensuite observés par transparence ou disséqués pour l'étude de leur contenu digestif. Leur volume a été mesuré selon une méthode d'approximation géométrique simple (PONGE, 1984). Les déjections animales présentes dans chaque couche (ou sous-couche au sens de BABEL) ont fait l'objet d'une étude à part qui ne sera pas exposée ici, car il s'agit de micro-biotopes abritant de nombreux organismes et dont la description échappe au cadre de l'alimentation de la mésofaune. Elles permettent cependant de compléter utilement les observations faites sur les animaux et donnent des renseignements sur l'action de la faune à d'autres moments de l'année.

La station étudiée est une futaie de pin sylvestre âgée de 35ans, située en Forêt d'Orléans (Loiret, France), où le sol est recouvert d'un tapis muscinal continu de *Pseudoscleropodium purum*, Bryophyte souvent liée aux peuplements purs de *Pinus sylvestris* (KILBERTUS, 1973). La strate herbacée est dominée par la fougère aigle (*Pteridium aquilinum*), mais la molinie (*Molinia coerulea*) est également présente par endroits, avec toutefois un faible développement. Le sol est un sol lessivé à pseudo-gley (hydromorphie temporaire proche de la surface), avec un humus de type moder (à tendance hydro-moder, en raison de l'engorgement hivernal, au niveau du contact entre la couche H et l'horizon A). Le pH, mesuré au niveau de l'horizon A₁, a fourni en 3 points de mesure les valeurs 3,24/3,22/3,29. La roche-mère est formée par des alternances de sables et argiles de Sologne. Dans ce peuplement les 80 premiers centimètres sont formés d'un sable grossier pauvre en argile et en limon, faisant place progressivement à un sédiment de plus en plus argileux, responsable de la formation d'une nappe perchée. Ce type de sol est assez représentatif des zones plantées en pin sylvestre en Forêt d'Orléans.

L'observation à l'œil des différentes couches (tableau I) permet de distinguer des différences qualitatives grossières entre les deux premières couches (L₁ et L₂, correspondant respectivement aux sous-couches L_n et L_v de BABEL). Dans cette station, les tiges feuillées vertes de mousse correspondent à l'essentiel du matériel végétal présent en L₁, les aiguilles de pin étant brunes, entières et turgescents. La couche L₂ est formée d'aiguilles noires, encore entières mais collapsées et parfois compactées ensemble, ainsi que de la partie morte des pieds de mousses. Un fragment d'une jeune branche de pin est présent à ce niveau. D'après la nature des fragments observés, on peut estimer que la couche L₁ correspond aux deux mois précédant la date du prélèvement (août 1981), alors que la couche L₂ correspond aux 6 mois antérieurs (hiver + printemps).

III - ÉTUDE DES RESSOURCES

L'observation à la loupe binoculaire permet de définir un certain nombre de composants dans le matériel (essentiellement végétal et fongique) à la disposition des animaux dans les deux couches étudiées (Fig. 1). On

peut remarquer la nette dominance du matériel bryal (mousse vivante) sur la litière de pin en L₁, la proportion s'inversant en L₂, même si l'on ne tient pas compte du fragment de branche tombée (ces branches tombées sont très fréquentes dans ce jeune peuplement de 35 ans soumis à un intense élagage naturel), qui correspond à près de la moitié du volume total réel de l'échantillon.

Ces estimations ne prennent pas en compte le mycélium fongique aérien, ni les déjections de la mésofaune (essentiellement des déjections d'Enchytréides, d'Oribates et de Collemboles). Ces éléments sont présents mais de très faible volume, comparativement aux autres. Ils ont donc été comptabilisés avec leur support végétal. La suite de ce travail montrera cependant qu'ils prennent une grande importance dans l'alimentation de la mésofaune. On remarquera également l'accroissement de la diversité du matériel végétal dans la couche L₂ avec, outre le bois de pin, la présence de la litière de *Pteridium aquilinum*, et une grande diversité dans les stades de décomposition des aiguilles (PONGE, 1985).

IV – ÉTUDE PRÉLIMINAIRE DE LA MÉSOFAUNE (*)

L'importance de chaque groupe a été estimée à la fois par l'effectif et par le volume occupé (Fig. 2). On voit tout de suite que la nette dominance des Oribates en L₁ (essentiellement due à *Platynothrus peltifer*) fait place à une dominance des Enchytréides (probablement *Cognettia sphagnetorum*, ALBRECHT communication personnelle) en L₂, tant en ce qui concerne l'effectif que le volume. La dominance des Enchytréides est beaucoup plus nette par le volume car il s'agit d'animaux plus gros que les autres représentants de la mésofaune. De même, l'augmentation globale du volume de la mésofaune est liée à cette importance relative des Enchytréides.

On peut remarquer également que la mésofaune est plus diversifiée en L₂, avec la présence de groupes tels que les Tardigrades, les Copépodes ou les Pauropodes, quoique ces groupes soient très faiblement représentés. Cet accroissement de diversité se retrouve aussi au niveau spécifique à l'intérieur des groupes (PONGE, 1984, 1985). On peut mettre en parallèle ce phénomène avec l'accroissement de diversité des ressources, sans pour autant établir une relation de cause à effet, la suite de ce travail montrera d'ailleurs quelle prudence il faut adopter en la matière.

V – ANALYSE MICROMORPHOLOGIQUE DES CONTENUS INTESTINAUX

(*) Il convient de remercier tout particulièrement les chercheurs qui ont participé à la détermination des divers groupes de la mésofaune: Mr J.M. POURVIN, Chercheur libre au laboratoire d'Ecologie générale pour les Oribates et Mr L. MATILE, Maître-Assistant au laboratoire d'Entomologie du Muséum pour les larves de Diptères.

A – ORIBATES

Dans la couche L₁, où ce groupe est dominant, c'est l'espèce *Platynothrus peltifer* qui constitue à elle seule l'essentiel du peuplement. Les animaux disséqués présentent uniquement du matériel fongique. La figure 3 a montre un exemple de ce que renferme une boulette fécale en formation: on trouve de nombreuses hyphes, surtout des hyphes à parois mélanisées, et des chlamydo-spores. Ceci correspond à l'ingestion d'un fragment du mycélium d'un Hyphomycète Dématié. Le matériel fongique est vide de cytoplasme (observation en contraste de phase, FRANKLAND, 1974), bien que les parois semblent intactes. L'utilisation du cytoplasme des champignons par des animaux incapables de lyser les parois a déjà été remarquée par plusieurs auteurs (REISINGER, 1972 et 1978; KILBERTUS et VANNIER, 1979 et 1981; PONGE et CHARPENTIER, 1981).

La microflore intestinale est toujours présente (Fig. 3b), qu'il s'agisse d'individus à jeun ou en réplétion, qu'il s'agisse de nymphes ou d'adultes (ces deux stases sont présentes conjointement et avec la même alimentation dans la couche L₁ et ne semblent pas présenter de ségrégation spatiale ou trophique). La bactérie de forme ovoïde présente dans ces colonies semble, morphologiquement, être toujours la même. Cependant, curieusement, aucun des nombreux auteurs ayant travaillé sur l'alimentation de cette espèce (HARTENSTEIN, 1962a et b; LITTLEWOOD, 1969; PANDE et BERTHET, 1973; ANDERSON 1975; BEHAN-PELLETIER et HILL, 1983) n'a signalé de tels nuages bactériens. L'existence d'une microflore intestinale a pourtant bien été mise en évidence, par repiquage et isolation (STEFANIAK et SENICZAK, 1976, 1981 et 1983).

Chez tous les Oribates observés, on peut constater le rassemblement du matériel ingéré en pelotes très compactes, de forme caractéristique, le degré de compaction augmentant au fur et à mesure de la digestion. La figure 3c illustre ce processus chez *Adoristes ovatus*. Ce phénomène, particulier à ce groupe (ainsi qu'à certains Collemboles, tels les *Megalothorax* (ARPIN *et al.*, 1980), a été bien étudié et expliqué par l'anatomie particulière du tube digestif (HOEBEL-MÄVERS, 1967; TARMAN, 1968; DINSDALE, 1974). Le brunissement des pelotes, au cours de ce processus, est probablement dû au phénomène de compaction, qui augmente le volume relatif occupé par les éléments non digérés, en l'occurrence des parois mélanisées de champignons.

La couche L₂ présente de nombreuses déjections d'Oribates déposées à la surface de la plupart des fragments végétaux sans pour autant former d'accumulations. Ce niveau est cependant beaucoup plus pauvre en Oribates, et ceci est encore plus net si l'on se réfère au volume, car il y a une forte régression des grands individus tels que *Platynothrus peltifer*, mais cette régression est beaucoup moins nette pour les petits individus tels que ceux appartenant au genre *Oppia*. Les déjections présentes sont cependant de grande taille et

correspondent sans doute à un habitat abandonné par une population de *Platynothrus peltifer* ou d'Oribates de taille voisine (*Adoristes ovatus*, *Ceratoppia bipilis*, etc...). Elles renferment du matériel fongique, essentiellement des hyphes avec dominance d'hyphes à parois mélanisées (Fig. 3d). Ces hyphes correspondent aux mycéliums stériles dématiés présents à la surface des fragments végétaux en décomposition dans la couche L (PONGE, 1984, 1985). Les hyphes sont coupées en fragments courts, de 30 à 50 μm de long. Au centre de ces déjections, lorsqu'elles sont anciennes, le matériel fongique mélanisé subit des transformations (peut-être à la suite de processus anaérobies, étant donné le degré de compaction) faisant perdre aux parois de champignons leur aspect lamellaire, aboutissant progressivement à une matière brune amorphe (Fig. 3e).

Le seul individu (sur trois observés au niveau L₂) de l'espèce *Platynothrus peltifer* possédant un tube digestif plein montre toujours la même microflore intestinale et les boulettes fécales sont constituées par du matériel fongique à dominante dématée, mais déjà plus ou moins lysé (fig. 3f). Étant donné ce qui a été observé chez les individus disséqués dans la couche L₁ (pas de lyse des parois mélanisées) et ce que l'on observe au cours du devenir des déjections de tous types au niveau L₂ (PONGE, 1985), il est probable que l'animal a ingéré une déjection, sans qu'il soit cependant possible de dire s'il s'agit d'une déjection d'Oribate ou d'un autre animal. La nature fongique du matériel laisse cependant supposer qu'il s'agit bien d'une déjection d'Oribate. Le phénomène d'autocoprophagie observé en élevages expérimentaux par REISINGER (1972) sur l'Acaridae *Tyrophagus putrescentiae* est donc probablement fréquent dans les conditions naturelles chez les Oribates.

Chez les individus appartenant au genre *Oppia sensu lato* on n'observe que des hyphes de Basidiomycètes (Fig. 3g) appartenant au mycélium à boucles extra-mycorhizien décrit au niveau L₂ (PONGE, 1985). Ce mycélium est formé d'hyphes hyalines de 3 μm de large, à parois incrustées, formant de nombreuses anses d'anastomose. On peut observer une lyse progressive des parois dans les boulettes fécales en formation, avec d'abord disparition des incrustations (oxalate de calcium?). Plusieurs études ont été réalisées sur diverses espèces appartenant au genre *Oppia* (*O. nova*, HARTENSTEIN, 1962a; *O. concolor*, SHEREEF, 1971; *O. nitens*, STEFANIAK et SENICZAK, 1981), mais dans les tests de choix effectués avec des souches pures de champignons, aucun mycélium de Basidiomycète n'a été offert à ces animaux.

Pour faire la synthèse des observations effectuées sur les Oribates, on peut remarquer la différence de régime alimentaire entre *Platynothrus peltifer* (ou *Adoristes ovatus*, qui en diffère peu) et *Oppia* sp. Le premier groupe, formé d'animaux de grande taille, ingère les hyphes à parois mélanisées du mycélium saprophyte tapissant la surface des fragments végétaux (mousse, aiguilles de pin, folioles de fougère, etc.), hyphes de 4 à 5

μm de large, à parois résistantes. Le second groupe, formé d'animaux beaucoup plus petits, ingère les hyphes hyalines, de $3 \mu\text{m}$ de large, du mycélium extramycorhizien qui emballe lâchement l'ensemble des fragments en décomposition avancée, y compris les déjections animales au niveau de la couche L_2 (ce mycélium est encore plus développé au niveau de la couche F_1 , voir tableau I). Ces observations confortent en un sens les déductions de WALLWORK (1958) relativement au lien entre la taille des chélicères (donc la taille des individus) et la texture des éléments fragmentés par ces pièces buccales.

Cependant, on peut s'interroger sur le régime alimentaire strictement mycophage des individus observés de *Platynothrus peltifer*. Cette espèce est considérée comme non sélective par plusieurs auteurs l'ayant observée soit dans la nature (analyse de contenus intestinaux, PANDE et BERTHET, 1973; ANDERSON, 1975; BEHAN-PELLETIER et HILL, 1983), soit dans des expériences de choix en laboratoire (HARTENSTEIN, 1962a). Les observations de PANDE et BERTHET (1973) portent sur une pinède de *Pinus nigra* où ils ont observé des individus perforant les aiguilles en décomposition (sans toutefois pénétrer à l'intérieur). Les observations de BEHAN-PELLETIER et HILL (1983), quoique portant sur une tourbière à sphaignes, indiquent la présence de pollen de conifère, de fragments de mousses et de «restes» (?) de plantes supérieures dans les tubes digestifs de ces animaux. HARTENSTEIN (1962a) indique que dans ses tests *Platynothrus peltifer* ingère des feuilles ou des aiguilles (à condition qu'elles soient en décomposition) mais préfère les champignons. ANDERSON (1975) a observé au cours de l'année différentes proportions de matériel fongique, foliaire (châtaignier) et amorphe, mais jamais de contenu strictement fongique. LITTLEWOOD (1969) l'a observé comme un actif mangeur d'algues unicellulaires, mais dans des expériences où ces algues étaient la seule source de nourriture. On peut déduire de ces données éparses que *Platynothrus peltifer* délaisse la litière fraîchement tombée et ingère de la litière dans la mesure où celle-ci est abondamment envahie par des champignons. Mis en présence de diverses sources de nourriture, il préfère cependant les champignons. Dans le cas présent, le seul niveau où cette espèce peut trouver des aiguilles à sa convenance est le niveau L_2 , où précisément l'espèce est quasiment absente (reste à expliquer cette absence). En L_1 , elle ne trouve donc comme aliment que des hyphes de champignons, essentiellement les hyphes des mycéliums dématiés qui commencent à tapisser les aiguilles et les feuilles de mousse.

B – ENCHYTRÉIDES

Dans la couche L_1 , où les Enchytréides, bien que minoritaires, sont cependant présents, les fragments de feuilles de *Pseudoscleropodium purum* constituent une part du contenu intestinal (Fig. 4a). Mais on trouve également des hyphes fongiques mélanisées, en longs fragments non coupés (Fig. 4b). Ces hyphes ont été

seulement arrachées, sans être sectionnées (absence de pièces buccales dures). Il est à remarquer qu'elles apparaissent vides au contraste de phase, comme chez les Oribates, même si les parois semblent intactes. On trouve aussi des grains de pollen de pin (Fig. 4c). Le régime alimentaire de ces animaux, bien que majoritairement bryophage, s'avère donc plus composite que celui du groupe précédent. Il englobe en fait les ressources utilisées par les Oribates de grande taille (hyphes à parois mélanisées de 4 à 5 μm de large), en lui préférant toutefois le matériel bryal frais apparemment délaissé par les Oribates, ainsi que des compléments divers tels que les grains de pollen, également délaissés par les Oribates. Une microflore intestinale sous forme de nuages bactériens isolés dans les différents métamères (Fig. 4d) est présente, quoique de manière non constante chez tous les individus.

Dans la couche L2, qui est le niveau où les Enchytréides dominent largement le peuplement animal, le régime alimentaire est encore plus composite, en relation avec la multiplicité des micro-habitats de ces animaux: on en trouve en grande quantité entre les feuilles compactées des tiges feuillées de mousse en décomposition (micro-biotopes essentiellement caractérisés par un abondant feutrage mycélien), dans les creux des aiguilles de pin collapsées, et parfois même à l'intérieur (on peut en observer certains pénétrant dans l'aiguille après avoir perforé l'ensemble épiderme-hypoderme, les traces de morsures ou de déchirures sont également très fréquentes), entre le bois et l'écorce des branches tombées, dans la zone d'accumulation de résine.

Le matériel fongique est abondant et divers. On peut trouver des hyphes hyalines et mélanisées, vides (Fig. 5a). Les hyphes hyalines présentent toujours un aspect flou correspondant à une lyse de leurs parois (chitinolyse). Il faut remarquer ici que, dans les études en microscopie photonique sur le contenu de tubes digestifs ou les déjections des animaux du sol, on a souvent tendance à déduire de l'abondance des hyphes mélanisées une préférence pour les champignons Dématiés. Or, il faut bien reconnaître que l'on n'observe que ce qui n'a pas ou incomplètement été digéré par l'animal. Il est probable que l'ingestion d'hyphes hyalines est largement sous-estimée lorsque l'on utilise un microscope photonique, surtout sans contraste de phase, car une grande partie est digérée. Dans un travail précédent portant sur un Collembole mycophage élevé sur des souches pures de champignons (PONGE et CHARPENTIÉ, 1981), il avait été observé une lyse complète des hyphes hyalines dans les déjections.

Les hyphes mélanisées ont la plupart du temps des parois intactes, mais on rencontre parfois des perforations (Fig. 5b). Il s'agit probablement dans ce cas de perforations réalisées par des bactéries avant ingestion par l'animal. Ces figures ressemblent aux modalités d'attaque des champignons par les bactéries du sol

décrites par OLAH *et al.* (1978). Ici se pose la question de savoir si les Enchytréides, et plus précisément l'espèce *Cognettia sphagnetorum*, sont capables de lyser les parois mélanisées. La lyse du cytoplasme, ainsi que des parois hyalines, est certaine, et ceci a été démontré en microscopie électronique à transmission chez une autre espèce, *Fridericia striata*, par TOUTAIN *et al.* (1982). En ce qui concerne les hyphes à parois mélanisées, le présent travail ne montre pas de figures de lyse. Le travail cité précédemment montre, en ce qui concerne ces mêmes hyphes, une disparition de la couche interne transparente — ce qui ne peut pas être mis en évidence en microscopie photonique — mais une persistance de la strate mélanisée. Il est cependant intéressant d'observer le cas des spores. Dans le prélèvement étudié, on rencontre plusieurs individus transportant des spores mélanisées de *Sphaeropsis sapinea* (*). Ces spores ont été ingérées et la comparaison entre le matériel transporté sur le tégument et le matériel observé par transparence dans le tube digestif montre le degré d'attaque des parois. La figure 5c montre des spores à parois intactes, épaisses, ornementées sur la face interne (SUTTON, 1980). Dans le tube digestif, ces mêmes spores présentent divers degrés de lyse (Fig. 5d). Les plus lysées présentent une disparition de la paroi, avec rassemblement de la mélanine en amas, semblables à ce qui a été observé par REISINGER (1972) sur les conidies de *Dendryphiella vinosa* après une deuxième ingestion par l'Acarien *Tyrophagus putrescentiae*. Dans le cas de ces spores de grande taille, l'attaque des parois mélanisées est donc manifeste, même au microscope photonique.

Un autre aliment recherché, semble-t-il, par les Enchytréides à ce niveau, est la résine (Fig. 5e). Cette résine renferme souvent des cristaux prismatiques à base rhomboédrique de nature inconnue. Chez les individus vivant, au moment du prélèvement, entre le bois et l'écorce, dans la zone d'accumulation de la résine, cet aliment remplit souvent la totalité de l'intestin, qui présente sa forme en zig-zag caractéristique (Fig. 5f). Cette forme du contenu digestif est responsable de l'aspect en chapelet des amas de déjections d'Enchytréides, très différent de ce que l'on observe chez les autres groupes. La valeur alimentaire de cette résine reste à préciser, aucune lyse n'étant visible. Peut-être est-elle seulement une source d'éléments minéraux.

Le matériel végétal est présent (Fig. 6a). On peut retrouver des éléments vasculaires du pin sylvestre comme dans la présente illustration (trachéides réticulés du protoxylème), mais aussi des fragments de l'ensemble épiderme + hypoderme. Ces éléments sont, ne l'oublions pas, des restes non digérés qui indiquent seulement, dans le premier cas, que les tissus internes ont été ingérés. L'absence de structures pariétales non lignifiées laisse supposer une digestion des parois cellulosiques. Cependant, il ne faut pas oublier qu'au stade où

(*) Détermination effectuée par M. MOREI.ET (CNRF-INRA Champenoux), qu'il convient de remercier particulièrement.

se trouvent les aiguilles dans la couche L₂, l'attaque des tissus internes par les champignons est très poussée, aboutissant souvent, comme avec *Verticicladium trifidum*, à une lyse totale du mésophylle et du tissu de transfusion (PONGE, 1985), seules les parois lignifiées restant intactes. Ceci n'est alors pas le fait de l'Enchytréide.

Il est fréquent de rencontrer également dans le tube digestif, des déjections d'Oribates, dont seront présentés ici deux types. L'un reforme des éléments fongiques mélanisés en voie de lyse mais encore reconnaissables (Fig. 6b), l'autre une matière organique brune, amorphe, fortement compactée (Fig. 6c). Ces deux cas correspondent à des stades d'évolution de la matière organique dans les déjections d'Oribates. Là encore, il n'est pas possible de reconnaître l'état initial de ces mêmes déjections, cependant on peut penser qu'une seconde ingestion par un Enchytréide non seulement accroît le degré de décomposition du matériel fongique mais aussi renouvelle la flore bactérienne en la rajeunissant (voir à ce dernier sujet les expériences de HANLON et ANDERSON, 1979), permettant ainsi à l'attaque de se poursuivre. Le rassemblement de la mélanine en une masse amorphe sans microflore visible semble cependant se rapporter à un autre type d'évolution, correspondant peut-être à un blocage de la matière organique sous une forme difficilement dégradable par les bactéries (voir à ce propos les expériences de WEBB, 1977).

Les Thécamœbiens, fréquents dans la couche L₂ (PONGE, 1985), sont également ingérés par les Enchytréides. On peut observer des phénomènes de destruction de certaines thèques, par exemple chez les *Trinema* (*) (Fig. 6 d).

La microflore intestinale (Fig. 6e) est abondante chez tous les individus de la couche L₂ (contrairement à la couche L₁) et variée. Trois types morphologiques ont été observés (coques, bacilles droits, bacilles incurvés), pouvant cohabiter chez un même individu, mais dans des métamères différents.

Il est intéressant de repérer le comportement de cette microflore dans le cas de l'ingestion d'algues unicellulaires (fig. 6f). Il s'agit d'un matériel très difficile à digérer par les animaux de la faune du sol, passant souvent intact à travers le tube digestif (voir TOUTAIN *et al.*, 1982 pour les Enchytréides, KILBERTUS et VANNIER, 1979 pour les Collemboles). On peut voir dans le présent matériel des amas de bactéries de la microflore intestinale se rassembler autour des cellules d'algues, certaines étant encore intactes, ayant gardé leur cytoplasme qui apparaît légèrement opaque au contraste de phase, d'autres étant vidées de leur contenu

(*) Détermination effectuée par Mme M.M. COUTEAUX, Chargée de Recherches au CNRS, Laboratoire d'Ecologie générale, Brunoy.

cytoplasmique et ayant perdu leur turgescence.

Pour synthétiser les présentes observations sur les Enchytréides, on peut remarquer l'extrême variété des substrats ingérés: mousse verte, champignons (hyphes et spores), matériel végétal, pollen, déjections d'Oribates, Thécamœbiens, algues, résine. Des travaux ont été effectués sur l'alimentation des Enchytréides. Ceux de O'CONNOR (1967), DASH et CRAGG (1972), LATTER et HOWSON (1978), TOUTAIN *et al.* (1982) montrent le haut degré de polyphagie des Enchytréides, à l'intérieur d'une même espèce et souvent même d'un seul individu, bien que des préférences existent lorsque l'on autorise un choix à l'animal (LATTER et HOWSON, 1978). Les travaux de SPRINGETT et LATTER (1977), portant exclusivement sur des choix entre des souches pures de microorganismes, bactéries et champignons, montrent que *Cognettia sphagnetorum* délaisse les bactéries, qui ne conviennent d'ailleurs pas comme substrat nutritif dans les expériences d'élevage, qu'elle choisit certains groupes de champignons plutôt que d'autres et qu'elle préfère les colonies sénescents aux colonies jeunes. Les présentes observations montrent que, malgré ces préférences sans doute réelles, la polyphagie est la caractéristique principale de ce groupe par rapport à tous les autres qui ont été observés. Il est cependant remarquable que les feuilles de mousse, ingérées au niveau L₁, sont totalement délaissées au niveau L₂. On peut émettre plusieurs hypothèses à ce sujet. Soit elles sont ingérées dans la couche L₁ parce qu'il n'y a rien d'autre à ce niveau (mais pourquoi alors des individus grimpent-ils jusqu'à ce niveau qui leur convient pourtant moins bien du point de vue de l'humidité?), soit elles sont un aliment recherché par les Enchytréides lorsqu'elles sont vertes mais délaissées lorsqu'elles ont été attaquées par la microflore. Il convient de préciser que l'attaque par la microflore se fait le plus souvent par l'extérieur, sans pénétration d'hyphes dans les cellules (PONGE, 1985). Ces dernières sont donc vidées sans qu'il y ait fabrication de cytoplasme fongique à l'intérieur (voir à ce sujet les observations en microscopie électronique de KILBERTUS *et al.*, 1970; KILBERTUS, 1973), contrairement à ce qui se passe dans les aiguilles de pin.

C – COLLEMBOLLES

Les 3 espèces de Collembolles dont le contenu du tube digestif a pu être étudié (Figs. 7a, 7b et 7c) contiennent des éléments fongiques lysés ainsi que de nombreuses bactéries, non pas distinctes du bol alimentaire comme dans le cas des microflores intestinales décrites chez les Oribates et les Enchytréides, mais faisant partie de lui. Il s'agit vraisemblablement de bactéries ingérées en même temps que le matériel fongique. *Parisotoma notabilis* (Fig. 7a) et *Isotomiella minor* (Fig. 7b) montrent des fragments d'hyphes mélanisées encore reconnaissables, mais l'observation présentée ici sur *Lepidocyrtus lanuginosus* (Fig. 7c) correspond à un amas de

spores brunes profondément lysées, tendant à former une masse amorphe proche de ce qui avait été observé dans une déjection d'Oribate ingérée par un Enchytréide (voir ci-dessus). Il ne s'agit pas d'opérer une distinction entre ces 3 espèces, le même type de contenu pouvant se retrouver partout. Dans tous les cas, on peut noter l'association matériel fongique profondément lysé-bactéries. L'hypothèse explicative est qu'il s'agit dans tous les cas de matériel pris dans des déjections animales. Cette hypothèse pour expliquer l'abondance de la matière organique amorphe dans les tubes digestifs de Collemboles a déjà été émise par des chercheurs ayant étudié leur alimentation (POOLE, 1959; CHRISTIANSEN, 1964, et surtout KNIGHT, 1976 qui a bien observé l'état de décomposition avancée du matériel fongique). D'autres chercheurs ont simplement décrit l'existence d'une grande quantité d'«humus» ou de «matériel amorphe» ou bien encore de «matériel fin indifférencié» (KNIGHT et ANGEL, 1967; BÖDVARSSON, 1970; GILMORE et RAFFENSPERGER, 1970; MAC MILLAN et HEALEY, 1971; HÅGVAR et KJØNDAL, 1981). Reste encore à connaître la nature de ces déjections animales. Les déjections animales dont le volume total est le plus grand (au niveau L₂) sont les déjections de Lombrics (provenant du pic d'activité de la fin de l'hiver et du printemps précédent), les seules dont le volume a pu être mesuré, puis viennent les déjections d'Enchytréides et d'Oribates, les déjections de Collemboles étant très peu abondantes. En L₁, on ne trouve que des déjections d'Oribates, en très petite quantité. Les déjections d'Oligochètes renferment toujours une part de matériel végétal (pin ou mousse) peu transformé, des exines de pollen, etc. que l'on devrait retrouver, même fragmentés, dans les tubes digestifs des Collemboles. Or le matériel ici semble essentiellement fongique. L'hypothèse la plus vraisemblable est que ces animaux ont ingéré des déjections d'Oribates. Celles-ci seraient dilacérées par les pièces buccales, contrairement aux Enchytréides qui les avalent tout rond, c'est pourquoi elles perdraient leur forme caractéristique. Il s'agit là cependant de considérations hypothétiques et il serait souhaitable que la suite de ce travail permette de faire des observations plus concluantes quant à l'origine du matériel ingéré par les Collemboles.

D – LARVES DE DIPTÈRES

Deux familles ont pu être étudiées, les Sciaridae et les Chironomidae, les Cecidomyidae ayant des pièces buccales de type suceur ne présentent pas d'éléments figurés dans leur tube digestif (HEALEY et RUSSEL-SMITH, 1971).

1. SCIARIDAE

Dans la couche L1, le contenu du tube digestif est quasi exclusivement formé de feuilles de mousse, mêlées à des grains de pollen de pin et des hyphes fongiques mélanisées correspondant à la microflore des tiges

feuillées à ce niveau (Fig. 8a). Les cellules des feuilles apparaissent vides au contraste de phase (Fig. 8b), contrairement aux feuilles vivantes qui caractérisent ce niveau. De même en ce qui concerne les hyphes mélanisées (Fig. 8c), vides mais à parois intactes. On remarquera que, comme chez les Enchytréides et bien que les Sciaridae aient des pièces buccales capables de sectionner, ce sont de longs filaments fongiques qui sont ingérés. Les grains de pollen de pin ont une exine intacte, ils sont apparemment avalés sans être fragmentés (Fig. 8d). Ils sont également vides. C'est donc le cytoplasme cellulaire (d'origine variée) qui est l'aliment essentiel des Sciaridae à ce niveau.

Dans la couche L2, on ne trouve par contre pas de matériel muscinal. Ce sont les hyphes fongiques qui constituent l'essentiel du matériel ingéré. Des hyphes à parois incrustées du mycélium extra-mycorhizien sont présentes (Fig. 8e) mais, contrairement à ce qui avait été observé chez les *Oppia*, aucune figure de lyse des parois n'est visible. La fréquence des Basidiomycètes dans les tubes digestifs de Sciaridae a été signalée par HEALEY et RUSSEL-SMITH (1971). C'est donc toujours le cytoplasme qui est seul pris en compte.

Les présentes observations concordent avec celles de HEALEY et RUSSEL-SMITH (1971), le matériel phanérogame ingéré (feuilles de chêne ou de hêtre) étant ici remplacé par les feuilles de mousse. Les auteurs cités ci-dessus n'ont apparemment pas observé le degré d'attaque des parois végétales fongiques, ni le devenir du cytoplasme. Cependant les illustrations photographiques de leur article montrent un matériel aux parois intactes. Il est à noter que les Sciaridae sont apparemment le seul groupe, parmi ceux qui sont présents dans le prélèvement étudié, à ne pas lyser les parois chitineuses des hyphes hyalines.

2. CHIRONOMIDAE

L'alimentation de ce groupe est tout à fait différente. Dans la couche L₁, on ne trouve pas de feuilles de mousse dans leur tube digestif, mais uniquement du matériel fongique: la figure 8f montre un amas d'hyphes hyalines compactées et aux parois en voie de lyse. Dans la couche L₂, on trouve une matière organique brune difficilement reconnaissable, à part quelques fragments pouvant provenir de champignons (Fig. 8g). Ce matériel fait penser à ce qui a été observé chez les Collemboles ainsi que ce que l'on trouve dans les vieilles déjections d'Oribates. Il s'agit probablement encore d'un phénomène de coprophagie. Cependant, un seul individu seulement a pu être examiné dans la couche L₂, ce qui ne permet pas de dire que tel est le régime alimentaire de ce groupe.

A l'appui de la thèse de la coprophagie, la figure 8h montre des fragments de parois fongiques

mélanisées encore reconnaissables bien que très transformées et un fragment tout à fait intact. La lyse est donc antérieure à l'ingestion par l'animal, puisque, sinon, ce fragment aurait dû également être lysé. Il s'agissait sans doute d'un élément mycélien adhérent à la déjection et avalé par hasard.

Les observations de HEALEY et RUSSEL-SMITH (1971) et DELETTRE (1983) montrent qu'une fraction notable de leur alimentation est formée d'«humus», qu'il faut sans doute considérer comme des éléments organiques profondément transformés sous l'influence de la microflore, après ingestion par un animal (ou sans ingestion comme dans un mor). L'ingestion d'«humus» correspond donc presque toujours à la coprophagie.

VI – RELATIONS TROPHIQUES ET HABITAT

La figure 9 tente de visualiser les résultats portant sur les 4 principaux groupes, Enchytréides, Oribates, Collembolés et larves de Diptères (Sciaridae uniquement) et les 3 principales ressources utilisées par la faune (mousse, aiguilles, mycélium). La mousse n'est consommée qu'en L₁, par les Enchytréides et les Sciarides, elle a semble-t-il perdu toute valeur nutritive en L₂ et n'est plus consommée. Au contraire, les aiguilles ne constituent pas une ressource en L₁, où elles sont pourtant déjà fortement attaquées par la microflore, mais par une microflore jeune (PONGE, 1984). En L₂, où la microflore fongique interne des aiguilles entre dans une phase de sénescence, les aiguilles sont ingérées par les Enchytréides et les Lombrics (présents par leurs déjections au moment du prélèvement). L'action des Enchytréides (morsures, pénétrations) provoque d'ailleurs un rajeunissement de la microflore, grâce au transport de germes bactériens et d'algues à l'intérieur même des aiguilles.

Le mycélium est ingéré par tous les groupes, mais les Collembolés, ainsi que les Chironomides probablement, ne s'en nourrissent qu'indirectement, après ingestion préalable par un autre animal (coprophagie). Il faut ajouter que le mycélium de Basidiomycète extramycorhizien, en phase de croissance dans la couche L₂, est relativement peu ingéré alors qu'il est dominant (PONGE, 1985). Seuls les *Oppia* en font leur aliment essentiel, les Sciarides l'incorporant seulement en partie à leur régime. D'une manière générale, et de nombreux travaux déjà cités le démontrent, il semble que la microflore fongique jeune (colonies en phase de croissance) ne puisse être assimilée par la faune, ou soit même carrément toxique (ceci est souvent signalé pour les Basidiomycètes, voir à ce sujet outre les travaux déjà cités PARKINSON *et al.*, 1977 et 1979).

En ce qui concerne l'habitat, il serait un peu trop facile de considérer qu'il n'est qu'un décalque de la répartition spatiale des ressources utilisables par chaque groupe. Si les Enchytréides sont surtout présents en L₂,

où les aiguilles sont à un stade de décomposition les rendant comestibles, l'observation des individus présents en L₁ montre que ce groupe est parfaitement capable de s'attaquer aux feuilles de mousse, en abondance à ce niveau. Au contraire, les Oribates dont le régime est essentiellement mycophage (ici), sont peu représentés en L₂, qui est pourtant le niveau le plus riche en hyphes aériennes.

Il faut réfléchir sur ces décalages entre niche trophique et niche spatiale. Les Enchytréides sont très sensibles au dessèchement et leurs mouvements verticaux sont essentiellement conditionnés par les variations d'humidité (SPRINGETT *et al.*, 1970; ABRAHAMSEN, 1971; DASH et CRAGG, 1972). Leur faible colonisation de la couche L₁ peut s'expliquer par cette sensibilité. Par contre, la quasi-absence de l'Oribate *Platynothrus peltifer* en L₂ ne s'explique pas a priori par des considérations écophysiologiques: si cette espèce peut supporter les conditions de sécheresse relative de la couche L₁, elle devrait cependant être attirée par des biotopes plus humides (sur l'hygrophilie de *P. peltifer* et son explication anatomo-physiologique, voir MADGE, 1964), comme en L₂. On peut faire intervenir de très nombreuses hypothèses pour expliquer ce phénomène, mais deux peuvent être plus particulièrement retenues: soit un effet répulsif du mycélium de Basidiomycète extra-mycorhizien, soit un effet répulsif ou simplement une gêne causée par l'intense activité des Enchytréides en L₂. *Cognettia sphagnetorum* est en effet en phase de multiplication asexuée par fragmentation à cette saison, lorsque les conditions ne sont pas trop sèches comme cette année-là (STANDEN, 1973).

Si l'on compare les régimes alimentaires observés à ce que l'on sait du comportement général des espèces et des groupes étudiés, on constate que les animaux n'occupent en général qu'une partie de leur niche trophique potentielle. Cela est particulièrement vrai pour *Platynothrus peltifer* qui, bien que potentiellement capable d'ingérer des aiguilles de pin comme cela est observé par ailleurs, ne le fait pas ici, du fait de son cantonnement en L₁, où celles-ci ne sont pas à un stade de décomposition assez avancé. Il semble que la polyphagie, phénomène typique des animaux saprophages du sol (voir l'ensemble des travaux cités concernant le régime alimentaire), permette à chaque espèce ou à chaque groupe d'adapter son régime alimentaire aux ressources trophiques du micro-biotope que les contraintes écophysiologiques et biotiques (répulsion, compétition, prédation) lui imposent d'occuper à un moment donné.

Une deuxième remarque s'impose lorsque l'on compare entre eux les régimes alimentaires de groupes différents. Il semble à première vue que le degré de polyphagie s'accroisse avec la taille des animaux. Si les Oribates, et en particulier ceux du genre *Oppia*, présentent des tubes digestifs uniquement remplis d'hyphes de champignons, cela n'est jamais le cas pour les groupes de plus grande taille (Enchytréides, larves de-Diptères,

Lombrics). L'explication peut sembler évidente, car un animal de grande taille ingère des fragments qui, lorsqu'on les étudie à une échelle fine, s'avèrent être de véritables microcosmes, mais pour l'animal ne constituent qu'un seul et unique aliment. Cela est le cas pour les fragments de mousse ingérés par les larves de Sciarides ou les Enchytréides en L₁. La polyphagie est alors une fausse polyphagie, une illusion d'optique si l'on peut dire, car les animaux peuvent effectuer un choix très strict. On remarquera que les larves de Sciarides, bien que de taille comparable aux Enchytréides et ingérant des aliments composites tels les fragments de mousse, n'ingèrent dans le prélèvement étudié aucun fragment provenant du pin sylvestre (aiguilles, résine). Il s'agit bien là d'un choix, contrairement aux Enchytréides.

Il est bien difficile, après l'exposé qui vient d'être fait de parler de «partage des ressources» dans le biotope étudié. La notion qui est sous-tendue par le terme «partage» est l'existence d'une relation bijective entre l'ensemble des ressources alimentaires et les groupes animaux en présence. Ceci a pour corollaire, d'une part, une séparation de niche totale entre les groupes, au point de vue trophique, d'autre part une exploitation totale des ressources à un moment donné. Nous avons vu que le premier corollaire ne pouvait pas se réaliser, d'une part à cause des différences de taille entre les groupes d'animaux, d'autre part à cause de la polyphagie bien réelle de certains groupes (comme ici les Enchytréides et les Lombrics étudiés par leurs déjections, PONGE, 1985) dont la niche trophique englobe celle d'autres groupes plus petits (Oribates, Collemboles) ou plus spécialisés (Sciarides). Le second corollaire ne peut pas se réaliser, ou du moins pas en permanence, car les prédateurs exercent sur les effectifs des saprophages et microherbivores une pression qui les maintient en deçà du niveau correspondant à l'exploitation totale des ressources. Mais ceci est un autre sujet d'étude.

VII – CONCLUSIONS

On peut retenir de cette étude, qui est loin d'être achevée toutefois, un certain nombre de remarques permettant d'envisager une meilleure compréhension de l'utilisation des ressources alimentaires par les animaux du sol:

— toutes les ressources présentes (c'est-à-dire en général tous les éléments comportant une fraction notable de matière organique) ne sont pas utilisées avec la même intensité, d'où des accumulations différentielles: c'est le cas, au niveau macroscopique, des aiguilles de pin encore peu décomposées (couche L₁) et des parties mortes des pieds feuillés de mousse (couche L₂) et au niveau microscopique, des parois vides des hyphes mélanisées.

— plutôt qu'un modèle alimentaire attribuant à chaque groupe l'utilisation d'un type de ressource déterminé et bien distinct d'un groupe à l'autre, il faudrait envisager l'existence de niveaux trophiques emboîtés, liés à la taille des éléments ingérés, et renfermant des niches largement chevauchantes.

— le régime alimentaire de chaque espèce prise isolément est susceptible d'une grande plasticité. Cette faculté d'adaptation que l'on peut désigner par le terme de polyphagie, est absolument indispensable pour la survie dans des conditions changeantes (température, humidité, apports par la litière ou les pluviolessivats) mais où les possibilités de déplacement sont limitées.

Les conditions particulières du sol rendent donc nécessaire une révision des idées reçues en matière de partage des ressources et nécessitent donc, pour la satisfaction des esprits avides de synthèse, la conception de modèles théoriques adaptés à ce milieu particulier.

BIBLIOGRAPHIE

- ABRAHAMSEN (O.), 1971. – The influence of temperature and soil moisture on the population density of *Cognettia sphagnetorum* (Oligochaeta: Enchytraeidae) in cultures with homogenized raw humus. *Pedobiologia*, **11**: 417–424.
- ANDERSON (J.M.), 1975. – Succession, diversity and trophic relationships of some soil animals in decomposing leaf litter. *Journal of Animal Ecology*, **44**: 475–495.
- ANDERSON (J.M.), 1978a. – Inter- and intra-habitat relationships between woodland and Cryptostigmata species diversity and the diversity of soil and litter microhabitats. *Oecologia (Berlin)*, **32**: 341–348.
- ANDERSON (J.M.), 1978b. – Competition between two unrelated species of soil Cryptostigmata (Acari) in experimental microcosms. *Journal of Animal Ecology*, **47**: 787–803.
- ANDERSON (J.M.) et HEALEY (I.N.), 1970. – Improvements in the gelatine embedding technique for woodland soil and litter samples. *Pedobiologia*, **5**: 108–120.
- ARPIN (P.), KILBERTUS (G.), PONGE (J.F.) et VANNIER (G.), 1980. – Importance de la microflore et de la microfaune en milieu forestier. In *Actualités d'Écologie Forestière*, ed. P. PESSON. Gauthier-Villars, Paris, 87–150.
- BABEL (U.), 1971. – Gliederung und Beschreibung des Humusprofils in mitteleuropäischen Wäldern.

- Geoderma*, **5**: 297–324.
- BABEL (U.), 1972. – *Moderprofile in Wäldern, Morphologie und Umsetzungsprozesse. Hohenheimer Arbeiten* 60. Stuttgart, Ulmer Publ.
- BEHAN-PELLETIER (V.M.) et HILL (S.B.), 1983. – Feeding habits of sixteen species of Oribatei (Acari) from an acid peat bog, Glenamoy, Ireland. *Revue d'Écologie 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.
- BRUN (J.J.), 1978. – *Étude de quelques humus forestiers aérés acides de l'Est de la France, critères analytiques, classification morphogénétique. Thèse de Doctorat d'Etat*, Université de Nancy I, 129 p.
- CHRISTIANSEN (K.), 1964. – Bionomics of Collembola. *Annual Review of Entomology*, **9**: 147–178.
- COLEMAN (D.C.) et MAC GINNIS (J.T.), 1970. – Quantification of fungus-small arthropod food chains in the soil. *Oikos*, **21**: 134–137.
- DASH (M.C.) et CRAGG (J.B.), 1972. – Ecology of Enchytraeidae (Oligochaeta) in Canadian Rocky Mountain soils. *Pedobiologia*, **12**: 323–335.
- DELETTRE (Y.R.), 1983. – Sur le régime alimentaire des larves de deux Chironomides (Diptera) des landes armoricaines. In *New Trends in Soil Biology, Proceedings of the VIIIth International Colloquium of Soil Zoology, Louvain la Neuve (Belgique), 30/VIII-2/IX 1982*, ed. P. LEBRUN. Université Catholique de Louvain, 616–617.
- DINSDALE (D.), 1974. – The digestive activity of a Phthiracarid mite mesenteron. *Journal of Insect Physiology*, **20**: 2247–2260.
- FRANKLAND (J.C.), 1974. – Importance of phase-contrast microscopy for estimation of total fungal biomass by the agar-film technique. *Soil Biology and Biochemistry*, **6**: 409–410.
- GILMORE (S.K.) et RAFFENSPERGER (E.M.), 1970. – Foods ingested by *Tomocerus* spp. (Collembola, Entomobryidae), in relation to habitat. *Pedobiologia*, **10**: 135–140.
- HÅGVAR (S.) et KJØNDAL (B.R.), 1981. – Succession, diversity and feeding habits of microarthropods in

- decomposing birch leaves. *Pedobiologia*, **22**: 385–408.
- HANLON (R.D.G.) et ANDERSON (J.M.), 1979. – The effects of Collembola grazing on microbial activity in decomposing leaf litter. *Oecologia (Berlin)*, **38**: 93–99.
- HARTENSTEIN (R.), 1962a. – Soil Oribatei. I. Feeding specificity among forest soil Oribatei (Acarina). *Annals of the Entomological Society of America*, **55**: 202–206.
- HARTENSTEIN (R.), 1962b. – Soil Oribatei. V. Investigations on *Platynothrus peltifer* (Acarina: Camisiidae). *Annals of the Entomological Society of America*, **55**: 709–713.
- HEALEY (I.N.) et RUSSEL-SMITH (A.), 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.
- HOEBEL-MÄVERS (M.), 1967. – *Funktionanatomische Untersuchungen aus Verdauungstrakt der Hornmilben (Oribatei)*. Thèse de Doctorat d'Etat, Brunswick, 89 p.
- KILBERTUS (G.), 1973. – Étude écologique de la strate muscinale dans une pinède sur calcaire lusitanien en Lorraine. In *Nouveaux documents pour une étude intégrée en écologie du sol*. CNRS, Paris, 35–147.
- KILBERTUS (G.), MANGENOT (F.) et REISINGER (O.), 1970. – Décomposition des végétaux. II. Étude aux microscopes électroniques de *Pseudoscleropodium purum* (Hedw.) Fleisch. *Bulletin de l'École Nationale Supérieure Agronomique de Nancy*, **12**: 61–67.
- KILBERTUS (G.) et VANNIER (G.), 1979. – Microbial analysis and weight estimation of feces produced by four sympatric Collembola species in forest litter. *Revue d'Écologie et de Biologie du Sol*, **16**: 169–180.
- KILBERTUS (G.) et VANNIER (G.), 1981. – Relations microflore-microfaune dans la grotte de Sainte-Catherine (Pyrénées ariégeoises). II. Le régime alimentaire de *Tomocerus minor* (Lubbock) et *Tomocerus problematicus* Cassagnau (Insectes Collemboles). *Revue d'Écologie et de Biologie du Sol*, **18**: 319–338.
- KNIGHT (C.B.), 1976. – Seasonal and microstratal dietary research on *Tomocerus* (Collembola) in two forested ecosystems of eastern North Carolina. *Revue d'Écologie et de Biologie du Sol*, **13**: 595–610.
- KNIGHT (C.B.) et ANGEL (R.A.), 1967. – A preliminary study of the dietary requirements of *Tomocerus*

- (Collembola). *The American Midland Naturalist*, **77**: 510–517.
- KOWAL (N.E.) et CROSSLEY (D.A. Jr.), 1971. – The ingestion rates of microarthropods in pine mor, estimated with radioactive calcium. *Ecology*, **52**: 444–452.
- LATTER (P.M.) et HOWSON (G.), 1978. – Studies on the microfauna of blanket bog with particular reference to Enchytraeidae. II. Growth and survival of *Cognettia sphagnetorum* on various substrates. *Journal of Animal Ecology*, **47**: 425–448.
- LITTLEWOOD (C.F.), 1969. – A surface sterilisation technique used in feeding algae to Oribatei. In *Proceedings of the 2nd International Congress of Acarology, Sutton Bonington, 1967*, ed. G.O. EVANS. Hungarian Academy of Sciences, Budapest, 53–56.
- MAC BRAYER (J.F.) et REICHLE (D.E.), 1971. – Trophic structure and feeding rates of forest soil invertebrate populations. *Oikos*, **22**: 381–388.
- MAC MILLAN (J.H.) et HEALEY (I.N.), 1971. – A quantitative technique for the analysis of the gut contents of Collembola. *Revue d'Écologie et de Biologie du Sol*, **8**: 295–300.
- MADGE (D.S.), 1964. – The water-relations of *Belba geniculosa* Oudms. and other species of Oribatid mites. *Acarologia*, **6**: 199–223.
- O'CONNOR (F.B.), 1967. – The Enchytraeidae. In *Soil Biology*, eds. A. BURGESS et F. RAW. Academic Press, London, 213–257.
- PANDE (Y.D.) et BERTHET (P.), 1973. – Studies on the food and feeding habits of soil Oribatei in a black pine plantation. *Oecologia (Berlin)*, **12**: 413–426.
- PARKINSON (D.), VISSER (S.) et WHITTAKER (J.B.), 1977. – Effects of Collembolan grazing on fungal colonization of leaf litter. In *Soil Organisms as Components of Ecosystems, Proceedings of the VIth International Soil Zoology Colloquium, Uppsala (Suède), 21/VI-25/VI 1976*, eds. U. LOHM et T. PERSSON. *Ecological Bulletins 25*, Stockholm, 75–79.
- PARKINSON (D.), VISSER (S.) et WHITTAKER (J.B.), 1979. – Effects of Collembolan grazing on fungal colonization of leaf litter. *Soil Biology and Biochemistry*, **11**: 529–535.
- PONGE (J.F.), 1984. – Étude 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'Écologie et de Biologie du Sol*, **21**: 161–187.
- PONGE (J.F.), 1985. – Étude écologique d'un humus forestier par l'observation d'un petit volume, premiers résultats. II. La couche L₂ d'un moder sous *Pinus sylvestris*. *Pedobiologia*, **28**: 73–114.
- PONGE (J.F.) et CHARPENTIER (M.J.), 1981. – Étude des relations microflore-microfaune: expériences sur *Pseudosinella alba* (Packard), Collembole mycophage. *Revue d'Écologie et de Biologie du Sol*, **18**: 291–303.
- POOLE (T.B.), 1959. – Studies on the food of Collembola in a Douglas fir plantation. *Proceedings of the Zoological Society of London*, **132**: 71–82.
- 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, Nancy I, 267 p.
- REISINGER (O.), 1978. – Étude structurale préliminaire des relations trophiques complexes entre la microfaune et la microflore. Modèle champignon-acarien. In *Comptes-Rendus du 101e Congrès national des sociétés savantes, Nancy, 1978, Sciences, fascicule III*, 287–298.
- SHEREEF (G.M.), 1971. – Observations on the feeding, reproduction and feces obtained from Oribatids fed on different species of *Penicillium* and *Aspergillus*. In *Organismes du sol et production primaire, Proceedings of the IVth Colloquium Pedobiologiae, Dijon (France), 14/IX-19/IX 1970*. INRA, Paris, 165–176.
- SPRINGETT (J.A.) et LATTE (P.M.), 1977. – Studies on the microfauna of blanket bog with particular reference to Enchytraeidae. I. Field and laboratory tests of micro-organisms as food. *Journal of Animal Ecology*, **46**: 959–974.
- STANDEN (V.), 1973. – The production and respiration of an Enchytraeid population in blanket bog. *Journal of Animal Ecology*, **42**: 219–245.
- STEFANIAK (O.) et SENICZAK (S.), 1976. – The microflora of the alimentary canal of *Achipteria coleoptrata* (Acarina, Oribatei). *Pedobiologia*, **16**: 185–194.

- STEFANIAK (O.) et SENICZAK (S.), 1981. – The effect of fungal diet on the development of *Oppia nitens* (Acari, Oribatei) and on the microflora of its alimentary tract. *Pedobiologia*, **21**: 202–210.
- STEFANIAK (O.) et SENICZAK (S.), 1983. – Intestinal microflora in representatives of different feeding groups of Soil moss mites (Acarida, Oribatida). In *New Trends in Soil Biology, Proceedings of the VIIIth International Colloquium of Soil Zoology, Louvain-la-Neuve (Belgique), 30/VIII-2/IX 1982*, ed. P. LEBRUN. Université Catholique de Louvain, 622–624.
- SUTTON (B.C.), 1980. – *The Coelomycetes*. Commonwealth Mycological Institute, Kew, 696 p.
- TARMAN (K.), 1968. – Anatomy, histology of Oribatid gut and their digestion. *Bioloski Vestnik*, **16**: 67–76.
- TOUTAIN (F.), VILLEMIN (G.), ALBRECHT (A.) et REISINGER (O.), 1982. – Étude ultrastructurale des processus de biodégradation. II. Modèle Enchytraeides – Litière de feuillus. *Pedobiologia*, **23**: 145–156.
- WALLWORK (J.A.), 1958. – Notes on the feeding behaviour of some forest soil Acarina. *Oikos*, **9**: 260–271.
- WEBB (D.P.), 1977. – Regulation of deciduous forest litter decomposition by soil arthropod feces. In *The role of Arthropods in forest ecosystems*, ed. W.J. MATTSON. Springer-Verlag, New-York: 57–69.

LÉGENDES DES FIGURES

FIG. 1. – Répartition des principales ressources trophiques, la surface de chaque cercle étant proportionnelle au volume total des éléments constitutifs (volume du prélèvement, y compris les Vides = 50 ml); ne figurent pas le mycélium aérien, ainsi que les déjections de la mésofaune, comptabilisés avec les fragments végétaux; le volume de la faune, très petit ($< 5 \mu\text{l}$), ne peut être représenté.

FIG. 2. – Répartition des groupes de la mésofaune en effectifs et en volumes, la surface de chaque cercle extérieur étant proportionnelle à l'effectif total de chaque niveau considéré, la surface de chaque cercle intérieur étant proportionnelle au volume total de la faune à ce même niveau.

FIG. 3. – Alimentation des Oribates

a ($\times 400$): Hyphes à parois mélanisées, chlamydospores (*Platynothrus peltifer*, après dissection, L_1)

b ($\times 400$): Bactéries de la microflore intestinale (idem).

c ($\times 100$): 3 boulettes fécales en formation dans le tube digestif (*Adoristes ovatus*, observation par transparence, L_1).

d ($\times 400$): Hyphes à parois mélanisées intactes (déjection récente écrasée, L_2)

e ($\times 400$): Hyphes à parois mélanisées plus ou moins intactes (en bas à gauche), puis de plus en plus lysées (en haut à droite) (déjection ancienne écrasée, L_2).

f ($\times 400$): Matériel fongique dématié lysé, bactéries de la microflore intestinale (*Platynothrus peltifer*, après dissection, L_2).

g ($\times 400$): Hyphes de Basidiomycète à parois incrustées, à divers degrés de lyse (*Oppia* sp., observation par transparence, L_2).

FIG. 4. – Alimentation des Enchytréides dans la couche L₁

- a (× 400):** Fragment de feuille de mousse (observation par transparence)
- b (× 400):** Hyphes à parois mélanisées, en longs fragments (idem)
- c (× 400):** Grains de pollen de pin, collapsés (idem)
- d (× 400):** Microflore intestinale (idem)

FIG. 5. – Alimentation des Enchytréides dans la couche L₂

- a (× 400):** Hyphes mélanisées à parois intactes (observation par transparence)
- b (× 400):** Hyphes mélanisées à parois percées par des bactéries (idem)
- c (× 400):** Spores mélanisées de *Sphaeropsis sapinea*, adhérant au tégument et à parois intactes (idem)
- d (× 400):** Les mêmes spores, dans l'intestin, à parois en voie de lyse (idem)
- e (× 400):** Fragment de résine, avec cristaux (idem)
- f (× 100):** Intestin rempli de résine avec cristaux, montrant sa forme en zig-zag

FIG. 6. – Alimentation des Enchytréides dans la couche L₂ (suite)

- a (× 400):** Fragments de trachéides réticulés du protoxylème de pin sylvestre (observation par transparence)
- b (× 400):** Déjection d'Oribate ingérée, matériel fongique lysé (idem)
- c (× 400):** Autre déjection d'Oribate, matière brune amorphe (idem)
- d (× 400):** Thèque de *Trinema*, en voie de lyse (idem)
- e (× 400):** Microflore intestinale (idem)
- f (× 400):** Algues unicellulaires, intactes (légère opacité du cytoplasme) et lysées (transparentes),

remarquer l'encapuchonnement par les bactéries de la microflore intestinale (idem)

FIG. 7. – Alimentation des Collemboles

a (× 400): Matériel fongique lysé et bactéries (*Parisotoma notabilis*, observation par transparence, L₁)

b (× 400): Idem (*Isotomiella minor*, idem, L₂)

c (× 400): Spores mélanisées profondément lysées et bactéries (*Lepidocyrtus lanuginosus*, idem, L₂)

FIG. 8. – Alimentation des larves de Diptères

a (× 100): Contenu du tube digestif, surtout feuilles de mousse (Sciaridae, observation par transparence, L₁)

b (× 400): Détail, feuilles de mousse, cellules vides (idem)

c (× 400): Hyphes mélanisées à parois intactes (idem)

d (× 400): Grain de pollen de pin

e (× 400): Hyphes du mycélium de Basidiomycète à parois incrustées, parois intactes (idem, L₂)

f (× 400): Amas d'hyphes hyalines serrées, à parois en voie de lyse (Chironomidae, L₁)

g (× 400): Matière brune amorphe, à part quelques fragments d'hyphes mélanisées encore reconnaissables (idem, L₂)

h (× 400): Matériel fongique profondément lysé, à part un fragment à parois intactes (idem)

FIG. 9. Schéma récapitulatif des relations entre les trois principales ressources trophiques des couches étudiées, les trois principaux groupes de la mésofaune et leur habitat.

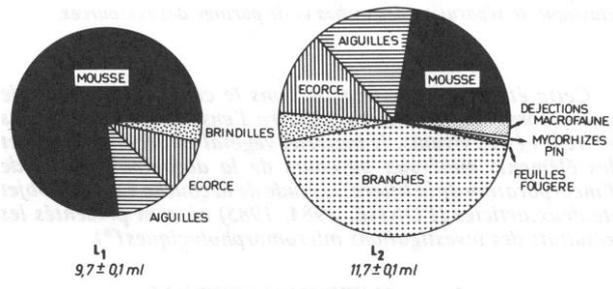


Fig. 1

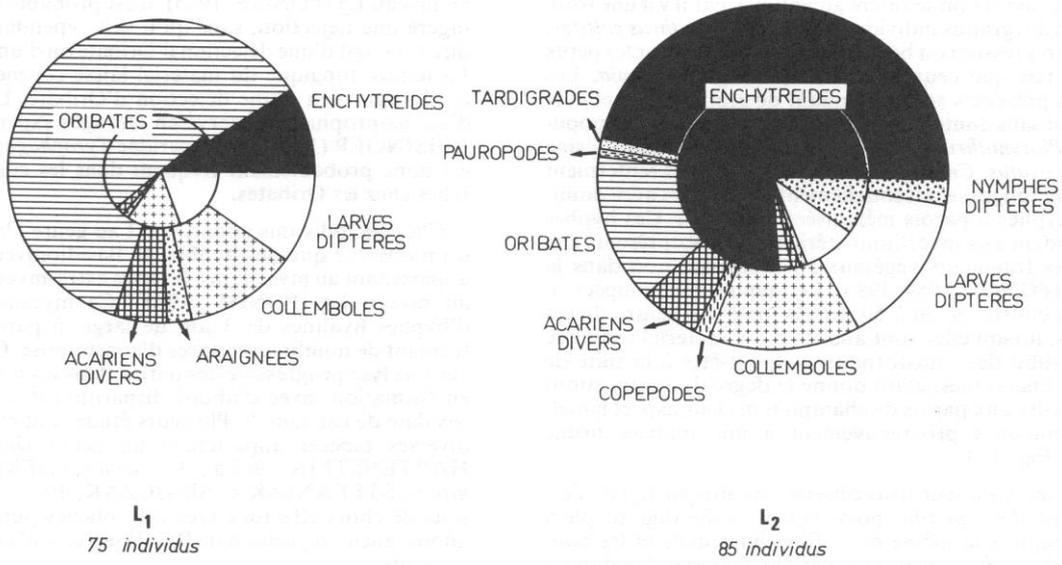


Fig. 2

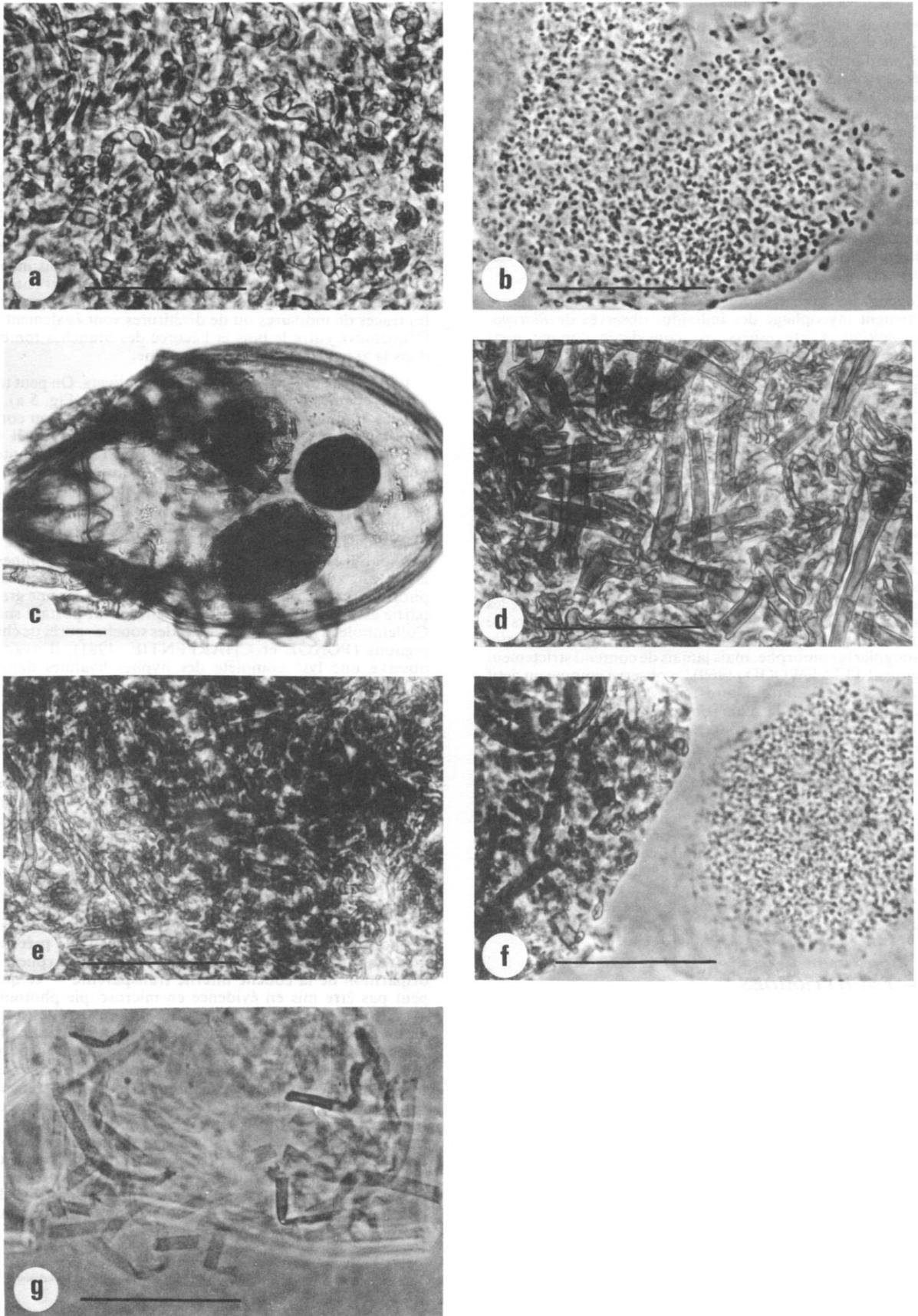


Fig. 3

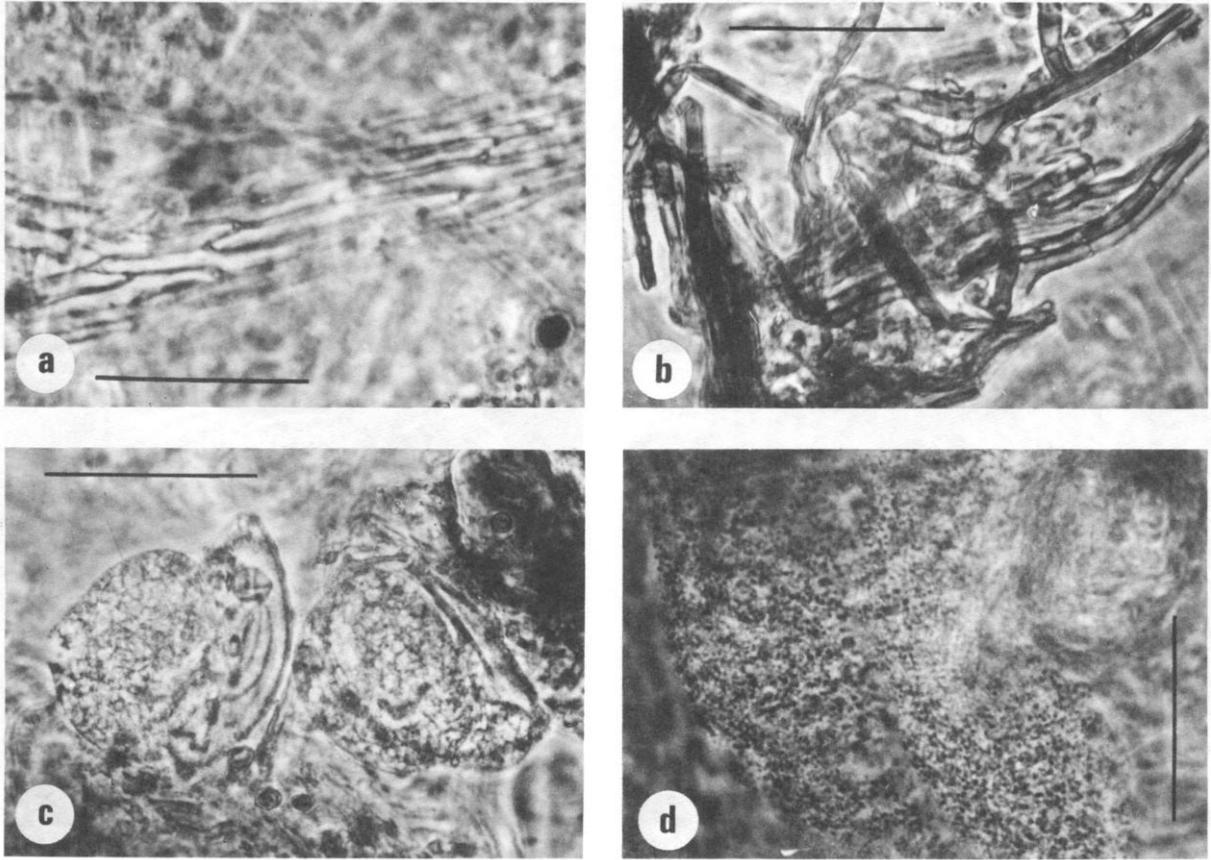


Fig. 4

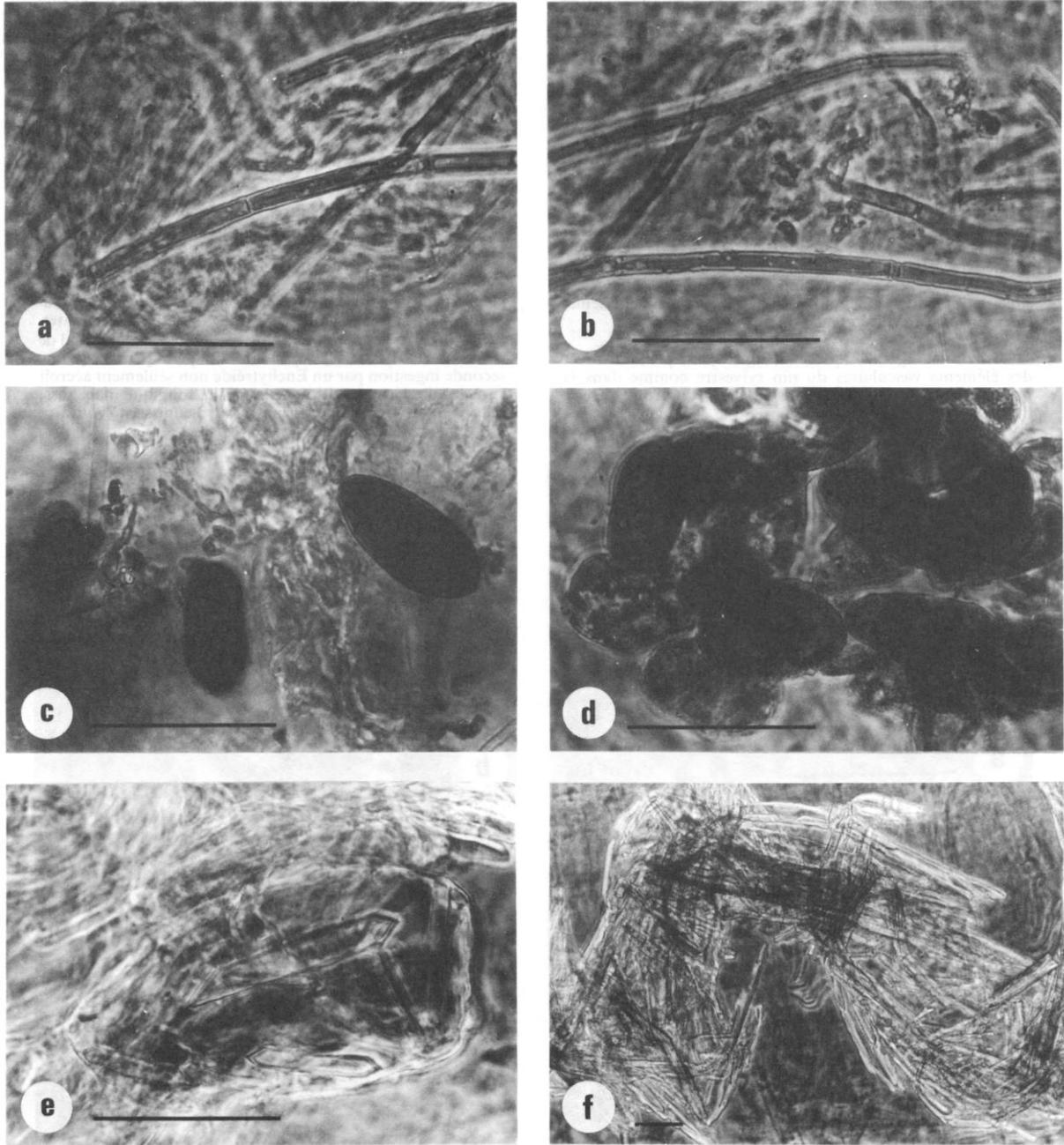


Fig. 5

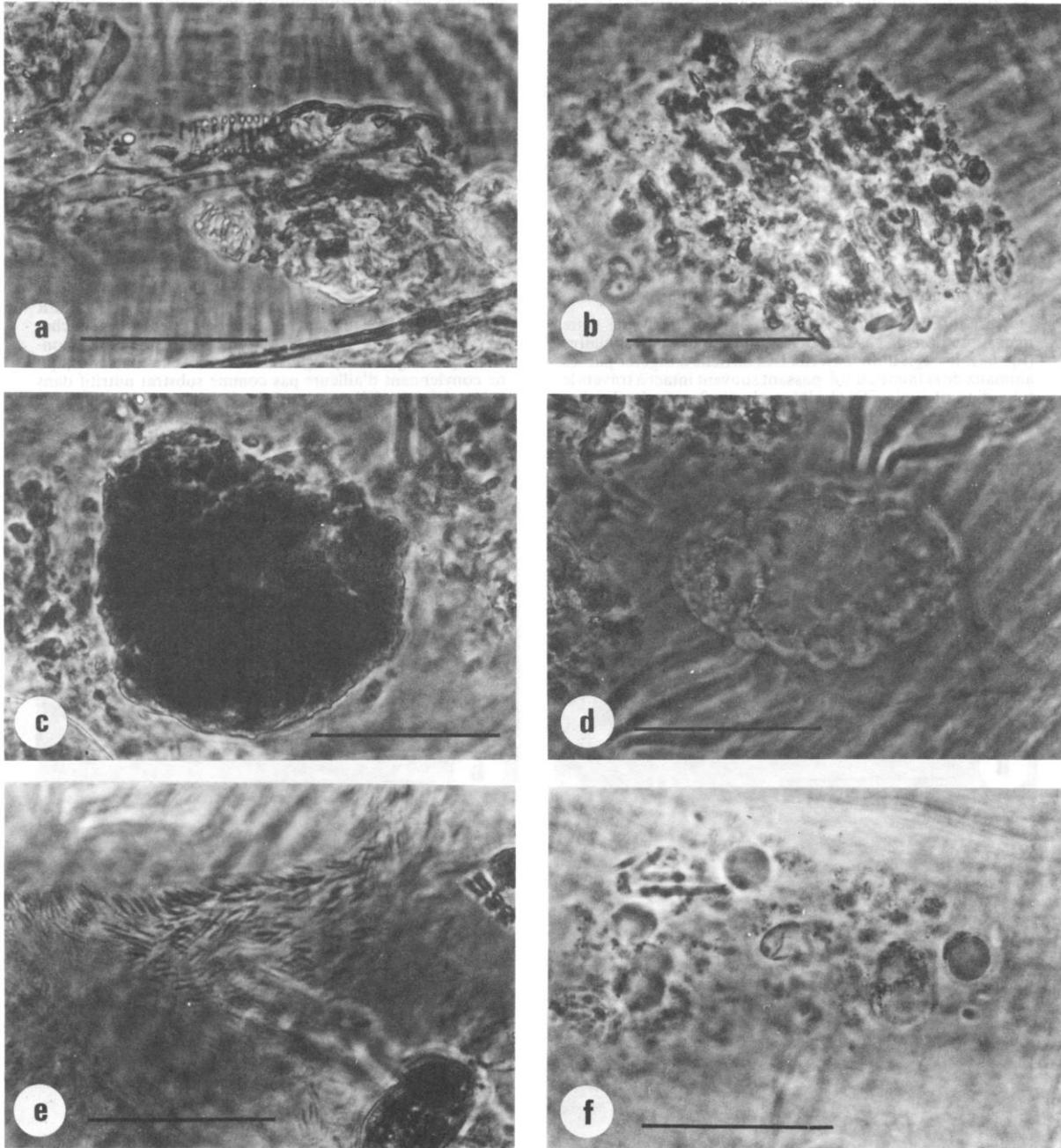


Fig. 6

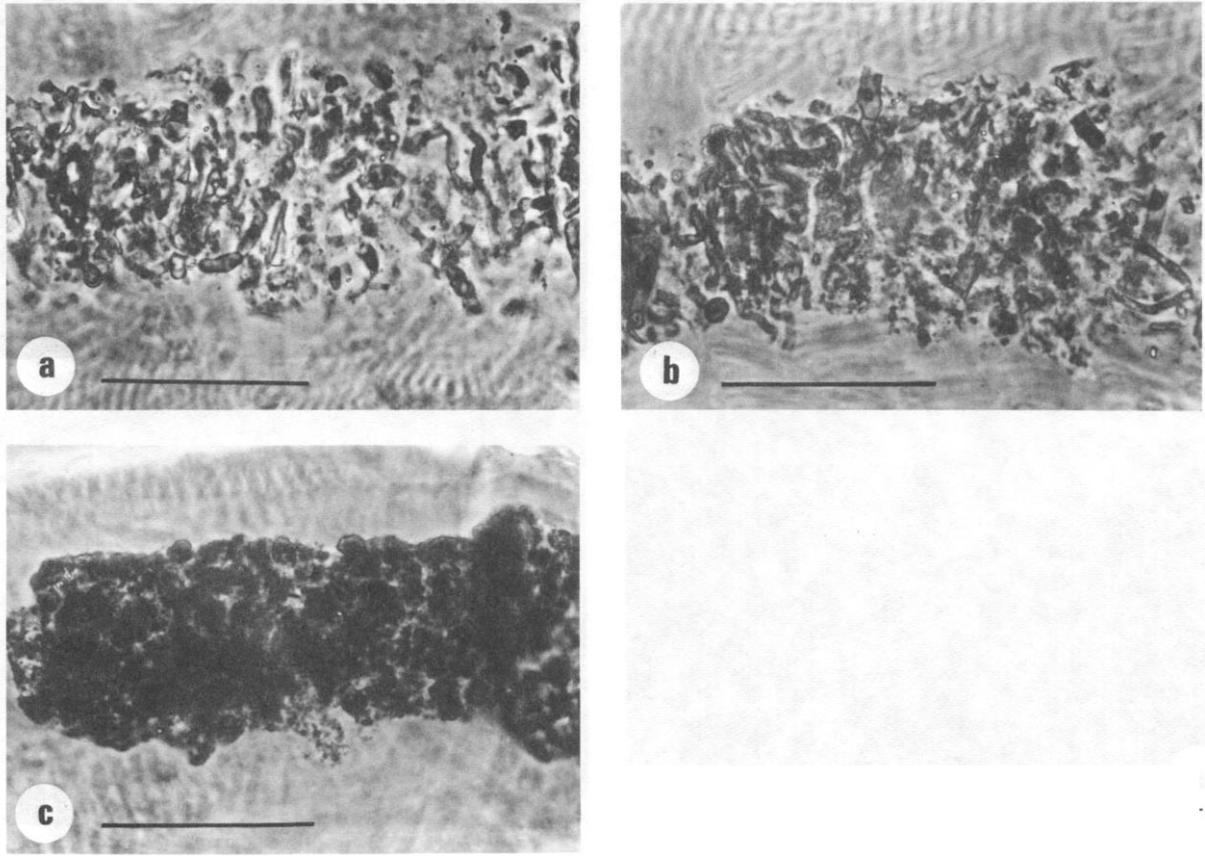


Fig. 7

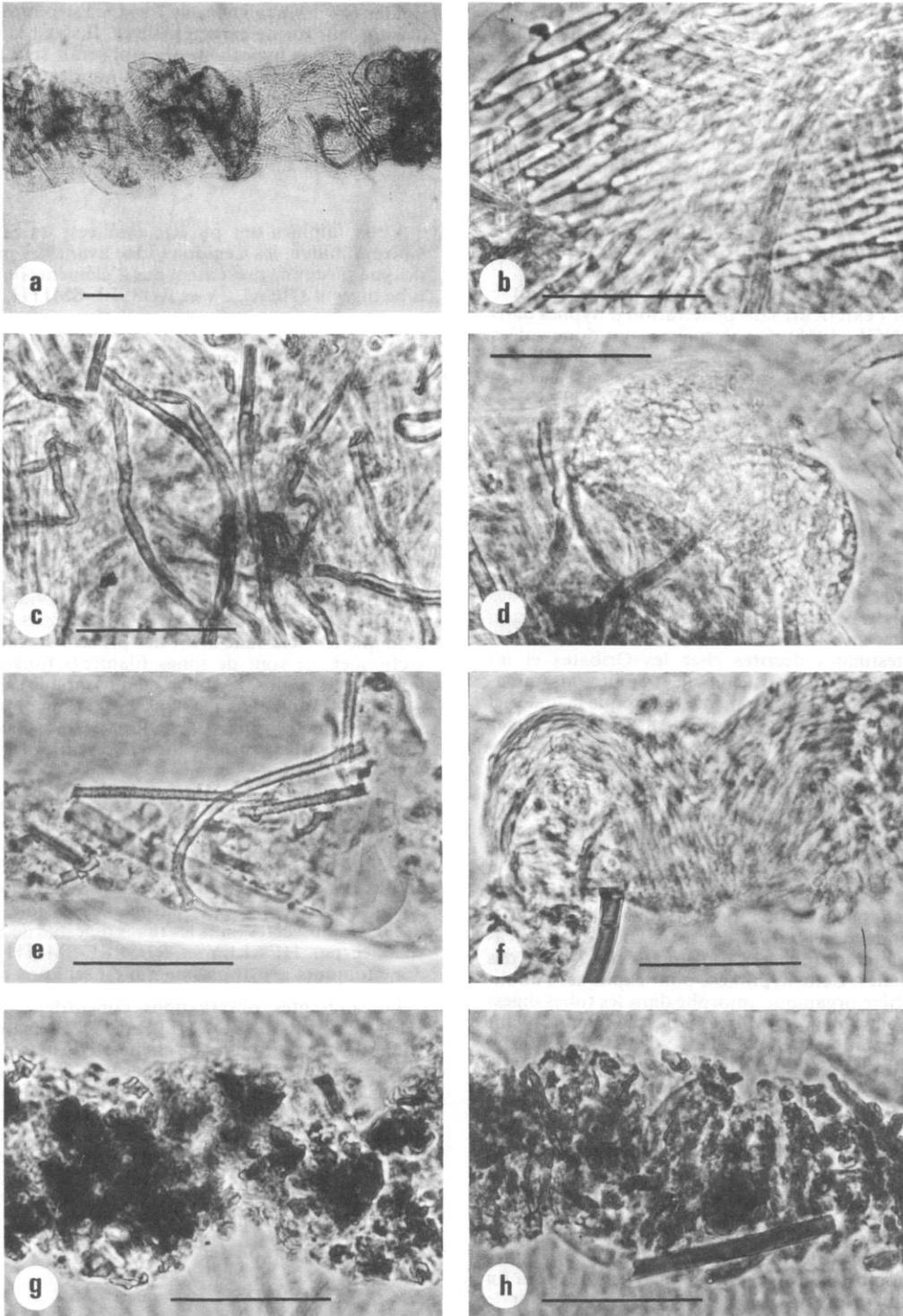


Fig. 8

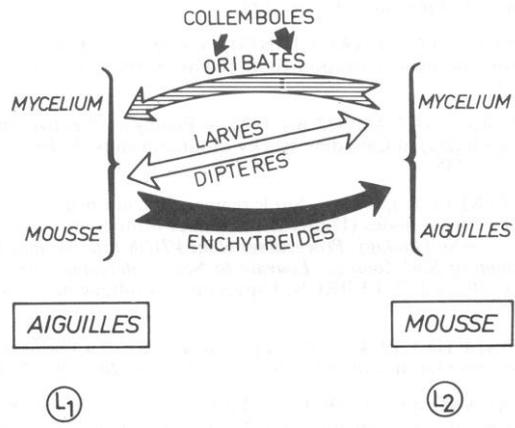


Fig. 9