



HAL
open science

Réactions des populations animales et microbiennes du sol à la privation des apports annuels de litière: exemple d'une rendzine forestière

Pierre Arpin, Gérard Kilbertus, Jean-François Ponge, Guy Vannier, Bruno Verdier

► To cite this version:

Pierre Arpin, Gérard Kilbertus, Jean-François Ponge, Guy Vannier, Bruno Verdier. Réactions des populations animales et microbiennes du sol à la privation des apports annuels de litière: exemple d'une rendzine forestière. *Bulletin d'Ecologie*, 1985, 16 (1), pp.95-115. hal-00507044

HAL Id: hal-00507044

<https://hal.science/hal-00507044>

Submitted on 29 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.

RÉACTIONS DES POPULATIONS ANIMALES ET MICROBIENNES DU SOL A LA PRIVATION DES APPORTS ANNUELS DE LITIÈRE: EXEMPLE D'UNE RENDZINE FORESTIÈRE

par P. ARPIN, G. KILBERTUS*, J.F. PONGE, G. VANNIER, B. VERDIER

Équipe de recherche n° 204 du C.N.R.S., Laboratoire d'Écologie Générale du Muséum National d'Histoire

Naturelle, 4, avenue du Petit Château – 91800 BRUNOY

*et *Laboratoire de Microbiologie, Université de Nancy I – 54037 NANCY*

MOTS-CLÉS: Charmaie sur Mull calcique – Privation de litière – Stress trophique – Stratégies adaptatives – Microflore – Collembola – Nematoda – Atmosphère du sol – Evolution de la flore

RÉSUMÉ

Les animaux du sol tirent la majorité de leurs ressources de la consommation de la litière, soit directement comme consommateur primaire, soit indirectement après transformation du substrat par les champignons et participent alors à la biodégradation de la matière organique en relation étroite avec la microflore bactérienne. On pourrait légitimement penser que la soustraction des apports annuels de litière au sol entraînera des désordres au sein des populations animales et microbiennes et donc retentira sur la structure et le fonctionnement de l'écosystème. Le but de l'expérience menée pendant 5 ans dans une charmaie sur rendzine forestière (Mull calcaire) est de montrer comment les animaux et les microorganismes vont réagir et s'adapter à la nouvelle situation trophique. Les résultats doivent être considérés à deux niveaux complémentaires: tout d'abord, la suppression de la litière entraîne une régression spectaculaire et une disparition du tapis herbacé puis une reconquête du milieu par des plantes caractéristiques des friches nitrophiles.

Secondairement ce phénomène va retentir sur les populations animales et microbiennes: durant les deux premières années, augmentation numérique en surface et maintien en profondeur, puis régression des

peuplements aux niveaux profonds (-10 cm), diminution des réserves potentielles énergétiques (bactéries liées aux agrégats), diminution de la cellulolyse et de la ligninolyse, décalage des périodes d'activités maximales (nématodes), disparition du cycle annuel régulier de succession des groupements trophiques (nématodes) et son remplacement par deux pics d'activité générale (Printemps–Automne), stimulation du développement des nématodes phytoparasites, remontée vers la surface de deux espèces vivant normalement en profondeur (collemboles et nématodes). L'analyse de l'atmosphère du sol à différents niveaux confirme ces résultats. Le rôle trophique prépondérant de la litière dans un tel type d'humus est reconsidéré au profit de la strate herbacée. Il est discuté, de même, de l'importance du type d'humus quelle que soit la végétation portée par le sol sur les populations animales et microbiennes.

KEY-WORDS: Hornbeam on calcic Mull – Privation of the litter trophic stress – Adaptative strategies – Microflora – Collembola – Nematoda – Soil atmosphere – Modification of the flora

SUMMARY

***Response of animal and microbial populations to the privation of the annual deposit of the litter:
example of a forest rendzina***

Soil animals get the greater part of their resources from the litter consumption, either as primary consumers or indirectly after substrate transformation by fungi and are then participating in the biodegradation of the organic matter, in close relationship with bacteria. Legitimately, we could think that the privation for the soil of the annual deposit of the litter will induce disturbances to animal and microbial populations and will then affect the structure and the functioning of the ecosystem. The aim of the experiment we conducted during five years in a hornbeam forest on a calcareous Mull (Rendzina) is to show how animals and microorganisms react and fit on the new trophic situation. Results must be considered at two complementary levels: first, the litter privation induces a spectacular decrease and a disappearance of the herbaceous cover and after, the typical plants of the nitrophil follows recolonize the soil. Secondly, this phenomenon affects animal and microbial populations. We can observe:

1 – A numerical increase at the surface level accompanied by a conservation in deep layers during the

first two years and after, a decrease in deep levels (-10 cm).

2 – A decrease of the energetic potential reserves (bacteria associated with aggregates).

3 – A decrease of the cellulolyse and the ligninolyse.

4 – A disturbance of the maximal activity periods (nematoda), a disappearance of the annual cycle which regularly intervenes in the succession of the trophic groups and its replacement by two peaks of general activity (Spring and Autumn).

5 – Increase of the abundance of phytoparasit nematoda and motions from bottom to top of two species ordinarily dwelling in the depth (collembola and nematoda).

The analysis of the soil atmosphere at different levels is in accordance with these results. Finally, it seems that in the humus type we have studied, the trophic role of the litter must be denied in favour of the one of the herbaceous cover. Therefore, we discuss the importance of the humus type on animal and microbial populations whatever the vegetation growing upon the soil may be.

INTRODUCTION

Dans un écosystème donné, les animaux du sol tirent la majorité de leurs ressources de la consommation de la litière (brindilles, feuilles, débris divers, inflorescences):

- Directement, en tant que consommateur primaire;
- Indirectement, après transformation du substrat par les champignons et participant alors à la biodégradation de la litière en relation étroite avec la microflore bactérienne.

En effet la litière en provenance de la strate épigée peut être décomposée totalement sous l'action des champignons et des bactéries. Mais elle peut aussi au préalable être fragmentée par la microfaune dont les produits de digestion (pelotes fécales) pourront à leur tour servir de nourriture à d'autres catégories d'organismes. Il est nécessaire d'insister sur le fait que la fragmentation n'est pas l'unique rôle joué par les animaux du sol mais ne représente que l'aspect primaire des relations trophiques et que d'autre part les pelotes fécales sont des produits ayant subi d'importantes transformations (modifications organiques et minérales du substrat initial, enrobage de mucus, présence de feuillets d'argile, modifications physiologiques, qualitatives et quantitatives des

microorganismes etc...). Il faut insister sur le rôle vecteur très important joué par les animaux du sol permettant une colonisation plus rapide du substrat par les microorganismes et une amplification de leur action (KILBERTUS et VANNIER, 1981; ARPIN et KILBERTUS, 1981; PONGE et CHARPENTIE, 1981). L'ensemble de ces réactions successives de synthèse et de dégradation aboutissent à une minéralisation totale de la matière organique (plus ou moins rapidement effectuée selon les types de sol) et les nouvelles substances ainsi formées vont, avec les produits de la photosynthèse, permettre le développement des plantes nécessaires au maintien de la vie sur terre.

Le sol apparaît donc comme la composante principale par laquelle transitent obligatoirement tous les cycles biogéochimiques. Sa formation, son maintien et son évolution sont le fruit d'un travail incessant conjointement mené par la microflore et la microfaune; sa structure est aussi fonction de la nature de la roche mère et de la végétation présente. Cette petite couche humifère qui ne dépasse guère 20 cm est un système énergétique vivant avec tout son cortège d'interactions possibles (symbiose, compétition, parasitisme) à tous les niveaux trophiques.

On pourrait penser que la soustraction des apports annuels de litière au sol entraînera des désordres au sein des populations animales et microbiennes, donc sur la structure et le fonctionnement de l'écosystème et sera un des moyens d'investigation pour une meilleure connaissance de la place, du rôle et des relations trophiques entre les espèces peuplant le sol et impliquées dans la biodégradation de la matière organique. C'est le but de l'expérience qui a été menée pendant cinq années dans une rendzine forestière.

MATÉRIEL ET MÉTHODES

Les parcelles d'étude sont situées dans le parc du laboratoire d'Ecologie Générale de BRUNOY. Il s'agit d'une Chênaie-Charmaie typique développée sur Mull calcaire (pH 8,5; C/N ~ 10–12): la strate arborescente est dominée par le Charme (*Carpinus betulus*) et la strate herbacée forme un tapis continu de Mercuriales (*Mercurialis perennis*) recouvrant un réseau dense de Lierre (*Hedera helix*). On trouvera tout renseignement complémentaire, floristique, climatique ou pédologique in VANNIER (1970).

Les deux aires de prélèvements (10 × 8 m) ont été définitivement implantées après avoir vérifié leur identité tant du point de vue phytosociologique que zoologique et microbien. La parcelle expérimentale (Fig. 1) est recouverte par des paniers amovibles, récupérateurs de litière, et maintenus à 1,80 m de la surface du sol par

une structure métallique; elle est entourée d'un filet en plastique empêchant les apports latéraux de feuilles sur le sol. La parcelle témoin est simplement figurée par un grillage de jardin.

La température, l'hygrométrie de l'air et la pluviosité sont relevées toutes les semaines sur chaque parcelle. Quatre niveaux édaphiques sont prospectés bimestriellement dans chaque aire: 0–1 cm –1–3,5 cm; 3,5–6 cm; –6–8,5 cm. Chaque prélèvement est composé de trois carottages à la sonde pédologique (diamètre 5 cm) et sera utilisé pour: extraction par voie sèche des microarthropodes Collemboles, extraction par voie humide des Nématodes, suspension-dilution de la microflore, mesures des humidités actuelles et analyse de l'atmosphère du sol par le «Scholander 0,5 cc gaz analyser» (SCHOLANDER, 1947) selon la technique de prélèvement décrite par VERDIER (1975). En microbiologie les ultrasons ont été utilisés selon la méthode décrite par SCHWARTZ (1981) et KILBERTUS *et al.* (1982). Pour la technique des pièges, 1 g. de matériel (cellulose ou sciure de hêtre lavée) est déposé dans des cylindres plastiques (diamètre 5 cm, hauteur 2 cm) fermés aux deux extrémités par de la toile à bluter à mailles de 72 μm de diamètre: 5 pièges de chaque catégorie sont utilisés aux différents prélèvements. L'activité lipolytique a été mesurée selon la technique décrite par MOUREY (1979). Pour la microscopie électronique à transmission, après fixation (RYTER et KELLENBERGER, 1958) les échantillons de sol sont déshydratés à l'éthanol, puis inclus dans l'épon, les coupes fines obtenues étant contrastées au citrate de plomb (REYNOLDS, 1963). Les deux aires d'étude sont divisées en quadrats de 1 m², tirés au sort à chaque prélèvement à l'aide d'une table de nombres casualisés (c'est dans le même quadrat que sont réalisés l'ensemble des prélèvements tous les deux mois): ce protocole a été utilisé pour déceler éventuellement l'influence sur la composition faunistique d'un gradient (hydrique, etc...), non perçu au départ et qui viendrait perturber la comparaison entre les deux stations. L'expérience de rétention de litière a débuté en novembre 1976 et s'est poursuivie jusqu'au début de l'année 1981.

RÉSULTATS ET DISCUSSION

I – INCIDENCES GÉNÉRALES DU PROTOCOLE EXPÉRIMENTAL SUR LE SITE ÉTUDIÉ

A – INCIDENCES PHYSIQUES

1) Coefficient d'ombrage: la pose de paniers récupérateurs de litière pourrait entraîner des modifications sensibles de la densité ou de la composition de la strate herbacée en interceptant la lumière solaire.

La mesure de l'intensité lumineuse en différents points dans chaque station ne révèle pas d'opposition majeure entre les deux sites étudiés:

- Au sol, le rayonnement direct mesuré est plus important dans la station expérimentale (562 Lux contre 210).

- A 40 cm il est légèrement supérieur pour la station témoin (2.630 Lux contre 2.182).

- A 1 m il y a déficit de rayonnement direct dans la station expérimentale (10.500 Lux contre 17.000) mais le rayonnement indirect (cellule tournée vers le sol) est supérieur (2.200 Lux contre 1.200).

2) Humidités actuelles et pF du sol: les valeurs de l'humidité correspondant aux pF 2,5 – 3,5 et 4,2 (valeurs caractéristiques utilisées dans nos régions) sont relativement stables au cours des saisons. D'autre part, si la capacité de rétention hydrique du sol de la station expérimentale est plus importante que celle du témoin (tableau I) le degré de siccité du sol a la même importance pour les animaux de l'une ou l'autre station. Au cours des quatre années d'étude l'évolution hydrique saisonnière est tout à fait comparable dans les deux parcelles: on y distingue un maximum printanier (mars) et un minimum post-estival (juillet-septembre); le pF 4,2 a été atteint une seule fois, en 1979, pour tous les niveaux sur les deux stations.

B – INCIDENCES BIOLOGIQUES

1) Estimation de la production de litière: les paniers récupérateurs ont permis d'estimer la production de litière déroutée de la station expérimentale; les valeurs se situent entre 3,5 et 4 t/ha/an. La chute de litière, irrégulière au cours d'un cycle annuel, suit cependant une distribution reproductible chaque année (automne et fin du printemps) avec un maximum automnal et se compose de: 65 % de feuilles et 19 % de fruits (automne), 14,6 % de brindilles et 0,4 % d'inflorescences mâles (juin). Ces valeurs sont tout à fait conformes aux productions annoncées par les botanistes pour les forêts tempérées feuillues (BRAY et GORHAM, 1964). Depuis le début de l'expérience de rétention de litière les communautés animales et microbiennes du sol de la station expérimentale ont été privées de 110 kg de litière (13,7 t/ha). Ce chiffre, certes important, doit être complété par une autre notion tout aussi capitale ou loi de succession microbienne au cours de la biodégradation (KILBERTUS et REISINGER, 1975; OLAH *et al.*, 1978) et vérifiée ici par PROTH (1978): l'attaque microbienne commence déjà dans la phyllosphère avec la présence de nombreuses levures puis des champignons

filamenteux; la litière qui arrive au sol a gardé sa structure de matériel végétal mais la feuille est en réalité une véritable outre à champignons qui, après épuisement des sources trophiques, seront attaqués et décomposés par les bactéries. C'est donc 110 kg de matériel végétal déjà transformé qui sera soustrait de la station expérimentale. La valeur énergétique moyenne sans les cendres des feuilles de Charmes est de $4,4912 \pm 0,185$ cal/mg (mesures effectuées à l'aide de la bombe calorimétrique Phillipson), on peut donc estimer à 494.103 Kcal la perte énergétique du système, soit l'équivalent de: 5 t.e.p./ha = 6.000 l de fuel = 15 t. charbon).

2) Pluviométrie: les relevés pluviométriques attestent que les récupérateurs de litière ne sont responsables d'aucune privation en eau de pluie. Durant la période d'étude les quantités recueillies sont de 2.000 mm pour la zone témoin et 1.946 mm pour la zone expérimentale, soit un rapport E/T de 0,97. Cela veut dire aussi qu'il existera toujours pour la station expérimentale une source de matière organique, sous forme de pluviolessivats, égale à celle de la station témoin.

II – MODIFICATIONS DE LA STRATE HERBACÉE

L'évènement le plus spectaculaire réside principalement dans les modifications qui se sont manifestées au niveau du tapis végétal. Dès la fin 1977 les Mercuriales sont devenues très éparées alors qu'elles formaient un tapis dense et continu; en 1978 et 1979 elles ont pratiquement disparu de la station expérimentale. Il en est de même du Lierre dont la disparition est subitement intervenue au cours de l'hiver 77/78 vraisemblablement par le fait qu'il n'était plus protégé contre le gel par la couverture de litière. Au cours de l'année 1980, le sol dénudé de la station expérimentale a été recouvert par endroits de mousse puis progressivement sont apparues des plantes caractéristiques des hautes friches nitrophiles ou de l'ormaie rudérale (Ronce, Bardane, diverses Ombellifères, etc...), de sorte qu'en 1981 une nouvelle végétation luxuriante peuplait la station expérimentale. Il faut souligner que ce processus évolutif vers un paysage phytosociologique totalement différent des observations du départ a été accéléré en juin 1980 par un élagage de quelques charmes rendu obligatoire par un risque de détérioration de la structure métallique supportant les paniers récupérateurs de litière. Cette modification importante et imprévisible de la strate herbacée est probablement la conséquence de l'accroissement de l'éclairage au sol par manque de litière; elle va alors, dans une certaine mesure, conditionner secondairement l'évolution des populations animales et microbiennes.

III – MODIFICATIONS MICROBIOLOGIQUES

A – ÉVOLUTION QUANTITATIVE

1) Microflore totale (fig. 2): Afin d'éliminer les interférences possibles seuls ont été retenus les niveaux 1 (0–1,5 cm) et 4 (–6–8,5 cm). En surface la suppression de litière exerce durant la seconde année d'étude (1978) un effet stimulant sur la microflore tellurique. A partir de novembre 1978, les rapports s'inversent et jusqu'à la fin de l'étude le nombre de germes sera toujours plus important dans la station témoin. En profondeur, et jusqu'au mois de mai 1978, on note une quantité voisine de germes dans les deux stations, puis on observe une diminution progressive et constante du nombre de bactéries dans la station expérimentale de telle sorte que l'écart entre les deux parcelles devient fort notable dès la fin de l'année 1978.

Au cours de la première période, la disparition plus ou moins complète de la strate herbacée et en particulier de son réseau souterrain (racines, rhizomes) met à la disposition de la microflore tellurique une quantité supplémentaire de matières organiques. Cette observation peut expliquer le maintien (niveau 4) ou l'augmentation (niveau 1) du nombre de germes dans la parcelle expérimentale. Au contraire, au cours de la seconde période (1979–1981), la privation des apports annuels de litière se manifeste par un effet dépressif sur les microorganismes du sol sous-jacent sans cependant provoquer leur disparition. Un nouvel équilibre s'est créé qui tient compte des ressources encore disponibles (en particulier celles apportées par les pluviocivats).

2) Microflore intra et extra-agrégats (fig. 3): de taille variable les agrégats représentent dans la majorité des cas les unités constitutives du sol. D'origine microbienne (SELINO *et al.*, 1978) ils constituent les complexes organo-minéraux en associant les matières minérales (argiles, oxydes métalliques) aux composés humiques et polysaccharidiques. Différentes études sur leur formation, leur constitution et leur évolution dans les sols (KILBERTUS *et al.*, 1977; EL BALKI *et al.*, 1978; PROTH, 1978) permettent de considérer ces agrégats comme de véritables réserves énergétiques potentielles (ARPIN *et al.*, 1980). Dès 1976 plusieurs auteurs envisagent l'utilisation des ultrasons pour la dislocation des agrégats soit pour des recherches qualitatives (HATTORI, 1976; BALKWILL *et al.*, 1977), soit pour une meilleure évaluation de la biomasse bactérienne (SKINNER, 1976; SCHWARTZ, 1981; KILBERTUS *et al.*, 1982; KILBERTUS, 1983).

Dans la station témoin, la microflore totale du niveau 1 obtenue après sonication est relativement stable entre 800 et 1.000×10^6 germes/g de sol séché à 105°C durant la période d'étude. La courbe obtenue sans les ultra-sons est très irrégulière et ne dépasse pas 300×10^6 germes/go De ce fait le rapport $Mt_0/MA (t_x-t_0)$ ($Mt_0 =$

microflore obtenue sans sonication; $MA(t_x, t_0)$ = microflore obtenue après un temps de sonication $t_x - t_0$, toujours nettement inférieur à 1, atteste qu'une quantité importante de microorganismes est immobilisée à l'intérieur des agrégats et n'a pas la possibilité de répondre directement à un stimulus externe. Les courbes obtenues pour le niveau 4 montrent une irrégularité plus importante avec sonication (entre 180 et 650 germes/g) par rapport au niveau 1 et la microflore du niveau 4 est moins importante. On peut penser que les différences entre les deux niveaux sont étroitement liées à la présence de la litière et des sous-produits de sa dégradation au niveau 1.

Dans la station expérimentale les courbes sont comparables dans les deux niveaux et le nombre de germes est toujours inférieur, en l'absence de sonication, à celui relevé dans la station témoin. Les amplitudes de variation sont importantes et le rapport $Mt_0/MA(t_x - t_0)$ est souvent voisin de 1. Ainsi le nombre de germes contenus à l'intérieur des agrégats est nettement moins grand dans la station expérimentale. D'autre part, ce nombre est voisin dans les deux niveaux Essai 1 et Essai 4 ainsi que dans le niveau T4 de la station témoin: en effet les courbes obtenues ont un aspect similaire et la quantité de microorganismes contenue et protégée par les éléments organiques ou minéraux varie souvent dans le même sens. En d'autres termes, le niveau Essai 1 où la litière a été supprimée tend à se comporter comme le niveau Témoin 4 où l'influence de la couverture végétale morte ne se fait que peu sentir. Si l'on calcule l'indice d'activité biologique (KILBERTUS *et al.*, 1982), $A/A + I$ (A = nombre de germes extra-agrégats et I = nombre de germes intra-agrégats) on trouve:

$$T_1 = 30 \%, T_4 = 50,2 \% - E_1 = 58 \%, E_4 = 52 \%$$

La diminution sensible des réserves énergétiques potentielles dans la station expérimentale est également confirmée par les résultats obtenus en microscopie électronique à transmission. Dans le sol de la station témoin, les germes à l'intérieur des agrégats sont le plus souvent regroupés en colonies. Ils sont englobés dans du mucilage à la surface duquel s'adsorbent des feuillets d'argile (figs. 4A et B). Dans le sol de la station expérimentale les formations précédentes sont nettement moins nombreuses et les germes intra-agrégats sont le plus souvent isolés (Fig. 4D) ou libres à l'extérieur de l'agrégat (Fig. 4C).

B — ÉVOLUTION QUALITATIVE

L'évolution de la flore bactérienne est résumée dans le tableau II. La première partie du tableau concerne des procaryotes retrouvés fréquemment tout au long de l'étude dans les deux parcelles. La seconde partie est constituée de germes isolés épisodiquement dans l'une ou l'autre parcelle soit au début soit à la fin de

l'expérience. Enfin la troisième partie regroupe les genres qui n'ont jamais été recensés dans la station expérimentale à l'exception de *Micromonospora* sp. La lecture du tableau permet de conclure, mis à part *Micromonospora* sp., que la suppression de litière n'a qu'une influence limitée sur les procaryotes saprophytes présents surtout à l'extérieur des agrégats; cette influence ne semble se limiter qu'à la quantité de germes présents comme l'ont prouvé les résultats précédents.

L'évolution de la mycoflore est résumée dans le tableau III. Bien que dans leur majorité les germes ne sont que peu affectés par la suppression de litière, on constate cependant dès 1980 l'apparition d'espèces propres à chaque station. En effet, certains champignons épisodiques au départ de l'étude dans la station témoin (tableau III, 2) sont rencontrés régulièrement et uniquement dans ce biotope dès 1980. Il en est de même pour la parcelle expérimentale (Tableau III, 3).

C – ACTIVITÉS BIOLOGIQUES

1) Cellulolyse et ligninolyse: Les courbes de la figure 5, d'après les résultats d'ALBERTI (1982), montrent un phénomène identique pour les deux activités. Après un mois d'expérience dans la station témoin la cellulose présente une augmentation de poids (4%) suivie d'une diminution régulière (5,8% de pertes). Dans la station expérimentale ce gain de poids atteint 14% et se maintient jusqu'au mois de mars. On assiste ensuite à une dégradation lente du matériel cellulosique (2% de pertes). Pour la lignine les pertes sont nulles pour la station expérimentale et atteignent 14% dans le témoin. On peut donc en déduire que les deux milieux ont une composition microbiologique différente et certainement de nature quantitative. KILBERTUS et SCHWARTZ (1981) ont obtenu des résultats similaires en Guyane Française (élimination du couvert forestier). Ils ont émis l'hypothèse d'une raréfaction des germes spécialisés sous l'effet de la suppression des apports végétaux, cette microflore se rétablissant progressivement par la suite au niveau des pièges. Les gains de poids s'expliquent difficilement; RADTKE (1979) a fait des observations analogues. STACHURSKY et ZIMKA (1976) ont émis l'hypothèse d'un accroissement de poids par oxydation non biologique de certaines substances à partir de l'oxygène atmosphérique.

2) Activité lipolytique: Les résultats consignés dans le tableau IV montrent que la suppression de la litière entraîne une diminution importante de l'activité lipolytique dans la station expérimentale. Signalons d'autre part une juxtaposition intéressante de ces résultats avec les indices d'activité biologique calculés après les

expériences de sonication: dans les deux cas les horizons E₁ et E₄ de la station expérimentale se comportent comme l'horizon T₄ de la parcelle témoin .

IV – MODIFICATIONS DE LA FAUNE NÉMATOLOGIQUE

Considéré dans son ensemble, le bilan général des quatre années de prospection fait état d'un nombre égal de nématodes récoltés dans les deux stations (204.000 vers pour le témoin et 207.000 pour l'essai) et d'une même richesse spécifique (40 espèces). Cependant, l'observation des récoltes par strates, l'analyse de l'évolution des groupements trophiques et des espèces principales dans le temps et dans l'espace, de même que l'étude des périodes d'activité maximale offrent une vue plus nuancée et plus précise des réactions des populations de nématodes à la suppression des apports de litière.

A – ÉVOLUTION QUANTITATIVE

Les figures 6 et 7 représentent l'évolution de la densité des nématodes récoltés par niveaux de prospection et par années dans les deux parcelles étudiées. Pour permettre une meilleure lisibilité du graphique les niveaux 1 (0–1 cm) et 2 (–1–3,5 cm) ont été regroupés sous le terme niveau de Surface, de même que les niveaux 3 (–3,5–6 cm) et 4 (–6–8,5 cm) sous le terme niveau de Profondeur (ceci se justifie par l'évolution presque semblable de ces strates entre elles).

En considérant les courbes de la population totale on peut noter une augmentation du nombre de nématodes dans la station expérimentale durant les deux premières années d'étude par rapport à la parcelle témoin alors que le sens de l'évolution est identique pour les deux parcelles. En réalité cette faible évolution positive est due au niveau de surface (+4,5%) alors que l'on note une réduction des effectifs en profondeur (–5%). L'évolution des groupements trophiques indique que chaque ensemble va réagir différemment. Ainsi les nématodes bactériophages subissent une réduction de leur densité principalement en profondeur (–14,5%) alors que la perte de surface est faible (–3,5%). Au contraire pour les nématodes mycophages on enregistre un gain en surface (+11%) et une baisse du nombre en profondeur (–6%). Le résultat le plus spectaculaire concerne l'évolution des nématodes phytoparasites où le gain en profondeur (+53%) se manifeste dès le début de l'expérience de rétention de litière et semble gagner la surface au cours de la troisième année (+144%). Tous les

autres groupements trophiques présentent une réduction de leurs effectifs plus accentuée en profondeur (Microherbivores: -33% et -46%. Nourriture variée: -19% et -15%. Prédateurs: -3% et -23%, respectivement en surface et en profondeur).

L'incidence majeure de la suppression de litière réside dans la raréfaction progressive du tapis herbacé. La littérature nématologique concernant les relations plantes hôtes-nématodes montre des interactions complexes entre les sécrétions racinaires et les attaques de nématodes, les sucs excrétés par ces animaux et les stimulations de croissances racinaires, etc. Nous savons d'autre part qu'un végétal stressé, amoindri dans son métabolisme, résiste mal à l'action des parasites. Ceci peut expliquer l'augmentation des densités de nématodes phytoparasites d'abord dans les niveaux profonds, puis leur tendance à se développer en surface par diminution progressive du matériel nutritif. De la même façon on peut penser que le développement des champignons associés aux racines pourrissantes et servant de nourriture à de nombreux nématodes mycophages (surtout *Tylenchida*) a permis le maintien en profondeur et la croissance en surface de ces animaux. D'une manière générale les figures 6 et 7 permettent de constater que pour chaque ensemble trophique le sens d'évolution des densités est sensiblement le même dans les 2 parcelles. Cela permet de préciser que l'effet de privation de litière se manifeste en deux temps: durant la période 1977-1978 il y a maintien en profondeur et augmentation en surface des populations de nématodes; au cours de la période 1979-1980 la réduction des effectifs est surtout sensible en profondeur. Comme on l'a vu plus haut, les nématodes phytoparasites font exception à ce schéma par leur développement explosif dès le début de l'expérience.

En fait, parmi les espèces entrant dans la composition des groupes trophiques, certaines ont un comportement différent de la majorité du groupe. On a résumé dans le tableau V les valeurs des densités des principales espèces récoltées dans les deux stations. On peut ainsi voir que parmi les nématodes bactériophages, *Cephalobus persegnis* est la seule espèce dont l'effectif s'est sensiblement accru (+10%) dans la station expérimentale. Il s'agit là d'un animal se développant particulièrement en broutant les tissus végétaux en décomposition très avancée et la relation entre l'augmentation des ressources énergétiques par les racines pourrissantes des végétaux stressés et l'augmentation de la densité de cette espèce est fort plausible. De même peut-on noter parmi les nématodes mycophages un développement de *Aglenchus agricola* (+10,5%) et *Aphelenchus avenae* (+8%) alors que *Aphelenchoides saprophilus* régresse (-41%).

Avec les nématodes phytoparasites on assiste à une nette diminution des populations de *Longidorus macrosoma* (-7%), *Enchodorella microdora* (-59%), *Criconemoides macrodorus* (-57%) et *Pratylenchus*

groupe *curvatus* (-55%), largement compensée par l'explosion démographique de *Helicotylenchus pseudorobustus* (+670%). D'autre part, toutes les espèces de phytoparasites qui se localisent principalement dans les niveaux inférieurs du sol ont tendance, dans la station expérimentale, à se développer dans les niveaux supérieurs. Ce phénomène est particulièrement sensible chez *Helicotylenchus* (fig. 11). Enfin chez les nématodes prédateurs, on notera un comportement inverse entre les Trypilidae (-45 %) et les *Mononchida* (+41%).

B – ÉVOLUTION DES PÉRIODES D'ACTIVITÉ MAXIMALE

En comparant (fig. 8) l'évolution annuelle des populations de nématodes durant l'expérience dans les deux stations, on remarque deux points:

1 – Quelle que soit la station les courbes présentent dans l'ensemble deux pics de densité maximale, l'un au Printemps et l'autre en Automne (le pic automnal semble plus important dans l'essai et le pic printanier l'est pour le témoin).

2 – Alors qu'au cours de l'année 1977 les deux évolutions sont synchrones, dès le début 1978 un décalage apparaît dans les périodes d'activité maximale entre station expérimentale et station témoin.

Ce décalage et cette discordance s'observent parfaitement pour la population totale et dans l'ensemble des groupements trophiques (fig. 9). On vérifiera notamment l'intensité plus grande du pic printanier dans la station témoin et surtout la présence de vagues successives d'activité maximale selon un cycle régulier et bien reproductible tous les ans: le premier pic d'activité quoique d'intensité relativement faible, s'observe au début de l'automne (septembre–octobre); il se rapporte aux nématodes mycophages qui sont les premiers à envahir les litières qui tombent, puis ils cèdent la place (novembre) aux nématodes bactériophages et aux prédateurs (dont on notera une nouvelle fois le synchronisme de courbes (ARPIN, 1980) auxquels sont associés les nématodes microherbivores et ceux à nourriture variée; l'hiver permet le développement intense des nématodes phytoparasites (janvier) puis tout recommence d'une manière identique au début du Printemps avec les vagues des mycophages (mars), puis bactériophages etc... (mai) et une petite période d'activité estivale pour les phytoparasites (juillet). Au contraire, dans la station expérimentale le pic de densité maximale se situe en automne et sans aucune exception tous les groupements trophiques (et la majorité des espèces) présentent une activité régulièrement intense à la même période. En d'autres termes les successions de populations mises en évidence dans la station témoin ne s'observent plus dans la station expérimentale: si ces cycles existent ils

doivent se faire sur une période très courte car tout se passe comme si les animaux réagissaient rapidement et en même temps (surtout en automne et à un degré plus faible au printemps) à l'apport de la moindre source trophique permettant une reprise de l'activité biologique. Cet apport est vraisemblablement réalisé par les pluviolessivats mais aussi par les lombrics qui n'ont jamais cessé leur activité dans la station expérimentale si l'on en juge par la présence de nombreux turricules apparaissant à l'automne et au printemps. Précisons toutefois que les turricules frais ne semblent pas spécialement stimulants pour la nématofaune; une analyse ponctuelle effectuée en mars 1979 montre qu'il y a moins de nématodes dans les turricules frais que dans le sol environnant:

Niveau 1 Témoin: 3.827 Vers/100 g. sol – **Turricules T:** 1.056 Vers/100 g.

Niveau 1 Essai: 4.160 Vers/100 g. sol – **Turricules E:** 1.657 Vers/100 g.

On a démontré par ailleurs (MALOCHET, 1979) que les fèces exercent une attraction sur les nématodes mais que l'installation puis la colonisation d'un substrat sont conditionnés par un jeu d'interactions bactériennes et le temps d'invasion est d'autant plus long (et la densité d'autant plus faible) que le substrat est riche en bactéries. Une telle relation avec l'activité des lombrics nous paraît tout à fait plausible étant donné la présence de polysaccharides (mucus) et de bactéries dans les turricules. Par contre, la densité plus élevée de vers dans les turricules de la station expérimentale pourrait s'expliquer par une réaction plus rapide des nématodes à l'apport trophique mais aussi au fait que ces turricules présentent un rapport C/N plus faible que dans le témoin, donc une mise à disposition d'une matière plus décomposée et plus facilement accessible aux nématodes, comme le montre l'analyse du carbone et de l'azote organiques (C et N exprimés en % du poids sec de matière).

Turricules Témoin – C = 123,1 – N = 6,66 – C/N = 18,5

Turricules Essai – C = 96,6 – N = 6,53 – C/N = 14,8

Bien sûr ces résultats doivent être regardés avec prudence car il s'agit d'une analyse ponctuelle qui ne peut servir que d'information.

V – MODIFICATIONS DE LA FAUNE DES COLLEMBOLS

Comme pour les populations nématologiques il est difficile globalement de définir l'impact de la privation de litière sur les Collembols édaphiques. Cependant la lecture du tableau VI où sont répertoriées les espèces de Collembols avec leurs densités par année pour chaque station appelle quelques commentaires à la

fois d'ordre quantitatif et qualitatif.

A – ASPECT QUANTITATIF

Dans la station témoin les fluctuations de la densité annuelle des Collemboles témoignent d'une augmentation du nombre d'individus de 1977 à 1979 (on passe respectivement de 2.496 à 3.355 puis 3.736 individus) puis d'une décroissance ramenant les populations à un niveau comparable à celui de 1977 (2.495 individus). Le sens de ces fluctuations est identique aux observations de la faune nématologique. Au contraire dans la station expérimentale on peut noter durant les deux premières années une stabilité de la densité des Collemboles (3.076 puis 3.073 individus respectivement pour 1977 et 1978) suivie dès 1979 d'une décroissance notable des populations (2.214 puis 1.599 individus).

On a représenté (fig. 10) l'évolution des densités de Collemboles selon les niveaux de prospection dans les deux stations. Comme pour les nématodes le terme «surface» désigne le regroupement des niveaux 1 et 2 et le terme «profondeur» celui des niveaux 3 et 4 étant donné l'évolution quasi-similaire de ces strates entre elles. L'observation des graphiques indique clairement que les populations de surface se comportent d'une manière presque identique dans les deux stations alors que les niveaux inférieurs, après avoir maintenu leur potentiel durant les deux premières années, présentent une chute régulière des populations dans la station expérimentale. Nous retrouvons encore ici le même phénomène observé chez les nématodes et les populations bactériennes, avec cependant une réponse un peu plus tardive chez les Collemboles.

B – ASPECT QUALITATIF

Un aspect comportemental particulier s'observe chez l'espèce *Stenaphorura denisi*. Globalement cette espèce présente une évolution similaire des densités annuelles dans les deux stations. Cependant on doit remarquer deux faits: tout d'abord l'augmentation numérique constatée au cours des années 1978 et 1979 dans la station expérimentale est très nettement plus importante que dans la station témoin. D'autre part, comme on peut le constater sur l'histogramme (fig. 11) représentant l'évolution de la densité annuelle de cette espèce selon les niveaux de prospection, *Stenaphorura denisi* a tendance à se développer progressivement vers la surface alors que dans la station témoin et au départ dans la station expérimentale elle se comporte tout à fait comme une

espèce édaphique de profondeur. Ce développement particulier est à mettre en parallèle avec l'évolution du nématode phytoparasite *Helicotylenchus pseudorobustus* représentée symétriquement sur la fig. 11. Précisons toutefois qu'il est impossible d'établir une corrélation nutritionnelle entre ces deux espèces, l'observation au microscope du tube digestif de *Stenaphorura denisi* ne permettant pas de préciser l'origine des constituants du bol alimentaire (bouillie fine dans masse minérale).

Enfin, un dernier point à souligner est le comportement de l'espèce *Onychiurus pseudogranulosus* qui disparaît totalement de la station expérimentale dès la seconde année. Ici aussi il est difficile d'expliquer ce phénomène sous l'angle trophique: si *Onychiurus pseudogranulosus*, à l'inverse de *Stenaphorus denisi*, est typiquement une espèce de surface, l'observation du contenu digestif montre rarement des éléments figurés imputables à la litière.

VI – DYNAMIQUE DE L'ATMOSPHERE DU SOL

Le gradient d'oxygène se définit assez mal dans le sol. Ce gaz diffuse rapidement vers le niveau d'activité la plus intense qui puise alors l'oxygène nécessaire soit dans l'air libre, soit dans les zones à faible activité biologique (donc à teneur élevée en O₂). Ainsi le niveau d'activité la plus grande provoquera dans le sol l'existence d'un gradient d'oxygène selon la position plus ou moins profonde de ce niveau. Au contraire on observera toujours dans le sol un gradient réel de gaz carbonique. C'est pourquoi il nous a paru préférable de montrer les courbes d'évolution de la teneur en CO₂ (fig. 12) bien que celles de l'O₂ aient une allure semblable mais avec des pics inversés.

La dynamique du gaz carbonique, aussi bien dans la parcelle témoin que dans la parcelle expérimentale, traduit une activité intense et régulière du sol chaque année au printemps (pic du mois de mai). Cependant la station expérimentale se singularise en 1978 et 1979 par des teneurs en CO₂ remarquablement élevées. Il semble donc que l'on retrouve par l'étude de l'atmosphère du sol les phénomènes saisonniers enregistrés avec les populations animales et microbiennes mais nettement amplifiés: on note des niveaux d'activité comparables dans les deux stations en 1977 (0,24–0,28–0,36 et 0,19–0,29 et 0,35 % de CO₂ respectivement dans les stations témoins et essai selon les trois niveaux prospectés), suivis d'une période (1977–1978) à forte amplitude (variation selon le niveau de 0,20 à 0,29 et 0,35 à 0,74% de CO₂ respectivement pour le témoin et l'essai) correspondant au maintien ou à l'accroissement des populations en relation avec la régression du tapis herbacé,

puis d'une baisse d'activité, les prélèvements gazeux de mai 1980 présentant des teneurs plus faibles et pratiquement équivalentes dans les deux parcelles (0,17–0,18–0,23 et 0,21–0,23–0,25 % de CO₂ respectivement pour le témoin et l'essai.

CONCLUSION

L'hypothèse de départ de notre étude était basée sur l'idée que la rétention des apports annuels de litière au sol entraînerait des désordres importants au sein des populations animales et microbiennes et que par voie de conséquence la structure et le fonctionnement de l'écosystème seraient modifiés. Au terme de cette étude les modifications enregistrées n'ont été perceptibles qu'après une analyse fine des données recueillies pendant 4 années. En réalité ces résultats doivent être considérés à deux niveaux complémentaires et selon une évolution différente de notre hypothèse de départ:

1 – La régression spectaculaire du tapis herbacé est la conséquence première de la privation des apports de litière. En effet dès la période hivernale 1977–1978, le Lierre (*Hedera helix*), vraisemblablement parce qu'il n'est plus protégé du gel par la couverture de feuilles tombées, disparaît, tandis que progressivement jusqu'en 1979, le tapis continu de mercuriales (*Mercurialis perennis*) devient très clairsemé puis inexistant sur la majeure partie de la station expérimentale. Ce phénomène aura deux conséquences :

a) A la disparition de la strate herbacée fait suite une phase évolutive de reconquête du milieu marquée dès 1980 par l'apparition puis le développement luxuriant de plantes de hautes friches nitrophiles. Ce processus s'est trouvé accéléré après l'élagage obligatoire de juin 1982, de telle sorte que rapidement le paysage phytosociologique a été totalement bouleversé. Or la microflore et la microfaune du sol n'ont subi que de faibles modifications qualitatives. Autrement dit à un type de sol donné correspondrait apparemment une microflore et une microfaune spécifiques quelle que soit la végétation portée par ce sol, **dans les limites de stabilité du type d'humus**. En effet, dans le cas d'humus bien caractérisés ou de variation de types sur de courtes distances sous même essence forestière dominante (l'action du ou des facteurs de déséquilibre se manifeste depuis de nombreuses années) la microfaune des Collembolés et des Nématodes, en particulier *Mononchida*, subit des modifications quantitatives et qualitatives au travers desquelles ces deux groupes zoologiques se comportent comme d'excellents indicateurs pédobiologiques soit séparément (ARPIN, 1979; PONGE, 1980 et 1983; PONGE & PRAT, 1982), soit ensemble et avec complémentarité d'indications (ARPIN *et al.*, 1984), ceci

pouvant aussi s'observer à l'échelle d'espèces ubiquistes par des études morphométriques fines (ARPIN & PONGE, 1984). Cela démontre une nouvelle fois qu'avant d'entreprendre une étude sur les relations entre le milieu et les êtres vivants, l'écologiste se doit de connaître au mieux le passé lointain et proche d'un biotope.

b) A la disparition de la strate herbacée fait suite, au niveau du sol, un accroissement des ressources trophiques dues à la biodégradation des systèmes souterrains (racines, rhizomes). Il ne nous est pas possible de donner une estimation précise. Soulignons simplement que la densité des Mercuriales est de l'ordre de 150 pieds/m² (VANNIER, 1970) soit en moyenne pour la station expérimentale une disparition de 12.103 plantules et racines, sans compter le Lierre mis à la disposition de la microflore et de la microfaune. C'est ce phénomène que nous allons enregistrer au niveau faunistique.

2 – Après une année (1977) où les deux stations présentent des populations animales et microbiennes qualitativement et quantitativement similaires, l'évolution ultérieure est marquée par des modifications:

a) Quantitatives: Maintien (en profondeur) ou accroissement des densités en 1978 et 1979 suivis en 1980 d'une régression numérique des effectifs dans les niveaux profonds vraisemblablement par épuisement du stock nutritif (disparition du tapis herbacé). Les niveaux supérieurs ne semblent pas affectés ce qui pourrait s'expliquer par le fait que les populations bénéficient d'un apport trophique non négligeable, directement et rapidement assimilable, représenté par les pluviollessivats et éventuellement (du moins pour la microfaune) par le développement de mousses et d'algues).

b) Qualitatives: Perte d'une réserve microbienne potentielle, diminution de l'activité lipolytique, de la cellulolyse et de la ligninolyse, décalage des périodes d'activité maximale et disparition des successions chronologiques dans l'évolution des groupements trophiques (nématodes), tendance de certaines espèces de profondeur à se développer progressivement vers la surface du sol (Nématodes et Collemboles).

Au regard de ces faibles modifications faunistiques et microbiologiques traduisant certes un déséquilibre du milieu, on peut se demander quel est l'impact réel de la rétention de litière dans une rendzine forestière sur les populations édaphiques? N'a-t-on pas jusqu'à présent attribué à la litière un rôle trophique prépondérant envers les animaux du sol en négligeant, dans une certaine mesure, de considérer en premier l'apport énergétique représenté par la strate herbacée, comme semblent l'indiquer ici les décroissances de densité en profondeur, la relative inertie des horizons supérieurs ou les développements progressifs de certaines espèces vers la surface? Il est beaucoup question à l'heure actuelle d'entreprendre une récupération des litières afin

d'éviter au maximum les feux de forêts et d'utiliser également cette biomasse dans les convertisseurs bioénergétiques. Ne va-t-on pas par ce biais modifier des paysages phytosociologiques et conditionner ainsi l'évolution ultérieure des sols?

Il est vrai que nos expériences ne peuvent répondre qu'à une partie du problème car elles ont été réalisées dans un type d'humus particulier: le Mull calcaire. Il s'agit d'un sol présentant une rapide biodégradation de la litière suivie d'un blocage précoce de la matière organique par le calcaire actif (DUCHAUFOR, 1977 et 1980) qui est ainsi retenue dans les horizons de surface et n'est que lentement soumise à la dégradation microbienne. Un tel sol présente une convergence avec les humus de type Moder ou Mor; la seule différence réside dans le fait que cette matière organique est intimement mélangée à la matière minérale en raison de l'intense activité biologique alors qu'elle s'accumule en surface dans le cas des humus de type Moder ou Mor. Il serait donc souhaitable dans l'avenir de développer des études relationnelles entre la rétention de litière, la strate herbacée et les populations animales et microbiennes du sol sous l'angle du fonctionnement et de l'évolution de l'écosystème sur un sol à humus doux non calcaire (Mull acide à turn-over rapide de la matière organique).

Remerciements

Les auteurs expriment leur gratitude à leurs collègues G. CHAUVIN et A. GUEGEN de l'Université de Rennes qui ont effectué les mesures des équivalences énergétiques de la litière, ainsi qu'à Mme C. MASSON pour la mise au point des illustrations et Melle M.A. DELAMARE DEBOUTEVILLE pour la dactylographie du texte.

RÉFÉRENCES

- ALBERTI (G.), 1982. – Activités biologiques dans les sols forestiers de Brunoy et d'Orléans. D.E.A. de biologie et physiologie végétale, Nancy I: 72 pages.
- ARPIN (P.), 1979. – Ecologie et systématique des nématodes *Mononchida* des zones forestières et herbacées sous climat tempéré humide. I – Types de sol et groupements spécifiques. *Revue Nématol.*, **2**: 211–221.
- ARPIN (P.), 1980. – Les éléments prédateurs de la microfaune du sol. In «Actualités d'écologie forestière». P. Pesson, GauthierVillars, Paris: 507–517.

- 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». P. Pesson, Gauthier-Villars, Paris: 87–150.
- ARPIN (P.) et KILBERTUS (G.), 1981. – Ultrastructure du contenu digestif et de l'épithélium intestinal chez quelques nématodes prédateurs (*Mononchida*) et bactériophages. *Revue Nématol.*, **4**: 131–143.
- ARPIN (P.) et PONGE (J.F.), 1984. – Etude des variations morphométriques de *Prionchulus punctatus* (Cobb, 1917) Andrassy, 1958. *Revue Nématol.*, **7**: 321–324.
- ARPIN (P.), PONGE (J.F.), DABIN (B.) et MORI (A.), 1984. – Utilisation des Nématodes et des Collemboles pour caractériser des phénomènes pédobiologiques. *Rev. Ecol. Biol. Sol.*, **21**: 243–268.
- BALKWILL (D.L.), RUCINSKY (T.E.) et CASIDA (L.E.), 1977. – Release of micro-organisms from soil with respect to transmission electron microscopy viewing and plate counts. *Antonie Van Leeuwenhoek*, **43**: 73–87.
- BRAY (J.R.) et GORHAM (E.), 1964. – Litter production in forests of the world. *Adv. Ecol. Res.*, **2**: 101–157.
- DUCHAUFOR (Ph.), 1977. – Pédologie. Tome 1. Pédogénèse et classification. Masson, Paris: 477 pages.
- DUCHAUFOR (Ph.), 1980. – Ecologie de l'humification et pédogénèse des sols forestiers. In «Actualités d'écologie forestière». P. Pesson, Gauthier-Villars, Paris: 177–203.
- EL BALKHI (M.), MANGENOT (F.), PROTH (J.) et KILBERTUS (G.), 1978. – Influence de la percolation d'une solution de saccharose sur la composition qualitative et quantitative de la microflore bactérienne d'un sol. *Soil. Sci. Plant. Nutr.*, **24**: 15–25.
- HATTORI (T.) et HATTORI (R.), 1976. – The physical environment in soil microbiology. An attempt to extend principles of microbiology to soil microorganisms. *Critic. Rev. Microbiol.*, **4**: 423–461.
- KILBERTUS (G.), 1983. – Estimation de la biomasse microbienne du sol par l'observation directe en microscopie électronique et photonique. *Sols, I.N.R.A.*, **11**: 23–29.
- KILBERTUS (G.) et REISINGER (O.), 1975. – Dégradation du matériel végétal. Activités in vitro et in situ de quelques microorganismes. *Rev. Ecol. Biol. Sol.*, **12**: 347–358.

- KILBERTUS (G.), PROTH (J.) et MANGENOT (F.), 1977. – Sur la répartition et la survivance des microorganismes du sol. *Bull. Soc. Acad. Lorr. Sci.*, **16**: 93–104.
- KILBERTUS (G.) et SCHWARTZ (R.), 1981. – Influence de la déforestation sur l'activité biologique des sols tropicaux. *Bull. Ec. Er. Ex.*, **5**: 22–25.
- KILBERTUS (G.), SCHWARTZ (R.) et ALBERTI (G.), 1982. – La répartition quantitative des microorganismes dans les sols de forêts (chêne, pin). Indice d'activité microbiologique. *Rev. Ecol. Biol. Sol*, **19**: 513–523.
- MALOCHET (M.O.), 1979. – Mise en évidence d'une interaction Bactéries-Nématodes bactériophages dans la dégradation de la matière organique. Exemple d'une chaîne alimentaire simple: feuille de Charme, Isopode, Nématode. D.E.A. d'Ecologie, Paris, 63 p.
- MOUREY (A.), 1979. – Application d'une méthode de dosage de l'activité lipolytique à pH constant à quelques sols prairiaux. *Bull. ENSAIA*, **21**: 61–65.
- OLAH (G.M.), REISINGER (O.), KILBERTUS (G.), 1978. – Biogégradation et humification. Atlas ultrastructural. Les Presses de l'Université Laval-Vuibert. 331 p.
- PONGE (J. F.), 1980. – Les biocénoses des Collemboles de la Forêt de Sénart. In «Actualités d'écologie forestière», P. Pesson, Gauthier-Villars, Paris: 151–176.
- PONGE (J.F.), 1983. – Les Collemboles, indicateurs du type d'humus en milieu forestier. Résultats obtenus au sud de Paris. *Acta Oecologica, Oecologia Generalis*, **4**: 359–374.
- PONGE (J.F.) et CHARPENTIE (M.J.), 1981. – Etude des relations microflore-microfaune: expériences sur *Pseudosinella alba* (Packard), Collembole mycophage. *Rev. Ecol. Biol. Sol*, **18**: 291–303.
- PONGE (J.F.) et PRAT (B.), 1982. – Les Collemboles, indicateurs du mode d'humification dans les peuplements résineux, feuillus et mélangés: résultats obtenus en forêt d'Orléans. *Rev. Ecol. Biol. Sol*, **19**: 237–250.
- PROTH (J.), 1978. – Evolution de la microflore d'une rendzine forestière récemment privée de ses apports naturels en litière de charme. Etude microbiologique et ultrastructurale. Thèse de 3ème cycle, Nancy I, 215 p.
- RADTKE (O.), 1979. – Décomposition du bois de pin et de hêtre par des champignons lignicoles.

Standardisation d'une méthode d'étude. D.E.A. Microbiologie, Nancy I, 71 p.

REYNOLDS (E.S.), 1963. – The use of lead citrate at high pH as an electron opaque stain in electron microscopy. *J. Cell. Biol.*, **17**: 176–191.

RYTER (A.) et KELLENBERGER (E.), 1958. – Etude au microscope électronique de plasma contenant de l'ADN. I – Les nucléotides des bactéries en croissance active. *Z. Naturforschg.*, **136**: 597–605.

SCHWARTZ (R.), 1981. – Influence de la monoculture des résineux sur la microflore des sols et la décomposition des litières. Thèse de 3ème cycle, Nancy I: 170 p.

SELINO (O.), PROTH (J.), BRUCKERT (S.) et KILBERTUS (G.), 1978. – Analyse d'un mode d'agrégation dans les sols brunifiés acide. 103ème Congrès Nat. Soc. Sav., Nancy-Metz, avril 1978.

SKINNER (F.A.), 1976. – Methodology in soil examination. *Soil Appl. Bacteriol. Symp., U.S.A.*, **4**: 19–35.

STACHURSKY (A.) et ZIMKA (J.R.), 1976. – Methods of studying forest ecosystems: microorganisms and saprophage consumption in the litter, *Ekol. Pol.*, **24**: 57–67.

VANNIER (G.), 1970. – Réactions des Microarthropodes aux variations de l'état hydrique du sol. Techniques relatives à l'extraction des arthropodes du sol. Editions du CNRS, Paris, série P.B.I., R.C.P., 40: 319 p.

VANNIER (G.) et KILBERTUS (G.), 1981. – Participation des insectes Collemboles et des microorganismes telluriques au processus de migration des substances organo-minérales. Colloques Internationaux du CNRS, Nancy, n° 303: 133–144.

VERDIER (B.), 1975. – L'étude de l'atmosphère du sol. Eléments de comparaison et signification écologique de l'atmosphère d'un sol brun calcaire et d'un sol lessivé podzolique. *Rev. Ecol. Biol. Sol*, **22**: 391–426.

LEGENDES DES FIGURES

FIG. 1. – Etude de la privation des apports de litière dans une rendzine forestière (Charmaie, BRUNOY): station témoin et station expérimentale avec les récupérateurs de litière.

FIG. 2. – Evolution de la microflore totale obtenue sans sonication (1977–1981). Seules les valeurs obtenues en janvier, mai et novembre ont été retenues pour l'établissement de cette courbe.

FIG. 3. – Microflore intra- et extra-agrégats dans les stations Témoin et Essai durant la période décembre 1981—mai 1982. (A = niveau 1, B = niveau 4). La barre noire au-dessus de l'abscisse des temps indique que la microflore à l'intérieur de l'agrégat est peu importante et le rapport $M_{t_0}/MA (t_x-t_0)$ est voisin de 1. La partie hachurée correspond à la variation du nombre de germes contenus dans les agrégats.

FIG. 4. – Sol témoin (**4A** et **4C**) mars 1982: colonies bactériennes incluses dans du mucilage recouvert d'argile. Formation intra-agrégats.

Sol expérimental, mars 1982: bactérie isolée, contenue dans un agrégat (**4D**) et germes libres extra-agrégats (**4B**). Les échelles correspondent à $1 \mu\text{m}$.

FIG. 5. – Gains et pertes de poids dans les pièges contenant de la cellulose pure (cellulolyse) ou de la sciure de hêtre (ligninolyse) durant la période décembre 1981 – mars 1982, exprimés en % du poids sec.

FIGS. 6 et 7. – Evolution de la densité annuelle des nématodes par niveau de prospection et selon les groupements trophiques dans les deux parcelles (— station témoin, ---- station essai. **A** = Evolution de la population, **B** = Evolution de la population de surface, **C** = Evolution de la population de profondeur).

FIG. 8. – Evolution de la densité des populations nématologiques (1977–1981) pour l'ensemble des prélèvements dans les deux stations (en trait plein, station témoin; en pointillés station expérimentale).

FIG. 9. – Évolution de la densité mensuelle moyenne de la population totale de nématodes et des groupements trophiques dans les deux parcelles (— station témoin ---- station expérimentale). La moyenne est établie pour chaque mois (x) selon la formule $\sum d_i/4$ où d_i = densité enregistrée la ième année.

FIG. 10. – Evolution de la densité des populations de Collemboles (1977–1981) pour l'ensemble des prélèvements dans les niveaux de surface et profondeur des deux stations (— station témoin, ---- station expérimentale).

FIG. 11. – Schéma évolutif par niveau de prospection et par année de la densité de *Helicotylenchus pseudorobustus* (nématode) et de *Stenaphorura denisi* (Collembole). Les flèches indiquent le niveau d'abondance optimale.

FIG. 12. – Dynamique de l'atmosphère du sol. Evolution de la teneur en CO₂ dans les stations témoin et expérimentale à 3 niveaux de prospection (1977-1980).

TABLEAU I

Humidités actuelles du sol et leur écart-type correspondant à trois niveaux de l'énergie de liaison eau-sol

Horizons	STATION TÉMOIN			STATION ESSAI		
	Humidité % à pF 2,5	Humidité % à pF 3,5	Humidité % à pF 4,2	Humidité % à pF 2,5	Humidité % à pF 3,5	Humidité % à pF 4,2
0-1 cm	36,68 (3,54)	30,95 (3,91)	25,67 (3,07)	42,36 (2,39)	35,41 (3,05)	29,35 (4,92)
-1-3,5 cm	32,31 (2,30)	27,45 (0,99)	22,47 (1,68)	34,70 (2,22)	28,00 (4,13)	24,56 (1,79)
-3,5-6 cm	29,28 (1,94)	24,42 (1,56)	19,53 (1,68)	30,98 (3,23)	24,52 (2,16)	20,09 (2,69)
-6-8,5 cm	27,14 (3,65)	21,64 (3,09)	16,91 (2,29)	28,30 (3,90)	21,72 (3,33)	16,32 (3,01)

TABLEAU II

Évolution qualitative de la flore bactérienne

Bactéries	1977	1978		1979		1980		1982		
		T	E	T	E	T	E	T	E	
<i>Pseudomonas</i> sp.	+++	+++	+++	+++	+++	+	++	++	++	I
<i>Bacillus subtilis</i>	++	+++	-	++	+++	+	+	++	+	
<i>Cellulomonas</i> sp.	+	+++	++	-	+++	+	+	+	-	
<i>Arthrobacter</i> sp.	++	+	+	++	+	+	+	+	+	
<i>Bacillus cereus</i> var. <i>mycoides</i>	+	+	+	+	+	-	+	+	+	
<i>Xanthomonas</i> sp.	++	++	++	++	+	-	-	+	-	II
<i>Flavobacterium</i> sp.	+	-	-	+	+	+	+	-	+	
<i>Bacillus</i> sp.	+	-	-	-	-	+	+	+	+	
<i>Streptomyces</i> sp.	+	-	-	-	-	+	+	+	+	
<i>Micrococcus luteus</i>	-	+	+	-	-	+	+	+	+	
<i>Sarcina flava</i>	-	+	+	+	-	-	+	-	-	
<i>Alcaligenes</i> sp.	-	++	-	-	+	+	+	-	+	
<i>Corynebacterium</i> sp.	-	+	-	+	++	+	+	+	+	
<i>Serratia rubra</i>	-	-	-	-	-	+	+	+	+	
<i>Micrococcus roseus</i>	-	-	-	-	-	+	+	-	+	
<i>Chromobacterium violaceum</i>	+	-	-	+	-	-	-	-	-	III
<i>Rhizobium</i> sp.	+	-	-	+	-	-	-	+	-	
<i>Nocardia</i> sp.	+	-	-	-	-	+	-	+	-	
<i>Micromonospora</i> sp.	++	+	-	+	-	++	-	++	-	

TABLEAU III

Évolution qualitative de la mycoflore

Champignons	1977	1978		1979		1980		1982		
		T	E	T	E	T	E	T	E	
<i>Botrytis cinerea</i>	+	-	-	-	-	++	+	-	-	
<i>Acremonium</i> sp.	+	++	++	+	-	-	-	-	-	
<i>Penicillium frequentans</i>	-	+++	+++	++	+	+++	+	++	+	
<i>Penicillium luteum</i>	-	+	+	++	++	+	++	+	-	
<i>Cladosporium herbarum</i>	+	++	++	-	-	+	+	-	+	I
<i>Alternaria tenuis</i>	-	+	++	-	+	+	++	+	+	
<i>Volutella ciliata</i>	+	+	++	-	-	+	-	+	+	
Mycélium blanc stérile	-	+++	+++	++	+	++	+	+	++	
<i>Phoma</i> sp.	-	++	++	-	+	+	+	+	+	
<i>Trichoderma viride</i>	+	+	+	+	+	-	+++	+	++	
<i>Aspergillus</i> sp.	-	-	+	+	+	-	+	+	+	
<i>Chrysosporium pannorum</i>	+	-	-	-	-	++	-	+	-	
<i>Aspergillus niger</i>	+	-	-	-	-	+++	-	+	-	II
<i>Fusarium roseum</i>	-	-	-	-	-	+	-	+	-	
Mycélium brun stérile	-	+	-	+	-	+	+	+	-	
<i>Penicillium albicans</i>	-	-	-	+	+	+	-	+	-	
<i>Beauveria bassiana</i>	-	-	-	-	-	+	-	+	-	III
<i>Pyrenochaeta spicifera</i>	-	-	-	-	-	-	+	-	+	
Mycélium gris stérile	-	-	-	-	-	-	+	-	+	

TABLEAU IV

Activité lipolytique dans les deux stations. M: moyenne de deux dosages. Les résultats sont exprimés en ml de soude 0,01 N nécessaires pour neutraliser l'acidité apparue en dix minutes, pour 1 g de terre séchée à 105°C

(d'après ALBERTI, 1982)

pH départ	Sols	M	Résultat corrigé	% humidité	Résultat final
7,8	Témoin 1	1,1	0,99	4,86	1,04
7,9	Témoin 4	0,71	0,56	3,42	0,58
7,7	Essai 1	0,64	0,55	4,72	0,58
7,9	Essai 4	0,47	0,31	4,14	0,32

TABLEAU V

Évolution de la densité annuelle des principales espèces de nématodes dans les deux stations (Résultats exprimés pour 600 gr. de sol sec)

NEMATODES	TÉMOIN				ESSAI			
	1977	1978	1979	1980	1977	1978	1979	1980
<i>Alaimus primitivus</i>	10414	12622	14078	17137	8127	11937	17767	15253
<i>Anaplectus granulosis</i>	3307	2655	5586	820	4673	2415	1702	1093
<i>Cephalobus persegnis</i>	3182	2947	3979	2008	3345	3910	3785	2327
<i>Eucephalus oxyuroides</i>	1181	2296	2690	1750	1701	2496	2514	751
<i>Rhabditis</i> sp.	1289	1300	265	502	700	657	489	186
<i>Plectus</i> sp.	380	0	0	1144	120	0	0	689
<i>Aglenchus agricola</i>	17142	14842	19948	16294	17255	18547	19773	19756
<i>Aphelenchoides saprophilus</i>	960	1369	2520	762	888	457	1439	525
<i>Aphelenchus avenae</i>	518	275	2011	1061	961	698	955	1567
<i>Enchodorella microdora</i>	1005	1116	395	922	667	353	167	231
<i>Paratylenchus</i> gr. <i>curvitus</i>	234	291	713	806	176	52	291	399
<i>Helicotylenchus pseudorobustus</i>	225	567	1103	54	1230	3517	7488	2829
<i>Criconemoides macrorodorus</i>	100	51	186	262	59	108	31	59
<i>Diphtherophora communis</i>	153	427	351	271	195	157	149	184
<i>Longidorus macrosoma</i>	209	216	217	378	88	207	360	291
<i>Monhystera</i> sp.	497	581	586	993	708	307	461	222
<i>Prismatolaimus intermedius</i>	597	108	289	108	652	36	73	79
<i>Tylencholaimus mirabilis</i>	657	184	633	362	269	252	200	203
<i>Trypila monohystera</i>	0	254	614	383	0	341	118	233
<i>Mononchida</i>	243	209	339	74	428	227	390	177

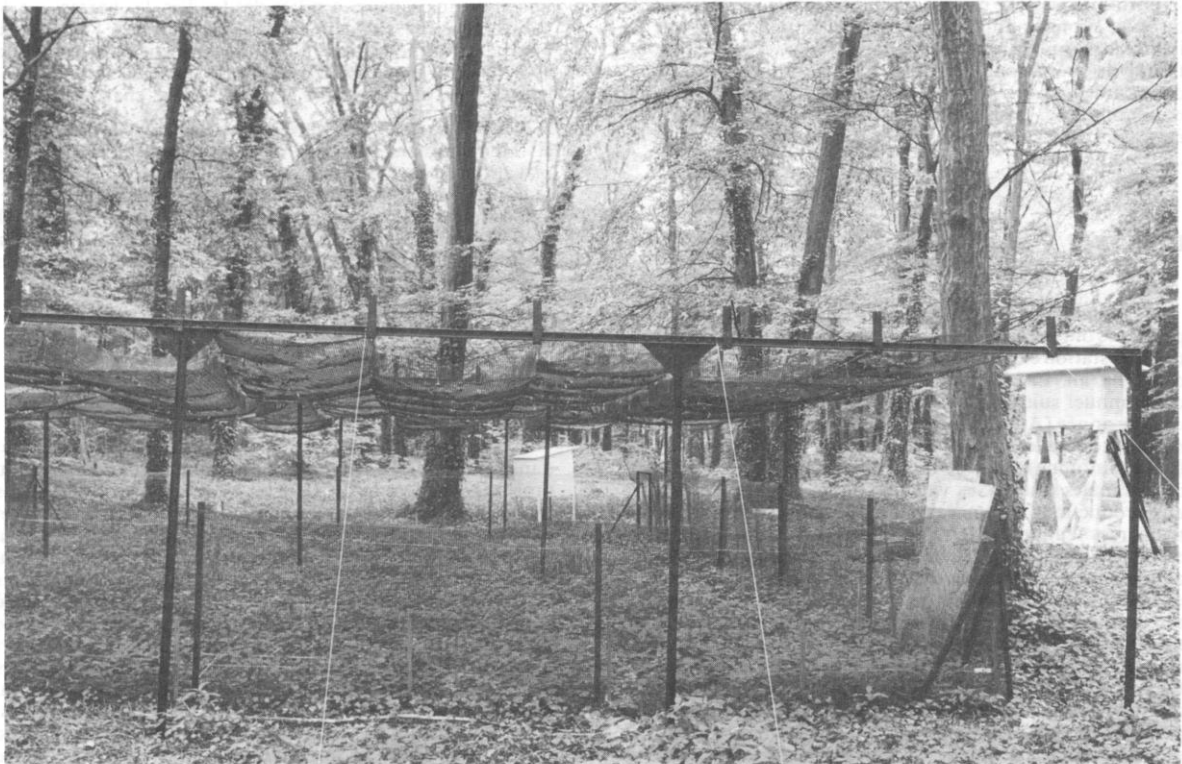
TABLEAU VI

Liste des espèces de Collemboles rencontrées dans les deux stations «témoin» et «essai» au cours des 4 années d'échantillonnage, les effectifs étant totalisés par année. Les espèces sont classées dans l'ordre des abondances globales décroissantes (seules figurent les espèces présentant au moins 10 individus sur l'ensemble des relevés)

COLLEMBOLÉS ESPÈCES	TÉMOIN				ESSAI			
	1977	1978	1979	1980	1977	1978	1979	1980
<i>Isotomiella minor</i>	894	1262	995	530	1243	1464	725	685
<i>Folsomia manolachei</i>	169	518	395	316	454	489	262	286
<i>Friesea truncata</i>	167	145	369	363	39	125	84	47
<i>Lepidocyrtus lanuginosus</i>	139	228	319	130	161	142	144	31
<i>Pseudosinella alba</i>	226	198	220	179	176	72	82	44
<i>Kalaphorura burmeisteri</i>	77	88	184	191	91	40	68	139
<i>Mesaphorura macrochaeta</i>	113	102	317	146	76	52	43	24
<i>Paratullbergia callipygos</i>	54	123	156	97	104	105	138	57
<i>Megalothorax minimus</i>	98	157	121	85	73	112	111	24
<i>Stenaphorura denisi</i>	16	54	59	10	66	107	241	66
<i>Parisotoma notabilis</i>	87	56	90	41	207	58	35	32
<i>Folsomia penicula</i>	116	120	122	73	—	19	17	—
<i>Mesaphorura sylvatica</i>	34	46	26	51	59	17	26	18
<i>Sminthurinus aureus</i>	20	16	22	28	29	33	69	30
<i>Onychiurus jubilarius</i>	16	28	13	11	39	47	32	21
<i>Onychiurus pseudogranulosus</i>	8	17	80	42	35	—	—	—
<i>Wankeliella pongei</i>	14	3	21	8	57	23	38	4
<i>Mesaphorura krausbaueri</i>	22	16	28	50	14	17	9	7
<i>Mesaphorura italica</i>	9	56	13	25	3	8	9	—
<i>Anurida sensillata</i>	27	21	5	20	15	10	4	8
<i>Heteromurus nitidus</i>	19	12	14	8	25	12	8	—
<i>Mesaphorura betschi</i>	42	10	9	1	—	17	—	1
<i>Pseudachorutes parvulus</i>	16	—	33	2	19	2	3	—
<i>Heteromurus major</i>	11	11	19	—	22	7	1	—
<i>Orchesella cincta</i>	29	9	6	—	10	10	1	—
<i>Orchesella villosa</i>	10	10	3	2	9	13	20	4
<i>Tomocerus botanicus</i>	6	—	6	11	17	10	—	1
<i>Dicyrtoma fusca</i>	8	3	6	14	9	1	4	4
<i>Dicyrtomina minuta</i>	2	4	7	11	—	9	1	6
<i>Megalothorax incertus</i>	5	8	9	2	1	9	10	4
<i>Pseudosinella decipiens</i>	2	3	5	2	6	7	5	1
<i>Deuteromminthurus flavus</i>	7	3	9	11	1	2	—	5
<i>Monobella grassei</i>	6	5	7	1	6	2	—	4
<i>Arrhopalites caecus</i>	13	6	7	—	1	3	3	3
<i>Tullbergiinae incertae sedis</i>	1	4	1	3	—	6	2	—
<i>Willemia buddebrocki</i>	—	—	3	2	1	3	1	9
<i>Isotomurus palustris</i>	5	—	3	8	—	5	1	—
<i>Xenylla grisea</i>	1	1	—	8	2	—	—	—
<i>Vertagopus arboreus</i>	2	2	1	3	—	3	3	2
<i>Allacma fusca</i>	—	2	1	1	1	2	2	2
<i>Tomocerus minor</i>	—	—	9	5	—	—	—	—
<i>Sphaeridia pumilis</i>	1	2	1	3	3	5	—	—
<i>Folsomides parvulus</i>	2	—	3	—	—	—	2	6
<i>Neanura muscorum</i>	—	2	4	1	—	2	—	—



Parcelle témoin: 80 m²



Parcelle expérimentale: 80 m², avec les récupérateurs de litière

Fig. 1

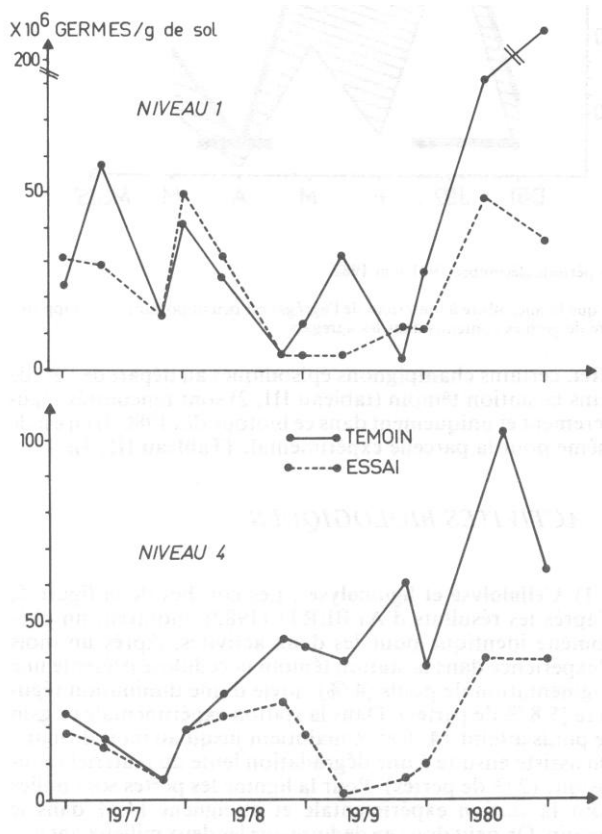


Fig. 2

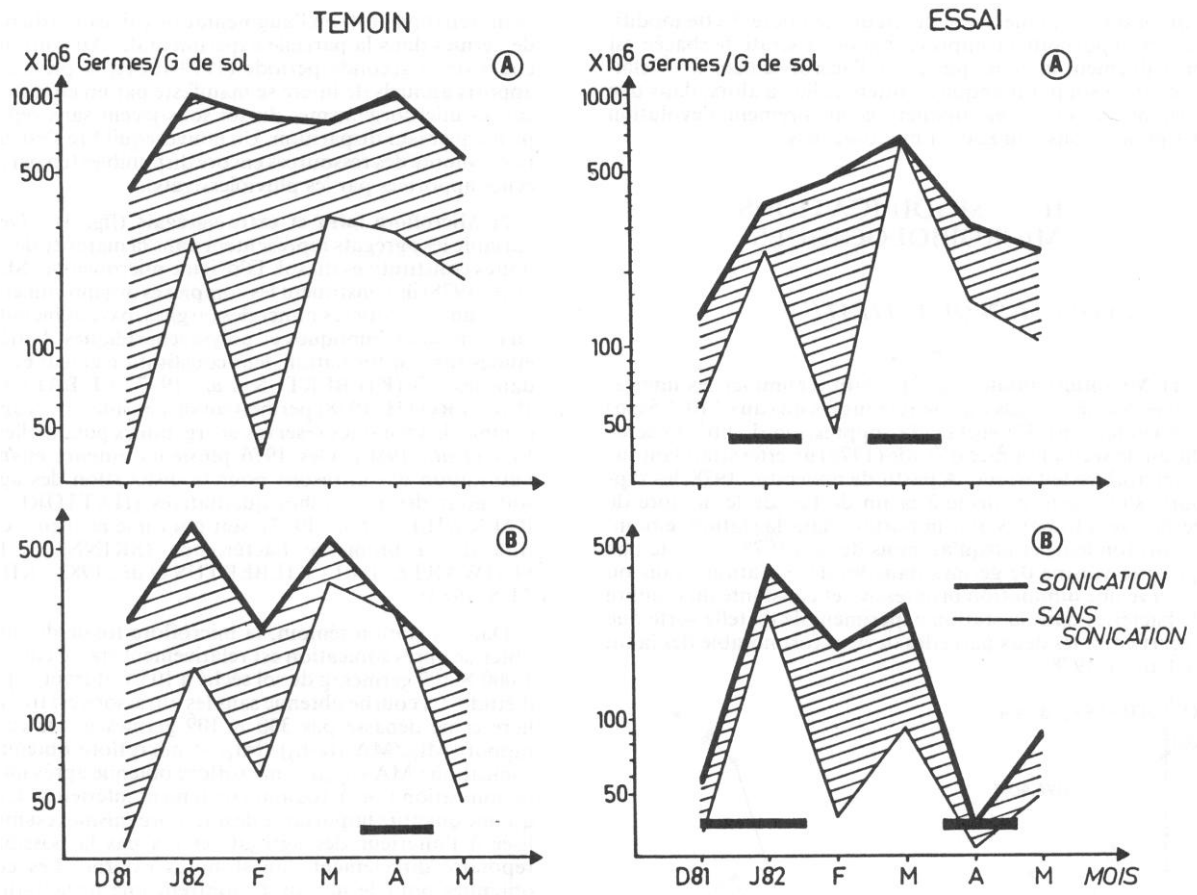


Fig. 3

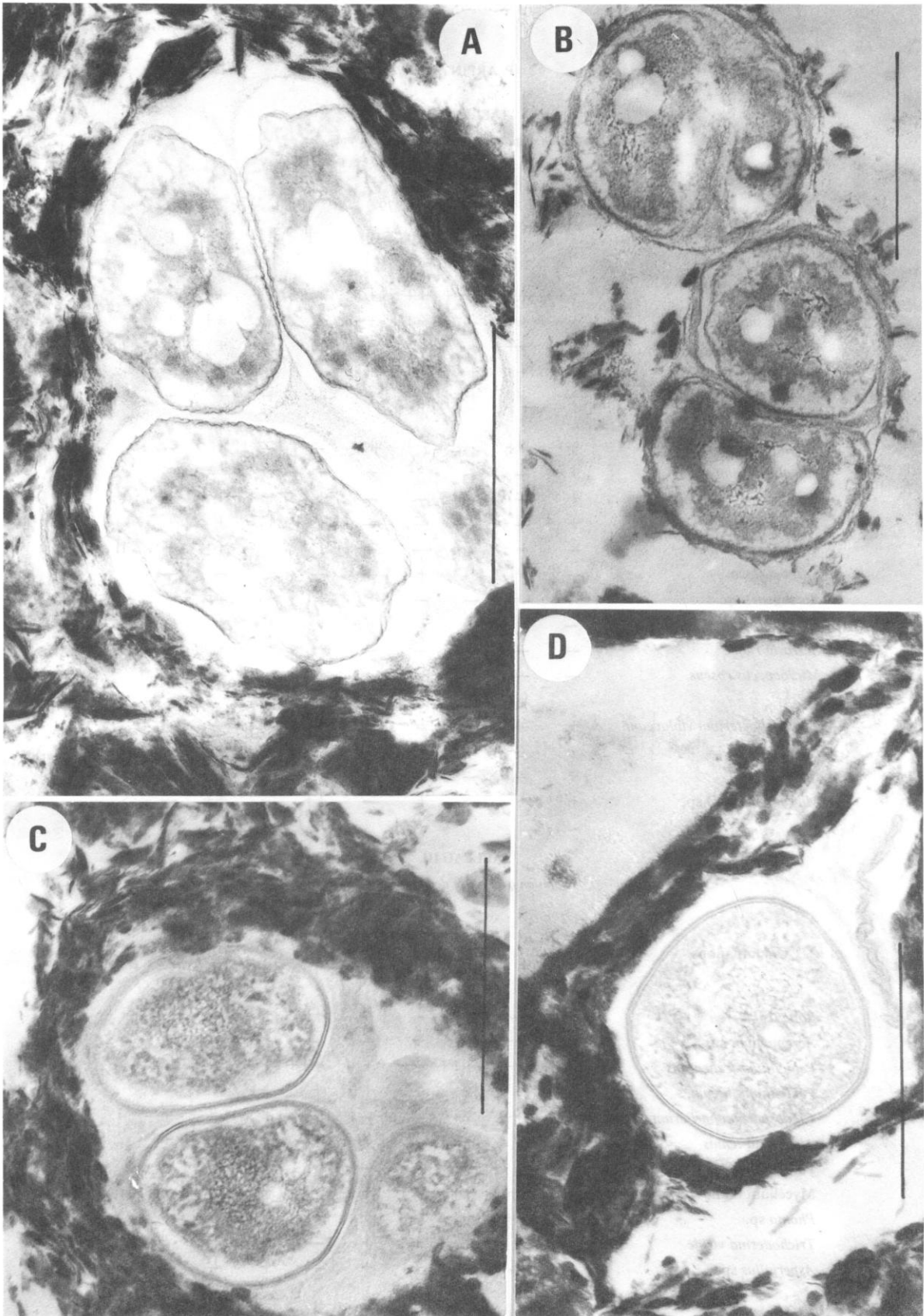


Fig. 4

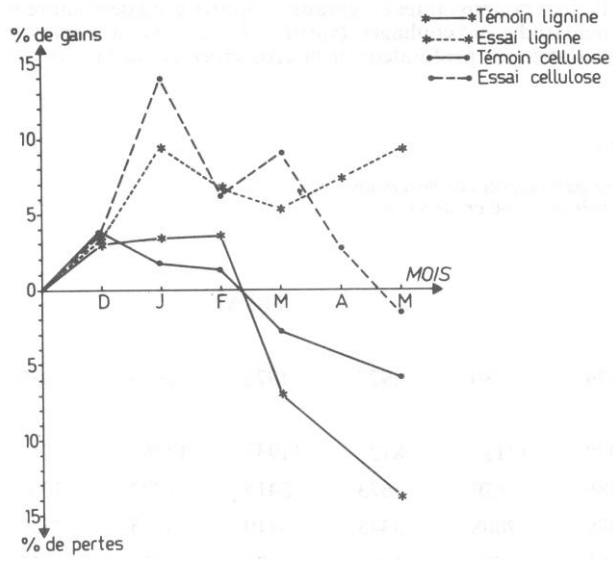


Fig. 5

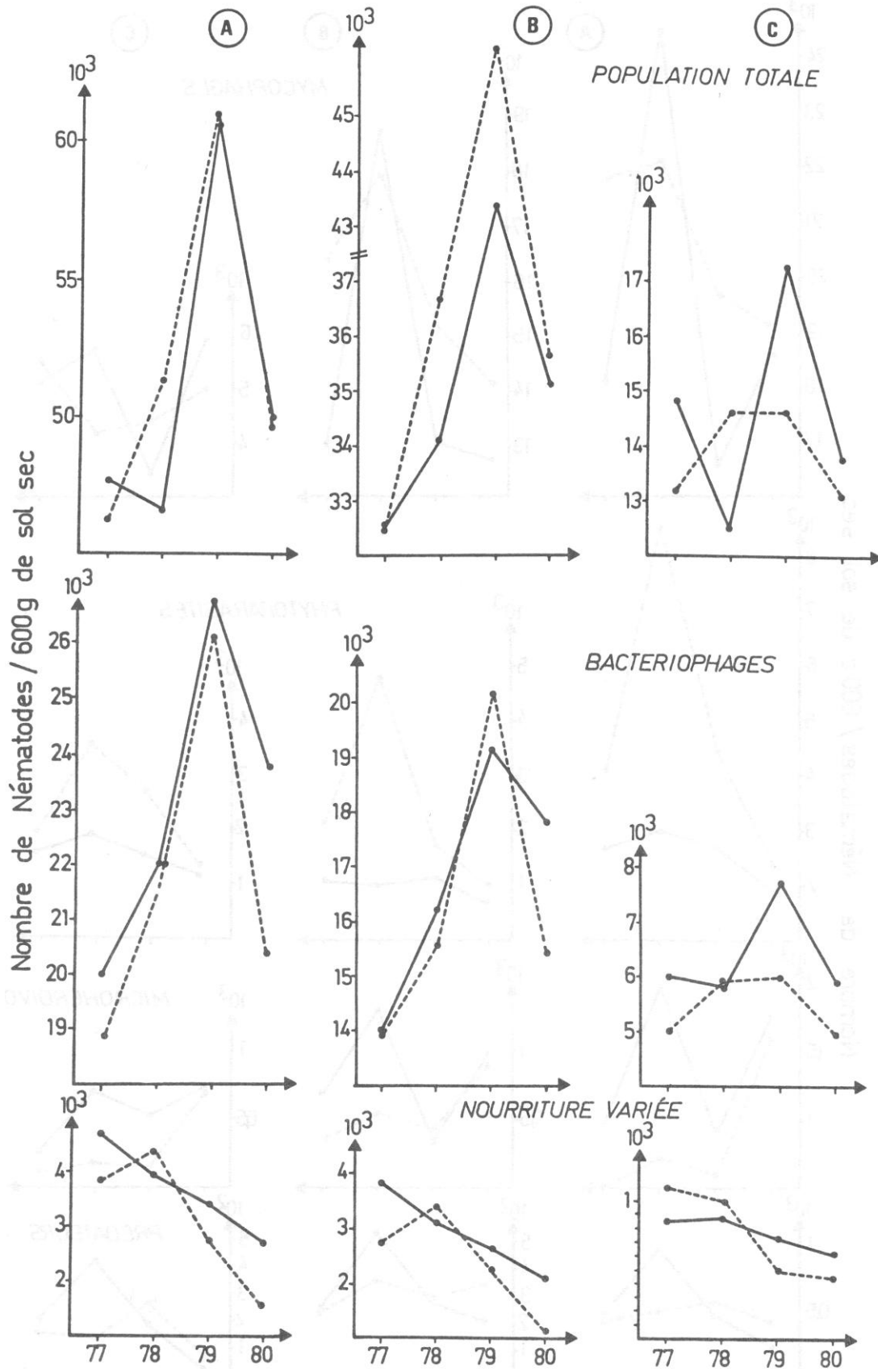


Fig. 6

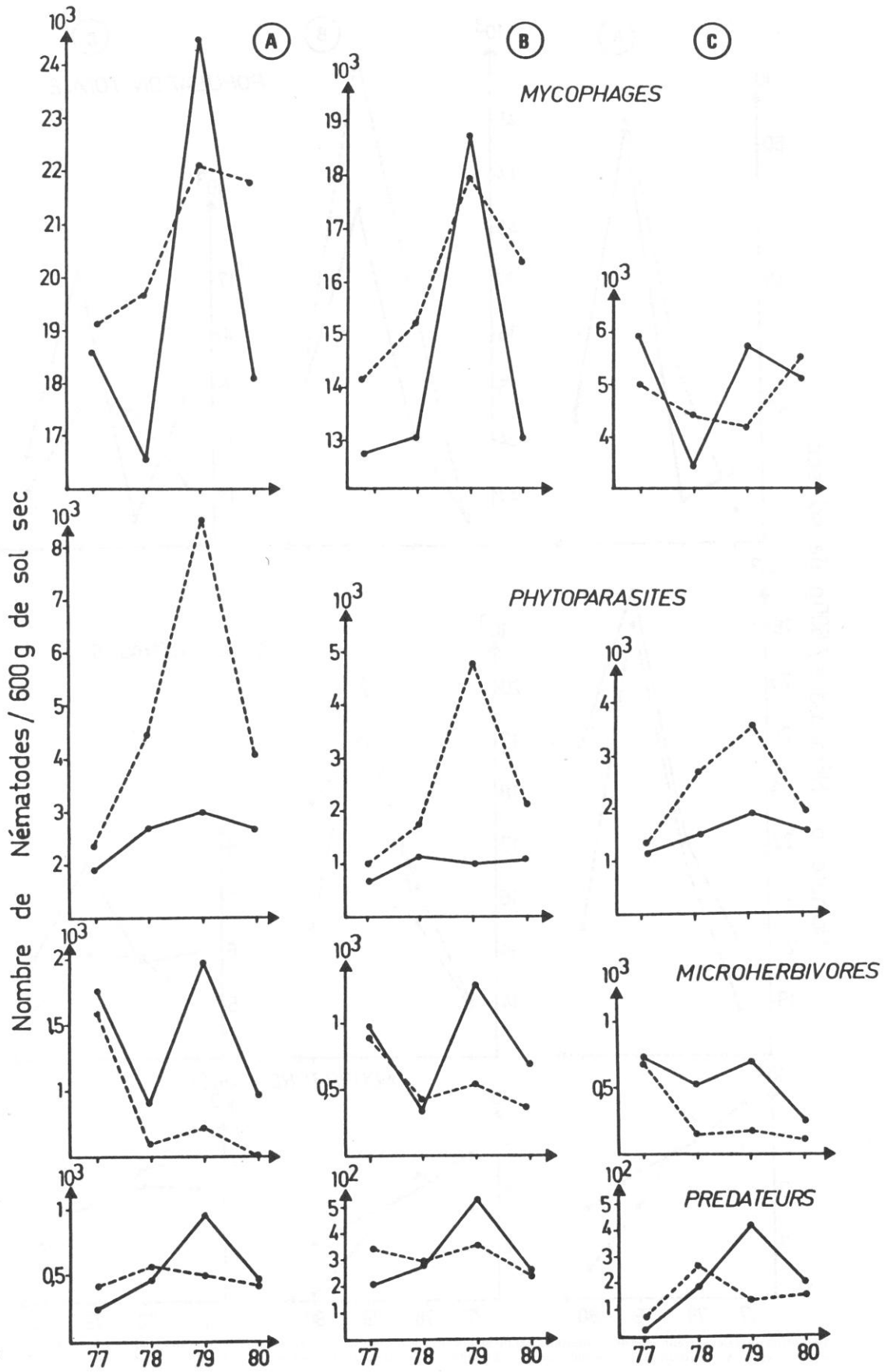


Fig. 7

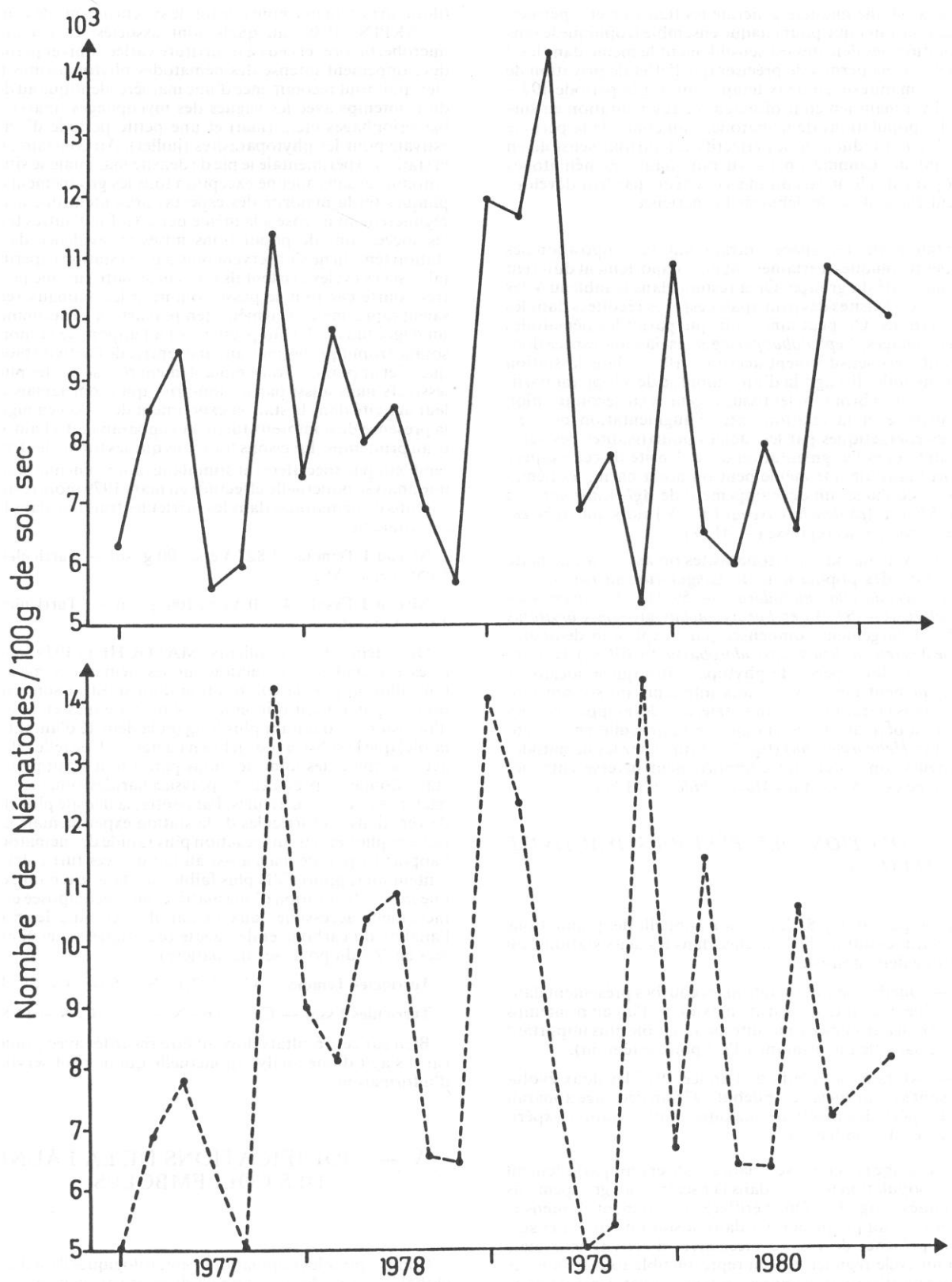


Fig. 8

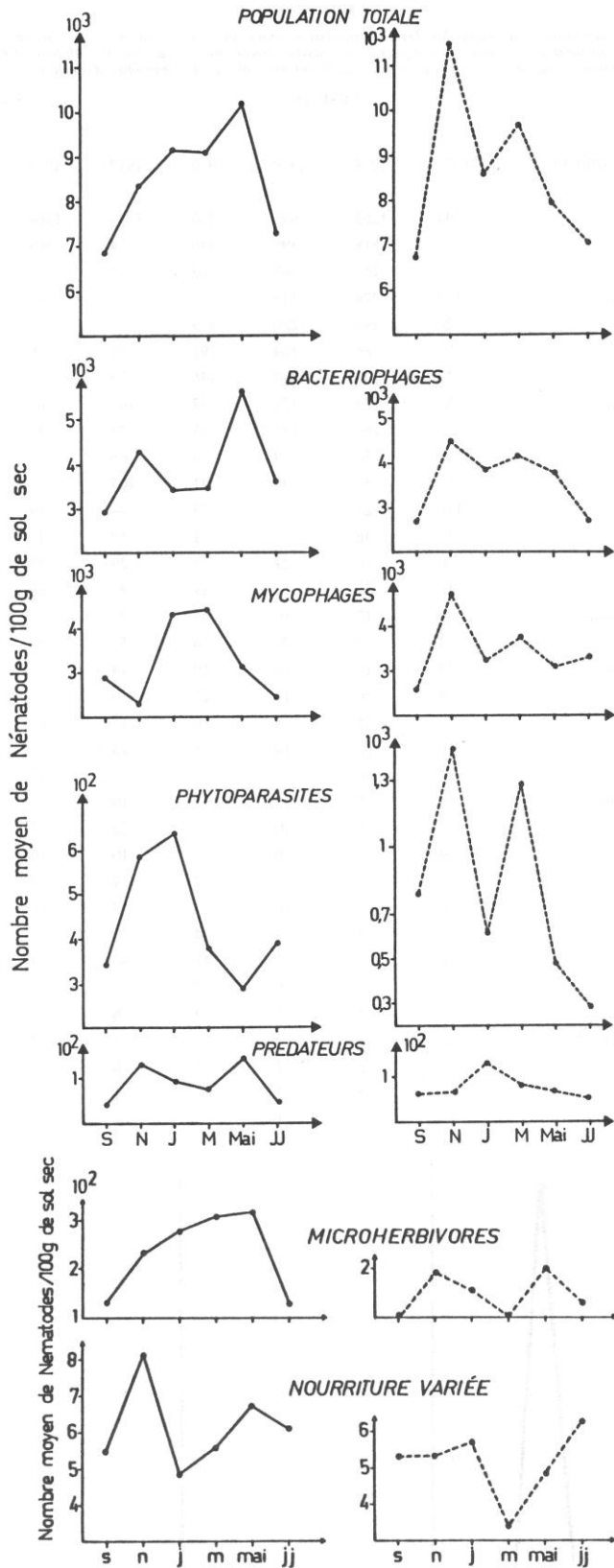


Fig. 9

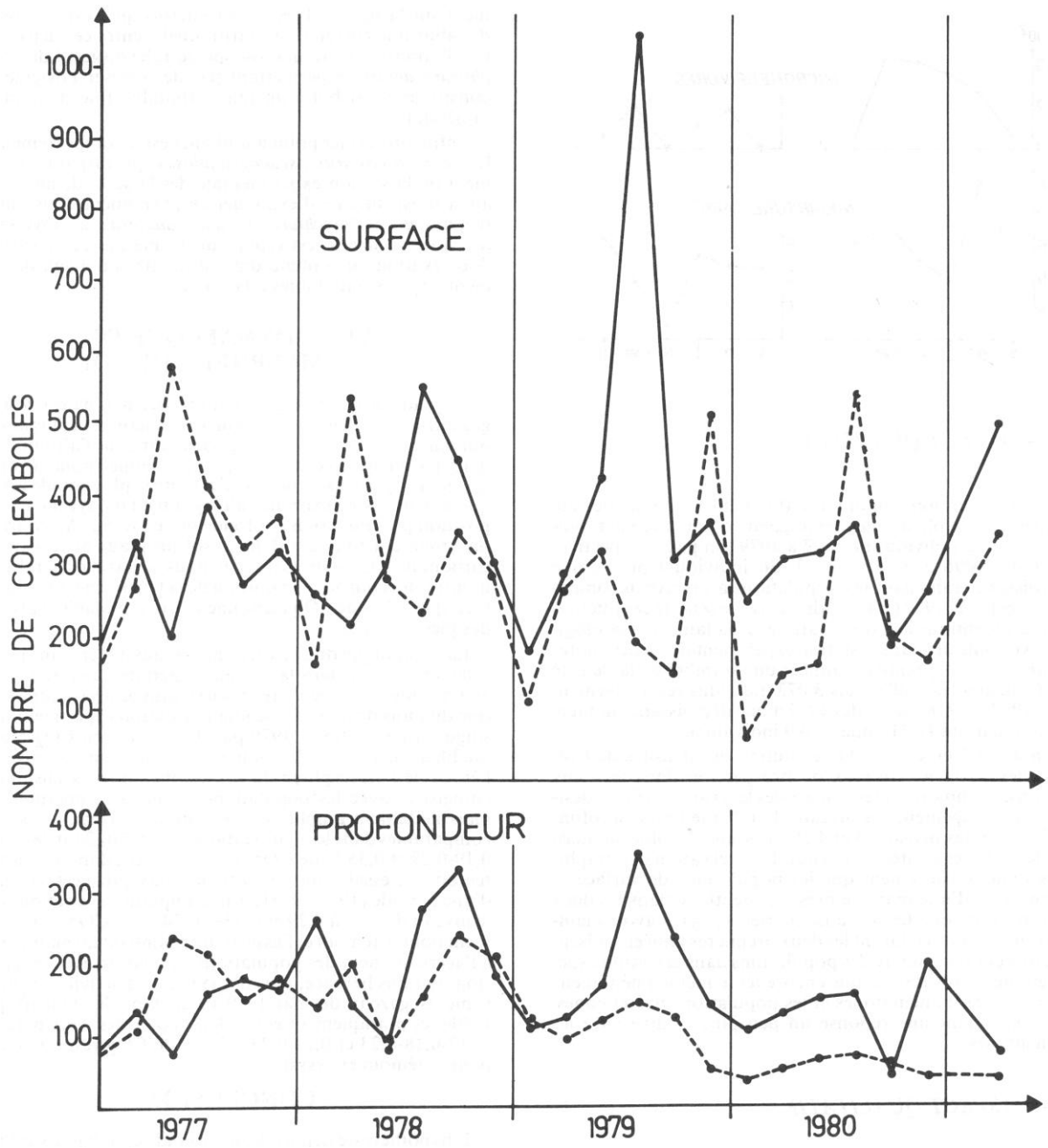


Fig. 10

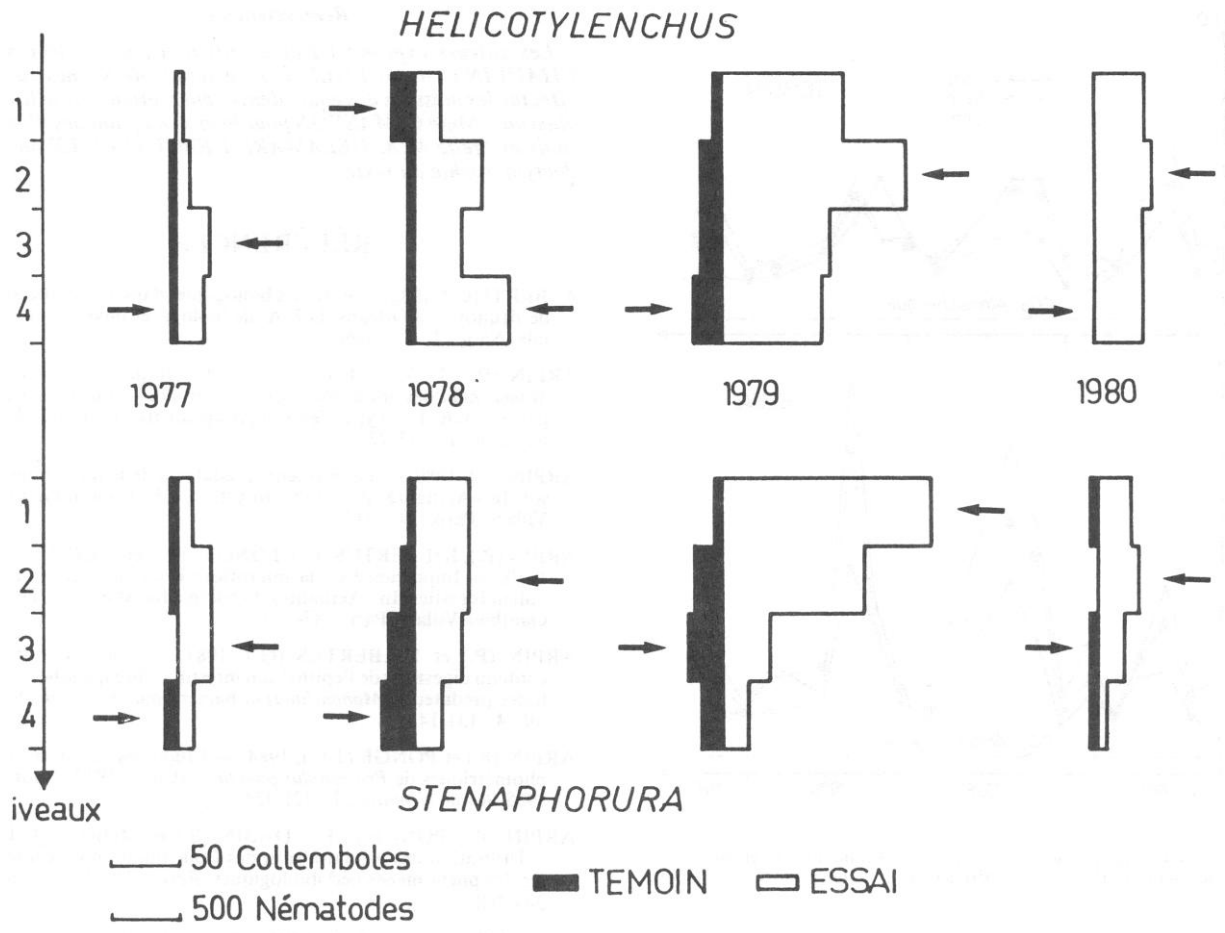


Fig. 11

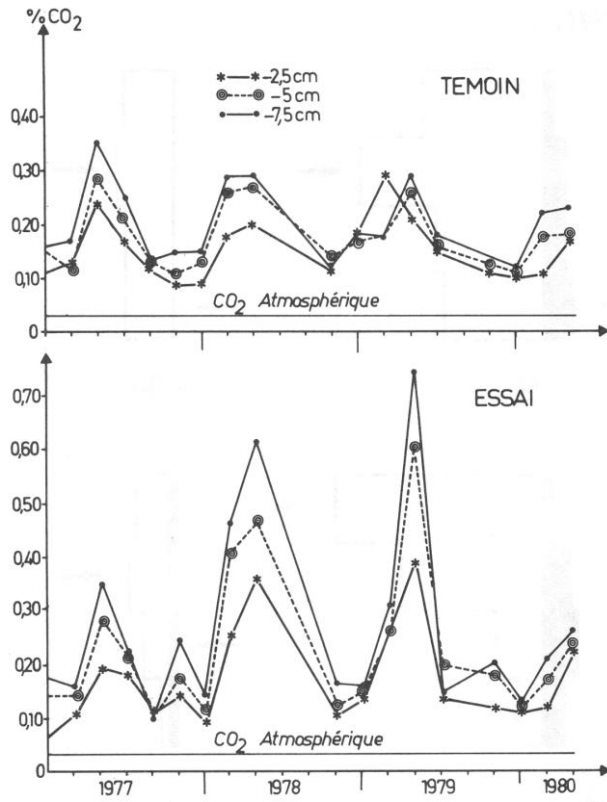


Fig. 12