



Utilisation des nématodes Mononchida et des collemboles pour caractériser des phénomènes pédobiologiques

Pierre Arpin, Jean-François Ponge, Bernard Dabin, Auguste Mori

► To cite this version:

Pierre Arpin, Jean-François Ponge, Bernard Dabin, Auguste Mori. Utilisation des nématodes Mononchida et des collemboles pour caractériser des phénomènes pédobiologiques. *Revue d'Ecologie et de Biologie du Sol*, 1984, 21 (2), pp.243-268. hal-00507055

HAL Id: hal-00507055

<https://hal.science/hal-00507055>

Submitted on 8 Jan 2011

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 des nématodes Mononchida et des Collemboles pour caractériser des phénomènes pédobiologiques

PAR

P. ARPIN*, J.-F. PONGE *, B. DABIN ** et A. MORI ***

* *Muséum National d'Histoire Naturelle, Laboratoire d'Écologie Générale, E.R. 204 du C.N.R.S., 4, avenue du
Petit-Château, 91800 Brunoy (France)*

** *Laboratoire de Pédologie, O.R.S.T.O.M., 70–74, route d'Aulnay, F–93140 Bondy*

*** *Service de la Carte des sols, INRA, Ardon F–45160 Olivet*

Synopsis: The authors have studied *Collembola* and *Mononchida* nematodes species behaviour in seven biotops where pedological characteristics are heterogeneous above similar dominant forest species (*Quercus petraea*). Species analysis, evolution of specific groups and morphometric studies allow to deduce: 1. These two zoological groups are good pedobiological indicators. – 2. They allow to reveal the heterogeneity of soil. – 3. In the relation between vegetation-humus-microfauna they respond to a complementary way: *Collembola* would be better indicators of litter's element (thickness, fragmentation) whereas *Mononchida* would be more sensitive to chemical properties of organic layers.

INTRODUCTION

Dans de récents articles sur les nématodes *Mononchida* (ARPIN, 1979; ARPIN *et al.*, 1984; ARPIN et PONGE, 1984) et les insectes Collemboles (PONGE, 1980; PONGE et PRAT, 1982; POURVIN et PONGE, 1982 et PONGE, 1983) nous avons souligné l'influence des facteurs physico-chimiques du sol sur la distribution des groupements spécifiques et leur évolution en relation avec les types d'humus: non seulement ces deux groupes d'animaux se comportent comme de bons indicateurs pédobiologiques mais également, dans le cas des nématodes, l'étude morphométrique d'une espèce ubiquiste peut rendre compte de l'évolution d'un milieu.

En nématologie il n'existe pas d'études comparables traitant des relations entre la nématofaune et les conditions édaphiques. Dans quelques rares travaux, notamment JOHNSON, FERRIS & FERRIS (1972), BOAG (1974), SCOTTO LA MASSESE & BOULBRIA (1980) il a pu être mis en évidence localement quelques différences qualitatives ou quantitatives dans la distribution des animaux selon la végétation, la qualité du substrat (argile, limon, sol bien ou mal drainé) ou l'horizon considéré (humifère, lessivé, d'accumulation). Mais il s'agissait dans tous les cas de considérer une nématofaune globale, n'ayant ni de valeur bioindicatrice ni de relation avec des types d'humus. En Collemboologie la première étude d'envergure signalant l'existence d'espèces acidophiles est due à GISIN (1943) mais les phénomènes signalés se rapportent essentiellement à la litière d'épicéa. Très récemment HÅGVAR (1983) confirme la valeur indicatrice des Collembolles relativement aux types d'humus dans des pinèdes et pessières scandinaves.

Pour ce qui concerne nos travaux, il s'agissait dans tous les cas de prospections de biotopes dont les caractéristiques pédologiques étaient relativement bien tranchées. Or il arrive fréquemment que l'on constate une hétérogénéité non négligeable dans la qualité du sol sous une même essence forestière dominante; ceci se produit à l'intérieur d'une même station où en l'espace de quelques mètres on pourra rencontrer deux types d'humus différents alors que le paysage forestier n'est pas modifié. Il nous est donc apparu important de savoir si nos espèces pouvaient, dans de tels cas, rendre compte de cette hétérogénéité et d'étudier ultérieurement par cette voie le ou les facteurs physico-chimiques responsables de ces comportements spécifiques. Nous sommes parfaitement conscients que ce sont vraisemblablement ces mêmes facteurs qui commandent l'activité biologique générale (en particulier celle de la microflore) et que par conséquent, ces comportements spécifiques peuvent être liés à des aspects trophiques, le lien avec les facteurs physiques et chimiques étant alors indirect. Mais dans cette note, seule la caractérisation de phénomènes pédologiques par une analyse précise de la composition spécifique retiendra notre attention.

I. – MATÉRIEL ET MÉTHODES

La forêt de Sénart, proche du laboratoire, a été choisie comme site d'étude, dans sa partie sud-ouest. Il s'agit, comme pour l'ensemble de la forêt, d'une futaie de chênes rouvres (*Quercus petraea* et *Q. robur*), mais, à l'inverse du reste du massif, cette zone ne possède ni mare ni fossé de drainage et se trouve donc naturellement mieux drainée. Nous avons prospecté sept biotopes répartis le long d'une séquence linéaire partant de la bordure

du plateau (plateau de la Brie) et descendant le long d'une pente vers la vallée de la Seine, sur 1.000 mètres environ.

— Station 1: Environ 1.000 m² sur pente faible en bordure du plateau de Sénart (côté Seine) . Le sol est argilo-limoneux à éléments siliceux, à substrat calcaire à 80 cm de profondeur. La strate arbustive est un taillis de frênes (*Fraxinus excelsior*) sous fûtaie de chênes pédonculés (*Quercus robur*); la strate herbacée est dominée par le lierre (*Hedera helix*) et la mercuriale (*Mercurialis perennis*).

— Stations 2, 3 et 4: A 100 mètres de la station 1, sur pente faible, disposées selon les sommets d'un triangle à 30 mètres les unes des autres, elles sont toutes situées sur des profils semblables: limoneux sur 50 cm puis argileux passant probablement en profondeur à la meulière de Brie (ou au calcaire meuliérisé); il s'agit de sols lessivés complexes sans caractère d'hydromorphie. Pour la station 2, la végétation est une chênaie (chêne pédonculé) avec vieux taillis de tilleuls (*Tilia cordifolia*) et une strate herbacée dominée par la mercuriale et l'euphorbe des bois (*Euphorbia amygdaloides*). Pour les stations 3 et 4, la végétation est une fûtaie de chênes sessiles (*Quercus petraea*) avec taillis de tilleuls et une strate herbacée dominée par les ronces (*Rubus fruticosus* sensu lato). Le biotope 4 est tout à fait particulier car il est situé juste sous la couronne d'un vieux chêne.

— Station 5: A 600 mètres environ des stations 2, 3 et 4, elle est très différente des autres biotopes car située dans une excavation argilo-calcaire de 200 m² de type fréquent en forêt de Sénart et résultant probablement d'une ancienne extraction de meulière. Ces trous entraînent la formation de mares temporaires ou du moins de fosses humides. La végétation est représentée par du chêne pédonculé avec taillis de tilleuls et une strate herbacée dominée par la mercuriale, les jonquilles (*Narcissus pseudonarcissus*) et les ronces.

— Stations 6 et 7: A 400 m de la station 5, très proches l'une de l'autre (20 mètres), elles sont situées sur le plateau. Il s'agit encore de sols lessivés complexes constitués sur deux matériaux: l'un de 30 cm d'épaisseur limono-sableux à limono-sablo-argileux, l'autre étant une argile rubéfiée à éléments siliceux. Le substrat à meulière est présent à moins d'un mètre. La végétation est une fûtaie claire de chênes sessiles avec jeunes pins sylvestres (*Pinus sylvestris*, station 6) et bouleaux (*Betula verrucosa*, station 7), la strate herbacée étant dominée par la fougère aigle (*Pteridium aquilinum*), ce qui correspond au paysage phytosociologique moyen de la forêt de Sénart, en zone sèche.

L'échantillonnage, de grand volume, environ 3 dm³ (diamètre = 20 cm, hauteur = 10 cm) a été réalisé en

juin 1982, mais pour les nématodes il a été nécessaire de pratiquer une deuxième série d'analyses en novembre 1982 pour éviter tout problème saisonnier de récolte. Les Collembolles ont été extraits par la méthode de l'entonnoir sec, type Berlese-Tullgren, puis montés dans le chloral-lactophénol et déterminés au microscope. Les nématodes Mononchides ont été récoltés après une série de lavages de sol et tamisages (méthode Dalmasso, 1966 modifiée Arpin, 1979), puis fixés à chaud, montés dans la glycérine pure (SEINHORST, 1959) et identifiés au microscope.

L'analyse pédologique a consisté en une étude des caractéristiques physico-chimiques des horizons organiques, un fractionnement et un dosage des matières humiques. Elle suit la technique préconisée par DABIN (1980). L'ensemble des résultats a été interprété à l'aide d'une analyse factorielle des correspondances (LEBART *et al.*, 1979). L'interprétation des graphiques, notamment de la position des points stations et des points espèces suit les indications de GUILLE et PONGE, 1975 et PONGE, 1980.

II. – RÉSULTATS

Étude pédologique

A) Caractéristiques morphologiques des horizons organiques.

Se référant aux principes énoncés par DUCHAUFOUR (1977 et 1980), la pédologie propose une analyse des horizons organiques en différenciant:

- La couche L: constituée des matériaux végétaux originels non fragmentés.
- La couche F: les débris végétaux sont fragmentés et mélangés aux déjections de la mésofaune.
- La couche H: où les déjections animales dominent.

Ces couches reposent sur l'horizon organo-minéral A₁; leur nombre et leur épaisseur déterminent leur appartenance aux types d'humus Mull ou Moder.

Le tableau I résume nos observations.

B) Analyse de la matière organique.

Le tableau II fournit quelques résultats de base de l'analyse chimique tandis que la figure 1 schématise les pourcentages du carbone total contenus dans les principales fractions. Différents auteurs ont souligné l'importance du fractionnement de la matière humique par les procédés physico-chimiques pour caractériser les types d'humus (DUCHAUFOR, 1977 et 1980; DABIN, 1980). On trouvera également dans ANDREUX (1979) une revue des connaissances actuelles sur les substances humiques et le fractionnement de la matière organique du sol.

Rappelons que les couches F et H des sols à décomposition lente de la litière sont des couches holorganiques. Les substances humiques qui s'y trouvent proviennent donc en majeure partie de la transformation sur place de la matière organique. Au contraire, dans l'horizon A₁, les substances humiques peuvent provenir:

- de migrations dues au lessivage des molécules les plus labiles: acides fulviques, acides humiques bruns;

- de la transformation au sein de l'horizon A₁ de substances ayant préalablement migré: acides humiques gris, humine d'insolubilisation, humine évoluée;

- de l'incorporation biologique de la matière organique des niveaux susjacents: matière organique légère.

Le tableau III présente les principales caractéristiques des humus étudiés pour mieux suivre l'interprétation des analyses ci-dessous, les stations qui y figurent sont simplement données à titre d'exemple, comme représentant un type humique fréquemment rencontré à l'intérieur de la gamme de variabilité admise par les pédologues pour un humus donné.

1. *Étude de la station 5 (hydromull calcaire).*

La matière organique du sol de cette station est caractérisée par la nette dominance des acides humiques gris, tant dans l'extrait au pyrophosphate de Na (AH gris/bruns = 3,8) que dans l'extrait à la soude (AH gris/bruns = 7), extraits qui sont en proportions voisines (AH pyrophosphate = 13,3% du C total; AH soude = 11,6% du C total).

La très faible teneur en matière organique légère de cet humus (0,3% du C total), son taux d'humification important ($AH + AF / C \text{ total} = 44,5\%$) ainsi que le C/N élevé (20,9) correspondent à des caractéristiques non de sol calcaire, comme le pH élevé (7,3) et la présence de calcaire réellement observé pourraient le laisser croire, mais plutôt de pélosol, c'est-à-dire de sol argileux hydromorphe. Ce sol très humifère (20,7% de matière organique dans l'horizon A_1) présente une fixation de la matière organique par les feuillets des argiles gonflantes (probablement de type illite). Le taux d'extraction, 53%, traduit bien la force de cette liaison, mais sous une forme beaucoup plus humifiée (acides humiques gris) que dans les rendzines noires forestières, où la teneur en humine héritée, stade précoce de l'humification, est beaucoup plus importante (ici seulement 0,4% du C total).

2. *Étude de la station 1 (mull eutrophe).*

L'humus de cette station se distingue de celui de la station 5 par une moindre teneur en matière organique (11,1%), par l'importance plus grande de la matière organique légère (3,4% du C total), un meilleur équilibre entre les acides humiques gris et bruns ($AH \text{ gris/bruns} = 0,8$ dans l'extrait au pyrophosphate et 1,1 dans l'extrait à la soude), une proportion plus grande d'acides fulviques $AF/AH = 1,9$ contre 0,8 dans la station 5), un taux d'humification légèrement moins élevé [$(AF+AH)/C \text{ total} = 39,2\%$ contre 44,5% dans la station 5], une moins grande teneur en humine héritée (0,23%), un C/N plus bas (14,4). Cela traduit une humification légèrement moins intense que dans la station 5 mais avec une minéralisation sans doute plus rapide et un lessivage plus important (la teneur en molécules labiles: acides fulviques, acides humiques bruns, est d'ailleurs plus élevée). Le blocage de la matière organique sous forme d'acides humiques gris (comme dans l'humus précédent) ou d'humine héritée (comme dans les rendzines) par les argiles gonflantes ou le calcaire actif est ici absent.

3. *Étude de la station 6 (moder).*

L'humus de la station 6 possède les caractéristiques de la voie d'humification lente, avec ségrégation dans l'espace (du haut vers le bas) des différentes étapes de l'humification, et migration vers la profondeur des molécules les plus labiles.

Les indices d'humification lente sont les suivants:

— chute de la teneur en matière organique au niveau de l'horizon A_1 (76,0% pour la couche F, 38,4% pour la couche H et 4,2% pour l'horizon A_1). Ce phénomène est dû essentiellement à l'absence d'incorporation

biologique;

— importance de la teneur en matière organique légère dans les niveaux de surface, particulièrement la couche H qui est une couche d'accumulation temporaire, et chute brutale au niveau de l'horizon A₁ (21,3% du C total en F, 26,0% en H puis chute à 2,4% pour A₁);

— importance de la teneur en humine résiduelle (ou humine évoluée) au niveau de l'horizon A₁ (38,7% du C total pour F, 47,1% pour H puis 52,5% pour A₁), correspondant à une accumulation différentielle de substances humiques échappant à la minéralisation. Il ne faudrait cependant pas en déduire que l'évolution de la matière organique conduit à un blocage au sein de l'humine évoluée, qui s'accumulerait alors au cours des années. Il s'agit là d'un caractère de mor. Dans le moder la minéralisation est active et la couche H garde une épaisseur faible (1 à 2 cm au maximum). L'horizon A₁ possède peu de matière organique. La minéralisation a donc eu lieu dès la couche H;

— accroissement de la fraction extraite au pyrophosphate de Na de la surface vers la profondeur, où elle domine par rapport à la fraction extraite à la soude plus précoce (AF+AH soude/pyrophosphate = 4,2 pour la couche F, 0,9 pour la couche H puis 0,8 pour l'horizon A₁);

— accroissement de la teneur en acides humiques gris par rapport aux acides humiques bruns de la surface vers la profondeur (AH gris/bruns 0,4 en F, 0,5 en H, puis 1,1 en A₁ dans l'extrait au pyrophosphate; 0,6 puis 0,9 puis 2,4 dans l'extrait à la soude).

Les indices de lessivage sont les suivants :

— accumulation différentielle d'acides fulviques libres au niveau de l'horizon A₁ (6,6% du C total), alors qu'ils sont en faible quantité, mais croissant avec la profondeur, dans les couches organiques (2,4% puis 3,2% du C total);

— accumulation différentielle des acides fulviques extraits à la soude au niveau de l'horizon A₁ (9,0% du C total). Ces acides fulviques (précurseurs) sont produits en grande quantité au sein de la couche F (13,8% du C total) et tombent à une teneur très faible dans la couche H (1,1% du C total). La couche H ne produirait donc plus de précurseurs mais serait essentiellement un niveau de maturation (condensation et oxydation) pour les substances humiques: on y voit apparaître en effet des composés issus de la précipitation des acides humiques et fulviques par les oxydes (essentiellement des acides humiques) ou par les argiles (essentiellement des acides

fulviques). Cette humine d'insolubilisation est quasiment inexistante dans la couche F (1,7% du C total), ce qui s'explique aisément par l'absence de contact avec le substrat minéral.

Il est intéressant de noter également que l'humine héritée, présente dans la couche F (1,3% du C total), ne se retrouve pratiquement plus dans la couche H (0,01% du C total), phénomène semblable à ce que l'on observe dans les acides fulviques extraits à la soude, il s'agit bien là d'une caractéristique des substances précocement formées mais transitoires. Ceci n'explique pas, bien sûr, la remontée de la teneur en humine héritée au niveau de l'horizon A₁ (0,3%), car il s'agit de substances non migrantes, contrairement aux acides fulviques. Le réseau racinaire en décomposition est peut-être responsable d'un apport sur place, de même qu'il subsiste au sein de l'horizon A₁ une certaine quantité de matière organique légère.

4. *Étude de la station 7.*

La couche F de cet humus présente des analogies avec celle de l'humus précédent: teneur importante en matière organique légère (27,2% du C total), dominance de l'extrait à la soude sur l'extrait au pyrophosphate de Na (AF+AH soude/pyrophosphate = 2,7). Mais la teneur en matière organique totale est de moitié moindre (37,8% contre 76,0%) et surtout l'humine d'insolubilisation est beaucoup plus importante, 4,6% du C total contre 1,7 %.

Au niveau de l'horizon A₁, le rapprochement avec la station 6 est beaucoup plus net, mis à part une teneur plus importante en matière organique légère (8,5% du C total contre 2,4%). Comme la teneur en matière organique totale est semblable (4,7% contre 4,2%), ce phénomène ne traduit pas une meilleure incorporation biologique (il s'agit de substances non migrantes), mais plutôt un plus fort développement du réseau racinaire.

Si donc ce type d'humus semble connaître une évolution différente au niveau de la litière (avec un meilleur contact avec les éléments minéraux), la suite du processus d'humification semble identique à celle du moder précédent (accumulation d'acides fulviques au niveau de l'horizon A₁, mauvaise incorporation biologique). Le pH mesuré au niveau de l'horizon A₁ est d'ailleurs proche de celui de la station 6 (4,5 contre 4,3), de même que le C/N (20,7 contre 20,8).

5. *Étude des stations 2, 3 et 4.*

Rappelons que ces trois stations sont situées à quelques mètres les unes des autres, la station 4 étant juste sous la couronne d'un vieux chêne.

L'évolution de la matière organique dans la station 2 semble proche de celle du mull eutrophe de la station 1, avec un C/N voisin (14,7 contre 14,4). Il est cependant frappant de constater que l'humine résiduelle présente de grandes différences dans le rapport C/N entre ces deux stations: 23,6 dans la station 1 et 55,9 dans la station 2. Étant donné que l'humine résiduelle constitue près de la moitié de la matière organique dans les horizons A₁ de ces deux stations et que le C/N global est très voisin, on doit en conclure qu'une grande partie de l'azote du sol de la station 2 se trouve sous une forme non prise en compte dans le fractionnement de la matière organique, c'est-à-dire sous forme hydrolysable. La teneur en substances humiques extraites à la soude rapportée à celles extraites au pyrophosphate de Na est nettement plus élevée dans la station 2 que dans la station 1 (AF+AH soude/pyrophosphate = 2,3 contre 1,4), ce qui, d'après les études effectuées par DABIN (1980), indiquerait une voie d'humification plus rapide. Signalons également pour la station 2 un intense travail de brassage des taupes, particulièrement actives dans le site étudié et qui la différencie de la station 1.

Par rapport à la station 2, la station 3 est nettement plus acide (4,3 contre 6,7), moins humifère (6,4% de matière organique contre 11,4%), a un C/N plus élevé (15,6 contre 14,7). Sa teneur en matière organique légère est plus élevée (4,7% du C total contre 1,7%), de même la teneur en humine héritée (1,1% du C total contre 0,3%) et en acides fulviques libres (5,1% du C total contre 3,6%). L'extrait à la soude est plus faible par rapport à l'extrait au pyrophosphate de Na (AF+AH soude/pyrophosphate = 1,0 contre 2,3), ce qui indique l'existence d'une voie d'humification lente à côté de la voie rapide caractéristique des mulls. Cet humus présente les spécificités des mulls acides.

La station 4 présente un humus morphologiquement de type moder, par conséquent proche de celui de la station 6. Or, des différences importantes se manifestent en ce qui concerne le fractionnement de la matière organique.

— au niveau de la couche F: celle de la station 4 présente une teneur en matière organique légère plus élevée (43,1% du C total contre 21,3%) et corrélativement un taux d'humification plus faible (AH+AF = 26,1% du C total contre 36,7%). La teneur en humine d'insolubilisation est par contre plus élevée (4,6% du C total contre 1,7%), identique donc à celle de la station 7 (4,6% du C total), ce qui indique un meilleur rapport avec le substrat minéral;

— au niveau de la couche H: au contraire du niveau précédent, la station 4 présente une teneur en matière organique légère bien moindre que celle de la station 6 (7,8% du C total contre 26,0%). De même, alors

que la teneur en acides fulviques extraits à la soude était quasiment nulle dans la station 6 (1,1% du C total), elle est importante dans la station 4 (14,3% du C total). Le taux d'humine d'insolubilisation est également beaucoup plus important (11,7% du C total contre 5,0%), la différence portant en particulier sur un apport non négligeable d'oxydes métalliques en provenance de la roche mère (8,6% du C total correspondant à l'humine d'insolubilisation liée aux oxydes). Cette couche H est d'ailleurs fortement minérale puisque la teneur en matière organique n'y est que de 17,9% (contre 38,4% dans la station 6);

— au niveau de l'horizon A₁: la teneur en matière organique est plus élevée que dans la station 6 (5,8% contre 4,2%), traduisant une meilleure incorporation, de même la teneur en matière organique légère (5,6% du C total contre 2,4%). De manière générale, la rupture entre cet horizon A₁ et la couche H susjacente est beaucoup moins forte que dans la station 6 et la composition de la matière organique est tout à fait proche du mull acide de la station 3.

C'est donc essentiellement la litière qui semble affectée par une humification difficile dans la station 4, l'horizon A₁ y étant proche de celui des mulls acides, à cette différence près qu'il est très acide (pH = 3,9) et possède un C/N élevé (21,0). Sans que l'on puisse expliquer ce phénomène, il convient de signaler que l'on se trouve sous la couronne d'un vieux chêne où la production de litière est abondante et pure, sans strate herbacée, alors que dans les stations 2 et 3 la litière de chêne est mélangée à la litière améliorante du taillis (tilleul) ainsi qu'à une abondante strate herbacée elle-même améliorante (DUCHAUFOR, 1956). Cet effet local sur l'humification et les caractères pédologiques de surface demande toutefois à être précisé sur le plan chimique: est-ce que cette litière abondante et difficilement décomposable est réellement à l'origine de l'acidification constatée au niveau de l'horizon A₁?

Étude faunistique

A) Les Collemboles.

Les considérations écologiques concernant les espèces énumérées dans ce chapitre sont, lorsqu'aucune précision n'est apportée, tirées de travaux antérieurs effectués par l'un d'entre nous (PONGE, 1980 et 1983). De plus, les espèces représentées seulement par un individu ne seront pas prises en compte dans l'interprétation écologique.

1. Plan des axes 1 et 2.

La figure 2 montre que la station 5 s'éloigne nettement de l'ensemble des autres stations et forme, avec ses espèces typiques, une branche très allongée. Elle se distingue par les espèces *Lepidocyrtus lignorum* (LLI), *Folsomia quadrioculata* (FQU), *Onychiurus cebennarius* (OCE), *Heteromurus nitidus* (HNI) et *Megalothorax incertus* (MIN). *Lepidocyrtus lignorum* (LLI) et *Folsomia quadrioculata* (FQU) sont des espèces hygrophiles strictes, respectivement de surface et de profondeur. *Onychiurus cebennarius* (OCE) n'a pas été trouvée dans les autres stations étudiées de la Forêt de Sénart. *Heteromurus nitidus* (HNI) et *Megalothorax incertus* (MIN) sont des espèces strictement liées aux mulls. La composition spécifique de la station 5 indique qu'il s'agit d'un mull très typé, mais aussi d'un biotope très humide. Cette station est assez particulière puisqu'il s'agit d'une petite dépression argilo-calcaire très humifère. D'après l'étude pédologique, le terme de pélosol est en parfait accord avec l'analyse des Collembolés.

2. Plan des axes 2 et 3.

Sur la figure 3, la branche correspondant à la station 5 et isolée par l'axe 1 vient se projeter dans le plan des axes 2 et 3. On ne tiendra pas compte des points correspondant à cette branche (marqués par une flèche), car l'angle très faible qu'elle forme avec l'axe 1 indique que cette branche représente un phénomène indépendant de ce que décrit le plan des axes 2 et 3. La station 3 est en position centrale dans ce plan. Trois branches en partent (si l'on ne tient pas compte de la station 5), correspondant respectivement au groupe des stations 1 et 2, à la station 4 et au groupe des stations 6 et 7.

a) Stations 1 et 2.

Ce groupe est caractérisé par un grand nombre d'espèces dont certaines sont typiques du mull (*Kalaphorura burmeisteri* (KBU), *Pseudosinella decipiens* (PDE), *Xenylla grisea* (XGR), *Pseudosinella alba* (PAL), *Mesaphorura italica* (MIT) ou préférentielles de ce type d'humus (*Dicyrtomina minuta* (DMI), *Heteromurus major* (HMA), *Lepidocyrtus curvicolis* (LCU). *Dicyrtoma fusca* (DFU) et *Orchesella villosa* (OVI) sont des hygrophiles préférentielles, fréquentes en surface sur les sols frais (argileux). Aucune espèce acidophile n'est associée à ce groupe.

b) Station 4.

Elle est caractérisée par la présence d'un certain nombre d'espèces acidophiles de profondeur,

préférentielles [*Mesaphorura macrochaeta* (MMA)] ou strictes [*Proisotoma minima* (PMI)] mais aussi d'espèces d'humus doux, toujours de profondeur, telles *Mesaphorua sylvatica* (MSY). *Micranurida pygmaea*, espèce liée à l'humus brut, est présente. Les espèces de litière caractérisant cette station sont des espèces banales, indifférentes au type de sol, mais qui forment ici des pullulations assez exceptionnelles [*Folsomia nana* (FNA), *Parisotoma notabilis* (PNO), *Xenylla tullbergi* (XTU)].

L'intérêt de cette station est qu'elle est située dans une zone de mulls sur argile à meulière fortement remaniée (entre autres par l'activité des taupes qui trouvent ici un substrat très meuble). Il s'agit en fait d'une tache de moder située juste sous la couronne d'un chêne adulte (200 ans environ), où s'accumule une litière à peu près pure sans apport de litière améliorante comme dans les stations 2 et 3 (Charme, DUCHAUFOR, 1956). Ses caractéristiques faunistiques sont hétérogènes (espèces de mull cohabitant avec des espèces acidophiles) comme les mulls acides (station 3), mais on y observe la pullulation d'espèces litiéricoles [*Folsomia nana* (FNA), *Parisotoma notabilis* (PNO)] ou corticoles mais fréquentes dans les couches épaisses de litière sèche [*Xenylla tullbergi* (XTU)]. Cette dernière présence laisserait supposer que la formation d'une couche H et l'acidification conséquente pourraient être provoquées uniquement par l'accumulation d'une grande quantité de litière de chêne pure. Cette hypothèse fera l'objet de vérifications expérimentales (retrait d'une certaine fraction de la litière).

c) Stations 6 et 7.

Ces deux stations sont caractérisées par la présence d'acidophiles strictes (*Willemia anophthalma* (WAN), *Pseudosinella maui* (PMA), *Micranurida pygmaea* (MPY)) ou tolérantes [*Sminthurinus signatus* (SSI)] et d'une espèce corticole peuplant également les couches épaisses de litière sèche [*Orchesella cincta* (OCI)]. Ce groupe correspond à des sols lessivés sur limons décalcifiés (nous ne sommes plus sur la pente d'argile à meulière) et bien qu'il s'agisse de deux types d'humus morphologiquement différents (mull-moder à couche F épaisse et moder à H épais), la faune est presque la même, nettement acidophile, sans mélange d'espèces d'humus doux.

B) Les Nématodes.

Il ne s'agit pas, pour les Nématodes, d'interpréter les deux graphiques de l'analyse des correspondances en voulant y rechercher des espèces caractéristiques des biotopes. Comme nous l'avons remarqué précédemment

(ARPIN, 1979) il existe certes des localisations préférentielles de certaines espèces; mais à cette notion intéressante il apparaissait préférable de substituer l'idée d'une évolution des groupements spécifiques basée sur l'abondance relative des espèces dans chacun des biotopes. Il faudra donc considérer 2 types de résultats complémentaires:

1. Analyse des figures 2 et 3.

Les graphiques confirment les observations antérieures en montrant la tendance de certaines espèces à préférer certains biotopes. Ainsi la station 5 se distingue des autres stations par la présence des espèces *Anatonychus tridentatus* (ATR) et *Mylonchulus sigmaturus* (MSI). Il s'agit là d'espèces typiques du Mull, fréquentes (ATR) ou peu communes (MSI) mais toujours localisées dans les zones forestières à sol argileux humide. De l'ensemble des biotopes, la station 5 est la seule située dans une dépression argilo-calcaire humide et la présence exclusive de ces espèces (Tab. IV) confirme tout à fait les observations sur les Collembolés ainsi que les analyses pédologiques.

Les stations 1 et 2 sont caractérisées par la présence de *Mylonchulus brachyuris* (MBR) et *Miconchus studeri* (MST). Toujours par référence aux travaux cités dans l'introduction, *Mylonchulus brachyuris* apparaît comme une espèce de Mull calcaire, se localisant dans les sols relativement secs et aérés avec une nette préférence pour les pelouses sableuses calcicoles non humifères. *Miconchus studeri* est trouvée pour la première fois en Forêt de Sénart; par ailleurs, de toutes les prospections effectuées dans les forêts du sud de Paris, cette espèce n'a été recensée que dans la rendzine du parc du laboratoire d'écologie à Brunoy dont l'humus est de type Mull calcique. L'analogie avec les stations 1 et 2 peut se concevoir dans la mesure où ces deux biotopes sont des sols bruns proches de la bordure sud-ouest, sur substrat meulièrement ayant gardé par endroits des traces de calcaire. D'ailleurs la strate herbacée, dominée par le lierre (*Hedera helix*) et la mercuriale (*Mercurialis perennis*) avec présence de l'églantier (*Rosa canina*), du cornouiller mâle (*Cornus mas*), du scille (*Scilla bifolia*), de l'érable champêtre (*Acer campestre*) et du frêne (*Fraxinus excelsior*) pour la station 1, auxquelles s'ajoute le fusain (*Evonymus europaeus*) pour la station 2, revêt un caractère calcicole très net.

Les stations 3 et 4 se distinguent par la présence, en position intermédiaire, de *Clarkus papillatus* (CPA). Il s'agit là d'une espèce abondante et ubiquiste mais cependant à tendance acidophile. En effet les sols forestiers frais, lessivés, à limons argileux, de type Mull acide sont particulièrement favorables au développement de cette espèce (ARPIN, 1979).

Enfin la figure 3 montre une opposition entre *Prionchulus punctatus* (PPU) et *Prionchulus muscorum* (PMU). Cette dernière espèce semblerait marquer une préférence pour les biotopes 1 et 2 tandis que la première aurait tendance à l'être pour les stations 6 et 7. Il s'agit en réalité de deux espèces très voisines, abondantes et ubiquistes. Dans notre étude biocénotique de base (ARPIN, 1979), en raison de l'observation d'une variabilité morphométrique importante et d'une inadéquation de la systématique à résoudre ce problème, l'ensemble des individus analysés avaient été classés sous le nom de *Prionchulus muscorum*. Dans un travail récent (ARPIN *et al.*, 1984) il a été possible de proposer des critères quantitatifs objectivement interprétables pour différencier ces deux espèces. Sur cette base nouvelle, l'étude des *Prionchulus* adultes de l'analyse biocénotique montre que les deux espèces cohabitent dans tous les biotopes, mais dans des proportions particulières: *P. muscorum* marquerait une préférence pour les sols à humus de type Mull alors que *P. punctatus* aurait tendance à être nettement acidophile (humus de type Moder et Mor) et dans certains biotopes (callunaie par exemple) c'est la seule espèce que l'on peut y récolter. Dans le cas présent, en fonction de la définition donnée aux stations 1, 2 (PMU) et 6, 7 (PPU) la figure 4 semble confirmer ces observations.

2. Analyse de l'évolution des groupements spécifiques.

Il a été démontré (cf. travaux cités dans l'introduction), que la présence exclusive ou que l'association d'espèces dans des proportions bien définies (abondance relative) permettaient de définir des groupements spécifiques caractéristiques de types d'humus. Résumons très brièvement les points qui nous intéressent pour la présente étude: le Mor est caractérisé par la présence exclusive de *P. punctatus*, le Moder par l'adjonction à cette espèce, qui reste toujours dominante, de *P. muscorum* et *C. papillatus*, tandis que le passage au Mull-Moder correspond à une augmentation de l'abondance relative de ces deux dernières espèces; dans le Mull acide, *C. papillatus* devient l'espèce dominante tandis que s'associent au groupement, selon le potentiel hydrique du sol, *A. tridentatus*, *M. sigmaturus* et *M. brachyuris* (dans de faibles proportions, moins de 5%); enfin, la dominance de *A. tridentatus* marque le passage au Mull eutrophe tandis que celle de *M. studeri* ou *M. brachyuris* indique un humus calcaire (Tab. IV).

Dans la discussion nous ne tiendrons pas compte de la station 5, abondamment commentée par ailleurs et qui est avec ses deux espèces exclusives un hydromull calcaire très typé. D'autre part le taux important (10%) de *Mylonchulus sigmaturus* (MSI) est une indication suffisante pour caractériser ce type d'humus (ARPIN, 1979).

a) Stations 1 et 2.

Dans un biotope, la présence et la dominance numérique de *A. tridentatus*, *Miconchus studeri* ou *Mylonchulus brachyuris* est un bon critère de caractérisation du Mull. La dominance de *M. studeri* est plutôt une indication de Mull calcique, alors que l'augmentation de *M. brachyuris* (à partir de 10%) puis son importance déterminante représente le passage au Mull calcaire. En conséquence, l'analyse faunistique des stations 1 et 2 fait ressortir le caractère de Mull de ces deux biotopes. Signalons cependant, pour la station 2, une propension à un certain lessivage bien que son pH (6,7) soit plus élevé que dans la station 1 (5,6): ceci se remarque par une diminution de l'abondance relative de *M. studeri* et surtout de *M. brachyuris* corrélativement à une augmentation de *Clarkus papillatus* et de *Prionchulus punctatus* (dans ce cas d'ailleurs, il faut noter l'inversion de dominance *P. muscorum* – *P. punctatus* en faveur de cette dernière espèce), fait indiquant une acidification du sol.

Nous avons dit que *M. studeri* était récoltée pour la première fois, en dehors du parc de Brunoy (Mull calcique), dans un massif forestier. De ce fait, proposer cette espèce, parmi d'autres et notamment *Anatonchus tridentatus*, pour caractériser le Mull calcique forestier, peut paraître aberrant. En réalité, un transect de 33 prélèvements, espacés de 16 m, réalisé antérieurement dans cette partie de la forêt a montré la dominance de ces deux espèces avec une certaine opposition: alors que *M. studeri* se localisait essentiellement dans les dix premiers biotopes (qui correspondaient sensiblement à une zone s'étendant de l'extrême bordure sud-ouest de la forêt jusqu'à la station 2 du présent travail), *A. tridentatus* était plus fréquente au-delà, mais dans des proportions toujours relativement faibles (10% maximum). *A. tridentatus*, espèce de Mull humide, ne peut se maintenir dans de bonnes conditions ici car il s'agit de la partie la plus sèche de la forêt; au contraire, *M. studeri* préférerait les sols aérés, plus secs à tendance calcaire ou du moins avec présence par endroits de taches calcaires, ce qui semble être le cas des stations 1 et 2.

b) Stations 3 et 4.

Comme nous l'avons évoqué plus haut, la disparition de *M. brachyuris* et *M. studeri*, la diminution du taux de *P. muscorum* (avec dominance de *P. punctatus* sur *P. muscorum*), et l'augmentation de *C. papillatus* (avec dominance de *C. papillatus* sur les deux espèces de *Prionchulus*) sont des critères marquant l'évolution vers un Mull acide. Les abondances relatives observées dans la station 3 sont tout à fait en accord avec ce type d'humus.

Pour la station 4, le taux élevé de *C. papillatus* (73 %) est exceptionnel et rend compte à lui seul de l'augmentation sensible du nombre d'individus récoltés ici, par rapport aux autres biotopes et en particulier la

station 3, voisine de quelques trente mètres; d'autre part l'écart dans l'abondance relative entre *P. muscorum* et *P. punctatus* est assez faible, bien qu'en faveur de cette dernière espèce. Si nous prenons la station 3 comme point de comparaison (on peut la considérer comme type représentatif moyen pour la zone étudiée), la station 4 possède exactement les mêmes espèces à tendance acidophile mais avec un agencement tel qu'il apparaît une dualité entre l'aspect Mull, marqué par un taux non négligeable de *P. muscorum* (ou du moins assez voisin de *P. punctatus*), et l'aspect acide souligné par la présence importante d'espèces acidophiles (*P. punctatus*, *C. papillatus*) et par l'explosion démographique de *C. papillatus*. Cette dualité des observations nématologiques est à mettre en parallèle avec le caractère très particulier de la station 4 qui est située dans une zone de Mull fortement remanié par l'activité animale (taupes surtout) mais sous la couronne d'un vieux chêne avec accumulation de litière, forte acidification de l'horizon A₁ et humus évoluant vers le type Moder. Enfin, étant donnée sa pullulation exceptionnelle, *C. papillatus* devrait être considérée davantage comme une espèce de litière acidophile.

c) Stations 6 et 7.

On doit considérer comme critères d'acidification vers le type humus Moder, premièrement la raréfaction puis la disparition de *P. muscorum* au profit de *P. punctatus* et deuxièmement l'association exclusive entre *P. punctatus* et *C. papillatus* dans laquelle *P. punctatus* est l'espèce numériquement dominante; plus l'abondance relative de *P. punctatus* sera élevée et plus le biotope aura un humus évolué.

Les résultats nématologiques de la station 6, avec 100% de *P. punctatus*, caractérisent parfaitement un humus de type Moder très prononcé. Au contraire, la station 7 présente encore l'association *P. punctatus* – *C. papillatus* avec cependant un taux très voisin pour les deux espèces. On doit interpréter ce résultat comme relatif à un type d'humus intermédiaire proche du Moder. En effet, bien que situées à quelques mètres l'une de l'autre ces deux stations sont morphologiquement différentes avec une couche F épaisse pour la station 7 (Mull-Moder) et l'apparition d'un horizon H épais pour la station 6 (Moder).

3. Analyse de *Prionchulus punctatus*.

L'étude de la variabilité intraspécifique de *P. punctatus* (ARPIN et PONGE, 1984) en fonction des types de sol a mis en évidence l'intérêt de quatre caractères quantitatifs, associés deux à deux (taille de la cavité buccale et longueur du corps et de la queue) pour séparer les différents types d'humus. Nous avons appliqué cette technique d'analyse fine pour les adultes de *P. punctatus* récoltés dans nos sept stations. Cette étude basée sur

l'observation des moyennes avec leurs intervalles de confiance, ne peut être valablement interprétée que si le nombre d'individus analysés est suffisamment important. C'est pourquoi seules les stations 2, 4 et 7 seront retenues ($n = 40$). Les résultats des mesures effectuées sont reproduits dans le tableau V.

Les individus de la station 2 ont une cavité buccale dont la taille correspond sensiblement à celle des individus recueillis dans un Mull eutrophe (valeurs types: $39,84 \pm 0,47 \mu\text{m}$ / $22,63 \pm 0,31 \mu\text{m}$). De même, les longueurs du corps et de la queue entrent parfaitement dans la gamme de variabilité des individus provenant d'un Mull eutrophe, principalement la queue relativement petite (valeur type: $0,093 \pm 0,004 \text{ mm}$).

Les *P. punctatus* de la station 7 possèdent une cavité buccale dont les mensurations correspondent aux valeurs observées pour les individus récoltés dans un Moder (valeurs types: $39,47 \pm 0,28 \mu\text{m}$ / $22,90 \pm 0,19 \mu\text{m}$). Il en est de même pour les longueurs du corps ($2,10 \pm 0,03 \text{ mm}$) et de la queue ($0,130 \pm 0,003 \text{ mm}$).

Pour les individus de la station 4 la taille moyenne des cavités buccales correspond à la limite inférieure de celle observée pour les individus provenant d'un Mull acide. On notera cependant que de toutes les longueurs de cavités mesurées c'est dans ce biotope que l'on observe les valeurs les plus élevées, relativement proches de celles des animaux du Mull acide qui possèdent toujours les cavités les plus grandes ($40,41 \pm 0,44 \mu\text{m}$). D'autre part, il faut noter que si ces animaux se rapprochent de ceux récoltés dans un Mull acide également par la taille moyenne de leurs corps ($2,13 \pm 0,17 \text{ mm}$), au contraire les mensurations de leur queue sont tout à fait caractéristiques d'individus provenant d'un Moder ($0,130 \pm 0,003 \text{ mm}$). On retrouve donc dans cette étude morphométrique de *P. punctatus*, la dualité Humus doux – Humus acide déjà observée lors de l'analyse de l'évolution des groupements spécifiques.

Signalons également que pour les stations 1, 3 et 6, malgré le nombre d'individus adultes récoltés ($n = 10$), trop aléatoire pour un raisonnement valable, l'analyse des longueurs du corps et de la queue de *P. punctatus* tend à considérer le biotope 1 comme un Mull eutrophe alors que les biotopes 3 et 6 sont nettement du côté des humus acides.

III. – DISCUSSION ET CONCLUSION

Sur l'ensemble des résultats faunistiques et pédologiques et les conclusions qui en découlent, on pourra faire les observations suivantes:

- Ce travail confirme la possibilité d'utiliser les Collemboles et les Nématodes *Mononchida* comme de bons indicateurs rendant compte de la nature, du niveau d'activité ou des modifications éventuelles d'un sol.

- Il est remarquable de voir comment le type d'humus peut varier sur un très petit espace (stations 2, 3 et 4). Des relevés biocénotiques ou des études morphométriques permettent de soupçonner l'hétérogénéité du sol sous même essence forestière dominante, ce qui était la question posée dans ce travail.

La station 3, qui correspond à un type moyen dans la zone étudiée (mull acide sur argiles à meulière, pH = 4,3), possède une faune collembolegique de type acidophile, avec quelques espèces indicatrices du mull, telles que *Mesaphorura sylvatica* (MSY), *Xenylla grisea* (XGR), *Pseudosinella alba* (PAL). Ce type d'humus peut se transformer en mull eutrophe (pH = 6,7), probablement lorsque le calcaire demeure par endroits (station 2). Nous avons pu observer la présence de quelques grains calcaires accrochés à la meulière et distribués de manière inégale. Dans ce cas disparaissent les acidophiles telles que *Arrhopalites sericus* (ASE), *Lipothrix lubbocki* (LLU), *Mesaphorura betschi* (MBE), *Micranurida pygmaea* (MPY) et apparaissent des espèces d'humus doux strictes [*Mesaphorura italica* (MIT)] ou préférentielles [*Heteromurus major* (HMA), *Lepidocyrtus curvicolis* (LCU)].

Des facteurs locaux qui restent à élucider (acidification et accumulation de litière pure sous la couronne des vieux chênes) peuvent provoquer la formation d'un moder biologiquement et chimiquement atypique, avec apparition d'autres acidophiles strictes [*Proisotoma minima* (PMI)], et surtout pullulation de certaines espèces banales de la litière [*Folsomia nana* (FNA), *Parisotoma notabilis* (PNO)], ou corticoles [*Xenylla tullbergi* (XTU)]. Bien que ce phénomène ne porte que sur un petit nombre d'individus dans les prélèvements effectués, on peut signaler également le remplacement de *Pseudosinella alba* (PAL), espèce d'humus doux, par *Pseudosinella maui* (PMA), acidophile. La faune de cet humus se rapproche des faunes typiques des moders (stations 6 et 7), mais en conservant toujours des espèces caractéristiques des sols environnants [*Xenylla grisea* (XGR), *Mesaphorura sylvatica* (MSY)].

Il en est de même chez les Nématodes où l'on notera un parallélisme étroit entre les observations pédologiques, les localisations préférentielles d'espèces, l'évolution des groupements spécifiques ou l'étude morphométrique de *P. punctatus*. Ainsi partant du Mull acide (station 3) avec comme association caractéristique *C. papillatus*, *P. punctatus*, *P. muscorum* et dominance de la première espèce, on évoluera soit vers un Mull eutrophe (station 2) par apparition d'espèces préférentielles du Mull sur terrain bien drainé (*M. studeri*

préférentielle de Mull calcique et *M. brachyuris*, ici en faible proportion car plus typique de sol calcaire), soit vers le Moder station 4, où l'on va conserver uniquement le noyau des trois espèces acidophiles mais en accentuant la composante litiéicole par la pullulation de *C. papillatus*. Cette apparente contradiction (nous aurions dû trouver uniquement l'association *P. punctatus* – *C. papillatus* avec dominance de la première espèce, caractéristique du Moder) n'est qu'en réalité le reflet de la dualité (origine Mull, évolution Acide) de ce biotope que l'on retrouve dans l'analyse morphométrique.

D'autre part, la pullulation d'espèces litiéicoles ou corticoles fréquentes sur les couches épaisses de litière, laisse supposer dans le cas présent, que la formation d'une couche H et d'une acidification du sol pourraient résulter de l'accumulation d'une grande quantité de litière pure de chêne. Cette hypothèse fera ultérieurement l'objet de vérifications expérimentales.

Il convient de signaler en outre la très grande abondance de la faune (en tout cas en ce qui concerne les Collembolés et les Mononchides) dans la station 4 (5 220 Collembolés et 875 Mononchides), surtout si on la compare au Moder station 6 assez pauvre (860 Collembolés et 46 Mononchides). Il est possible que cette différence d'activité faunistique entre les deux stations puisse expliquer dans la station 4 la forte chute de la teneur en matière organique légère entre la couche F (43,1%) et la couche H (7,8%), la quasi-totalité du matériel foliaire passant sous forme de déjections animales, phénomène qui ne se retrouve pas dans la station 6 (21,3% pour la couche F et 26,0% pour la couche H, cette dernière couche renfermant donc encore 1/4 de matériel végétal peu transformé).

- Il est important de constater que la nature du matériel foliaire dominant n'a qu'une faible importance dans le comportement des espèces préférentielles ou l'évolution des groupements spécifiques. C'est en priorité avec le type d'humus que la liaison doit se concevoir, bien entendu *dans la limite de stabilité du type d'humus* où il y a là effectivement des interactions étroites entre humus, végétation et faune édaphique. Il y a en effet une convergence manifeste entre les analyses pédologiques et faunistiques: qu'il s'agisse d'une chênaie acidophile (Forêt de Sénart) ou de parcelles résineuses (Forêts de Sénart et d'Orléans) on observera la même faune collemboologique acidophile, le seul dénominateur commun entre ces stations étant le type d'humus (PONGE, 1983). De même pour les *Mononchida* observera-t-on la présence exclusive dans les mêmes proportions de dominance de *Prionchulus punctatus* et *Clarkus papillatus* aussi bien dans les chênaies (Sénart-Fontainebleau) que les hêtraies acidophiles (Fontainebleau), ainsi que la présence exclusive de *P. punctatus* dans les Landes à Callune ou à bouleaux et les Résineux (Fontainebleau): le seul point commun dans chaque groupe étant un

Moder pour le premier ensemble et un Mor pour le second groupe (ARPIN, 1979). De même nous avons constaté lors d'une expérience de rétention de litière dans la charmaie de Brunoy une modification importante du paysage phytosociologique (après totale disparition de la strate herbacée, on note une recolonisation luxuriante par les plantes des hautes friches nitrophiles) sans altération de la composition spécifique de la microfaune, le type d'humus étant toujours un Mull calcaire (ARPIN *et al.*, 1983). Enfin, HÅGVAR (1983) a montré également que sous même litière dominante d'*Epicea*, les variations de la composition des Collemboles peuvent être reliées aux variations des types d'humus.

- Il est possible de noter une intéressante complémentarité dans l'analyse des deux groupes faunistiques. Alors que pour les Collemboles, comme pour les Nématodes, il est possible de séparer une faune typique d'humus doux et une faune acidophile typique des humus Moder, il est plus délicat, voire impossible, dans le type humus acide, de montrer une sélectivité des espèces plus grande pour un Mull-Moder à couche F épaisse (station 7) que pour un Moder à couche H épaisse (station 6). L'étude des Nématodes, peut-être parce que ces animaux sont plus liés aux solutions de sol, permet une telle séparation. De même, bien qu'ayant toutes deux un humus doux, il est intéressant de noter une « tendance à l'acidification » dans la station 2 (peut-être due au brassage intense du sol par l'activité des taupes) comparée à la station 1, marquée chez les Nématodes par la diminution des abondances relatives de *M. brachyuris* et *M. studeri* corrélativement à l'augmentation de *C. papillatus* et *P. punctatus* et à la dominance de celle-ci sur *P. muscorum*. A l'inverse, la faune des Collemboles rend compte immédiatement de la dualité (origine du biotope, évolution de l'humus) de la station 4: il s'agit bien d'un Moder, mais biologiquement atypique par la présence d'espèces du Mull; l'analyse des groupements spécifiques de Nématodes retrace la composante originelle (Mull acide) et l'étude des types morphologiques de *P. punctatus* permet le rapprochement avec un Moder, mais sans que l'on puisse vraiment trancher. On peut penser que les Collemboles rendent mieux compte de l'épaisseur, du mode de fragmentation de l'élément litière, alors que les Nématodes sont plutôt sensibles aux propriétés chimiques des couches organiques, et en particulier de la phase soluble ou finement dispersée. Ces hypothèses seront le point de départ de nos recherches futures.

LISTE DES ESPÈCES

Collemboles:

ACA *Arrhopalites caecus* (Tullberg 1871).
AFU *Allacma fusca* (Linné 1758).

AGA *Allacma gallica* (Carl 1899).
 ASA *Anurida sensillata* Gisin 1953.
 ASE *Arrhopalites sericus* Gisin 1947.
 DFL *Deuterosminthurus flavus* (Gisin 1946).
 DFU *Dicyrtoma fusca* (Lucas 1842).
 DMI *Dicyrtomina minuta* (O. Fabricius 1783).
 EAL *Entomobrya albocincta* (Templeton 1835).
 ENI *Entomobrya nivalis* (Linné 1758).
 FCA *Folsomia candida* (Willem 1902).
 FNA *Folsomia nana* Gisin 1957.
 FPA *Folsomides parvulus* Stach 1922.
 FQU *Folsomia quadrioculata* (Tullberg 1871).
 FTR *Friesea truncata* Cassagnau 1958.
 HMA *Heteromurus major* (Moniez 1889).
 HNI *Heteromurus nitidus* (Templeton 1835).
 IMI *Isotomiella minor* (Schäffer 1896).
 KBU *Kalaphorura burmeisteri* (Lubbock 1873).
 LCU *Lepidocyrtus curvicolis* Bourlet 1839.
 LLA *Lepidocyrtus lanuginosus* (Gmelin 1788).
 LLI *Lepidocyrtus lignorum* (Fabricius 1781).
 LLU *Lipothrix lubbocki* (Tullberg 1872).
 MBE *Mesaphorura betschi* Rusek 1979.
 MIN *Megalothorax incertus* (Börner 1903).
 MIT *Mesaphorura italica* (Rusek 1971).
 MKR *Mesaphorura krausbaueri* Börner 1901.
 MMA *Mesaphorura macrochaeta* Rusek 1976.
 MMI *Megalothorax minimus* (Willem 1900).
 MPY *Micranurida pygmaea* Börner 1901.
 MSY *Mesaphorura sylvatica* (Rusek 1971).
 MYO *Mesaphorura yosii* (Rusek 1967).
 NMU *Neanura muscorum* (Templeton 1835).
 OCE *Onychiurus cebennarius* Gisin 1956.
 OCI *Orchesella cincta* (Linné 1758).
 ONA *Odontella nana* Cassagnau 1953.
 OVI *Orchesella villosa* (Geoffroy 1764).
 PAL *Pseudosinella alba* (Packard 1873).
 PCA *Paratullbergia callipygos* (Börner 1902).
 PDE *Pseudosinella decipiens* Denis 1924.
 PLO *Pogonognathellus longicornis* (Müller 1776).
 PMA *Pseudosinella maui* Stomp 1972.
 PMI *Proisotoma minima* (Absolon 1901).
 PNO *Parisotoma notabilis* (Schäffer 1896).
 PPA *Pseudachorutes parvulus* Börner 1901.
 SMS *Sminthurus marginatus* Schött 1893.
 SPU *Sphaeridia pumilis* (Krausbauer 1898).
 SSI *Sminthurinus signatus* (Krausbauer 1898).
 VAR *Vertagopus arboreus* (Linné 1758).
 XGR *Xenylla grisea* Axelson 1900.
 XTU *Xenylla tullbergi* Börner 1903.
 WAN *Willemia anophthalma* Börner 1901.
 WBU *Willemia buddenbrocki* Hüther 1959.
 WIN *Willemia intermedia* Mills 1934.
 WPO *Wankeliella pongei* Rusek 1978.

Nématodes:

ATR *Anatonchus tridentatus* (De Man, 1876) De Coninck, 1939.

CPA *Clarkus papillatus* (Bastian, 1865) Jairajpuri, 1970.
 MBR *Mylonchulus brachyuris* (Buetschli, 1873) Altherr, 1953.
 MSI *Mylonchulus sigmaturus* (Cobb, 1917) Altherr, 1953.
 MST *Miconchus studeri* (Steiner, 1914) Andrásy, 1958.
 PMU *Prionchulus muscorum* (Dujardin, 1845) Wu et Hoeppli, 1929.
 PPU *Prionchulus punctatus* (Cobb, 1917) Andrásy, 1958.

Remarque:

En ce qui concerne les Collembolés, il est souvent fait référence à un travail effectué précédemment par l'un d'entre nous (PONGE, 1980). La nomenclature des espèces ayant été modifiée, voici la correspondance des noms, le premier binôme ou trinôme correspond au travail actuel, le second au travail de 1980: *Folsomia nana* = *Folsomia quadrioculata nana*; *Folsomia quadrioculata* = *Folsomia quadrioculata quadrioculata*; *Kalaphorura burmeisteri* = *Protaphorura burmeisteri*; *Parisotoma notabilis* = *Isotoma notabilis*; *Sminthurinus signatus* = *Sminthurinus aureus signatus*.

RÉSUMÉ

Après avoir démontré dans des articles précédents le rôle d'indicateurs pédobiologiques joué par les nématodes *Mononchida* et les Collembolés, les auteurs se sont attachés à développer cette étude dans des biotopes où les caractéristiques pédologiques ne sont pas nettement tranchées, forme d'hétérogénéité qui arrive fréquemment dans le sol sous une même essence forestière dominante.

Sept biotopes aux humus de type Hydromull calcaire (station 5), Mull eutrophe (stations 1 et 2 avec léger «lessivage» dans 2), Mull acide (station 3), Moder (station 6 avec couche H épaisse et station 7 avec couche F épaisse), Moder atypique (station 4, au sein d'un Mull acide sous la couronne d'un vieux chêne) ont été prospectés dans une futaie de chêne (*Quercus petraea*).

L'analyse des relevés faunistiques, de l'évolution des groupements spécifiques et des études morphométriques permettent non seulement de rendre compte de l'hétérogénéité du substrat mais aussi de noter une intéressante complémentarité entre ces deux groupes zoologiques: les Collembolés seraient un meilleur indicateur de l'élément litière (épaisseur, mode de fragmentation) alors que les *Mononchida* seraient plus sensibles aux propriétés chimiques des couches organiques.

SUMMARY

After to have demonstrated in preceding papers that *Collembola* and *Mononchida* nematodes play a part of pedobiological indicators, the authors have studied species ecological behaviour in seven biotops where pedological characteristics are heterogeneous above similar dominant forest species (*Quercus petraea*): Calcareous Hydromull (station 5) – Earth-Mull (station 1 and 2 with small leaching in 2) – Acid Mull (station 3) – Moder (station 6 with a thick layer H and station 7 with a thick layer F) – Non typical Moder (station 4, located in Acid Mull above an old capped oak).

Species analysis, evolution of specific groups and morphometric studies allow to deduce:

1. These two zoological groups are good pedobiological indicators.
2. They allow to reveal the heterogeneity of soil. For example from a middle humus type (Acid Mull, station 3) we can revolve:
 - a) to Earth-Mull (station 2) by modification of acidophilic species relative abundance and appearance of preferential calcareous Mull species (for *Mononchida*) or by disappearance of acidophilic species and appearance of preferential or strict Earth-Mull species (for *Collembola*).
 - b) to a non typical Moder (station 4) in preserving acidophilic species nucleus (*Mononchida*) or appearance of others strict acidophilic species (*Collembola*) and swarming of communal litter species (for both two groups).
3. In the relation between Vegetation – Humus – Microfauna, these two zoological groups respond to a complementary way: *Collembola* would be better indicators of litter's element (thickness, fragmentation) while *Mononchida* would be more sensitive to chemical properties of organic layers (the separation between the Moder stations 6 and 7 and Earth-Mull stations 1 and 2 is only possible with the study of *Mononchida* specific groups evolution; in contrary for the nontypical Moder station 4 *Collembola* are better indicators and only morphometric studies of *Mononchida* allow to recover this result).

REFERENCES

- ANDREUX (F.), 1979. – Genèse et propriétés des molécules humiques. In: «*Pédologie*», tome 2, BONNEAU, M. & SOUCHIER, B. Masson, Paris: 97–122.
- ARPIN (P.), 1979. – Écologie et systématique des nématodes Mononchides des zones forestières et herbacées sous climat tempéré humide. I. Types de sol et groupements spécifiques. *Revue Nématol.*, 2: 211–221.
- ARPIN (P.), KILBERTUS (G.), PONGE (J.-F.), VANNIER (G.) & VERDIER (B.), 1983. – Réactions des populations animales et microbiennes du sol à la privation des apports annuels de litière: exemple d'une rendzine forestière. Comm. Colloque «Allocation et partage des ressources», 14–17 novembre 1983, E.N.S., Paris (*sous presse*).
- ARPIN (P.), SAMSOEN (L.), PONGE (J.-F.) & KHAN (S.H.), 1984. – Ecology and systematic of the Mononchid nematodes from wood and grassland areas in wet temperate climate. II. The genus *Prionchulus* (Cobb, 1916) Wu et Hoeppli, 1929. *Revue Nématol.*, 7: 215–225.
- ARPIN (P.) & PONGE (J.-F.), 1984. – Étude des variations morphométriques de *Prionchulus punctatus* (Cobb, 1917) Andrassy 1958. *Revue Nématol.*, 7: 315–318.
- BOAG (B.), 1974. – Nématodes associated with forest and woodland trees in Scotland. *Ann. Appl. Biol.*, 77: 41–50.
- DABIN (B.), 1980. – Les matières organiques dans les sols tropicaux normalement drainés. *Cah. ORSTOM, série Pédol.*, 18: 197–215.
- DALMASSO (A.), 1966. – Méthode simple d'extraction des nématodes du sol. *Rev. Écol. Biol. Sol*, 3: 473–478.
- DUCHAUFOR (P.), 1956. – *Pédologie, applications forestières et agricoles*. École Nationale des Eaux et Forêts, Nancy, 310 pp.
- DUCHAUFOR (P.), 1977. – *Pédologie*, tome 1: *Pédogénèse et classification*. Masson, Paris, 477 pp.
- DUCHAUFOR (P.), 1980. – Écologie de l'humification et pédogénèse des sols forestiers. In: «*Actualités d'écologie forestière*». P. PESSON Ed., Gauthier-Villars, Paris: 177–203.

- GISIN (H.), 1943. – Ökologie und Lebensgemeinschaften der Collembolen im schweizerischen Exkursionsgebiet Basels. *Rev. Suisse Zool.*, **50**: 131–224.
- GUILLE (A.) & PONGE (J.-F.), 1975. – Application de l'analyse des correspondances à l'étude des peuplements benthiques de la côte catalane française. *Ann. Inst. Océanogr.*, **51**: 223–235.
- HÄGVAR (S.), 1982. – Collembola in Norwegian coniferous forest soils. I. Relations to plant communities and soil fertility. *Pedobiologia*, **24**: 255–296.
- JOHNSON (S.R.), FERRIS (V.R.) & FERRIS (J.M.), 1972. – Nematode community structure of forest woodlots. I. Relationships based on similarity coefficients of nematode species. *J. Nematology*, **4**: 175–183.
- LEBART (L.), MORINEAU (A.) & FENELON (J.P.), 1979. – *Traitement des données statistiques, méthodes et programmes*. Dunod, Paris, 513 pp.
- PONGE (J.-F.), 1980. – Les biocénoses des Collemboles de la Forêt de Sénart. In: «*Actualités d'écologie forestière*», P. Pesson Ed., Gauthier-Villars, Paris, pp. 151–176.
- PONGE (J.-F.), 1983. – Les Collemboles, indicateurs du type d'humus en milieu forestier. Résultats obtenus au Sud de Paris. *Acta Oecologica, Oecol. Gen.*, **4**: 359–374.
- PONGE (J.-F.) & PRAT (B.), 1982. – Les Collemboles, indicateurs du mode d'humification dans les peuplements résineux, feuillus et mélangés: résultats obtenus en forêt d'Orléans. *Rev. Écol. Biol. Sol*, **19**: 237–250.
- POURSIN (J.-M.) & PONGE (J.-F.), 1982. – Comparaison de trois types de peuplements forestiers (feuillu, mixte, résineux) à l'aide de la mésofaune du sol (Collemboles et Oribates). *C.R. Acad. Sc. Paris*, **294**: 1021–1024.
- SCOTTO LA MASSESE (S.) & BOULBRIA (A.), 1980. – Essai d'interprétation écologique de la nématofaune de la forêt landaise. *Ann. Sci. Forest.*, **37**: 37–51.
- SEINHORST (J.W.), 1959. – A rapid method for the transfer of nematodes from fixative to anhydrous glycerin. *Nematologica*, **4**: 67–69.

LÉGENDES DES FIGURES

FIG. 1. – Fractionnement des composés humiques des sols étudiés, exprimés en % du carbone total (MOL = matière organique légère; AF = Acides fulviques ; AH = Acides humiques; Pyro. Soude = extrait par le pyrophosphate, la soude; Hum. Insol. = humine d'insolubilisation; Hum. Hér. = Humine héritée; Hum. Rés. = Humine résiduelle).

FIG. 2. – Analyse factorielle: distribution des biotopes et des espèces selon le plan formé par les axes 1 et 2 (les nématodes sont soulignés).

FIG. 3. – Analyse factorielle: distribution des biotopes et des espèces selon le plan formé par les axes 2 et 3 (les nématodes sont soulignés).

TAB. I

Morphologie des différentes couches et horizons des stations

Stations Horizons	1	2	3	4	5	6	7
L	très peu épais 2 mm	discontinu 1 à 2 mm	peu épais 1 cm	épais 2,5 cm	très peu épais 2 mm	épais 3 cm	épais 3 cm
F	—	—	discontinue peu nette	1 à 2 cm, avec substances humifères	—	3 cm, traces substances humifères	très épais 6cm
H	—	—	—	½ à 1 cm, noir tassé	—	2 cm, noir tassé	—
A ₁	20 cm, brun, grumeleux	15 cm, brun, grumeleux fragile	15 cm, brun-jaune	brun	35 cm, noir très riche en mat. org.	10 cm, brun, peu humifié	10 cm, brun-jaune

TAB. II

Quelques caractéristiques, chimiques des stations étudiées: C et N sont exprimés en ‰, matière organique totale en % du poids sec de l'échantillon, non compris le refus du tamis.

(MOT = Matière organique totale, H.R. = Humine résiduelle)

Échantillons	pH	C	N	C/N	MOT	C/N de H.R.
1 (A ₁)	5,6	64,4	4,5	14,4	11,1	23,6
2 (A ₁)	6,7	66,0	4,5	14,7	11,4	55,9
3 (A ₁)	4,3	37,4	2,4	15,6	6,4	36,3
4 (F)	4,5	250,0	13,1	19,1	43,1	29,8
4 (H)	4,0	104,0	5,3	19,6	17,9	30,5
4 (A ₁)	3,9	33,8	1,6	21,0	5,8	41,0
5 (A ₁)	7,3	120,0	5,7	20,9	20,7	24,1
6 (F)	4,1	441,0	18,7	23,6	76,0	27,4
6 (H)	3,7	223,0	8,5	26,3	38,4	70,9
6 (A ₁)	4,3	24,1	1,2	20,8	4,2	52,0
7 (F)	4,7	219	10,0	21,9	37,8	27,5
7 (A ₁)	4,5	27,3	1,3	20,7	4,7	61,8

TAB. III

Principales caractéristiques des humus types étudiés (Très faible: inférieur à 2%. Faible: 2 à 4%. Moyen: 4 à 6%. Assez fort: 6 à 10%. Fort: 10 à 20%. Très fort: supérieur à 20%)

Humus	Hydromull calcaire	Mull eutrophe	Mull acide	Moder	
Caractéristiques	(5)	(1-2)	(3)	(6)	
Mol.	Très faible	Très faible à faible	Moyen	Très fort en F et H Faible en A ₁	
A F libres	Faible	Faible	Moyen	Faible en F et H Assez fort en A ₁	
A H pyroph.	Fort (nette dominance AH gris)	Faible à assez fort	Assez fort	Faible en F Fort en H et A ₁	dominance AH bruns en F et H
A F pyroph.	Moyen	Assez fort	Assez fort	Faible en F et H. Fort en A ₁	
A H soude	Fort (nette dominance A H gris)	Assez fort	Faible	Fort en F. Assez fort en H. Faible en A ₁	
A F soude	Fort	Fort	Fort	Fort en F. Très faible en H. Assez fort en A ₁	
H I oxydes	Moyen	Assez fort	Assez fort	Très faible en F. Faible en H. Moyen en A ₁	
H I silicates	Moyen	Faible	Moyen	Très faible en F. Faible en H. Moyen en A ₁	
H H	Très faible partout mais relativement plus abondant dans le Mull acide et le F Moder				
H R	Très fort partout mais augmente avec la profondeur dans le Moder				

TAB. IV

Résultats faunistiques

Stations Espèces	5	1	2	3	4	7	6
<i>Collemboles</i>							
ASA		1	1	3	2		
HNI	5	6					
KBU		1		1			
MIN	5	2	4				
MIT	2	3	14	5			
PAL	4	1					
WPO		1					
ACA		1					
FPA			1				
FTR		30	8				1
LLI	7						
MSY	14	21	4	4	113		
PDE			1	1			
DFL		26					
DFU	1	7	4				
DMI	2	10					
HMA	1	35	53	1		1	11
IMI	14	33	35	133	91	26	7
PPA		2	30				
ASE				2			
LLU				6			
MPY				19	47	7	32
MYO						1	
PMI			1		2		
PMA					1	11	10
VAR							1
WAN	1					1	39
AGA		7	19	2			
ENI	3			6		1	
LLA	40	16	40	83	87	14	33
XTU			33	28	315		5
MBE				32	130	4	22
MMA	1	24	13	252	1670	17	29
NMU	2	2	6				2
PLO	1	5	3				
PNO		31	146	34	700	25	43
SPU	2	55	199	155	14	70	23
SSI	6	21	98		65	47	64
AFU	3	2	7	2	5		
EAL							1
FCA	1						
FNA		84	177	525	1396	98	247
FQU	55					2	
LCU	1	16	32	1	1	1	
MKR				45	389		
MMI	142	131	191	12	7	19	20
OLE	27					1	
OCI	1			10	2	10	25
ONA			7				
OVI	1	2	58	5		2	6
PCA	3	30	9	73	146	180	240
SMS		19	30				
XGR	1	175	20	171	37		
WIN	1	15	2				
<i>Nématodes</i>							
ATR	310 (87,8%)						
MSI	36 (10,2 %)						
MST		133 (45,7%)	83 (21,2%)				
MBR		15 (5,1%)	2 (0,5%)				
PMU		68 (23,4%)	62 (15,9%)	26 (13,4%)	100 (11,4%)		
CPA	7 (2%)	43 (14,8%)	79 (20,2%)	115 (59,3%)	641 (73,3%)	164 (56,9%)	
PPU		32 (11%)	165 (42,2%)	53 (27,3%)	134 (15,3%)	124 (43,1%)	46 (100%)

TAB. V

Moyennes et intervalles de confiance des variables (cavité buccale, taille du corps et de la queue) de

***Prionchulus punctatus* selon les biotopes**

Variables	Biotopes	Station 2	Station 4	Station 7
Longueur cav. buc (μm)		$39,28 \pm 0,34$	$39,79 \pm 0,32$	$39,45 \pm 0,48$
Largeur cav. buc. (μm)		$22,55 \pm 0,19$	$22,99 \pm 0,23$	$24,00 \pm 0,53$
Longueur corps (mm)		$2,04 \pm 0,05$	$2,13 \pm 0,04$	$2,07 \pm 0,068$
Longueur queue (mm)		$0,096 \pm 0,003$	$0,131 \pm 0,003$	$0,133 \pm 0,004$

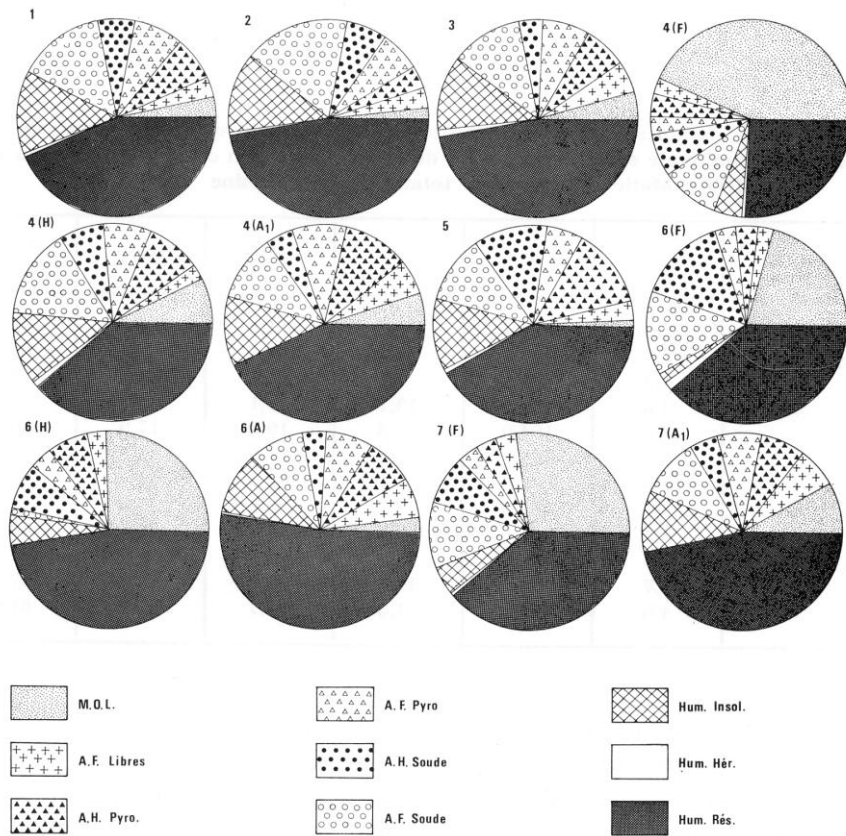


Fig. 1

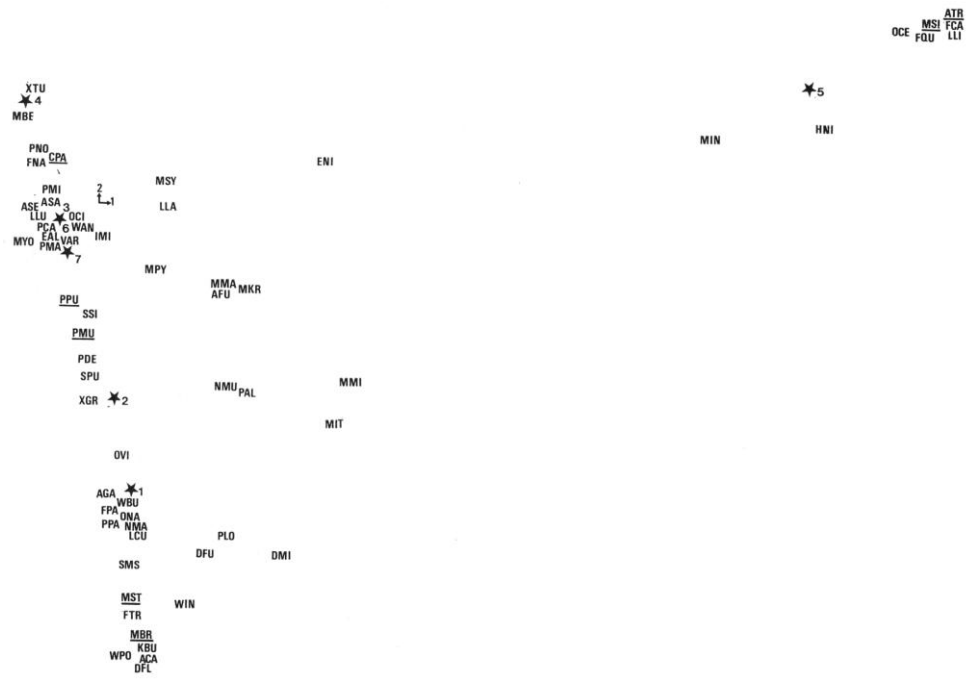


Fig. 2

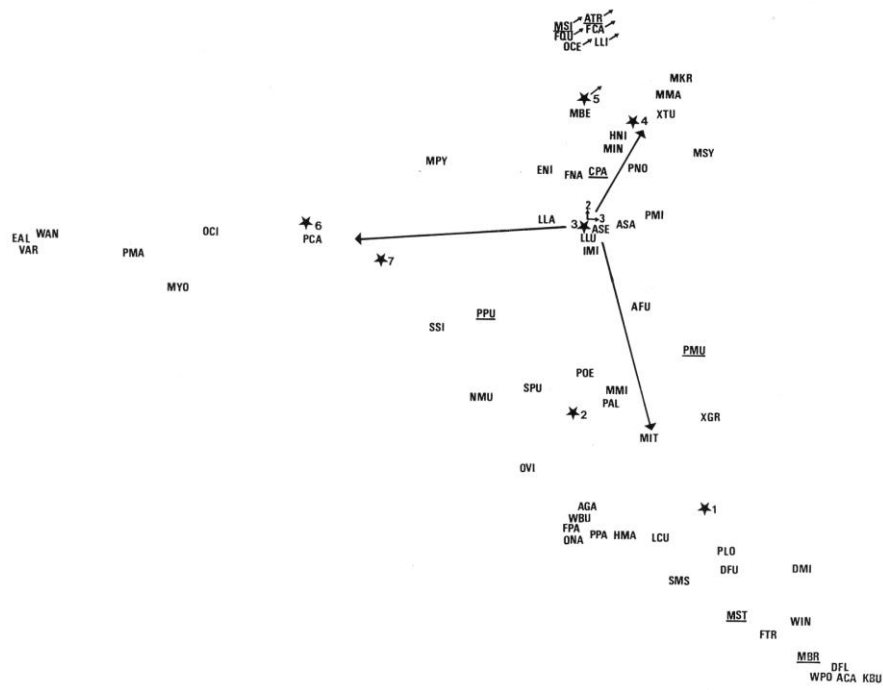


Fig. 3