



HAL
open science

Importance de la microflore et de la microfaune en milieu forestier

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

► **To cite this version:**

Pierre Arpin, Gérard Kilbertus, Jean-François Ponge, Guy Vannier. Importance de la microflore et de la microfaune en milieu forestier. Pesson, P. Actualités d'écologie forestière: sol, flore, faune, Gauthier-Villars, pp.87-150, 1980. hal-00507109

HAL Id: hal-00507109

<https://hal.science/hal-00507109>

Submitted on 7 Feb 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.

Importance de la microflore et de la microfaune en milieu forestier

INTRODUCTION

Le sol, où cohabitent les racines des végétaux, les animaux et les microorganismes, est un assemblage complexe de substances minérales et organiques, de gaz et d'eau, à l'intérieur duquel se déroulent simultanément des phénomènes de dégradation et de synthèse.

Les facteurs qui sont à l'origine de ces transformations sont arbitrairement divisés en deux catégories: d'une part les facteurs physico-chimiques (structure, texture, matière organique, concentration ionique, lumière, température, humidité, aération, etc.), d'autre part les facteurs biotiques. Ces derniers font appel à la fois aux potentialités intrinsèques de chaque individu (développement, adaptation, etc.) et aux relations trophiques entre les espèces animales, fongiques et procaryotiques.

Du point de vue biologique, ce sont donc les aspects nutritionnels qui sont les plus importants, car ils sont les moteurs des transformations se déroulant dans ce milieu.

La litière, en provenance de la strate épigée, peut être totalement décomposée sous l'action des enzymes microbiennes. Elle peut aussi, au préalable, être fragmentée par la microfaune, le résultat de la digestion des parties ingérées étant restitué au sol sous forme de pelotes fécales dont les constituants minéraux ou organiques pourront servir de nourriture à une autre catégorie d'organismes. Ces réactions successives de catabolisme et d'anabolisme aboutiront à une minéralisation totale de la matière organique, les nouvelles substances ainsi formées, conjointement avec les produits de la photosynthèse, permettant le développement des plantes indispensables au maintien de la vie sur terre.

Bactéries, Actinomycètes, Champignons et quelques groupements animaux (Oligochètes, Isopodes, Collembolles, Nématodes,...) sont concernés par cette décomposition. Viennent ensuite les consommateurs bactériophages (Protozoaires, Rotifères, Nématodes,...), mycophages (Collembolles, Enchytréides, Nématodes, Oribates), phycophages (Nématodes), phytophages (Nématodes, Coléoptères, Mollusques), puis les prédateurs (Enchytréides, Nématodes, Rotifères, Planaires, Mollusques, Arachnides). Le sol, véritable jungle écologique,

est un système énergétique vivant où toutes les interactions possibles entre espèces ou populations et à tous les niveaux trophiques sont représentées: symbiose, parasitisme, compétition. Chaque type de sol offre des potentialités énergétiques différentes qui se traduisent par des modifications de la flore et de la faune. Etant donnée cette diversité, nous nous contenterons d'étudier l'un de ces milieux: une rendzine forestière, et de rechercher la localisation et la répartition des organismes du sol en fonction des sources trophiques.

A partir d'un schéma de base résumant ces différentes données l'étude de la faune et de la microflore du sol a été focalisée sur la répartition des populations et des relations nutritionnelles des «Bactéries et Champignons», des «Microarthropodes Collembolés» et des «Nématodes». Le triptyque proposé n'a pas la prétention d'être exhaustif et le sens des flèches n'est qu'une indication relative d'un groupement. Pour les différents groupes, la stratification verticale est évidemment moins rigide que celle proposée sur les figures 1, 2 et 3.

En ce qui concerne la microbiologie, les levures, très abondantes dans la phyllosphère, sont relativement peu nombreuses dans les sols et l'on doit recourir, pour les mettre en évidence dans ce biotope, à des méthodes d'enrichissement ou à l'emploi de milieux électifs. Le nombre des espèces fongiques, peu important sur les végétaux vivants (*Cladosporium*, *Alternaria*), augmente de façon considérable au niveau des litières. Ce sont surtout les tissus végétaux et animaux qui sont colonisés par les champignons et, dans le sol lui-même, ils sont étroitement dépendants de ces substrats.

Les Bactéries (Actinomycètes compris) constituent une flore secondaire sur les feuilles et dans les litières fraîches. Mais leur nombre et leur activité augmentent rapidement dès que le matériel végétal devient inapte à supporter le développement d'une population fongique.

Chez les Nématodes, toutes les espèces sont présentes à tous les niveaux prospectés et seule l'abondance relative peut donner une indication de la localisation prépondérante de certains individus dans un biotope donné. Cette position est largement fonction du régime alimentaire. Bien que nos connaissances sur la nourriture de beaucoup d'espèces soient encore fragmentaires, il est cependant possible de regrouper certains Nématodes à l'intérieur de groupes trophiques (bactériophages, mycophages, phycophages, phytophages, prédateurs, omnivores). Chaque type de sol offre des potentialités nutritives qualitativement et quantitativement différentes, ce qui entraîne des variations de la répartition de ces ensembles. Ces potentialités, elles-mêmes fonction de l'ensemble des facteurs climatiques, de l'adaptation et des interactions spécifiques, de la couverture végétale, etc., conditionnent la présence ou l'absence et la localisation de telle espèce ou de tel ensemble dans un jeu complexe

qui limite une représentation globale.

Chez les Collembolés, la répartition spatio-temporelle des espèces évolue considérablement au cours du cycle annuel. Globalement on peut estimer que la strate herbacée est habitée par des mangeurs de pollen, la litière par des espèces se nourrissant de débris végétaux, d'algues unicellulaires, d'hyphes, les couches édaphiques abritant les formes capables d'ingérer une fraction minérale importante, des organismes unicellulaires libres (Amibes, Infusoires), des organismes pluricellulaires (Rotifères, Nématodes), des déjections d'autres animaux. Mais la réalité est souvent plus complexe que cette division simplifiée des comportements trophiques, car ces derniers peuvent varier en fonction des disponibilités du moment; ainsi par exemple un élément saisonnier tel que le pollen sera remplacé par des spores de champignons, des hyphes ou des algues et la localisation écologique du Collembolé intéressé s'en trouvera modifiée.

Cette introduction prouve que l'écologie de la microflore et de la microfaune des parties superficielles du sol est étroitement conditionnée par le couvert végétal, donc par les apports qualitatifs et quantitatifs de matières organiques. C'est pourquoi, à partir du cas particulier de la rendzine, nous tenterons d'établir un schéma général, permettant de dégager, en fonction de nos connaissances actuelles, l'importance relative de la microfaune et de la microflore dans les sols forestiers.

I. IMPORTANCE NUMERIQUE DE LA MICROFAUNE SELON LE TYPE DE SOL FORESTIER

A. DENSITE ANNUELLE DES GRANDES UNITES SYSTEMATIQUES DE MICROARTHROPODES

Les populations microarthropodiennes du sol de nos forêts sont essentiellement composées d'Acariens et d'Insectes Collembolés. Elles ont fait l'objet d'importantes études écologiques, principalement du point de vue biocénotique. Citons, entre autres, celle de Cassagnau (1961) qui a analysé les biocénoses des Collembolés dans les Pyrénées Centrales, celle de Travé (1963) qui a plus particulièrement étudié l'écologie et la biologie des Acariens Oribates du Pays Catalan, celle de Vannier (1970) qui a montré *in situ* et expérimentalement l'importance de la rétention hydrique du sol sur les populations d'Acariens et de Collembolés en Ile-de-France, celle de Poinot (1971) qui s'est surtout intéressée à l'écologie et l'éthologie des Collembolés de Provence et de Camargue, celle de Lions (1972) qui a fourni une étude biocénotique détaillée de la microfaune peuplant différents sites forestiers du massif de la Sainte-Baume en Provence, et plus récemment, celles de Coineau

(1974) et de Betsch (1978) qui ont réuni dans une monographie de nombreuses données écologiques et biologiques, l'un sur une famille d'Acariens les Caeculidés, l'autre sur le groupe épigé des Collembolés Symphypléones.

Les recherches quantitatives en écologie du sol entreprises de 1964 à 1969 dans le cadre de la Recherche Coopérative sur Programme n° 40 et du Programme Biologique International ont permis d'implanter des aires de prospection faunistique dans différents types forestiers répartis sur le territoire national (Delamare-Deboutteville et Vannier, 1966), et des études stationnelles ont pu être menées au cours de plusieurs cycles annuels en utilisant des méthodes de prospection et d'extraction de faune standardisées. Nous rendons compte ici des premiers résultats de cette investigation en nous référant aux grandes unités systématiques des groupes zoologiques les mieux représentés: parmi les Acariens, les Oribates et les autres Acariens le plus souvent représentés par les Mésostigmates; parmi les Collembolés, les Symphypléones qui regroupent Sminthurides et Dicyrtomides, puis les Poduromorphes et enfin les Entomobryomorphes comprenant Isotomides et Entomobryens.

1. Méthodes de prospection faunistique dans la litière et les horizons édaphiques

L'étude des variations de densité animale repose sur la mise en place d'une aire de prélèvements de 15×5 m, caractéristique du biotope forestier choisi et divisée en quadrats de un mètre carré, numérotés de 1 à 75 (Vannier, 1970). Les journées d'échantillonnage pour la faune sont mensuelles ou bimestrielles au cours d'un cycle annuel couvrant une période de 13 mois, et la prospection faunistique s'est opérée à trois niveaux successifs: la litière et les horizons édaphiques de surface 0–5 cm et –5–10 cm dans lesquels vivent la plus grande partie des Invertébrés du sol.

Les prises d'échantillons de litière et de terre ont été effectuées avec l'aide d'un programme de casualisation préalablement établi: la litière a été récoltée à l'intérieur d'une couronne en plastique de 10 cm de diamètre, posée sur le sol et couvrant une surface de $78,5 \text{ cm}^2$. Pour les horizons inférieurs, deux carottes de terre ont été prélevées à l'aide d'un cylindre en acier de 5 cm de diamètre et de 5 cm de profondeur, délimitant ainsi une surface de 20 cm^2 et un volume de 100 cm^3 environ. Chaque prélèvement a été ensuite placé dans une boîte hermétiquement fermée, puis transporté rapidement au laboratoire pour être introduit dans un meuble à extractions multiples (Vannier, 1970). En règle générale, on a effectué trois répétitions pour chacun des trois niveaux prospectés et on a fait la somme des fréquences d'occurrence de chaque groupe zoologique identifié sous

la loupe binoculaire. La fréquence totale ainsi obtenue a été ensuite convertie en nombre d'individus par mètre carré de litière ou de sol selon le cas.

Nous avons calculé les densités de population dans six stations caractérisées par leur essence forestière auxquelles nous ajoutons celles d'une chênaie pubescente calculées à partir des données recueillies dans le mémoire de Lions (1972). Le tableau I rassemble les moyennes annuelles et leur écart-type des principaux groupes d'Acariens et de Collemboles rencontrés à 3 niveaux du sol de chaque station.

2. Densités moyennes des Microarthropodes évaluées dans sept types forestiers

a) Chênaie en Ile de France, Brunoy (cf. Tableau I).

La station est implantée en Forêt de Sénart sur un sol faiblement podzolique recouvrant des limons des plateaux avec une nappe phréatique proche de la surface. L'altitude est de 80 m et la parcelle de prélèvements est horizontale. La flore comprend essentiellement *Quercus sessiflora*, *Molinia caerulea*, *Deschampsia flexuosa*, *Convallaria maialis* et *Calluna vulgaris*.

Les Acariens Oribates de la litière ont été les plus nombreux en juillet 1966 avec 46 340 ind./m² et les plus rares en décembre 1966 avec 7 175 ind./m²; dans l'horizon 0–5 cm le maximum a été rencontré en décembre 1966 avec 85 085 ind./m² et le minimum en mars 1967 avec 8075 ind./m²; dans l'horizon –5–10 cm, 5 440 ind./m² en juin et août 1966 contre 170 ind./m² en février 1967.

Les autres Acariens de la litière ont été les plus nombreux en janvier 1967 avec 7 175 ind./m² et les plus rares en mars 1967 avec 3 290 ind./m²; dans l'horizon 0–5 cm, le maximum a été rencontré en septembre 1966 avec 35 105 ind./m² et le minimum en mars 1967 avec 2 890 ind./m²; dans l'horizon –5–10 cm, 6 545 ind./m² en juin 1966 contre 340 ind./m² en février 1967.

Les Collemboles Symphypléones de la litière ont été les plus nombreux en octobre 1966 avec 3 530 ind./m² et absents en décembre 1966 et janvier 1967; dans l'horizon 0–5 cm, le maximum a été rencontré en août 1966 avec 765 ind./m² alors qu'aucun individu n'a été récolté en septembre et octobre 1966, puis en janvier 1967; dans l'horizon –5–10 cm, le maximum est situé à 425 ind./m² en juillet 1966 alors que pendant 7 mois du cycle annuel aucun individu n'a pu être recensé.

Les Collemboles Poduromorphes de la litière ont été les plus nombreux en juillet 1966 avec 2 470

ind./m² et les plus rares en avril 1966 avec 48 ind./m²; dans l'horizon 0–5 cm le maximum a été rencontré en mars 1966 avec 4 930 ind./m² et le minimum en mars 1967 avec 170 ind./m²; dans l'horizon –5–10 cm, 2 125 ind./m² en juillet 1966, contre 255 ind./m² en août de la même année.

Les Collemboles Entomobryomorphes de la litière ont été les plus nombreux en octobre 1966 avec 13 250 ind./m² et les plus rares en décembre 1966 avec 48 ind./m², dans l'horizon 0–5 cm, le maximum a été rencontré en septembre 1966 avec 47 090 ind./m², et le minimum en mars 1967 avec 3230 ind./m²; dans l'horizon –5–10 cm, 3 060 ind./m² en septembre 1966 contre 170 ind./m² en mars 1966.

b) Hêtraie en Lorraine, près de Nancy (cf. Tableau I).

La station est située dans une hêtraie de la forêt de Haye, au lieu dit Bonne-Fontaine. Le sol est une rendzine forestière sur colluvium caillouteux du Bajocien et terra fusca. L'altitude est de 260 mètres et la parcelle de prélèvements est sur un versant sud avec une pente de 25%. La flore comprend essentiellement *Fagus silvatica*, *Mercurialis perennis*, *Paris quadrifolia*, *Asperula odorata*.

Les Acariens Oribates de la litière ont été les plus nombreux en août 1966 avec 4 825 ind./m² et les plus rares en février 1967 avec 1 512 ind./m²; dans l'horizon 0–5 cm, le maximum a été rencontré en décembre 1966 avec 27 710 ind./m² et le minimum en juin 1966 avec 3 400 ind./m²; dans l'horizon –5–10 cm, 3 570 ind./m² en février 1967 contre 85 ind./m² en novembre 1966.

Les autres Acariens de la litière ont été les plus nombreux en avril 1966 avec 2 784 ind./m² et les plus rares en février 1967 avec 384 ind./m²; dans l'horizon 0–5 cm, le maximum a été rencontré en décembre 1966 avec 11 305 ind./m² et le minimum en novembre 1966 avec 1 275 ind./m²; dans l'horizon –5–10 cm, 3 315 ind./m² en décembre 1966 contre 340 ind./m² en novembre 1966.

Les Collemboles Symphypléones de la litière ont été les plus nombreux en décembre 1966 avec 288 ind./m² et absents pendant les mois de février et avril 1967; dans l'horizon 0–5 cm, le maximum a été rencontré en décembre 1966 avec 255 ind./m² alors qu'aucun individu n'a été récolté en août 1966, puis en avril et juin 1967; dans l'horizon –5–10 cm, 255 ind./m² ont été trouvés en décembre 1966, alors que pendant six autres séances d'échantillonnage aucun individu n'a pu être recensé.

Les Collemboles Poduromorphes de la litière ont été les plus nombreux en août 1966 avec 816 ind./m² et les plus rares en février 1967 avec 50 ind./m²; dans l'horizon 0–5 cm, le maximum a été rencontré en

décembre 1966 avec 10625 ind./m² et le minimum en novembre 1966 avec 595 ind./m²; dans l'horizon -5-10 cm, 2975 ind./m² en décembre 1966 contre 170 ind./m² en février 1967.

Les Collemboles Entomobryomorphes de la litière ont été les plus nombreux en août 1966 avec 5 090 ind./m² et les plus rares en février 1967 avec 72 ind./m²; dans l'horizon 0-5 cm, le maximum a été rencontré en avril 1966 avec 10 285 ind./m² et le minimum en avril 1967 avec 340 ind./m²; dans l'horizon -5-10 cm, 2 975 ind./m² en décembre 1966, contre 255 ind./m² en novembre 1966 et en avril 1967.

c) Pessière en Lorraine, près de Nancy (cf. Tableau I)

La station se trouve dans l'arboretum de l'Ecole Forestière à proximité de la Forêt de Haye sur les hauteurs qui dominent Nancy-Vandœuvre, au lieu dit Sivrite. Le sol est une terre brune lessivée à mull mésotrophe sur calcaire du Bajocien. L'altitude est de 375 mètres et la parcelle de prélèvements est horizontale. La flore comprend *Picea excelsa* avec une strate herbacée clairsemée où domine *Hedera helix*.

Les Acariens Oribates de la litière ont été les plus nombreux en février 1967 avec 15 695 ind./m² et les plus rares en juin 1967 avec 6 050 ind./m²; dans l'horizon 0-5 cm, le maximum a été rencontré en décembre 1966 avec 20655 ind./m² et le minimum en avril 1967 avec 2 125 ind./m²; dans l'horizon -5-10 cm, 3 485 ind./m² en décembre 1966 contre 510 ind./m² en novembre 1966.

Les autres Acariens de la litière ont été les plus nombreux en août 1966 avec 25 490 ind./m² et les plus rares en novembre 1966 avec 48 ind./m²; dans l'horizon 0-5 cm, le maximum a été rencontré en août 1966 avec 11 645 ind./m² alors qu'aucun individu n'a pu être récolté en avril 1967; dans l'horizon -5-10 cm, 2 380 ind./m² en août 1966 contre 170 ind./m² en novembre 1966.

Les Collemboles Symphyléones de la litière ont été les plus nombreux en août 1966 avec 385 ind./m², et les plus rares en décembre 1966 avec 24 ind./m²; dans l'horizon 0-5 cm, le maximum a été rencontré en août 1966 avec 340 ind./m² alors qu'en novembre, décembre 1966, avril, juin 1967 aucun individu n'a pu être récolté; dans l'horizon -5-10 cm, 85 ind./m² en juin 1966 et 255 ind./m² en juin 1967 et aucun individu au cours des autres séances d'échantillonnage.

Les Collemboles Poduromorphes de la litière ont été les plus nombreux en août 1966 avec 408 ind./m² et absents en juin 1966; dans l'horizon 0-5 cm, le maximum a été rencontré en août 1966 avec 3 315 ind./m² et le minimum en avril 1967 avec 170 ind./m²; dans l'horizon -5-10 cm, 3 485 ind./m² en août contre 0 en avril 1966.

Les Collemboles Entomobryomorphes de la litière ont été les plus nombreux en août 1966 avec 3 984 ind./m² et les plus rares en novembre 1966 avec 120 ind./m²; dans l'horizon 0–5 cm, le maximum a été rencontré en juin et août 1966 avec 6 800 ind./m² et le minimum en novembre 1966 avec 425 ind./m²; dans l'horizon –5–10 cm, 1 190 ind./m² en avril 1966 et aucun individu en novembre 1966 et février 1967.

d) Pinède en Lorraine, commune de Uruffe (cf. Tableau I)

La station est située sur le versant Est des côtes de Meuse à sept kilomètres de Vaucouleurs dans une pinède d'une trentaine d'années. Le sol s'apparente aux rendzines. L'altitude est de 330 mètres et la parcelle de prélèvements accuse une pente de 10 à 20%. La flore comprend essentiellement *Pinus silvestris* avec une strate herbacée dominée par *Brachypodium pinnatum* et un tapis de mousses *Pseudoscleropodium purum*; on trouvera dans Kilbertus (1973) la liste exhaustive de toutes les essences végétales présentes sur la station.

Les Acariens Oribates de la litière ont été les plus nombreux en décembre 1966 avec 35 640 ind./m² et les plus rares en juin 1967 avec 4 465 ind./m²; dans l'horizon 0–5 cm, le maximum a été enregistré en février 1967 avec 25 585 ind./m² et le minimum en octobre 1966 avec 4 505 ind./m²; dans l'horizon –5–10 cm, 9 860 ind./m² en octobre 1966 contre 680 ind./m² en avril 1967.

Les autres Acariens de la litière ont été les plus nombreux en avril 1966 avec 2 731 ind./m² et les plus rares en juin 1966 avec 1 560 ind./m²; dans l'horizon 0–5 cm, le maximum a été enregistré en avril 1966 avec 13 770 ind./m² et le minimum en juin 1967 avec 3 655 ind./m²; dans l'horizon –5–10 cm, 11 815 ind./m² en octobre 1966, contre 850 ind./m² en juin 1967.

Les Collemboles Symphypléones de la litière ont été les plus nombreux en août 1966 avec 670 ind./m² et absents en février 1967; dans l'horizon 0–5 cm le maximum a été enregistré en avril 1966 avec 595 ind./m² alors qu'en octobre, décembre 1966, février 1967 aucun individu n'a pu être récolté; dans l'horizon –5–10 cm on peut prétendre qu'il n'y a plus d'individu.

Les Collemboles Poduromorphes de la litière ont été les plus nombreux en décembre 1966 avec 8 425 ind./m² et les plus rares en juin 1967 avec 650 ind./m²; dans l'horizon 0–5 cm, le maximum a été enregistré en février 1967 avec 20 485 ind./m² et le minimum en octobre 1966 avec 1 105 ind./m²; dans l'horizon –5–10 cm, 10 880 ind./m² en février 1967 contre 425 ind./m² en avril 1967.

Les Collemboles Entomobryomorphes de la litière ont été les plus nombreux en juin 1967 avec 27 720 ind./m² et

les plus rares en octobre 1966 avec 1 750 ind./m²; dans l'horizon 0–5 cm, le maximum a été enregistré en avril 1966 avec 28 050 ind./m² et le minimum en octobre 1966 avec 2 890 ind./m²; dans l'horizon –5–10 cm, 5 695 ind./m² en avril 1966 contre 255 ind./m² en avril 1967.

e) Jeune Pinède dans les Vosges, commune de Taintrux (cf. Tableau I)

La station est implantée dans une Pinède d'une douzaine d'années à quelques kilomètres du col du Haut-Jacques dans la région de Saint-Dié. Le sol est un podzol humo-ferrugineux sur grès vosgiens. L'altitude est de 700 mètres et la parcelle de prélèvements est installée sur un versant ouest-sud-ouest avec une pente de 30%. La flore comprend essentiellement *Pinus silvestris*, *Calluna vulgaris*, *Vaccinium myrtillus*, *Pteris aquilina*.

Les Acariens Oribates de la litière ont été les plus nombreux en avril 1966 avec 10 945 ind./m², et les plus rares en juin 1966 avec 2 785 ind./m²; dans l'horizon 0–5 cm, le maximum a été enregistré en août 1966 avec 38 335 ind./m² et le minimum en juin 1967 avec 2 210 ind./m²; dans l'horizon –5–10 cm, 18 105 ind./m² en novembre 1966 contre 850 ind./m² en avril 1966 et juin 1967.

Les autres Acariens de la litière ont été les plus nombreux en avril 1966 avec 8 330 ind./m² et les plus rares en mai 1967 avec 168 ind./m²; dans l'horizon 0–5 cm, le maximum a été enregistré en août 1966 avec 23 800 ind./m² et le minimum en mai 1967 avec 1 105 ind./m²; dans l'horizon –5–10 cm, 9 860 ind./m² en août 1966 contre 935 ind./m² en juin 1967.

Les Collemboles Symphypléones de la litière ont été les plus nombreux en août 1966 avec 625 ind./m² et absents en mai 1967; dans l'horizon 0–5 cm, le maximum a été enregistré en avril 1966 avec 425 ind./m², alors qu'aucun individu n'a été récolté en novembre 1966, mai et juin 1967; dans l'horizon –5–10 cm, on peut avancer qu'il n'y avait pas d'individu.

Les Collemboles Poduromorphes de la litière ont été les plus nombreux en août 1966 avec 2 785 ind./m² et les plus rares en mai 1967 avec 48 ind./m²; dans l'horizon 0–5 cm, le maximum a été enregistré en août 1966 avec 8 160 ind./m² et le minimum en juin 1966 avec 340 ind./m²; dans l'horizon –5–10 cm, 2 380 ind./m² en février 1967 et aucun individu en août 1966 et mai 1967.

Les Collemboles Entomobryomorphes de la litière ont été les plus nombreux en janvier 1966 avec 5 760 ind./m², et les plus rares en mai 1967 avec 96 ind./m²; dans l'horizon 0–5 cm, le maximum a été enregistré en août 1966 avec 21 590 ind./m² et le minimum en novembre 1966 avec 340 ind./m²; dans l'horizon –5–10 cm,

2 635 ind./m² en août 1966, contre 170 ind./m² en juin 1967.

f) Chênaie en Languedoc, près de Montpellier (cf. Tableau I)

La station est installée dans un bois de chênes verts qui subsiste encore au sud-ouest de Montpellier. Le sol est un sol brun méditerranéen sur Colluvium du Miocène. L'altitude est de 10 m et la parcelle de prélèvements est horizontale. La flore comprend essentiellement *Quercus ilex*, *Pinus halepensis*, *Laurus nobilis*, *Hedera helix*, *Euphorbia charatias*.

Les Acariens Oribates de la litière ont été les plus nombreux en juin 1966 avec 4 990 ind./m² et les plus rares en août 1966 avec 310 ind./m²; dans l'horizon 0–5 cm, le maximum a été enregistré en décembre 1966 avec 20 060 ind./m² et le minimum en octobre 1966 et juin 1966 avec 3400 ind./m²; dans l'horizon –5–10 cm, 12 495 ind./m² en décembre 1966, contre 425 ind./m² en juin 1967.

Les autres Acariens de la litière ont été les plus nombreux en juin 1966 avec 3 455 ind./m² et les plus rares en octobre 1966 et avril 1966 avec 455 ind./m²; dans l'horizon 0–5 cm, le maximum a été enregistré en août 1966 avec 13 430 ind./m² et le minimum en février 1967 avec 2 380 ind./m²; dans l'horizon –5–10 cm, 2 720 ind./m² en décembre 1966 contre 340 ind./m² en avril 1967.

Les Collemboles Symphypléones de la litière ont été les plus nombreux en juin 1966 avec 190 ind./m², et absents au cours des mois de février et avril 1967; dans l'horizon 0–5 cm, le maximum a été enregistré en avril 1967 avec 170 ind./m², alors qu'aucun individu n'a pu être récolté en août, octobre 1966 et février 1967; dans l'horizon –5–10 cm, il n'y avait pratiquement pas d'individu.

Les Collemboles Poduromorphes de la litière ont été les plus nombreux en décembre 1966 avec 1 030 ind./m², alors qu'aucun individu n'a été récolté en août 1966 et avril, juin 1967; dans l'horizon 0–5 cm, le maximum a été enregistré en décembre 1966 avec 3060 ind./m² et le minimum en août 1966 avec 85 ind./m²; dans l'horizon –5–10 cm, 935 ind./m² en octobre 1966 contre 0 en avril et juin 1967.

Les Collemboles Entomobryomorphes de la litière ont été les plus nombreux en juin 1966 avec 985 ind./m², alors qu'aucun individu n'a été récolté en août 1966; dans l'horizon 0–5 cm, le maximum a été enregistré en août 1966 avec 3 825 ind./m² et le minimum en octobre 1966 avec 1 105 ind./m²; dans l'horizon –5–10 cm, 1 700 ind./m² en août 1966, contre 85 ind./m² en février 1967.

g) *Chênaie pubescente en Provence, région d'Aix-Marseille (cf. Tableau I)*

La station exploitée par Lions (1972) est située dans le massif de la Sainte-Baume en Provence. Du point de vue pédologique, il s'agit d'une rendzine forestière argileuse sur paléosol. L'altitude est de 710 mètres. Lions a étudié les populations animales dans le sol de trois types forestiers et, comme exemple, nous avons choisi la chênaie pubescente, *Quercetum pubescentis*, avec une strate herbacée dominée par les Orchidées, *Neottia nidus-avis*, *Orchis bifolia*, *Orchis montana*.

Nous disposons seulement des valeurs de la densité annuelle (sans leur écart-type) relatives à chaque groupe zoologique. On est surpris de constater combien les densités animales de cette station méridionale sont élevées et proches de celles rencontrées dans une chênaie de l'Ile de France (Brunoy). L'altitude élevée a sans doute permis au massif forestier de la Sainte-Baume de conserver un caractère septentrional que lui confère encore aujourd'hui sa flore et sa faune. Le texte de Lions (1972) est très explicite à ce sujet pour dégager les caractéristiques spécifiques de la microfaune peuplant les sols sous chênaie ou sous hêtraie de Basse-Provence.

B. DENSITE ANNUELLE DES POPULATIONS DE NEMATODES

Les Nématodes constituent un des ensembles zoologiques les plus importants aux formes riches et variées. On peut les trouver dans toutes sortes d'habitats et dans toutes les parties du monde. La lecture des travaux de certains auteurs montre de grandes variations quantitatives de la nématofaune selon les régions et les milieux prospectés. Quelques exemples de densités annuelles, parmi les plus importantes contributions à l'étude de l'estimation et de la dynamique des populations de Nématodes sont évoqués dans le tableau II. Bien entendu ces numérations sont sujettes à caution lorsqu'on les met en parallèle, car si elles fixent un ordre de grandeur, il n'est pas assuré que les chiffres avancés, pour des raisons de méthode, soient comparables. Des valeurs de l'ordre de 100 000 à 4 ou 5.10⁶ vers au m² représentent la gamme de fréquence couramment admise à l'heure actuelle.

La densité est la résultante des interactions entre divers facteurs biotiques et abiotiques tels que humidité, température, végétation et matière organique, nourriture, taux de reproduction des espèces, résistance à la dessiccation, compétition, prédation, etc. De ce fait, il est encore difficile de tenter d'expliquer le sens des variations de l'abondance des Nématodes dans les différents habitats prospectés. Cependant quelques remarques générales peuvent être évoquées.

Les sols forestiers sont souvent numériquement plus pauvres que les zones prairiales comme le démontrent certains travaux dont notamment ceux de Nielsen (1949), Egunjobi (1971), Yuen (1966), Bassus (1967) par exemple. Le passage de la forêt à la prairie tend à accroître principalement le nombre d'espèces et d'individus phytoparasites. En général les sols à humus doux sont plus riches que les sols acides ou les forêts marécageuses. Les forêts sous climat tempéré présentent une nématofaune à densité plus élevée que celles des régions tropicales. La faune nématologique est concentrée dans les 10 premiers cm du sol avec un maximum dans l'horizon 0–3 cm. Par exemple sous chênaie sessile sur podzol (Forêt de Sénart) 55% de la faune se trouvent dans les 2 cm supérieurs du sol; dans le mull d'une charmaie (Rendzine de Brunoy) 70% des Nématodes sont récoltés dans les 3 premiers cm dont 38% dans l'horizon 0–1 cm. Les populations de Nématodes présentent des densités variables dans l'année et il est quelquefois possible de mettre en évidence des cycles saisonniers. C'est ainsi que dans des forêts de conifères d'Europe septentrionale les minima s'observent en été et les maxima en hiver ou automne-hiver. Dans notre tableau cela correspond aux données empruntées à Huhta *et al.* (1967). Cependant il faut signaler que cet auteur pense que le pic hivernal observé durant les trois années de prospection serait un artéfact dû aux conditions d'extraction. En effet, le sol gelé à cette période est laissé pendant quelques jours à la température du laboratoire avant de pouvoir procéder à l'extraction des Vers, ce qui pourrait entraîner une recrudescence d'activité de certains Nématodes. On sait notamment que nombre de *Rhabditida* peuvent avoir des cycles biologiques très courts (de l'ordre de 4 à 5 jours). Cependant aucune indication qualitative n'étant recherchée il n'a pas été possible à Huhta *et al.* de préciser ce phénomène hivernal. Les données de Sohlenius (1972) relatives à une forêt de pins en Suède montrent un comportement similaire avec un minimum de $2\ 080.10^3$ Nématodes/m² en juillet et deux maxima, $6\ 200.10^3$ Ném./m² en février et $6\ 280.10^3$ Ném./m² en novembre. Sous couvert de Hêtres au Danemark (Yeates, 1972), l'évolution des populations suit l'évolution des températures avec un minimum en hiver (402.10^3 Ném./m² en février) et un maximum au printemps ($1\ 970.10^3$ Ném./m² en mai). En climat plus tempéré (Pologne, France) les quelques prospections prises en considération montrent deux maxima, l'un au printemps l'autre en automne et deux minima, celui de l'été étant plus important que celui de l'hiver. C'est ainsi par exemple que dans la station de Brunoy (Charmaie sur Mull calcique) nous avons pu récolter $2\ 048.10^3$ Ném./m² en novembre et $1\ 617.10^3$ Ném./m² en mars-avril, les minima étant observés en janvier ($1\ 129.10^3$ Ném./m²) et en août (923.10^3 Ném./m²). Bien entendu il faut se garder de vouloir généraliser à partir de ces résultats limités obtenus pour des sols différents dans des régions géographiquement et climatiquement éloignées.

L'évaluation d'une densité, paramètre global et fluctuant, permet de se rendre compte de l'importance numérique des populations. Or dans un sol, l'aspect nutritionnel est le facteur dominant, car il est le moteur des transformations qui s'y déroulent. L'analyse des espèces classées en groupements trophiques permet de mieux saisir l'impact fonctionnel d'un ensemble au sein de l'écosystème et ceci conduit à parler de la diversité de la microfaune.

II. REPARTITION ET DIVERSITE SPECIFIQUE DE LA MICROFLORE ET DE LA MICROFAUNE DANS LES SOLS FORESTIERS

A. REPARTITION ET DIVERSITE SPECIFIQUE CHEZ LES BACTERIES ET LES CHAMPIGNONS

1. Bactéries

Selon Dommergues et Mangenot (1970), la population bactérienne moyenne d'un sol correspondrait à 10^9 cellules par gramme soit 2 400 kg/ha, cette densité moyenne pouvant varier de 1 à 10 selon les conditions ambiantes. Cependant dans le cas de la rendzine forestière de Brunoy, on ne retrouve tout au long de l'année que 10^7 à 10^8 germes par gramme et Gray *et al.* (1974) n'obtiennent que 35 kg de Bactéries/ha dont 30 de *Bacillus*. Comme on peut le constater, cette population microbienne varie énormément, non seulement selon le biotope, mais également en fonction des techniques et des milieux de culture utilisés. C'est pourquoi, dans ce qui va suivre, nous ne retiendrons que les grandes variations liées à certains facteurs tels que la profondeur ou la saison.

Normalement les populations microbiennes sont importantes et complexes, mais elles ne sont pas nécessairement très actives. La croissance des germes est liée à des restrictions très sévères (en particulier la pauvreté en aliments). Le sol est en effet un biotope hétérogène, tant du point de vue physique et chimique, que du point de vue biologique et, selon Skinner (1968) il constituerait non pas un milieu permettant le développement des microorganismes mais uniquement un environnement protecteur autorisant la survie de populations variées.

Starc (1942) considérait que la répartition des germes était égale en fonction des profils. Mais Goodfellow (1968) acceptait lui le concept selon lequel les microorganismes n'étaient pas distribués de façon homogène dans le sol. Bauzon *et al.* (1974) ont également constaté pour les numérations bactériennes, une grande variation à la fois spatiale et temporelle. Ces résultats ont été confirmés par Proth (1978).

Cette hétérogénéité est en partie liée à la présence d'agrégats qui tamponnent les variations ambiantes. De nombreux auteurs (Tyagny-Ryadno, 1962, 1968; Hattori, 1973; Kilbertus, 1978 a, 1978 b; Proth, 1978) ont constaté l'existence de différences qualitatives et quantitatives entre la microflore de l'intérieur des agrégats et celle présente à l'extérieur. Tyagny-Ryadno (1968) a observé des variations très nettes entre ces deux parties et admet que les champignons sont plus fréquents à l'extérieur de ces formations. Hattori (1973) émet l'hypothèse que la microflore externe est dominée par les Champignons, les Actinomycètes et les espèces Gram positives sporulées. Cette hypothèse a été confirmée par les observations en microscopie électronique et Kilbertus *et al.* (1977), Kilbertus (1978) et Proth (1978).

En ce qui concerne le profil, la population bactérienne décroît plus ou moins régulièrement à partir de la surface du sol. Gray *et al.* (1973-74) ont constaté une diminution variant de 15-50 à $1-5 \cdot 10^6$ germes/g de sol. Cette distribution peut parfois présenter un maxima à certaines profondeurs (Dommergues et Duchaufour 1965) pouvant être dû au pH (Gilot et Dommergues 1965) ou à la présence dans les parties supérieures du sol, de toxines végétales en provenance de la litière (Bauzon *et al.* 1967).

Kilbertus et Proth (1978) et Proth (1978) ont observé le sol forestier en microscopie électronique à transmission. Les différences constatées étaient essentiellement de nature physiologique. Dans la couche biologiquement active (comprise entre 0 et -10 cm) ils ont pu reconnaître dans l'horizon de surface (0 à -1 cm) des germes peu actifs à parois bien nettes. Cependant leur matériel nucléaire apparaissait diffus, bien que le mucilage dans lequel ils sont généralement plongés se rétractait. Dans l'horizon compris entre -1 et -3,5 cm les germes présentaient par contre un nucléotide bien différencié, avec peu de réserves. En outre, de nombreuses divisions cellulaires ont pu être observées. Cette microflore semblait au contraire augmenter en nombre et se diversifier dans la couche située entre -3,5 et -6 cm, avec en particulier apparition plus abondante de formes allongées et de bactéries naines (de taille inférieure à $0,5 \mu\text{m}$). En dessous de -6 cm, le nombre de Bactéries devenait insignifiant.

En utilisant les mêmes techniques, ces auteurs ont mis en évidence des variations saisonnières au sein des populations microbiennes. Les parois et les nucléotides ne sont que peu visibles durant la période hivernale; les réserves intracellulaires deviennent très importantes en janvier et peuvent occuper jusqu'aux 2/3 de la cellule. Elles disparaissent totalement en mai et sont rares de septembre à novembre. Le mucilage englobant les colonies bactériennes est progressivement lysé ou modifié au cours du printemps. Il correspond peut-être à une source trophique permettant le redémarrage de la microflore à cette époque.

Les Bactéries isolées, absentes en janvier, représentent environ 30% de la population en mai et de 5 à 10% en septembre et novembre. Les colonies observées comprennent de 10 à 20 individus, certaines peuvent en compter jusqu'à 400.

Cette distribution est essentiellement conditionnée par les facteurs édaphiques et les sources trophiques. Cependant, en règle générale, les Champignons saprophytes pénètrent moins à l'intérieur du sol que les Bactéries. Ils sont en effet le plus souvent associés à de la matière organique peu décomposée (Kilbertus et Reisinger 1975) et disparaissent pour être remplacés par les Procaryotes dès que le support nutritif est épuisé.

L'aspect qualitatif semble encore plus important, bien que l'on se heurte ici très rapidement à des problèmes de détermination. Mishustin (1956) considère en effet que la population microbienne d'un sol est aussi caractéristique de ce biotope que la végétation supérieure le recouvrant. Goodfellow (1968) semble accepter cette hypothèse. D'autres chercheurs (Beck et Poschenrieder, 1958; Holding *et al.* 1965) ont observé des différences dans la composition qualitative de la flore procaryotique de différents sols. Cela laisse supposer qu'en fonction des facteurs ambiants et de la qualité de la matière organique arrivant régulièrement au sol, on aboutisse à un certain équilibre des micropopulations.

Les recherches bactériologiques restent cependant peu abondantes. Dans les sols forestiers acides, Stout (1961) a considéré les *Streptomyces* et les *Bacillus* comme les constituants essentiels de la microflore. Goodfellow (1968), s'il a observé encore des *Bacillus* dans les horizons supérieurs, constate néanmoins que les espèces appartenant aux genres *Achromobacter*, *Pseudomonas* et *Streptomyces* sont plus nombreuses dans les couches sous-jacentes.

Williams *et al.* (1971) ont également isolé de nombreux *Streptomyces* à partir d'un sol acide sous Pins, et ont même constaté la présence de formes neutrophiles qui, en boîtes de Pétri, étaient incapables de se développer sous pH 5.

Sous feuillus (Chêne, Frêne, Bouleau et Erable) Hisset et Gray (1973) ont également observé une prépondérance des germes dépendant du genre *Bacillus* et dans une moindre mesure, du genre *Pseudomonas*. Cette importance relative des bâtonnets Gram positifs a également été démontrée par Egovora *et al.* (1964), Holding *et al.* (1965) et Goodfellow (1968).

Selon Mishustin et Morsoeva (1968) les sols forestiers podzolisés semblent être caractérisés par

Bacillus virgulus (= *circulans*?). Hisset et Gray (1973) ont aussi retrouvé *Bacillus circulans* associé à *B. subtilis* dans un sol partiellement podzolisé d'une pinède.

Jensen (1963) a comparé un mull et un mor sous Hêtre et a décelé des différences très nettes. Le mull est plus riche qualitativement et quantitativement en Bactéries. En revanche dans le mor les Gram négatives pigmentées, asporulées (surtout *Flavobacterium* et dans une proportion moindre *Chromobacterium*) et les bâtonnets pléomorphiques sont pratiquement absents. Les Gram négatives apigmentées sont représentées par des *Pseudomonas* et des *Achromobacter* (des observations analogues ont été faites par Stout (1958) et Holding (1960). En ce qui concerne les germes sporulés (dans l'ordre d'importance: *Bacillus cereus*, *B. cereus* var. *mycoides* et en quantité moindre *B. megaterium* et *B. sphaericus*) Jensen n'a pas constaté de différences entre les deux stations. Il attribue ce résultat au caractère ubiquiste de ces germes et à leur relative indépendance vis-à-vis des facteurs externes. Dans ce même sol, les Actinomycètes ne sont représentés que par des *Streptomyces*, alors que les germes pléomorphiques isolés appartiennent aux genres *Corynebacterium*, *Arthrobacter* et *Nocardia*.

Enfin, dans une rendzine sous Charmes, Kilbertus *et al.* (1976), Kilbertus et Proth (1978), Proth (1978) ont pu isoler surtout, et selon les saisons, *Pseudomonas*, *Flavobacterium*, *Arthrobacter* et *Xanthomonas*. Les Actinomycètes étaient représentés par *Micromonospora* et dans une proportion moindre par *Streptomyces*.

La présence de formes bactériennes sphériques ou subsphériques doit être abordée. Au cours de l'observation en microscopie électronique de différents sols, Kilbertus et Kiffer (1977), Kilbertus *et al.* (1977), Proth (1978) ont pu constater que la plupart des germes possédaient cette forme. Ces résultats sont certainement en relation avec le caractère pléomorphique de nombreux procaryotes. Cette hypothèse est confirmée par les travaux de Goodfellow (1966, 1969) qui a trouvé dans le sol d'une pinède, des quantités très importantes de *cocci* libérant des pigments jaunes insolubles dans l'eau. Cependant, dans ces numérations, les vrais *cocci* ne correspondaient qu'à un pourcentage égal ou inférieur à 11%. Beck et Poschenrieder (1958), Holding *et al.* (1965), Jensen (1963) et Proth (1978) ont prouvé que les vrais *cocci* ne sont rencontrés qu'exceptionnellement et ne représentent qu'une fraction insignifiante de la microflore tellurique.

Lowe et Gray (1972) ont pu établir à partir de 209 isolats de Bactéries coccoïdes, 7 groupes dont 2 de *Micrococcus*, 1 de *Staphylococcus* et 4 d'*Arthrobacter*, les deux premiers étant plus largement représentés dans les horizons supérieurs, moins acides.

Selon Proth (1978), la présence des *Micrococcus* semble épisodique, car il ne les a retrouvés en

abondance qu'en septembre. Ce ne sont donc apparemment que les *Arthrobacter* qui doivent être considérés comme des formes caractéristiques ou indigènes des sols (Mulder et Antheniss, 1963; Jensen et Felumb, 1962; Casida, 1965; Kilbertus, Vannier et Verdier, 1976).

2. Champignons

Dans une pinède, jusqu'à 10 cm de profondeur, Parkinson et Balasooriya (1967) ont essentiellement isolé *Penicillium* (en particulier *P. decumbens*), *Trichoderma viride*, *Mortierella sp.* et *Aspergillus sp.*, et ils ont pu observer des Basidiomycètes. Entre -10 et -30 cm ils ont pu mettre en évidence *Penicillium decumbens*, *Cylindrocarpon radicola*, *Mortierella alpina*, *M. minutissima* et *Phialophora sp.*, ces différences spécifiques étant essentiellement attribuées à des changements de pH.

Dans une rendzine forestière, Proth (1978) n'a pas constaté de variations notoires en fonction de la profondeur, mais ses études n'ont porté que jusqu'à -10 cm.

Dans les sols acides, Christensen et Whittingham (1965) ont pu recueillir des espèces appartenant aux genres *Cryptococcus*, *Oidiodendron*, *Torulopsis*, *Trichoderma*, *Mortierella*, *Phialophora*, *Penicillium*, etc. Par contre *Fusarium* et *Aspergillus* n'étaient que peu représentés. Ces résultats ont également été confirmés par les travaux de Morall et Vanterpool (1968), Thornton (1956). Selon certains auteurs on rencontre essentiellement ces espèces dans les sols alcalins (Taber, 1951; Thornton, 1960; Baht, 1970). Les *Aspergillus* caractérisant les sols tropicaux (Baht, 1970), ne sont rencontrés que rarement dans les milieux tempérés (Miller *et al.* 1957; Gochenaur et Bachus, 1967; Gochenaur et Whittingham, 1967; Novak et Whittingham, 1968).

Par contre les *Trichoderma* et les *Penicillium* ont été très fréquemment isolés en régions tempérées. C'est ainsi que Kilbertus *et al.* (1976) et Proth (1978) ont rencontré ces deux genres dans une rendzine forestière sous Charme, accompagnés de *Oidiodendron rhodogenum*, *Scopulariopsis brevicaulis*, *Doratomyces stemonitis*, *Gilmaniella humicola*, *Rhizopus nigricans*, *Trichothecium roseum*, *Verticillium sp.*, *Mucor sp.*, *Cladosporium herbarum*, *Alternaria sp.*, *Aureobasidium pullulans* et un mycélium blanc stérile.

Selon Proth (1978) cette mycoflore n'évolue que très peu en fonction des saisons. On assiste à l'apparition de *Cladosporium herbarum*, *Epicoccum nigrum* et *Chrysosporium luteum* à partir de mars, de *Gliocladium sp.*, *Alternaria sp.* et *Aureobasidium pullulans* en juillet et enfin de *Botrytis cinerea*, *Cephalosporium sp.* et *Volutella sp.* en septembre.

Enfin, on ne peut pas négliger les formes symbiotiques qui n'interviennent que de façon annexe et accidentelle dans les processus de décomposition. On peut retrouver par exemple, vivant en association avec le Charme, des Basidiomycètes appartenant aux Amanitacées, Bolétacées, Russulacées, etc. (Trappe, 1962; Boullard 1968). Ces Champignons qui favorisent souvent une croissance active des plantes supérieures dans des sites particulièrement déshérités, n'influent cependant qu'indirectement sur la microflore du sol en modifiant la qualité de la microflore de la rhizosphère (Kilbertus *et al.*, 1978) ou du rhizoplan (Kiffer *et al.*, 1978).

B. DISTRIBUTION VERTICALE ET APERCU SUR LE REGIME ALIMENTAIRE DES COLLEMBOLS PEUPLANT UNE RENDZINE FORESTIERE

Cette étude a été effectuée dans une rendzine forestière à Brunoy (Essonne). Il s'agit d'un sol à pH élevé (entre 7 et 8), saturé en carbonate de calcium, à intense activité biologique (forte activité microbienne et lombricienne, minéralisation très rapide de la matière organique). La faune de ce type de sol est très diversifiée et tous les groupes d'invertébrés édaphiques y sont représentés. Chaque groupe zoologique est représenté par un grand nombre d'espèces; la richesse spécifique est donc également une caractéristique de ce sol.

1. Distribution verticale

La répartition des espèces selon la profondeur a été étudiée à l'aide de 56 prélèvements (14 carottes de sol, chacune étant découpée en 4 strates (0 à -1 cm, -1 à -3,5 cm, -3,5 à -6 cm, et -6 à -8,5 cm) échelonnés de novembre 1976 à mars 1978. Ces prélèvements ont été effectués dans le cadre d'une expérience en cours sur les effets de la rétention de litière. Deux stations situées côte à côte sont prospectées (station d'essai, avec rétention de litière, station témoin, sans rétention). Seuls ont été pris en compte dans le présent travail les prélèvements réalisés dans la station témoin tout au long de l'année et dans la station d'essai jusqu'à la première chute de feuilles (octobre-novembre 1977), ainsi qu'une série de prélèvements préliminaires réalisés en novembre 1976, avant la mise en route de l'expérience proprement dite.

Le nombre d'individus de chaque espèce a été totalisé sur l'ensemble des prélèvements, pour chaque strate. En ce qui concerne la strate de 0 à -1 cm, le nombre d'individus a été multiplié par 2,5 afin de comparer des volumes de sol identiques (les autres strates ont 2,5 cm d'épaisseur). La strate correspondant à la densité maximale de population représente l'optimum de profondeur. Cela ne suffit pourtant pas à caractériser la

distribution verticale de chaque espèce. Certaines d'entre elles ont en effet une répartition restreinte à un niveau bien précis alors que d'autres sont présentes à tous les niveaux. Le coefficient de variation (C.V., exprimé en pourcentage) des 4 valeurs de densité de population aux 4 niveaux considérés, exprime la dispersion des effectifs autour de la moyenne, par conséquent la sténopie de chaque espèce. Plus une espèce est tolérante à l'égard du niveau de profondeur, plus son coefficient de variation est faible. C'est évidemment l'inverse qui se produit pour les espèces exigeantes.

$$\text{Coefficient de variation} = \text{C.V.} = (\text{écart-type/moyenne}) \times 100.$$

Le tableau III montre l'ensemble des espèces présentes (en nombre suffisant) dans la station étudiée, classées dans chaque strate préférentielle selon l'ordre décroissant de leurs coefficients de variation.

On voit que la plupart des espèces ont leur plus forte densité de population au niveau 0-1 cm, cependant les espèces ayant un faible coefficient de variation peuvent être considérées comme relativement ubiquistes par rapport à la profondeur. Il est intéressant de remarquer que le niveau -6-8,5 cm est préféré par deux espèces de Collemboles. Il s'agit là d'un phénomène assez remarquable, étant donnée la rareté de la faune à ce niveau. De même, le coefficient élevé d'*Arrhopalites caecus* (espèce préférant le niveau -3,5-6 cm) est à signaler (C.V. = 141%). Alors que les autres espèces de profondeur ont un coefficient de variation faible, traduisant une grande tolérance, cette espèce semble exiger par contre un niveau bien précis (dans la station considérée).

2. Régime alimentaire

Le contenu intestinal des différentes espèces citées a été observé par transparence à travers le corps de l'animal, après éclaircissement au chloral-lacto-phénol. Il s'agit donc d'une étude incomplète, car tous les éléments n'ont certainement pas été reconnus. Ces éléments ont été répartis en 13 catégories. Le tableau IV résume l'ensemble de ces observations.

La grande majorité des espèces possède un régime alimentaire très diversifié, comprenant Algues, grains de pollen, spores diverses, protonémas de Mousses, fragments de litière, hyphes mycéliens, éléments auxquels s'adjoint une fraction minérale pratiquement nulle chez les espèces de surface (*Orchesella villosa*, *O. cincta*, *Onychiurus pseudogranulosus*, etc.), augmentant ensuite progressivement jusqu'à constituer l'essentiel du contenu intestinal chez *Stenaphorura denisi*. La plupart des espèces mangent également leur propre mue (mis à part les *Neanuridae* et les *Neelidae* ingérant des micro-aliments), ce qui n'a pas été pris en compte dans le régime

alimentaire.

Un certain nombre d'espèces adjoignent à ce régime certains éléments particuliers, ou bien ont un régime tout à fait différent:

- *Xenylla grisea*, espèce de surface ayant le plus fort coefficient de variation (C.V. = 200%), vit en réalité essentiellement dans les brindilles et les feuilles fraîchement tombées de la litière, c'est-à-dire au-dessus du niveau 0–1 cm, et les quelques individus présents dans les prélèvements étudiés sont tous à jeun.
- *Neanuridae: Bilobella grassei* a un régime alimentaire exclusivement liquide, sans éléments figurés, comme Cassagnau (1971) l'a déjà remarqué. Les autres représentants de la famille des *Neanuridae* (Collemboles à pièces buccales transformées) ont également un régime particulier, se rapprochant de celui de *Bilobella grassei*. *Pseudachorutes parvulus* montre dans son tube digestif une bouillie faite de très fines particules, à dominante organique (de petits cristaux sont présents mais peu abondants), de très petites spores de Champignons, et de petits morceaux d'hyphes mycéliens très fins. C'est donc un stade moins parfait que chez *Bilobella grassei* mais tout de même notablement différent de ce que l'on observe chez la plupart des Collemboles. *Anurida sensillata* a un régime mixte, tantôt avec des éléments figurés très petits comme *Pseudachorutes parvulus*, tantôt sans éléments figurés comme *Bilobella grassei* (il ne s'agit probablement pas d'individus à jeun car leur fréquence est beaucoup trop grande). *Friesea truncata* mange des Rotifères (reconnaissables à leur mastax qui résiste à la digestion), des Nématodes et des mues ou fragments de mues d'animaux divers. Cassagnau (1952) a fait des observations similaires sur d'autres espèces du même genre et pense que ces animaux doivent ingérer également des Protozoaires.
- *Protaphorura burmeisteri* ingère, en plus du régime habituel des Collemboles de surface ou de faible profondeur, quantité de mues d'origine diverse (Collemboles, Protoures, etc.). Cela se produit également chez d'autres espèces (*Orchesella villosa* par exemple, où ce phénomène a déjà été observé par Bernardi et Parisi, 1968) mais dans une proportion bien moindre, comme un élément accessoire. Chez cette espèce, il s'agit d'une composante constante du régime alimentaire.
- *Megalothorax minimus*, espèce de très petite taille, se nourrit de micro-aliments (comme *Pseudachorutes parvulus*) mais avec une forte proportion d'éléments minéraux. Le contenu intestinal est, chez cette espèce, formé de 4 à 5 pelotes sphériques très compactes, difficilement dissociables même sorties de l'intestin. Ce mode de nutrition est unique chez les Collemboles.

- *Heteromurus nitidus* et *Paratullbergia callipygos* se nourrissent probablement de déjections d'autres animaux. En effet le contenu du tube digestif montre, outre une fraction minérale, des éléments très détériorés (spores, hyphes mycéliens, phanères, pièces buccales, fragments de cuticule) et surtout fortement mélangés, ce qui ne se produit jamais chez les autres espèces de Collemboles, où l'on observe le long du tube digestif une succession de lots d'éléments figurés à peu près homogènes.
- *Pseudosinella alba* semble se nourrir presque exclusivement d'hyphes mycéliens. Ceci est à rapprocher d'observations similaires effectuées sur *Pseudosinella maui*, espèce très voisine mais peuplant exclusivement les terrains acides en forêt.

La répartition des régimes alimentaires des diverses espèces de Collemboles présentes dans la station étudiée n'est pas le simple reflet de la répartition des ressources alimentaires. Une espèce opérant un choix parmi les ressources disponibles ne change pas fondamentalement de régime selon le niveau où elle se trouve. Ainsi *Pseudosinella alba*, espèce préférentielle de surface mais relativement tolérante, se nourrit presque exclusivement d'hyphes mycéliens même au niveau -6-8,5 cm où les Champignons sont pourtant peu abondants. Elle n'ingère pas pour autant une quantité plus grande de matière minérale. *Folsomia penicula*, qui ingère une certaine quantité de terre en plus des éléments vivants (Algues, spores, hyphes, etc.) n'en absorbe pas moins lorsqu'elle se trouve au niveau 0-1 cm qu'au niveau -6-8,5 cm. *Wankeliella pongei*, animal préférant nettement le niveau 0-1 cm (C.V. = 100%), y ingère pratiquement uniquement de la terre. Il y a donc bien choix, et parfois choix très strict, parmi les ressources disponibles. Si la répartition verticale des contenus de tubes digestifs de Collemboles prise dans sa totalité suit à peu près la répartition verticale des ressources alimentaires, il n'en est pas de même si l'on considère les espèces isolément.

Il faut signaler également que chez les espèces strictement de surface (*Orchesella cincta*, *O. villosa*, etc.) les jeunes choisissent moins que les adultes et le premier stade notamment ingère une fraction notable de matière minérale, ce qui est exclu chez l'adulte. Le choix apparaît donc (ou se perfectionne) au cours du développement.

On remarquera que les Bactéries, élément vivant primordial dans ce type de sol, ne figurent pas dans la description du contenu intestinal. Elles sont pourtant bien visibles à l'intérieur du tube digestif. Cependant, il est peu probable qu'il s'agisse effectivement d'un aliment pour les Collemboles. On trouve assez souvent des individus affectés par une pullulation de Bactéries qui envahissent tout le corps de l'animal (les Sporozoaires ou

les Nématodes peuvent d'ailleurs produire le même phénomène). Parfois c'est seulement le tube digestif qui est envahi. S'il est certain que les Collembolés ingèrent une quantité appréciable de Bactéries (notamment ceux qui mangent de la terre), elles constituent plutôt une gêne pour l'animal lorsque la régulation de leurs populations ne se fait plus correctement. Sur l'animal sain, il est possible qu'elles interviennent dans le processus digestif (comme chez les Vertébrés), mais il serait imprudent de les considérer comme des aliments au stade actuel de nos connaissances.

Les expériences de Von Törne (1967) semblent montrer que les colonies bactériennes régulent les populations de certaines espèces de Collembolés, mais l'interprétation d'expériences aussi indirectes est très délicate, aussi le problème des relations entre la microflore bactérienne et les microarthropodes reste-t-il entier.

De nombreuses études du contenu intestinal des Collembolés ont déjà été réalisées. Elles aboutissent à des résultats très variables, cela étant peut-être dû à la grande variété de milieux dans lesquels les animaux ont été étudiés. Il est probable qu'une même espèce, en particulier parmi les plus ubiquistes (*Lepidocyrtus lanuginosus lanuginosus*, *Isotoma notabilis*, *Folsomia quadrioculata nana*, *Paratullbergia callipygos*, etc.) n'a pas le même comportement alimentaire selon les disponibilités du lieu et du moment (qui sont fonction des ressources alimentaires et de la compétition des autres espèces). Cela expliquerait que les observations des différents auteurs ne correspondent pas toujours entre elles. Cependant il faut remarquer que Sharma et Kevan (1963) ont observé (en élevage) que *Pseudosinella alba* ingérait presque uniquement des hyphes mycéliens, ce qui corrobore les observations du présent travail.

Cette étude a permis en outre de mettre en évidence des phénomènes assez curieux, sans pour autant les expliquer. Pourquoi *Wankeliella pongei*, Tullbergiinae possédant les caractéristiques morphologiques d'un Collembolé de profondeur (yeux absents, corps dépigmenté, réduction des membres, absence de furca, corps très allongé), ingérant de la terre, se trouve-t-elle préférentiellement au niveau 0–1 cm (C.V. = 100%), alors que d'autres Tullbergiinae, ingérant des hyphes mycéliens en plus de la fraction minérale, vivent en profondeur (*Mesaphorura italica*, par exemple)? Pourquoi, à l'opposé, *Friesea truncata*, avec une morphologie d'animal de surface (8 + 8 yeux, corps fortement pigmenté), se nourrissant de Rotifères et de Nématodes, vit-il préférentiellement à la plus grande profondeur (–6–8,5 cm)? De nombreuses hypothèses sont envisageables (pression de prédation, géotropisme, phototropisme, etc.) et l'on voit assez nettement dans ce cas les limites d'une étude purement descriptive, comme celle qui a été réalisée ici.

C. APERCU SUR LA DIVERSITE SPECIFIQUE DE LA FAUNE NEMATOLOGIQUE

La comparaison des listes faunistiques de divers habitats fait apparaître deux points importants: la distribution cosmopolite de la plupart des genres et espèces et l'apparente diversité des habitats dans lesquels une même espèce peut être récoltée. La validité de certaines espèces est souvent douteuse et il existe encore peu de données sur les limites de variabilité intraspécifique. Cependant, en se basant sur le nombre d'espèces présentes dans un milieu, la fréquence et l'abondance relative de celles-ci, il est possible d'avoir quelques indications sur la spécialisation écologique de certaines formes.

Au sein d'un ensemble la diversité peut s'exprimer sur la base de rapports nutritionnels, donnant un schéma ou structure de la nématocénose qui évolue dans l'espace et le temps. C'est ainsi que Wasilewska (1971), dans une étude de la forêt de Kampinos (Pologne), souligne la dominance des Nématodes bactériophages dans les premières couches du sol tandis que les phytoparasites abondent en profondeur; en outre, la présence des végétaux accroît le nombre des phytoparasites et des Nématodes mycophages. La comparaison d'un moder (Chênaie atlantique, Sénart) et d'un mull calcique (Charmaie, Parc de Brunoy) montre que les phytoparasites représentent 43% de la faune à Sénart et 4% seulement à Brunoy où les espèces bactériophages dominent (42%); d'autre part dans l'humus de type moder tous les groupes nutritionnels subissent une régression numérique avec la profondeur, ce phénomène étant identique dans le mull sauf pour les espèces phytophages dont la densité croît depuis la litière jusqu'à -10 cm. En outre, en chênaie atlantique, à l'intérieur d'un groupement trophique certaines espèces montrent une distribution verticale préférentielle. C'est ainsi que parmi les mycophages *Aglenchus bryophilus* est dominant dans l'horizon 0-5 cm alors que l'horizon -5-10 cm est favorable à *Lelenchus leptosoma*; il en est de même pour les espèces phytoparasites *Helicotylenchus pseudorobustus* (0-5 cm) et *Rotylenchus goodeyi* (-5-10 cm). Par l'utilisation d'indices de similarité de Preston, Johnson *et al.* (1972) ont montré une forte similitude dans la composition spécifique de différents sites forestiers en Indiana (U.S.A.). Cependant, alors que la plupart des 175 espèces rencontrées sont largement distribuées, il existe des associations entre les communautés de Nématodes et la dominance de certaines espèces d'arbres et de types de sol. Il apparaît ainsi que les zones où les Hêtres ou Erables dominant sont plus homogènes entre elles qu'elles ne le sont avec une forêt mélangée. Les sites les plus perturbés, tels que forêts de Robiniers et Peupliers inondées, sont les plus dissimilaires. Les sols bien drainés ont entre eux une similitude plus forte que les sols faiblement drainés. Les Nématodes Dorylaimides subissent un stress important dans les sols perturbés mal drainés; les Tylenchides pris

globalement sont indifférents à ce phénomène mais au niveau spécifique, les *Tylenchus sp.* (souvent mycophages) sont dominants dans les sols bien drainés à couverture de Chênes tandis que *Tylenchorhynchus silvaticus* et *Helicotylenchus platyurus* (Phytophages) le sont respectivement dans les sols plus compacts (Erables) et inondés (Peupliers).

Dans une étude portant sur les Nématodes des forêts d'Ecosse (Hêtres, Bouleaux, Chênes, Conifères) Boag (1974) a montré qu'il y a une certaine homogénéité dans la répartition des principaux genres. Cependant on peut noter quelques comportements particuliers: *Criconemoides* montre une forte préférence pour les forêts à feuilles caduques spécialement composées de Sycomores, Bouleaux ou Ormes. Bien qu'il n'y ait aucune corrélation entre l'humidité du sol et la plupart des Nématodes phytophages, la distribution des genres *Trichodorus*, *Tylenchorhynchus* et *Paratylenchus* est cependant restreinte aux sites les plus secs.

Nous venons d'évoquer brièvement quelques aspects de la diversité par la comparaison globale de la faune de différents écosystèmes forestiers. Egalement, à l'intérieur d'une biocénose quelques exemples ont montré qu'il existe une diversité spatiale. Ajoutons dans ce cas que tel prélèvement réalisé près d'un arbre, d'une mousse ou d'une touffe de Graminées ne présente pas la même valeur. Le travail de Boag cité plus haut a montré que, quelque soit la forêt considérée, les zones à strate herbacée augmentent considérablement le nombre de Nématodes phytophages. Plusieurs espèces de *Diplogasteroides* ont été électivement trouvées dans les exsudations de Marronniers infestées par des Champignons. De même un cadavre animal ou un morceau de bois pourri abrite une synusie où Nématodes bactériophages et mycophages pullulent temporairement. La connaissance faunistique d'une biocénose nécessite donc, non seulement l'observation d'un échantillon important, mais aussi la possibilité de suivre l'évolution des populations dans le temps. En effet, la diversité peut aussi s'exprimer par les modifications temporelles de la structure des nématocénoses, conséquences de la biologie particulière de chaque espèce et des ressources nutritionnelles. Si nous revenons par exemple à notre schéma de base représenté par la Charmaie de Brunoy, nous avons vu que cette station est essentiellement caractérisée par les Nématodes bactériophages (42% de la population totale) et mycophages (39%). Au cours de l'année nous assistons à un balancement de la structure nématologique entre ces deux ensembles. Les bactériophages présentent deux pics de forte densité et de dominance (mai et novembre) alors que les mycophages ont une activité supérieure avec 2 pics en mars et septembre. Nous avons là un exemple de diversité fonctionnelle d'un écosystème que l'on peut mettre en parallèle avec des modifications de la microflore. En effet dans le paragraphe précédent Kilbertus a souligné les modifications physiologiques observées chez les Bactéries au cours du même

cycle d'étude correspondant à un démarrage de la microflore principalement en mai et novembre. L'activité plus intense en novembre correspond également à un pic plus élevé pour les Nématodes bactériophages. Quant aux Champignons, leur apparition en mars et septembre correspond aussi avec l'activité dominante constatée pour les populations mycophages.

En conclusion notons que les comparaisons globales de faune dans divers habitats doivent être regardées avec prudence pour plusieurs raisons: d'abord celles invoquées dans l'introduction de ce texte, puis le fait que les auteurs, bien que mentionnant souvent le type de végétation, ne donnent guère d'indications sur les caractéristiques des sols; enfin, ces comparaisons sont basées sur des listes d'espèces sans tenir compte souvent de l'abondance des individus. S'il est vrai que 85% environ des espèces peuvent être considérées comme eurytopes il faut néanmoins retenir trois points qui nous paraissent importants:

a) Certaines espèces ont des localisations préférentielles. C'est ainsi que nombre de Rhabditidae et Cephalobidae abondent dans les milieux riches à décomposition rapide. Les Monhysteridae sont caractéristiques des sols humides et dans les zones marécageuses ces espèces typiquement d'eau libre deviennent un élément important de la faune. D'autres exemples ont été évoqués plus haut.

b) L'analyse de la structure des nématocénoses basée sur un plan trophique est plus riche en éléments de comparaison et serait un faisceau d'étude intéressant à approfondir pour une meilleure connaissance, notamment de la diversité fonctionnelle des écosystèmes. Il semble logique de penser que la diversité des formes suggère une spécialisation écologique certaine, les Nématodes intervenant à différents niveaux des réseaux trophiques (il existe des Nématodes bactériophages, mycophages, microherbivores, prédateurs et d'autres à nourriture variée). Peu d'études ont été consacrées à cet aspect nutritionnel. L'exemple de la charmaie de Brunoy est le prélude à une meilleure connaissance du rôle des Nématodes dans la dégradation de la matière organique.

c) En considérant les abondances relatives des espèces il est possible de déceler au niveau des individus des comportements variables suivant les milieux analysés. Ces rapports numériques entre espèces sont un aspect de la diversité et peuvent devenir parfois de véritables indicateurs biologiques d'un sol. Un exemple sera évoqué dans le chapitre concernant les Nématodes prédateurs.

III. INCORPORATION DE LA MATIERE VEGETALE AU SOL. NOTION D'AGREGAT

Le développement de la microflore tellurique est conditionné par l'apport de matière organique en

provenance des strates arborescente et herbacée. Mais, avant d'être incorporées au sol, ces substances subissent des transformations profondes. Ces modifications, qui débutent alors que la feuille est encore vivante, s'accroissent au niveau de la litière. La qualité des substances organiques est alors très différente de celles synthétisées par les végétaux.

C'est pourquoi il est très important de connaître les mécanismes de la biodégradation et de l'incorporation des résidus végétaux au sol, ainsi que leur conservation (pour une fraction du moins) plus ou moins prolongée à l'intérieur des agrégats.

A. DEGRADATION DE LA MATIERE ORGANIQUE

La microflore tellurique est directement influencée par la matière organique en provenance de la strate épigée (Proth, 1978). Dans la station de Brunoy, les feuilles de charme exsudent des substances simples (acides aminés, polysaccharides) qui peuvent être lessivées en même temps que leurs produits d'oxydation ainsi que les microorganismes se développant dans la phyllosphère. Ces derniers apparaissent dès la frondaison et sont essentiellement représentés par des levures (Pl. I,1)* et des Bactéries qui se multiplient dans un premier temps (Pl. I,2), c'est-à-dire à la fin du printemps, pour être progressivement remplacées par des formes filamenteuses au cours de la période estivale (Pl. I,3).

Toutes ces matières organiques solides ou solubilisées sont entraînées par les eaux de pluie et servent de source trophique à la microflore tellurique. Cet impact est renforcé avec la chute des feuilles. Les mycéliums dégradent alors activement les tissus foliaires et à la fin de leur activité (Pl. II,4) il ne subsiste plus à l'intérieur du limbe que du matériel fongique et des résidus non identifiables. Les Procaryotes augmentent alors en nombre et dégradent à leur tour les Champignons (Pl. II,5). C'est à partir de ce stade qu'apparaissent les feuillets d'argile et les premières microcolonies (Pl. II,6) qui représentent les premiers éléments constitutifs des agrégats.

Ce sont donc ces formations et celles constituées par les matières organiques captées par les argiles qui vont progressivement s'incorporer au sol et, par l'intermédiaire de ciments organiques ou minéraux, former les agrégats.

* Les planches I à VII sont regroupées en fin d'article.

B. NOTION D'AGREGAT: RESERVES ENERGETIQUES POTENTIELLES DANS LE SOL

En fonction de l'état des colloïdes telluriques, le sol présente une structure particulière continue ou en agrégats. Ce dernier cas est le plus fréquent. La dimension moyenne des unités constitutives de ces formations est variable: de 0,05 à 2 mm ou plus de diamètre. Les agrégats ont pour caractéristique de ne pas se disperser dans l'eau. Ils sont souvent d'origine microbienne dans la couche biologiquement active du sol (Selino *et al.*, 1978) et ils sont constitués de composés humiques et polysaccharidiques associés aux matières minérales (argiles, oxydes et hydroxydes métalliques) pour constituer des complexes organo-minéraux.

Reliés les uns aux autres par des filaments fongiques (Pl. III,7), ils constituent l'un des deux biotopes particuliers au sol, l'autre étant représenté par les espaces inter-agrégats, c'est-à-dire la *Porosphère* définie par Vannier (1973). Cette dernière est essentiellement colonisée par des hyphes, des Actinomycètes et des Bactéries Gram positives. Les Procaryotes Gram négatifs semblent surtout se localiser dans les parties internes de l'agrégat (Kilbertus *et al.*, 1977) (Pl. III,8) et ce ne sont que des conditions trophiques spéciales qui conditionnent la dislocation de ces colonies (Kilbertus *et al.*, 1978; El Balki *et al.*, 1978; Proth, 1978).

Dans le premier cas, les aliments sont facilement utilisables par les microorganismes, mais ces derniers sont également soumis directement aux fluctuations des conditions ambiantes, ce qui peut entraîner la mort de nombreux individus. Pour pallier à ces inconvénients, ils ont développé des mécanismes de survie particuliers tels que les endospores des Bactéries, les sclérotes des Champignons, une production très abondante de spores asexuées, etc.

Les germes Gram négatifs, beaucoup plus sensibles que les précédents en culture pure, résistent pourtant à des conditions ambiantes extrêmes. Souvent ils sont associés en colonies (Pl. III,8). Les individus sont noyés dans une substance de nature polysaccharidique à la surface de laquelle s'adsorbent les feuillets d'argile. Ces formations permettent à ce type de Procaryotes de survivre à plusieurs mois de sécheresse, à une absence prolongée d'aliments ainsi qu'à des variations hydriques et thermiques importantes.

Mais en même temps que les cellules microbiennes on observe un emprisonnement de polysaccharides d'origine végétale (mucilage de la coiffe par exemple), des résidus de cellules végétales, de chitine résultant de mues d'insectes, de sporopollénine ou encore de composés aromatiques. Toutes ces substances sont disposées de manière très hétérogène et leur volume varie considérablement d'un agrégat à l'autre. Mais elles sont également entourées par des argiles qui les protègent plus ou moins efficacement d'une dégradation microbiologique directe

ou a distance, en captant les enzymes émises dans le milieu.

Ces agrégats ont tendance à disparaître, en même temps que les colonies microbiennes lorsque l'on ajoute au sol des aliments en quantités importantes. C'est le cas lors d'une percolation (El Balki *et al.*, 1978), mais aussi en présence de racines et certainement sous l'influence des exsudats racinaires (Kilbertus *et al.*, 1978).

Mais ces formations se reforment très rapidement dès que la source de nourriture facilement assimilable s'épuise, permettant non seulement aux microorganismes de survivre, mais conduisant également à l'emménagement et à la conservation de la matière organique dans ce milieu. Elles constituent donc de véritables réserves énergétiques potentielles dans ces sols.

IV. MODIFICATIONS QUALITATIVES ET QUANTITATIVES DES POPULATIONS MICROBIENNES ET ANIMALES DUES A UN CHANGEMENT DES REGIMES TROPHIQUES ET HYDRIQUES

A. DESHYDRATATION-REHYDRATATION

Dans le sol, l'eau est soumise à des forces matricielles de capillarité et d'osmose. Il est nécessaire à chaque organisme animal ou microbien de vaincre ces forces pour extraire l'eau de son biotope (Dommergues et Mangenot, 1970; Vannier, 1970). Cependant, dès que l'humidité relative de l'atmosphère du sol descend en-dessous de 75% (pF 5,6) toute activité microbienne cesse, le point de flétrissement permanent des végétaux n'étant atteint qu'à pF 4,2.

Cependant si le dépassement du seuil de pF 5,2 entraîne à la longue la mort de nombreux microorganismes à la suite des transformations physico-chimiques qu'il entraîne, il ne provoque pas la disparition de tous les germes, même de ceux qui sont apparemment les plus sensibles, c'est-à-dire les Bactéries Gram négatives. Il existe en effet toute une série de mécanismes permettant la survie des différentes espèces microbiennes: sclérotés et chlamydo-spores chez les Champignons, endospores et argiles des agrégats chez les Bactéries, sans oublier la protection offerte par les tissus végétaux dans le cas des mycorhizes ou des nodules par exemple.

1. Effets de la dessiccation

Si la dessiccation entraîne la mort d'une fraction importante de la microflore tellurique, elle n'aboutit jamais à une stérilisation complète du sol. C'est ainsi que Kilbertus *et al.* (1978) ont montré qu'un sol contenant de nombreuses colonies procaryotiques du type de celle représentée sur la Planche IV,9, voit, après un mois de dessiccation, sa population diminuer et le contenu cytoplasmique des Bactéries devenir diffus, sans qu'il y ait altération apparente de la paroi. Après 6 mois, le contact entre les germes et le polymère n'est plus aussi intime; cela tendrait à prouver que les Bactéries réutilisent une partie de ces substances (Pl. IV,10).

Après une année, le sol maintenu dans ces conditions présente encore une activité respiratoire perceptible, bien que considérablement réduite par rapport au témoin.

Comme l'ont prouvé les travaux de Chen et Alexander (1973), le nombre de germes chute très rapidement dès les premiers jours de la dessiccation pour se maintenir constant du 15^e au 210^e jour de l'expérience. Les Actinomycètes résistent le mieux, mais aucun germe ne disparaît durant cette période. Kilbertus *et al.* (1976) ont obtenu des résultats analogues en séchant une rendzine et un podzol forestiers à 30 et 60°C durant une semaine: seuls 5% de la population initiale subsistaient après le traitement. La rendzine comprenait à ce moment plus de 60% de germes appartenant au genre *Bacillus*, alors que le restant de la flore était constitué par des *Streptomyces*, *Arthrobacter* et *Pseudomonas*; les *Bacillus* dominaient également dans le podzol. Ces résultats, en particulier ceux concernant les Actinomycètes, semblent inattendus. En effet ces germes produisent des conidies supposées être résistantes à la dessiccation (Meiklejohn, 1957) et capables de survivre durant de longues périodes dans des sols desséchés (Gray et Williams, 1971; Chen et Alexander, 1973). Szabo *et al.* (1964) ont prouvé que les conidies des Actinomycètes étaient plus résistantes que le mycélium et qu'elles étaient susceptibles de résister à une stérilisation partielle du sol.

Cependant, à une température donnée et dans des conditions expérimentales ne dépassant pas une année, la mortalité des germes n'est pas directement liée au temps: les principales modifications quantitatives semblent se dérouler au cours des 15 premiers jours de l'expérience. Dans quelques cas, la température accentue ou diminue la vitesse de mortalité: c'est ainsi que *Beijerinckia*, éliminée par une dessiccation réalisée à 30°C, résiste relativement bien à 10°C (Strijdom et Steenkamp, 1977).

En ce qui concerne la microfaune du sol, on se reportera à l'ouvrage de Vannier (1970) sur les réactions des Microarthropodes aux variations de l'état hydrique du sol. Cet auteur a montré que le comportement des

animaux vis-à-vis de la sécheresse était conditionné par la quantité d'eau disponible dans le sol: «les animaux ne sont affectés par le dessèchement de leur substrat qu'à partir d'un seuil critique de son taux d'humidité, constant pour chaque groupe d'espèces. Ce seuil critique témoigne de la force de rétention (pF) que la matière sèche exerce sur l'eau et que les animaux ne peuvent plus vaincre». Pour les Collemboles Isotomides ce seuil critique se situe au voisinage de pF 4,2 (point de flétrissement permanent), pour les Acariens Oribates il se situe après pF 5, c'est-à-dire lorsque l'eau à l'état liquide a totalement disparu dans les interstices du sol. De manière générale, on retiendra que la plupart des Microarthropodes sont plus résistants à la sécheresse que les Végétaux supérieurs et la microflore du sol, car les seuils critiques déterminés ci-dessus correspondent à la fuite effective des animaux et non pas à un indice de mortalité.

2. Effets de la réhydratation

La dessiccation modifie certaines propriétés physiques du sol: augmentation de la porosité, fragmentation de la matière organique, ce qui provoque une augmentation des surfaces exposées aux attaques microbiennes (Birch, 1959, 1960), tout en favorisant le déplacement des germes. Elle entraîne également la mort d'un certain nombre d'organismes animaux et végétaux, ce qui occasionne une augmentation de la teneur en composés organiques de ce biotope. Toutes ces modifications créent apparemment des conditions très favorables au redémarrage de la microflore. En effet, si une dessiccation suivie d'une réhumidification provoque une augmentation notable de la minéralisation du carbone et de l'azote organique du sol (Birch et Friend, 1961), elle ne semble pas entraîner, lorsque l'opération est menée à 30°C au moins, une élévation notable du nombre de microorganismes (Jäger, 1967; Kilbertus *et al.*, 1976). Par contre lorsque le sol est préalablement desséché à 105°C, donc en fait stérilisé, on assiste à un accroissement sensible de la population tellurique (Kilbertus *et al.*, 1976). Le traitement, dans ce dernier cas, a fait apparaître une quantité appréciable de substrats énergétiques résultant de la mort des organismes végétaux, animaux et microbiens.

La recolonisation des échantillons de sol, replacés dans leur contexte naturel, s'opère rapidement. Après deux semaines seulement, la composition qualitative et quantitative de la microflore bactérienne est redevenue normale. Dans le cas des rendzines et podzols, Kilbertus *et al.* (1976) ont pu constater une prédominance très nette des *Bacillus* dans les échantillons secs (accompagnés épisodiquement par des *Streptomyces*, *Arthrobacter* et *Pseudomonas*). Cependant dès la fin de la première semaine de réhumidification, le pourcentage des bacilles est ramené à 20–30% par le développement des autres germes. Dans ces sols, la recolonisation par les champignons semble plus lente, mais, même après une semaine de dessèchement à 30°C, on retrouve encore 40% des espèces

isolées initialement. *Doratomyces stemonitis* semble bien résister à la déshydratation dans la rendzine, alors que *Phoma prunicola* et *Chaetomiella sp.* prédominent dans les podzols séchés. La situation redevient normale après 3 à 4 semaines.

Quels sont les facteurs permettant la survie des germes et la recolonisation du biotope par les microorganismes?:

- En premier lieu, les organes de résistance: sclérotés, chlamydospores, endospores, etc.
- La protection offerte par les tissus végétaux, dans le cas des nodules ou des mycorhizes par exemple.
- L'effet protecteur de la gangue argileuse et polysaccharidique entourant les colonies bactériennes des agrégats.
- La recolonisation est facilitée par la survie de certaines espèces ainsi que par le déplacement des germes (croissance mycélienne, organes locomoteurs, déplacement dû à des courants de convection de l'eau, etc.). D'autres facteurs, encore peu étudiés, ont peut-être un rôle primordial: c'est le transport des Champignons par les Collemboles ou des Bactéries par les Nématodes.

B. MODIFICATIONS DE LA SOURCE TROPHIQUE INITIALE PAR L'APPORT D'ALIMENTS. INFLUENCE SUR LA MICROFLORE

Les expériences de Mitchell et Alexander (1961) et de Mitchell (1963) ont prouvé que l'enrichissement du sol par une substance donnée favorisait électivement les microorganismes dégradant cette substance. Ces résultats sont valables dans le cas des techniques agricoles (amendements), mais aussi au niveau des microhabitats du sol. Il existe une relation étroite entre la composition qualitative et quantitative de la microflore tellurique et le type de «substrat énergétique» introduit naturellement ou accidentellement dans ces biotopes (Kilbertus, 1978c).

Ces modifications peuvent être mises en évidence par la technique des percolations (Lee et Quartel, 1946; Audus, 1950; Wheeler et Yemm, 1958; Vancura *et al.*, 1964; Macura et Kunc, 1961, 1965; Sato, 1971, 1974; Sato et Furusaka, 1971a, 1971b; El Balki *et al.*, 1978). Une percolation à l'aide d'acides aminés ou de sucres entraîne immédiatement une augmentation très importante du nombre de germes. El Balki *et al.* (1978)

ont ainsi constaté un accroissement quantitatif notable des germes Gram négatifs, alors que les Procaryotes sporulés, initialement abondants, voient leur nombre diminuer. Sato et Furusaka (1971a) ont obtenu des résultats analogues en percolant le sol à l'aide de glycine. Ils ont en outre précisé, en 1974, que le traitement à l'aide des acides aminés était bénéfique aux *Pseudomonas* et Achromobactériacées, alors que l'utilisation du glucose provoquait une augmentation des Entérobactériacées.

Mais si l'addition de sucres s'accompagne d'une progression importante des Bactéries, cette dernière n'apparaît qu'après un temps de latence de 24 heures, avec une prédominance initiale des *Bacillus* (Sato, 1974). Ces dernières observations sont en accord avec les résultats de Kilbertus et Proth (1978) et de Kilbertus *et al.* (1977) et confirment les hypothèses émises par Hattori (1973). C'est en effet à l'extérieur des agrégats du sol que l'on retrouve essentiellement les Champignons, les Actinomycètes et les germes Gram positifs alors qu'à l'intérieur on retrouve surtout des germes Gram négatifs. Les *Bacillus* sont donc susceptibles d'être influencés directement par l'aliment incorporé au sol, alors que la gaine argileuse et polysaccharidique entourant les microorganismes des agrégats (Pl. V,12) retarde la pénétration du stimulus trophique.

En effet les microcolonies initialement présentes dans le sol témoin (Pl. V,12) disparaissent progressivement pour être remplacées par des individus isolés. En même temps on observe l'apparition de germes nouveaux (Pl. V,13 et 14) dont la présence est liée aux nouvelles conditions physico-chimiques provoquées par l'addition massive de substance organique.

Dans le cas présent (percolation) ces modifications concernent évidemment la totalité de l'échantillon de sol étudié, mais on peut admettre que la présence d'un cadavre d'Insecte ou de Nématode, en un point très précis de ces milieux, provoque la formation d'un «microclimat trophique» particulier, sélectionnant à cet endroit une microflore spécifique.

C. CAS PARTICULIER DE LA PRESENCE D'UNE RACINE

Dans un sol en équilibre, la population microbienne tend vers un «climax». Dans ces conditions elle ne varie guère car la quantité d'aliments disponibles est faible (Brown, 1975). Cependant cet état est éphémère et les microassociations de ce biotope évoluent très rapidement sous l'influence des sources trophiques, en particulier celles constituées par les racines elles-mêmes et leurs exsudats.

Cet impact des organes souterrains des plantes, qui diminue avec la distance, représente l' «effet rhizosphère» (Dommergues et Manganot, 1970). Il faut encore différencier la rhizosphère au sens strict, c'est-à-dire la fine couche de sol qui adhère fortement aux racines, et le rhizoplan. Ce dernier correspond à la surface de la racine; sa microflore propre est celle qui persiste après élimination, par agitation dans l'eau, de la rhizosphère. D'autres auteurs enfin (Taylor et Parkinson, 1965) définissent encore une zone rhizosphérique intracellulaire.

La présence de racines modifie de façon qualitative et quantitative la population microbienne du sol. Cette action varie avec l'espèce végétale considérée.

Dans certains cas, les jeunes racines, initialement blanches, présentent rapidement des aires brunes (Greaves et Darbyshire, 1975). Ces transformations sont dues à la dégénérescence, puis à une délamination des cellules corticales dans ces parties. Des observations analogues ont été faites par Kiffer *et al.* (1978) chez *Picea abies*. Les premières assises de la racine sont mortes (Pl. VI,16) et se délaminent progressivement. Selon Rogers et Head (1968) et Waid (1974) la quantité de substance organique ainsi libérée peut correspondre à environ la moitié de la matière organique produite par les jeunes racines au cours de la végétation.

Cette érosion est due à l'abrasion par les particules minérales, mais aussi à l'activité de la faune et de la microflore qui colonisent les assises superficielles (Pl. VI,15 et 17). Les Bactéries se développent à l'intérieur des cellules, chaque loge comportant des individus n'appartenant qu'à une seule espèce.

Dans d'autres cas, celui des racines de *Mercuriale* par exemple, (Pl. VI,18), les assises superficielles restent vivantes et les germes ne pénètrent qu'accidentellement à l'intérieur des tissus. Old et Nicholson (1975) ont fait des observations semblables chez diverses Graminées.

Ces différences traduisent donc une action spécifique à la surface des racines, les Procaryotes des parties internes pouvant capter des quantités appréciables d'exsudats, avant même que ces derniers aient atteint la rhizosphère proprement dite.

On ne connaît encore que peu de choses sur cette microflore et sa quantification est encore impossible à l'aide des techniques actuellement utilisées. Kiffer *et al.* (1978) observèrent cependant un nombre élevé de germes sporulés dans les cellules végétales mortes.

Les études concernant la rhizosphère proprement dite sont plus abondantes, mais encore limitées chez les espèces arborescentes (Neal *et al.*, 1968: Sapin, Aulne; Runov et Zhdamnikova, 1960: Bouleau et Epicea;

Samtsevitch, 1956: Chêne, Mélèze, Sapin; Dangerfield *et al.*, 1975: Pin; Kilbertus *et al.*, 1978: Epicea). L'effet rhizosphère se traduit par une augmentation (de 20 à 40, et parfois plus) du nombre des microorganismes sans que l'on puisse préciser s'il s'agit ou non d'une stimulation préférentielle (Katznelson et Rouatt, 1957; Rovira, 1965; Dommergues et Mangenot, 1970; Gray et Williams, 1975). Selon Chan et Katznelson (1961) l'influence des racines se traduit par une augmentation du nombre des *Pseudomonas*, et Gray et Williams (1974) ont constaté une stimulation des bâtonnets Gram négatifs. Ces résultats sont identiques à ceux de Vagnerova *et al.* (1960a et b) qui ont observé essentiellement des Bactéries Gram négatives à croissance rapide à la surface des racines, alors que les coques et les bâtonnets sporulés se retrouvent surtout dans le sol non soumis à l'action des plantes. Kiffer *et al.* (1978) ont également vu le nombre des *Pseudomonas* s'accroître sensiblement au contact des racines de *Picea abies*. Mais ces sols rhizosphériques apparaissent toujours plus homogènes que les sols témoins et le nombre des espèces est relativement faible (Kilbertus *et al.*, 1978).

Cependant, dans le sol, ces données ne sont peut-être pas le reflet exact de la «réalité rhizosphérique». En effet, des observations réalisées à l'aide du microscope électronique à transmission (Kilbertus *et al.*, 1978) montrent que les colonies de Procaryotes, fréquemment rencontrées dans les sols témoins, sont remplacées par des individus isolés (Pl. VI,15).

L'augmentation très importante du nombre de germes au contact des organes souterrains pourrait donc correspondre, du moins partiellement, à une désagrégation des colonies.

Mais bien qu'approximatifs, ces résultats prouvent que les racines ont une influence très grande sur la microflore tellurique ainsi que sur les propriétés physiques des sols qu'elles colonisent, ce que laissait déjà supposer la libération importante de matière organique solide sous forme de délamination ainsi que l'émission d'exsudats racinaires.

V. RELATIONS MICROFAUNE–MICROFLORE

A. APPROCHE EXPERIMENTALE *IN SITU* DES LIENS TROPHIQUES ENTRE LES MICROARTHROPODES ET LA MICROFLORE TOTALE

Au cours de précédentes études écologiques nous avons déjà constaté la présence en surnombre de Collembolés et d'Acariens sur des parcelles de sol forestier desséchées expérimentalement (Vannier, 1970, 1972,

1973) et le retour massif de ces animaux sur des échantillons de sol de granulométrie différente réintroduits dans une rendzine forestière (Vannier, 1975). Ces observations ont pu être expliquées par la relance de l'activité microbiologique sous les effets successifs du dessèchement et de la réhumectation du sol. Nous avons utilisé ce principe pour conduire une expérience de recolonisation concomitante par la microflore et la microfaune sur des échantillons de sol préalablement traités à différentes températures. Les résultats de cette étude que nous présentons ici sont extraits d'un travail entrepris sur deux sites forestiers de la région parisienne par Kilbertus, Vannier et Verdier en 1976.

Des échantillons de sol structuré (5 cm de diamètre, 5 cm de hauteur) ont été prélevés sur une surface de 5 m² dans une rendzine forestière à Brunoy (Essonne). Les échantillons ont été séparés en quatre lots qui ont subi un traitement thermique différent de façon à les distinguer, soit par un reliquat hydrique plus ou moins important, soit par une stérilisation plus ou moins complète, soit encore par une teneur variable en carbone minéralisable: 1er lot à 30°C pendant 5 jours; 2eme lot à 60°C pendant 4 jours; 3eme lot à 105°C pendant 48 heures et 4eme lot à 200°C pendant 24 heures. Après une période de 8 jours dans leur emplacement naturel les échantillons témoins et traités ont été à nouveau prélevés chaque semaine pendant un mois, pour en extraire la microfaune à l'entonnoir Tullgren, pour en étudier la microflore totale et pour suivre l'évolution du bilan respiratoire global. Parallèlement une série d'échantillons témoins et traités ont été extraits du sol pour contrôler leur taux d'humidité actuelle.

1. Mesures de l'activité respiratoire globale

L'activité respiratoire du sol peut être mesurée par la détermination des taux de production de gaz carbonique ou de consommation d'oxygène. Pour des raisons évoquées dans un article de Verdier (1975) l'activité microbiologique a été caractérisée par la consommation de O₂ en flacons fermés, sans absorption de CO₂ produit, contrairement aux méthodes classiques.

Les résultats sont présentés en activité relative au témoin, c'est-à-dire comme le rapport des consommations absolues d'oxygène pour les sols traités sur la consommation absolue du témoin le jour du prélèvement. Cela suppose que les fluctuations observées du témoin soient dues aux mêmes facteurs extérieurs (climat) et se retrouvent donc sur les sols traités. Sur la droite d'ordonnée +1 de la figure 4 correspondant aux témoins figurent les valeurs de l'activité absolue du témoin en microlitres d'oxygène par minute et gramme de sol au taux d'humidité actuelle. Ainsi l'activité absolue d'un sol traité s'obtiendra en multipliant ces valeurs par

l'activité relative du sol considéré au cours de la même semaine.

Le sol à 30°C marque une plus grande activité respiratoire dès la première semaine, puis se stabilise au niveau du témoin. Les sols à 60°C, 105°C et 200°C manifestent une plus grande réactivation avec cependant des amplitudes différentes, un pic apparaît en deuxième semaine pour les sols traités à 60°C et 200°C alors qu'il se produit plus tardivement pour le sol traité à 105°C. Ces mesures du bilan respiratoire traduisent essentiellement une relance de l'activité microbiologique globale égale ou supérieure au sol témoin. C'est ce que l'on doit vérifier dans l'analyse microbiologique ci-après.

2. Recolonisation des échantillons de sol par la microflore bactérienne et fongique

Les milieux de culture et techniques de détermination sont ceux décrits par Reisinger et Kilbertus (1975). Il a pu être constaté qu'au départ de l'expérience les sols traités à 105°C et 200°C sont stériles alors qu'il subsiste quelques germes dans ceux soumis aux températures de 30 et 60°C. On a exprimé la recolonisation des germes microbiens en fréquences relatives par rapport au témoin sur la figure 4. La stimulation de la flore bactérienne dans le sol à 30°C n'est pas spectaculaire et ceci avait été déjà confirmé par les mesures respirométriques. En revanche, à 60°C, 105°C et 200°C nous assistons vers la troisième semaine à un développement important des populations bactériennes que l'on peut expliquer de la façon suivante: à ces températures élevées incompatibles avec la vie les organismes qui étaient présents dans ces sols ont été tués sur place et offrent ainsi une quantité importante de matière nutritive aux Procaryotes colonisateurs.

Comme le souligne Kilbertus, étant donnée l'imperfection des techniques utilisées en microbiologie du sol et l'impossibilité d'homogénéiser parfaitement les échantillons de sol il ne faut tenir compte que des résultats globaux, c'est-à-dire, pour notre expérimentation, une stimulation très importante pour les sols traités à des températures égales ou supérieures à 60°C et nettement moindre pour les sols desséchés à 30°C.

Les variations qualitatives des populations bactériennes et fongiques sont intéressantes à détailler en comparant les échantillons témoins à ceux qui ont subi un traitement thermique. La microflore bactérienne des échantillons témoins est surtout composée d'Actinomycètes (*Streptomyces sp.*), d'*Arthrobacter sp.*, de *Xanthomonas* et de *Bacillus cereus*. Après traitement à 30°C, au temps zéro, les *Streptomyces* ne représentent plus que 0,5% de la population bactérienne totale, alors que le pourcentage de *Bacillus subtilis* atteint 54%. Les Bactéries sporulées sont les plus abondantes puisqu'elles représentent 63% de la population totale. Dès la remise des échantillons traités dans le sol le développement des autres souches est rapide et après deux semaines la

composition qualitative et les fréquences relatives des germes ont retrouvé le niveau des témoins. A 60°C, l'évolution de la microflore est analogue, avec peu de *Streptomyces* et beaucoup de Bactéries sporulées avec cependant un développement important des *Xanthomonas*. A 105°C et 200°C après une semaine d'incubation, les *Bacillus* dominant ainsi que les *Arthrobacter*, puis la situation se normalise à partir de la deuxième semaine d'expérience.

Les Champignons ne recolonisent pas les échantillons de sol traité aussi rapidement que les Bactéries. Dans le sol témoin 22 espèces ont pu être isolées par Kilbertus. Après traitement neuf sont encore présentes à 30°C, six à 60°C et plus aucune à 105°C et 200°C. Les Phycomycètes réapparaissent après deux ou trois semaines, mais les traitements thermiques ont pour conséquence de développer un nombre restreint d'espèces comme *Doratomyces steminitis* et *Oidiodendron rhodogenum*. C'est en fait le développement intensif de ces espèces que traduisent les mesures respirométriques du sol. La réduction du nombre des espèces fongiques peut être la conséquence de la concurrence trophique exercée par les Bactéries; elle peut également s'expliquer par une plus grande sensibilité des Champignons à l'apparition d'un taux élevé d'ammoniac sous l'effet du traitement thermique (teneur du sol en acides aminés et en azote minéral sous la forme d'ammonium échangeable).

3. Retour des Microarthropodes sur les échantillons de sol

Les animaux extraits des échantillons de sol témoins et traités ont été triés par grandes unités systématiques et dans notre analyse nous avons retenu les groupes dont les individus sont représentés en nombre suffisamment important dans la station; chez les Acariens: Oribates et Mésostigmates; chez les Collemboles: Entomobryens et Isotomides.

La recolonisation par la faune de semaine en semaine a été exprimée sous la forme de courbes de fréquences relatives par rapport au témoin: fréquence relative égale au rapport fréquence échantillon traité sur fréquence échantillon témoin pour chaque groupe zoologique; le témoin étant représenté par une droite d'ordonnée égale à l'unité (figure 5).

A 30°C, les Acariens Oribates sont constamment moins nombreux dans les échantillons traités que dans le sol témoin. En revanche les Acariens Mésostigmates sont en surnombre dès la première semaine d'incubation et après 15 jours ils sont cinq à six fois plus nombreux que dans le témoin. C'est également le cas des Collemboles Entomobryens qui reviennent plus nombreux sur les échantillons traités. Les Collemboles Isotomides réagissent plus tardivement mais à la quatrième semaine ils sont cinq fois plus nombreux dans les

échantillons traités.

A 60°C, on retrouve le même processus de recolonisation intense de la part des Acariens Mésostigmates et des Collembolés Entomobryens et Isotomides; ces derniers atteignent des densités dans les échantillons traités jusqu'à huit fois supérieures à celles rencontrées dans les témoins. Comme précédemment les Acariens Oribates ne se manifestent pas dans les échantillons traités alors qu'ils sont abondants dans les témoins.

A 105°C, le processus de recolonisation est identique et plus encore que précédemment, les Oribates sont sous-représentés, à l'inverse des autres groupes qui affluent massivement vers les échantillons traités.

A 200°C, le retour des Microarthropodes s'est fortement atténué; mais il se confirme encore que les Oribates sont plus en retrait par rapport aux autres groupes qui ne sont guère plus nombreux dans les échantillons traités que dans les témoins.

En comparant les courbes des figures 4 et 5, il n'est pas nécessaire de recourir à un test statistique de corrélation pour affirmer que le retour massif des microarthropodes sur les échantillons traités est lié à la forte relance de l'activité microbiologique que sont venues confirmer les mesures de consommation d'oxygène. Il nous semble évident que cette recolonisation rapide par les animaux a été provoquée par des besoins trophiques qui ont pu être satisfaits grâce au développement intense de la microflore dans les échantillons traités. Les Acariens Mésostigmates, les Collembolés Isotomides et Entomobryens ont été plus intéressés par la masse de matière nutritive disponible que par la diversité spécifique des microorganismes. Rappelons en effet que les Bactéries et surtout les Champignons sont beaucoup moins diversifiés dans les échantillons traités que dans les témoins, mais en revanche synthétisent beaucoup plus de matière nutritive pour les animaux. On peut donc déclarer que les échantillons de sol préalablement desséchés, puis réintroduits dans la station, ont servi d'appâts pour les Microarthropodes.

Cette expérience de recolonisation est révélatrice de l'activité biologique d'un sol brun calcaire. Lors d'une expérience parallèle, nous avons pu montrer que dans un podzol hydromorphe les animaux et la microflore ne recolonisent pas aussi rapidement les échantillons traités dans les mêmes conditions de température; on a noté des comportements animaux très opposés, à savoir que les Acariens Oribates reviennent massivement sur les échantillons traités de sol acide, alors que les Collembolés Isotomides en sont pratiquement absents. Ainsi donc, il deviendrait possible de caractériser l'activité biologique d'un sol en étudiant le comportement trophique de sa faune alors que jusqu'à présent on se contente d'analyser sa microflore. Le test zoologique qui consiste à

dessécher un échantillon de sol puis à le replacer *in situ* pour en extraire ensuite la faune, pourrait constituer un test probant de la mesure de l'activité biologique d'un sol.

B. CAS DES COLLEMBOLLES

Il est admis depuis longtemps que les microorganismes du sol constituent une source alimentaire importante pour les Collembolles (Macnamara, 1924). Ces germes sont ingérés essentiellement sous forme de mycélium et de spores fongiques, de bactéries ou de cellules algales (Bernardi et Parisi, 1968; Knight et Angel, 1967). Le régime alimentaire diffère selon l'espèce considérée et selon sa niche écologique du moment. Kilbertus et Vannier (1978) ont récemment observé en microscopie électronique la composition floristique des déjections de Collembolles. Ils ont pu constater que ces animaux se partageaient les ressources alimentaires dans un même biotope et n'entraient pas en concurrence trophique, respectant ainsi la règle de la coexistence interspécifique. D'autre part, ils ont pu voir que l'aliment traversant le tube digestif (Pl. VII,19) n'était pas totalement digéré et qu'une part importante était rejetée sous formes de spores viables (Pl. VII,21). C'est là peut-être un des rôles les plus importants joués par ces animaux: en plus de la fragmentation des litières permettant ainsi une meilleure attaque fongique et bactérienne, les Collembolles disséminent rapidement et à des distances considérables (toutes proportions gardées) les germes du sol. Ce transport est d'autant plus important que l'animal ingère préférentiellement ce type d'aliment dans un biotope donné (Pl. VII,21 et 22). Cette action permet la concentration en un point donné de certaines espèces microbiennes favorisant ainsi la biodégradation lorsque les conditions sont favorables. C'est un mode de dissémination que nous appellerons «active». Elle est certainement beaucoup plus efficace que la dissémination «passive» qui n'est qu'un transport accidentel à la surface des téguments (Pl. VII,20).

En fait les études sur les relations microflore-microfaune ne font que débuter et il sera nécessaire de préciser les liens exacts reliant à un moment donné, dans un biotope donné, ces deux catégories d'organismes. Cependant, à la lumière de ces premiers résultats, on peut déjà dire, qu'il existe entre l'animal et le microorganisme une association à bénéfice réciproque, l'un profitant de la source trophique constituée par le microorganisme, l'autre bénéficiant de la mobilité du premier et d'une protection efficace à l'intérieur des agrégats que renferment les pelotes fécales.

C. CAS DES NEMATODES

Comme nous l'avons vu précédemment les Nématodes se sont adaptés à la plupart des milieux. Un certain nombre d'informations générales ont été recueillies considérant quelques unes des interrelations entre Nématodes et environnement. Certains auteurs ont cependant engagé des travaux plus spécifiques concernant soit l'environnement physicochimique, soit l'environnement biologique. Seul le dernier point sera discuté ici.

Le facteur biotique peut se concevoir sous deux aspects. Il s'agit d'une part d'examiner un processus nutritionnel, la microflore (bactéries, champignons) en tant que source de nourriture pour les Nématodes. Des problèmes connexes apparaissent: une notion de complexe bactérien lié aux Nématodes bactériophages, et un rôle de dissémination important joué par ces animaux. D'autre part, il faut aussi envisager l'aspect antagoniste de la microflore sur les populations de Nématodes.

1. Nématodes Bactériophages

Depuis longtemps (Maupas, 1900) nous savons que certains Nématodes parmi les Rhabditidae, Cephalobidae, Plectidae, Alaimidae semblent se nourrir de substances en décomposition. L'hypothèse selon laquelle la nourriture de ces animaux est essentiellement bactérienne fut démontrée ultérieurement (Briggs, 1946; Nielsen, 1949; Nigon, 1949) lorsqu'il a été possible de les élever sur des milieux gélosés avec culture monoxénique bactérienne sans autre source de nourriture. Plus tard, Dougherty (1960), Brun (1966), Beguet (1971), Cayrol et B'Chir (1973), Dreyfus (1974) signalent que chaque espèce de Nématodes semble posséder sa propre flore ou complexe bactérien indispensable à son développement. C'est ainsi par exemple que *Caenorhabditis elegans* est toujours accompagné de 3 bactéries, *Bacillus megaterium*, *Pseudomonas maltophila* et *Flavobacterium*; pour *Mesorhabditis quercophila* il s'agit de *Proteus vulgaris*, *Bacillus*, *Flavobacterium*. La nature de la bactérie influence nettement la croissance du Nématode. Ainsi chaque Nématode bactériophage exige pour son développement des nutriments particuliers qu'il ne trouve que sur des colonies bactériennes bien déterminées. Il semble que des substances émises par les Bactéries attirent les Nématodes, et dans certaines conditions permettraient de lever la diapause d'œufs comme c'est par exemple le cas d'un *Diplogaster* des truffes gâtées: dans le sols des chênaies autour des truffes saines on ne trouve que très peu de Nématodes bactériophages et jamais l'espèce de *Diplogaster*. C'est seulement dans la truffe pourrie que ces animaux se développent en abondance. D'autre part il a aussi été démontré que ces Nématodes exsudent dans le milieu des substances stimulant la croissance bactérienne, ceci pouvant provoquer une transformation du milieu.

Ainsi non seulement ces Nématodes ont besoin de Bactéries particulières pour le développement d'une espèce donnée, mais aussi ils constituent un véritable réservoir bactérien. Par leur activité ils participent à la dissémination des bactéries dans le milieu et en plus en favorisent leur pullulation. On peut dès lors considérer contrairement à ce qui est communément affirmé le rôle extrêmement important de ces Nématodes bactériophages dans les sols.

Les résultats des travaux que nous venons d'évoquer ont pour la plupart été obtenus au laboratoire. Quelques-uns ont été réalisés sur le terrain et concernent uniquement des recherches à but agronomique. Bien que dépassant le cadre thématique de ce livre nous ne pouvons passer sous silence l'intérêt de cette étude pour des sols cultivés. Cette association Bactéries – Nématodes peut être nuisible; c'est le cas par exemple de *Cruzinema lambdiensis* qui favorise le développement de *Pseudomonas tolaasi* agent d'une grave maladie du Champignon de couche. Dans le cas du rôle favorable nous pouvons citer un exemple de lutte biologique: le Nématode *Neoaplectana carpopapsae* est parasite d'un Insecte ravageur; lorsque le stade infestant du Nématode passe dans l'hémocoel de l'insecte, il y introduit son complexe bactérien dont notamment *Achromobacter nematophilus* qui se multiplie activement et provoque chez l'insecte une septicémie mortelle.

Les études préliminaires sur l'association Bactéries – Nématodes soulignent l'intérêt des recherches que l'écologie du sol se doit de développer. Par le biais de ces associations bactériennes qui sont à la fois symbiose et source de nourriture, les Nématodes jouent un rôle prépondérant dans la dégradation de la matière organique. De même il sera profitable de préciser les relations Nématodes bactériophages – Rhizobium ou Nématodes – mycorrhizes, relations qui pourraient s'avérer importantes sur le plan de l'équilibre général du végétal considéré. D'autre part, il est possible d'envisager un certain parallélisme entre les fluctuations de la nématofaune saprophyte et celles des flores bactériennes à l'intérieur d'un même réseau trophique. En général, ces Nématodes bactériophages sont récoltés en abondance dans les sols à humus doux (Mull) où ils constituent l'élément dominant de la nématofaune. Par exemple dans la charmaie du Parc de Brunoy ils représentent 42% de la population des Nématodes et leur abondance est maximale au printemps et surtout en automne. Le même phénomène automnal s'observe dans une ormaie rudérale alors qu'au même instant à quelques dizaines de mètres de cette station, dans le podzol de la chênaie de Sénart, ces bactériophages ne représentent que 4% de la nématofaune et aucune activité particulière n'y est décelée.

2. Nématodes mycophages

Contrairement aux Nématodes bactériophages qui possèdent une large cavité buccale ouverte en forme de tube et pompent véritablement leur nourriture, les mycophages ont un stoma étroit muni d'un stylet qui leur permet de perforer les tissus mycéliens pour en aspirer le contenu. Chez certaines espèces mycophages, comme *Ditylenchus myceliophagus*, *Aphelenchus avenae* etc., il a été mis en évidence une sécrétion externe, au moyen du stylet, d'enzymes permettant une prédigestion des aliments. Ce phénomène est également observé chez des formes phytophages et certains prédateurs, tous munis de stylets ou de dents perforatrices.

Il est actuellement difficile de définir l'impact de ces Nématodes dans les écosystèmes forestiers. Ils sont très répandus dans tous les sols et présentent souvent peu de spécificité envers la nourriture mycélienne. Par exemple sur 115 champignons communs testés, *Ditylenchus destructor* (espèce également phytophage) a pu se nourrir de 64 d'entre eux. Cependant suivant les espèces il est possible de noter une certaine préférence. Nickie et Macintosh (1968), étudiant les dégâts causés à des cultures de *Rhizoctonia*, *Fusarium* et *Verticillium*, ont pu constater que *Aphelenchoides sacchari* détruit complètement le mycélium de *Rhizoctonia* tandis que *A. besseyi* se nourrit préférentiellement des Conidiospores. De même *Aphelenchus avenae* semble s'attaquer préférentiellement aux champignons parasites de plantes.

Sur la base des travaux récents prenant en compte les formes généralement admises comme mycophages on peut admettre que ces espèces représentent environ 20% de la nématofaune: 12 % pour des forêts caduques et conifères d'Ecosse (Boag, 1974), 20% pour des conifères sur Dunes de Pologne et 38% en forêt mixte (Wasilewska, 1971) avec une sensible augmentation numérique au printemps, 25% sur podzol en forêt de Sénart, 38% sur mull à Brunoy avec également un pic printanier plus marqué que durant la saison automnale. La majorité (60 à 70%) de ces Nématodes petits et très fins (0,5 à 0,8 mm de long en moyenne) se situe dans les 3 premiers centimètres du sol.

Un certain nombre de précisions ont été obtenues quant au mode d'action et à son intensité, à la biologie et l'écologie de différentes espèces mycophages mais celles-ci concernent principalement des relations à incidence agronomique: par exemple relation Nématodes – Champignon de couche, spécificité d'action envers des champignons parasites de plantes ou des champignons mycorrhizogènes. Cependant à notre connaissance aucune étude d'interrelation Nématodes mycophages – Champignons dans l'équilibre biologique des sols forestiers n'a été entreprise.

D. ROLE ANTAGONISTE DE LA MICROFLORE SUR LES POPULATIONS DE NEMATODES

Certains produits de la décomposition microbienne peuvent être toxiques pour les Nématodes. C'est ainsi que la production d'acides gras volatils entraîne des réductions de populations de *Tylenchorhynchus* (Johnston, 1959 *in*: Sayre, 1971). Plusieurs auteurs donnent des conclusions similaires avec d'autres Nématodes. De même, la production d'ammonium peut être nématocide pour certaines populations phytoparasites. Il a été également démontré *in vitro* l'action lytique des myxobactéries sur des Nématodes bactériophages.

Toujours en milieu de culture, Mankau (1969) a montré que le filtrat d'*Aspergillus niger* est léthal pour *Aphelenchus avenae*. La plupart de ces phénomènes ont été observés au laboratoire et il est difficile d'en évaluer l'ampleur dans la nature.

Il a également été fait état d'affections bactériennes chez des Nématodes. On ne peut affirmer l'existence de ce «parasitisme», car à notre connaissance il n'a jamais été démontré le fait de savoir si ces Bactéries sont de véritables parasites ou seulement des saprophytes se développant chez des Nématodes morts ou blessés. C'est notamment ce dernier point qui est constaté dans de nombreux cas d'attaque de Nématodes par des champignons endozoïques tels que *Nématoctonus*, *Harposporium*, *Catenaria* qui passent la totalité de leur stade végétatif à l'intérieur du corps de l'animal. Ces Champignons illustrent parfaitement la transition qui existe entre parasitisme et prédation lorsque l'on aborde le problème des champignons nématophages.

Connus dès la seconde moitié du 19^{ème} siècle, il a fallu cependant attendre les travaux de Drechsler (1935 à 1955) puis de Duddington (1940 à 1963) pour obtenir des renseignements substantiels sur les champignons prédateurs de Nématodes. Depuis, différents auteurs (Esser et Sobers, 1964; Soprunov, 1958; Sayre, 1971; Mankau et Mankau, 1963; Balan et Gerber, 1972; Cayrol et B'Chir, 1972, etc.) ont accru nos connaissances sur le nombre d'espèces prédatrices (plus de 100), leur mode d'action et leur rôle dans l'équilibre biologique des sols. A côté des Zoopagales (Phycomycètes) prédateurs endozoïques bien plus actifs sur les Protozoaires, les Hyphomycètes représentent les antagonistes les plus importants, capturant leur proie au moyen de pièges spécialisés. Les principaux genres prédateurs sont *Arthrobotrys*, *Trichothecium*, *Dactylaria*, *Dactylella*, *Monacrosporium*. Brièvement résumé, il existe deux types de pièges: pièges mécaniques et pièges adhésifs. Ces derniers sont constitués par de courtes ramifications latérales du mycélium formant une boucle. Dans certains cas, comme chez *A. oligospora*, les branches s'anastomosent et donnent un réseau complexe de boucles dans toutes les directions. Ces boucles sécrètent une substance gluante et des Nématodes pris à leur

contact sont incapables de s'en dégager et finissent par mourir. Des hyphes trophiques sont alors développés dans le corps de l'animal et en absorbent le contenu. Chez d'autres prédateurs, comme *Dactylella ellipsora* les pièges adhésifs sont constitués par des petits boutons gluants fixés au mycélium par un court pédoncule et fonctionnent comme les pièces réticulés. Parmi les organes mécaniques de capture, il existe des anneaux constricteurs et non constricteurs. Ces anneaux sont formés en général de trois cellules incurvées et rattachés au mycélium par un petit pédoncule. Dans le cas des non-constricteurs, comme *Dactylaria candida*, la taille de l'anneau est telle que le Nématode qui s'y engage se trouve coincé et peut difficilement en sortir. Des hyphes trophiques émises par l'anneau pénètrent alors dans le corps de l'animal comme pour les pièges gluants. Dans le cas des anneaux constricteurs, comme *Dactylella bembicodes*, la face interne de l'anneau est sensible au contact; lorsqu'un Nématode les touche, les cellules se gonflent soudainement (1/10 de seconde) et l'anneau enserre solidement l'animal qui ne peut plus se dégager. Dans d'autres cas, comme les *Monacrosporium*, il s'agit de spires enroulées en ressort qui se resserrent au contact de la proie. Il est intéressant de noter que des cultures de ces Champignons au laboratoire ne montrent pratiquement pas la formation de pièges; par contre, l'addition de Nématodes aux cultures entraîne la formation d'organes de capture, de même que l'addition d'un filtrat stérile issu d'une culture de Nématodes. La substance induisant la formation de pièges, appelée némine (Pramer et Stoll, 1959) est une protéine (Winkler *et al.*, 1961) dont les propriétés ont été étudiées par Kuyama et Pramer (1962). D'autres substances organiques issues de tissus animaux, sérum, etc., ont les mêmes effets.

Ces Champignons prédateurs sont très répandus dans les sols, les bois en décomposition, les milieux humifères et de nombreuses formes en ont été décrites dans les sols forestiers. Différents auteurs étudient la possibilité de les utiliser en lutte biologique contre des Nématodes parasites de plantes et d'animaux sous certaines conditions.

Les résultats obtenus dans la nature ne sont pas toujours aussi évidents que les expériences réalisées au laboratoire, et les études actuelles tendent à mieux définir les exigences écologiques des Champignons prédateurs. De différents travaux on peut retenir que des variations des sources énergétiques entraînent des modifications de la prédation. Il semblerait ainsi que le piégeage important des Vers n'a lieu qu'au début de la dégradation de la matière organique (expérience sur sol amendé) et ne dure que quelques semaines. Bien que la présence de Nématodes conditionne la formation de pièges, il n'existe pas de relation simple entre le taux des populations nématologiques et l'activité prédatrice des Champignons; dans certains cas, celle-ci serait plus dépendante de la libération de carbohydrates solubles durant la dégradation de la matière organique. Cooke

(1968) a pu observer une succession de champignons nématophages au cours de la décomposition organique: les Champignons à pièges adhésifs réticulés apparaissent en premier, suivis par des Zoopagales et enfin par les Champignons à anneaux.

Ces Champignons sont communs dans la plupart des sols mais semblent absents dans les sols minéraux extrêmes et ne tolèrent guère les milieux très acides. Il est encore impossible d'avoir une idée réelle de l'impact des Champignons prédateurs sur les populations de Nématodes dans les conditions naturelles.

CONCLUSION

En tenant compte de l'apport d'énergie solaire, des conditions climatiques et de la composition physico-chimique du sol, on peut concevoir une unité fondamentale (fig. 6) constituée uniquement par un producteur chlorophyllien et les microorganismes nécessaires à la décomposition et à la reminéralisation de la matière organique.

Ces deux composants sont absolument indispensables au maintien de la vie sur terre: les producteurs primaires en utilisant l'énergie solaire, synthétisent des composés organiques complexes; les décomposeurs utilisent les cadavres des premiers, les minéralisent, évitant par là-même une accumulation considérable de litière et remettant à la disposition des plantes des éléments simples que celles-ci peuvent uniquement utiliser.

Cette «unité fondamentale» serait théoriquement capable de se suffire à elle-même s'il n'existait pas des fuites, comme par exemple:

- Les consommateurs qui prélèvent une fraction de la production primaire végétale. Dans les écosystèmes terrestres ces consommateurs sont surtout représentés par les Insectes herbivores mais également par des parasites animaux (par ex. Nématodes) et végétaux qui exploitent leur hôte et entraînent des modifications physiologiques de la plante parfois très importantes. Ces parasites agissent souvent en synergie. C'est le cas notamment des relations entre Nématodes et Bactéries, Nématodes et Champignons, Nématodes et Virus. A ces consommateurs primaires nous pouvons ajouter des consommateurs secondaires, tertiaires etc., qui sont représentés par les prédateurs animaux et végétaux vivant aux dépens des herbivores et des carnivores. Parmi les prédateurs animaux on pourrait citer les Nématodes Mononchides et chez les Collembolés les *Friesea* se nourrissant de divers Nématodes.

Parmi les végétaux on pourrait citer les Champignons prédateurs. Cependant, après passage dans une chaîne trophique plus ou moins complexe, ces substances prélevées par les différents consommateurs sont partiellement restituées au sol sous forme de cadavres animaux et de déjections et repris par les décomposeurs.

- Dans le sol, les Bactéries dénitrifiantes qui «gaspillent» une certaine quantité d'azote, les pertes étant plus ou moins compensées par les germes fixateurs.

Dans le sol lui-même, un certain nombre d'organismes sont capables d'influer sur la vitalité des Producteurs et des Décomposeurs, souvent en accélérant les processus de recyclage.

Il s'agit, entre autres, des Bactéries capables d'altérer les minéraux obtenus dans ce biotope et de mettre à la disposition de la plante chlorophyllienne un supplément trophique non négligeable, sous forme de Potassium par exemple. Cette action peut également aboutir à la libération de Phosphore, d'oligo-éléments ou de vitamines.

Un rôle comparable est joué par la faune du sol qui est capable de brasser le milieu (Vers de terre) ou de fragmenter la litière (Isopodes, Microarthropodes) permettant ainsi une rotation plus rapide des éléments. Le rôle exact joué par les animaux bien qu'encore peu étudié nous apparaît très important. La concentration de protéine ou de chitine constituée par les cadavres de Nématodes ou des Insectes influe de façon considérable sur la répartition des microorganismes du sol. La dissémination active des germes constitue peut-être l'activité la plus importante des animaux, tout comme le transport des feuillets d'argile qui seront captés par la suite par les Bactéries de la litière.

Il a été notamment possible de cultiver différentes souches de Champignons à partir d'excréments de Collembolles. De même les Nématodes bactériophages, véritable réservoir bactérien ont une part active dans l'ensemencement du milieu. En outre, il a été démontré que la sécrétion de substances par la faune nématologique favorise le développement de la microflore. On a trop longtemps prêté à la microfaune un simple rôle de «trituration» de la matière organique. Il faut aujourd'hui concevoir et approfondir un autre rôle éminemment plus actif: par leur mobilité tous ces animaux interviennent dans la réorganisation constante de la dégradation de la matière organique, souvent en favorisant et en amplifiant l'action des microorganismes.

Dans l'unité fondamentale elle-même, on assiste à une répartition du travail entre les différents microorganismes. Après que les germes de la phyllosphère (surtout des levures) aient utilisé des exsudats

foliaires, les champignons filamenteux transforment les tissus végétaux morts et les minéralisent partiellement. Une autre fraction est «transformée» en humus soit par enrobage direct par de l'argile, soit indirectement sous forme de granules fongiques. Cet humus *sensu lato* constitue en fait, avec les microcolonies procaryotiques des agrégats, des réserves alimentaires potentielles, autorisant un redémarrage rapide de la microflore après une période défavorable.

Dans le sol lui-même, la répartition des germes est liée à la structure de ce milieu. La présence d'agrégats permet en effet une conservation prolongée des Bactéries Gram négatives, dépourvues de mécanismes de protection. Entre ces agrégats se développent essentiellement des procaryotes Gram positifs ainsi que des Champignons. Cette répartition en fonction des espaces extra et intra-agrégats n'est pas exclusive, mais les catégories de germes précitées dominent dans ces niches écologiques. On arrive ainsi, en l'absence de toute perturbation externe, à une sorte d'équilibre microbiologique dans les sols forestiers: les colonies bactériennes entourées de phyllosilicates semblant caractériser cet état.

Mais cet équilibre est très fragile et peut être rompu par:

- une déshydratation poussée qui peut provoquer la mort d'un grand nombre d'individus ainsi que la disparition des colonies procaryotiques,
- une concentration en aliments qui est susceptibles de sélectionner une certaine catégorie de germes enzymatiquement bien adaptés. C'est le cas, dans les conditions naturelles de la présence de cadavres animaux; c'est également le cas à proximité d'une racine vivante ou morte: dans le premier cas les exsudats racinaires permettent le développement d'une flore particulière dans un espace bien délimité, la rhizosphère, dans le second cas, les tissus morts constituent de véritables artères de pénétration des microorganismes vers les horizons inférieurs.

Des conditions artificielles, c'est-à-dire l'enfouissement d'engrais chimiques ou biologiques, conduisent à un phénomène identique, mais l'action de ces substances aboutit à un résultat plus homogène. L'introduction de ces engrais dans le sol a tendance à détruire l'équilibre biologique des sols naturels et n'entraîne qu'une fertilité accrue temporaire.

Contrairement à ces milieux travaillés par l'homme, les sols naturels présentent une infinité de microhabitats. Cette hétérogénéité rend délicate une interprétation des résultats microbiologiques obtenus à partir

de milieux de culture. Il semble, en effet, que la présence plus ou moins abondante de colonies bactériennes rend aléatoire une étude quantitative suivie, d'autant plus que les milieux utilisés sont toujours sélectifs. Cependant on constate, généralement, une prédominance des *Arthrobacter*, des Actinomycètes et des *Bacillus*, les germes Gram négatifs ne devenant importants en nombre que lorsque les conditions deviennent favorables.

Aujourd'hui, les voies prioritaires de la recherche en Ecologie du sol s'orientent vers l'étude des réseaux trophiques à travers lesquels transite obligatoirement toute la production de matière élaborée dans l'écosystème. La matière organique d'origine végétale ou animale ne chemine pas le long de chaînes trophiques simples, car il existe de nombreux cas de coprophagie et même d'auto-coprophagie qui permettent aux animaux d'exercer une dégradation plus complète des grosses molécules organiques, avec l'aide efficace des enzymes sécrétées par les microorganismes. Cette réalité de l'exploitation du milieu forestier par l'association microfaune-microflore correspond bien à l'image qu'en a donnée Crossley (1977) et qui compare le sol de la forêt à un gigantesque rumen.

REMERCIEMENTS

Nous remercions Madame Françoise Arpin pour son aide apportée dans le calcul des densités annuelles des Microarthropodes du sol, Madame Catherine Munoz-Cuevas qui s'est chargée de l'illustration des figures au trait et Mademoiselle Marie-Ange Delamare-Deboutteville qui a dactylographié notre manuscrit et nos tableaux numériques.

BIBLIOGRAPHIE

- ARPIN P. (1975) – Sur quelques aspects des interactions sol-nématodes dans des biocénoses forestières ou herbacées, *Rev. Ecol. Biol. Sol.*, **12**, 57–67.
- ARPIN P. (1975) – Etude systématique et dynamique de deux nématocénoses en climat tempéré, *Rev. Ecol. Biol. Sol.*, **12**, 493–521.
- AUDUS L.J. (1950) – The biological detoxication of 2, 4-chlorophenoxyacetic acid in soil, *Plant Soil*, **2**, 31–36.
- BAHTT G.C. (1970) – The soil microfungi of white cedar forests in Ontario, *Can. J. Bot.*, **48**, 333–339.

- BALAN J., GERBER N. (1972) – Attraction and killing of the Nématode *Panagrellus redivivus* by the predaceous fungus *Arthrobotrys dactyloides*, *Nematologica*, **18**, 163–173.
- BASSUS W. (1967) – Der Einfluss von Meliorations- und Düngungsmaßnahmen auf die Nematodenfauna verschiedener Waldböden, *Pedobiologia*, **7**, 280–295.
- BAUZON D., BACHELIER G., ROUILLER J. (1967) – Caractéristiques pédologiques et microbiologiques des sols de la RCP 40 de la forêt de Sénart et du parc de Brunoy, *Rev. Ecol. Biol. Sol.*, **4**, 533–551.
- BAUZON D., PONGE J.F., DOMMERGUES Y. (1974) – Variations saisonnières des caractéristiques chimiques et biologiques des sols forestiers interprétées par l'analyse factorielle des correspondances, *Rev. Ecol. Biol. Sol.*, **2**, 283–301.
- BECK T., POSCHENRIEDER H. (1958) – Über die artenmässige Zusammensetzung der Mikroflora eines sehr sauren Waldmoorprofils, *Zbl. Bakt.*, **3**, 672–683.
- BEGUET B. (1971) – Influence du vieillissement parental sur la fécondité de la descendance chez un Nématode hermaphrodite: *Caenorhabditis elegans*, *Thèse 3ème cycle*, Lyon, 51 pp.
- BERNARDI (de) F., PARISI V. (1968) – Osservazioni sul regime alimentare di alcune specie di *Orchesella* e *Tomocerus* (Collembola) in una valle alpina (Val Malenco), *Acad. Naz. Lincei*, **45**, 582–590.
- BETSCH J.M. (1978) – Eléments pour une monographie des Collemboles Symphypléones (Hexapodes, Aptérygotes), *Thèse doctorat d'état*, Mus. Nat. Hist. Nat., Univ. Paris VI, 420 pp.
- BIRCH H.F., FRIEND M.T. (1956) – Humus decomposition in African soils, *Nature*, **178**, 500.
- BIRCH H.F. (1959) – Further observation on humus decomposition and nitrification, *Plant and Soil*, **2**, 262–286.
- BIRCH H.F. (1960) – Nitrification in soil after different periods of dryness, *Plant Soil*, **12**, 81–96.
- BOAG B. (1974) – Nématodes associated with forest and woodland trees in Scotland, *Ann. Appl. Biol.*, **77**, 41–50.
- BOULLARD B. (1968) – *Les Mycorrhizes*, *Monographie 2*, Masson, Paris, 135 pp.

- BRIGGS M.P. (1946) – Culture method for a free-living soil Nématode, *Thèse Stanford University*, 63 pp.
- BROWN M.E. (1975) – Rhizosphere micro-organisms. Opportunists, bandits or benefactors? In: *Soil microbiology*, ed. Walker N., Butterworths, London and Boston, 21–38.
- BRUN J.L. (1966) – Influence des conditions de milieu sur la fécondité de *Caenorhabditis elegans* à différentes températures, *Nematologica*, **12**, 539–556.
- CAPSTICK C.K., TWINN D.C., WAID J.S. (1957) – Predation of natural populations of free living Nematodes by fungi, *Nematologica*, **2**, 193–201.
- CASIDA L.E. Jr. (1965) – Abundant microorganism in soil, *Appl. Microbiol.*, **13**, 327–334.
- CASSAGNAU P. (1952) – Sur le régime alimentaire des *Friesea* Dalla Torre (Collemboles Poduromorphes), *Vie Milieu*, **3**, 304–305.
- CASSAGNAU P. (1961) – *Ecologie du sol dans les Pyrénées Centrales. Les biocénoses de Collemboles*, Hermann, Paris, 235 pp.
- CASSAGNAU P. (1971) – Biologie de *Bilobella grassei* (Denis) dans la région toulousaine (Collemboles Neanuridae). *Bull. Soc. Hist. Nat. Toulouse*, **107**, 279–294.
- CAYROL J.C., B'CHIR M.M. (1972) – Sur le rôle des champignons prédateurs de Nématodes dans l'équilibre biologique des sols, *C.R. Séances Soc. Biol.*, **166**, 909–915.
- CAYROL J.C., B'CHIR M.M. (1973) – Rôle des divers Nématodes saprophages sur la multiplication de bactéries associées à quelques dépérissements du champignon de couche, *Ann. Phytopath.*, **4**, 409.
- CHAN E.C.S., KATZNELSON H. (1961) – Growth interactions of *Arthrobacter globiformis* and *Pseudomonas* sp. in relation to rhizosphere effects, *Can. J. Microbiol.*, **7**, 759–767.
- CHEN M., ALEXANDER M. (1973) – Survival of soil bacteria during prolonged desiccation, *Soil Biol. Biochem.*, **5**, 213–221.
- CHRISTENSEN M., WHITTINGHAM W.F. (1965) – The soil microfungi of open bogs and conifer swamp in Wisconsin, *Mycologia*, **57**, 882–896.

- CLARK F.E. (1969) – Associations écologiques entre microorganismes du sol. *In: Biologie des sols*, UNESCO, Paris, 125–164.
- COINEAU Y. (1974) – Eléments pour une monographie morphologique, écologique et biologique des Caeculidae (Acariens). *Mém. Mus. Nat. Hist. Nat, Paris, Série A*, **71**, 1–299.
- COLEMAN C.D. (1970) – Nematodes in the litter and soil of El Verde rain forest. *In: A tropical rain forest: a study of irradiation and ecology at El Verde, Puerto Rico*, eds. Odum, H.T., Pigeon, R.F., Division of Technical Information, U.S. Atomic Energy Commission, Oak Ridge, Tennessee, 103–104.
- COOKE R. (1968) – Relationships between nematode-destroying fungi and soil borne phytonematodes, *Phytopath.*, **58**, 909–913.
- CROSSLEY D.A. Jr. (1977) – The role of terrestrial saprophagous arthropods in forest soils: current status of concepts. *In: The role of arthropods in forest ecosystems*, ed. WATTSON W.J., Springer, New-York, 49–56.
- DANGERFIELD J.A., WESTLAKE D.W.S., COOK F.D. (1975) – Quantitative assessment of the bacterial rhizosphere flora of *Pinus contorta* var. *latifolia*, *Can. J. Microbiol.*, **21**, 2034–2038.
- DELAMARE DEBOUTTEVILLE C., VANNIER G. (1966) – La recherche coopérative sur programme en écologie du sol ou R.C.P. 40, *Rev. Ecol. Biol. Sol.*, **3**, 523–531.
- DOMMERGUES Y. (1962) – *Contribution à l'étude de la dynamique microbienne des sols en zone semi-aride et en zone tropicale sèche*, INRA Paris, 157 pp.
- DOMMERGUES Y., DUCHAUFOR Ph. (1965) – *In: Ecologie microbienne du sol*, eds. Dommergues Y., Mangenot F., Masson, Paris, 796 pp.
- DOMMERGUES Y., MANGENOT F. (1970) – *Ecologie microbienne du sol*, Masson, Paris, 796 pp.
- DOUGHERTY E. (1960) – Cultivation of aschelminthes especially Rhabditid nematodes. *In: Nematology: fundamentals and recent advances*, eds. Sasser J.N., Jenkins W.R., University of North Carolina Press, Chapel Hill, 297–318.
- DRECHSLER C. (1937) – Some hyphomycetes that prey on free-living terricolous nematodes, *Mycologia*, **29**,

447–552.

DRECHSLER C. (1950) – Several species of *Dactylella* and *Dactylaria* that capture free living nematodes, *Mycologia*, **42**, 1–79.

DREYFUS B. (1974) – Contribution à l'étude des relations nematodes-bactéries chez quelques nématodes Rhabditida, *DEA de l'ENSA*, Montpellier, 52 pp.

DUDDINGTON C.L. (1960) – Biological control: predaceous fungi. *In: Nematology: fundamentals and recent advances*, eds. Sasser J.N., Jenkins W.R., University of North Carolina Press, Chapel Hill, 461-465.

DUDDINGTON C.L. (1963) – Predaceous fungi and soil nematodes. *In: Soil organisms*, eds. Doeksen J., Van der Drift J., North Holland Publishing Company, Amsterdam, 298–304.

EGUNJOBI O.A. (1971) – Soil and litter nematodes of some New-Zealand forests and pastures, *N. Z. J. Sci.*, **14**, 568–579.

EGVORA S.A., ENIKEEVA M.G., BOL'SHAKOVA V.S. (1964) – Microorganisms as a component for a forest biogeocoenose. *In: Fundamentals of forest biogeocoenology*, eds Sukachev V.N., Dylis N.V., Botanical Institute and Laboratory of Forest Science, Academy of Sciences of the U.S.S.R., Moscow.

EL BALKHI M., MANGENOT F., PROTH J., 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.

ESSER R.P., SOBERS E.K. (1964) – Natural enemies of nematodes, *Proc. Soil Crop. Sci., Soc. Fla.*, **24**, 326–353.

GILOT J.C., DOMMERGUES Y. (1965) – *In: Ecologie microbienne du sol*, éd. Dommergues Y., Mangenot F., Masson, Paris, 796 pp.

GOCHENAUER S.E., BACH US M.P. (1967) – Mycoecology of willow and cottonwood lowland communities in southern Wisconsin. II. Soil microfungi in the sand bar willow stands, *Mycologia*, **59**, 893–901.

GOCHENAUER S.E., WHITTINGHAM W.F. (1967) – Mycoecology of willow and cottonwood lowland communities in southern Wisconsin. I. Soil microfungi in the willow cottonwood forest, *Mycopathol.*

- Mycol. Appl.*, **33**, 125–139.
- GOODFELLOW M. (1967) – The classification of bacteria in a pine forest soil. *PhD Thesis*, University of Liverpool.
- GOODFELLOW M. (1968) – Properties and composition of the bacterial flora of a pine forest soil. *J. Soil. Sci.*, **19**, 154–167.
- GOODFELLOW M. (1969) – Numerical taxonomy of some heterotrophic bacteria isolated from a pine forest soil. *In: The soil ecosystem*, ed. Sheals J.C., Systematics Association, London, 83–105.
- GRAY T.R.G., WILLIAMS S.T. (1974) – *Soil microorganisms*, Hafner, New York, 240 pp.
- GRAY T.R.G., HISSET R., DUXBURY T. (1973) – Bacterial population of litter and soil in a deciduous woodland. I. Qualitative studies, *Rev. Ecol. Biol. Sol.*, **10**, 495–503.
- GRAY T.R.G., HISSET R., DUXBURY T. (1974) – Bacterial population of litter and soil in a deciduous woodland. II. Numbers, biomass and growth rates, *Rev. Ecol. Biol. Sol.*, **11**, 15–26.
- GREAVES M.P., DARBYSHIRE J.F. (1975) – Microbial decomposition of plant roots. *In: Biodégradation et Humification*, eds Kilbertus G. *et al.*, Pierron, Sarreguemines, 108–111.
- HATTORI T. (1973) – *Microbial life in soil: an introduction*, Dekker, New-York, 427 pp.
- HISSET R., GRAY T.R.G. (1973) – Bacterial population of litter and soil in a deciduous woodland. I. Quantitative studies, *Rev. Ecol. Biol. Sol.*, **10**, 495–508.
- HOLDING A.J. (1960) – The properties and classification of predominant Gram negative bacteria occurring in soil, *J. Appl. Bact.*, **23**, 515–525.
- HOLDING A.J., FRANKLIN D.A., WATLING R. (1965) – The microflora of peat podzols transition, *J. Soil Sci.*, **16**, 44–59.
- HUHTA V., KARPPINEN E., NURMINEN M., VALPAS A. (1957) – Effect of silvicultural practices upon arthropod, annelid and nematode populations in coniferous forest soil, *Ann. Zool. Fenn.*, **4**, 87–143.
- JÄGER G. (1967) – Changes in the activity of soil microorganisms influenced by physical factors. *In: Progress*

in soil biology, eds. Graff O., Satchell, J.E., Friedr. Vieweg & Sohn, Braunschweig.

- JENSEN V. (1963) – Studies on the microflora of Danish beech forest soils. III. Properties and composition of the bacterial flora, *Zentbl. Bakt. Parasit Kde*, **116**, 594.
- JENSEN V., FELUMB G. (1962) – Description of some «coryneform» bacteria isolated from forest soil, *Roy. Vet. Agric. Coll. Copenhagen, Yearbook 1962*, 195–210.
- 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. Nemat.*, **3**, 175–183.
- KATZNELSON H., ROUATT J.W. (1957) – Manometric studies on rhizosphere and non rhizosphere soil, *Can. J. Microbiol.*, **3**, 673–678.
- KIFFER E.A.A., KILBERTUS G., PROTH J. (1978) – Rhizoplan et mycorrhizoplan de *Picea abies* (L.) Karst., *Bull. Acad. Soc. Lorr. Sci.*, **16**, 125–136.
- KILBERTUS G. (1973) – Etude écologique de la strate muscinale dans une pinède sur calcaire lusitanien en Lorraine. In: *Nouveaux documents pour une étude intégrée en écologie du sol*, CNRS Paris, 35–147.
- KILBERTUS G. (1978a) – Technique d'étude des sols en microscopie électronique, *Bull. Int. Biol. Sol.*, Lyon (sous presse).
- KILBERTUS G. (1978b) – *Biodégradation de la matière organique. Importance et place des champignons dans les chaînes trophiques* (à paraître).
- KILBERTUS G. (1978c) – (en russe) – Influence des facteurs externes sur la composition qualitative et quantitative de la microflore autochtone du sol, *Izv. Akad. Nauk. SSSR, Ser. Biol.*, **4**, 613.
- KILBERTUS G., REISINGER O. (1975) – Dégradation du matériel végétal. Activité *in vitro* et *in situ* de quelques microorganismes, *Rev. Ecol. Biol. Sol.*, **12**, 347–358.
- KILBERTUS G., KIFFER E. (1977) – Use of electron microscopy for soil microbiology: capabilities and limitations, *Zbl. Bakteriopl.*, **132**, 392–399.
- KILBERTUS G., PROTH J. (1978) – *Modifications ultrastructurales observées dans un sol au cours d'un cycle annuel. Modes d'association et vitalité des germes* (à paraître).

- KILBERTUS G., VANNIER G. (1978) – Etude des relations microfaune-microflore du sol en prenant comme exemple quatre espèces d'Insectes Collemboles. *In: 103ème Congr. Nat. Soc. Sav.*, 13-14 avril, Nancy (sous presse).
- KILBERTUS G., VANNIER G., VERDIER B. (1976) – Etude *in situ* de la recolonisation par la microfaune et la microflore des échantillons de sol forestier ayant subi un traitement thermique, *Bull. Mus. Nat. Hist. Nat.*, **419**, 113–142.
- KILBERTUS G., PROTH J., MANGENOT F. (1977) – Sur la répartition et la survivance des microorganismes du sol, *Bull. Soc. Acad. Lorr. Sci.*, **16**, 93–104.
- KILBERTUS G., KIFFER E., PROTH J. (1978) – Influence des racines asymbiotiques et des mycorrhizes de *Picea abies* (L.) Karst. sur la microflore tellurique, *Rev. Ecol. Biol. Sol*, **15**, 297–310.
- KILBERTUS G., PROTH J., VERDIER B. (1978) – Effets de la dessiccation sur les bactéries Gram négatives d'un sol, *Soil. Biol. Biochem.* (sous presse).
- KITAZAWA Y. (1967) – Community metabolism of soil invertebrates in forest ecosystems of Japan. *In: Secondary productivity of terrestrial ecosystems*, ed. Petruszewicz K., Polish Academy of Sciences, Warsaw, 649–661.
- KITAZAWA Y. (1971) – Productivity of forest ecosystems, *Proc. Brussel. Symp. 1969*, 485–498.
- KNIGHT C.B., ANGEL R.A. (1967) – A preliminary study of the dietary requirements of *Tomocerus* (Collembola), *Amer. Midland Natur.*, **77**, 510–517.
- KUYAMA S., PRAMER D. (1962) – Purification and properties of a protein having nemin activity, *Biochim. Biophys. Acta*, **56**, 631–632.
- LEE S.H., QUASTREL J.H. (1946) – Kinetics of, and effects of poisons on soil nitrification as studied by a soil perfusion technique, *Biochem. J.*, **40**, 803–815.
- LIONS J.C. (1972) – Ecologie des Oribates (Acariens) de la Sainte-Baume (Var). *Thèse Doctorat d'Etat*, Université d'Aix-Marseille, 549 p.
- LOWE W.E., GRAY T.E.G. (1972) – Ecological studies on coccoid bacteria in a pine forest soil. I.

- Classification, *Soil Biol. Biochem.*, **4**, 459–467.
- MACNAMARA C. (1924) – The food of Collembola, *Can. Ent.*, **56**, 99–105.
- MACURA J., KUNC F. (1961) – Continuous flow methods in soil microbiology. II. Observation on metabolism, *Folia Microbiol.*, **6**, 398–407.
- MACURA J., KUNC F. (1965) – Continuous flow methods in soil microbiology. IV. Decomposition of glycine, *Folia Microbiol.*, **10**, 115–124.
- MANKAU R., MANKAU S.K. (1963) – The role of mycophage nématodes in the soil: the relationships of *Aphelenchus avenae* to phytopathogenic soil fungi. In: *Soil organisms*, eds. Doeksen J., Van der Drift J., North Holland Publishing Company, Amsterdam, 271–280.
- MANKAU R. (1969) – Nematicidal activity of *Aspergillus niger* culture filtrates, *Phytopathology*, **59**, 1170.
- MAUPAS E. (1900) – Modes et formes de reproduction des Nématodes, *Arch. Zool. Exp.*, 3ème série, **8**, 463–624.
- MEIKLEJOHN J. (1957) – Number of bacteria and actinomycetes in a Kenia Soil, *J. Soil. Sci.*, **8**, 240–247.
- MILLER J.H., GIDDENS J.E., FOSTER A.A. (1957) – A survey of fungi of forest and cultivated soils of Georgia, *Mycologia*, **49**, 779–808.
- MISHUSTIN E.N. (1956) – The law of zonality and the study of microbial associations of the soils, *Soil Fert.*, **19**, 385–392.
- MISHUSTIN E.V., MIRSOEVA V.A. (1968) – Sporeforming bacteria in the soil of the USSR. In: *The ecology of soil bacteria*, eds Gray T.R.G., Parkinson V., Liverpool University Press, 458–473.
- MITCHELL R. (1963) – Addition of fungal to soil for biological disease control, *Phytopathology*, **53**, 1068–1071.
- MITCHELL R., ALEXANDER M. (1961) – In: *Ecologie microbienne du sol*, eds. Dommergues Y., Mangenot F., Masson, Paris, 796 p.
- MORALL A.A., VANTERPOOL T.C. (1968) – The soil microfungi of upland boreal forest at Candie Lake,

- Saskatchewan, *Mycologia*, **60**, 642–654.
- MULDER E.G., ANTHEUNISS J. (1963) – Morphologie, physiologie et écologie des *Arthrobacter*, *Ann. Inst. Pasteur Paris*, **105**, 46–74.
- NEAL J.L., LU K.C., BOLLEN W.B., TRAPPE J.M. (1968) – A comparison of rhizosphere microfloras associated with mycorrhizae of red alder and Douglas fir. *In: Biology of alder*, eds. Trappe J.M. *et al.*, USDA Forest Service, Portland, OR, 57–71.
- NICHOLAS W.L. (1975) – *The biology of free-living nematodes*, Clarendon Press, Oxford, 220 p.
- NICKLE W.R., MAC INTOSH P. (1968) – Studies on the feeding and reproduction of seven myceliophagous nematodes on *Rhizoctonia*, *Fusarium* and *Verticillium*, *Nematologica*, **14**, 11–12.
- NIELSEN O.C. (1949) – Studies on the soil microfauna. II. The soil inhabiting nematodes, *Nat. Jutl.*, **2.1**, 1-132.
- NIGON V. (1949) – Les modalités de la reproduction et le déterminisme du sexe chez quelques nématodes libres, *Thèse Fac. Sci. Paris*, 132 p.
- NOVAK R.D., WHITTINGHAM W.K. (1968) – Soil and litter microfungi of a maple-elm-ash flood plain community, *Mycologia*, **60**, 776–787.
- OLD K.M., NICHOLSON T.H. (1975) – Electron microscopy of the microbial colonisation of roots of sand dunes grasses. *In: Biodégradation et humification*, eds. Kilbertus G. *et al.*, Pierron, Sarreguemines, 208–215.
- PARKINSON D., BALASOORIYA I. (1967) – Studies on fungi in a pine-wood soil. I. Nature and distribution of fungi in the different soil horizons, *Rev. Ecol. Biol. Sol*, **3**, 463–478.
- POINSOT N. (1971) – Recherches sur l'écologie et l'éthologie des Collemboles de Provence et de Camargue, *Thèse doctorat d'état*, Université d'Aix-Marseille, 356 p.
- PRAMER D., STOLL N.R. (1959) – Nemin: a morphogenic substance causing trap formation by predaceous fungi, *Science*, **129**, 966–967.
- 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*, Université

de Nancy I, 215 p.

REISINGER O., KILBERTUS G. (1975) – *Documents de Travaux Dirigés de Microbiologie*. Université de Nancy I, polycopié illustré, sans pagination.

RIFFLE J.W. (1968) – Effect of *Aphelenchoides* species on the growth of mycorrhizal fungi, *Nematologica*, **14**, 14.

ROGERS W.S., HEAD G.C. (1968) – Factors affecting the distribution and growth of roots of perennial woody species. In: *Root growth*, ed. Wittington W.J., Butterworths, London, 280–295.

ROVIRA A.D. (1975) – Plant root exudates and their influence upon soil microorganisms. In: *Ecology of soil borne plant pathogens*, eds. Baker K.F., Snyder W.C. University of California Press, Berkeley, 170–184.

RUNOV E.A., ZHANNIKOVA E.N. (1960) – The rhizosphere microflora of birch and spruce on various soils of the Central Taiga in the Vologda region, Environment Canada, Ottawa, Translation OOENVTR 128.

SAMTSEVITCH S.A. (1956) – The biodynamics of the rhizosphere of deciduous and coniferous tree planting in the forest steppe, *Microbiologica*, **25**, 49–56.

SATO K. (1971) – Bacteriological studies on the percolated soils, *Bull. Inst. Agr. Res. Tohoku Univ.*, **22**, 93–194.

SATO K. (1974) – Bacteriological studies on the percolated soils. Bacteriological processes involved in the lysine-percolated soils, *Rep. Inst. Agr. Res. Tohoku Univ.*, **25**, 31–52.

SATO K., FURUSAKA C. (1971a) – Bacteriological studies on the soil percolated with glycine. I. Preliminary experiment on changes of the bacterial population in the percolated soil, *J. Sci. Soil Manure Japan*, **42**, 195–199.

SATO K., FURUSAKA C. (1971b) – Bacteriological studies on the soil percolated with glycine. II. The population changes of the heterotrophic bacteria in the percolated soil, *J. Sci. Soil Manure Japan*, **42**, 221–226.

SATO K., FURUSAKA C. (1974) – A new aspect on the soil percolation technique in soil microbiology. A

- study on the microflora in the percolated soils, *Trans. 10th Int. Congr. Soil. Sci.*, **3**, 108–115.
- SAYRE R.M. (1971) – Biotic influences in soil environment. *In: Plant parasitic nematodes*, eds. Zuckerman B.M., Mai W.F., Rohde R.A., Academic Press, New York, 235–253.
- SELINO D., PROTH J., BRUCKERT S., KILBERTUS G. (1978) – Analyse d'un mode d'agrégation dans les sols brunifiés acides, *103ème Congrès Nat. Soc. Sav., Nancy-Metz, avril 1978*.
- SHARMA G.D., Mc. KEVAN D.K. (1963) – Observations on *Pseudosinella petterseni* and *Pseudosinella alba* (Collembole Entomobryidae) in Eastern Canada, *Pedobiologia*, **3**, 62–74.
- SKINNER F.A. (1968) – The anaerobic bacteria of soil. *In: The ecology of soil bacteria*, eds Gray T.R.G., Parkinson D., Liverpool University Press, 573–592.
- SOHLENIUS B. (1972) – Data on soil nematodes, *Report of IBP Symp., Louvain*, 69–81.
- SOPRUNOV F.F. (1958) – «Predacious hyphomycetes and their application in the control of pathogenic nematodes», (en russe), *Akad. Nauk Turk, URSS*. 365 p.
- STARC A. (1942) – Mikrobiologische Untersuchungen einiger podsoliger Boden Kroatiens, *Arch. Mikrobiol.*, **12**, 329–352.
- STOUT J.D. (1958) – Biological studies of some tussock-grasslands soils. IV. Bacteria, *N. Z. J. Agric. Res.*, **1**, 943–947.
- STOUT J.D. (1961) – A bacteriological survey of some New Zealand forest lands, grasslands and peats, *N. Z. J. Agric. Res.*, **4**, 1–30.
- STRIJDOM B.W., STEENKAMP C.P. (1967) – *In: Ecologie microbienne du sol*, eds. Dommergues Y., Mangenot F., Masson, Paris, 796 p.
- SZABO L, MARTON M., VARGA L. (1964) Untersuchungen über die Heitzresistenz, Temperatur und Feuchtigkeitansprüche der Mikroorganismen eines mullartigen Waldrensabodens, *Pedobiologia*, **4**, 43–66.
- TABER W.A. (1951) – Fungi of two forest soils of Johnson country, *Iowa Acad. Sci.*, **58**, 209–214.

- TAYLOR G.S., PARKINSON D. (1965) – Studies on fungi in the root region. IV. Fungi associated with the roots of *Phaseolus vulgaris* L., *Plant Soil*, **22**, 1–20.
- THORNTON R.H. (1956) – Fungi occurring on mixed oakwood and heath soil profiles, *Trans. Brit. Mycol. Soc.*, **39**, 485–491.
- TRAPPE J.M. (1962) – Fungus associated of ectotrophic mycorrhizae, *Bot. Rev.*, **28**, 538–608.
- TRAVE J. (1963) – Ecologie et biologie des Oribates (Acariens) saxicoles et arboricoles - Supplément n° 14 à *Vie et Milieu*, Hermann, Paris, 267 p.
- TYAGNY-RYADNO M.G. (1962) – (en russe) – «The microflora of soil aggregates and plant nutrition», *Izv. Akad. Nauk. SSSR, ser. Biol.*, **2**, 242.
- TYAGNY-RYADNO M.G. (1968) (en ukrainien) – Distribution of microorganisms and nutrients in soil agregates, *Visn. Sil. Hospod Nauky*, **11**, 46.
- VAGNEROVA K., MACURA J., CATSKA V. (1960a) – Rhizosphere microflora of wheat. I. Composition and properties of bacterial flora during the first stages of wheat growth, *Folia Microbiol. Praha*, **5**, 298–310.
- VAGNEROVA K., MACURA J., CATSKA V. (1960b) – Rhizosphere microflora of wheat. II. Composition and properties of bacterial flora during the vegetation period of wheat, *Folia Microbiol. Praha*, **5**, 311–319.
- VANCURA V., MACURA J., SZOLNOKI J. (1964) – The products of glucose metabolism in soil, *8th Int. Congr. Soil Sci., Bucarest*.
- 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 C.N.R.S., Paris, 319 p.
- VANNIER G. (1972) – Incidence du climat sur les Microarthropodes d'un sol forestier en région tempérée. I. La station et son climat, *Bull. Ecol.*, **3**, 463–491.
- VANNIER G. (1973) – Incidence du climat sur les Microarthropodes d'un sol forestier en région tempérée. II. Relation faune-climat, *Bull. Ecol.*, **4**, 151–185.
- VANNIER G. (1973) – Originalité des conditions de vie dans le sol due à la présence de l'eau: importance

- thermodynamique et biologique de la porosphère, *Ann. Soc. Roy. Zool. Belg.*, **103**, 157–167.
- VANNIER G. (1975) – Etude *in situ* du retour des microarthropodes sur des fractions de sol de granulométrie différente, *Bull. Ecol.*, **6**, 87–98.
- 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.
- VOLZ P. (1951) – Untersuchungen über die Microfauna des Walbodens, *Zool. Jahrb.*, **79**, 514–566.
- VON TORNE E. (1967) – Beispiele für mikrobiogene Einflüsse auf den Massenwechsel von Bodentieren, *Pedobiologia*, **7**, 296–305.
- WAID J.S. (1974) – Decomposition of roots, *In: Biology of plant litter decomposition*, eds Dickinson C.H., Pugh C.F., Academic Press, London, 175–211.
- WASILEWSKA L. (1971) – Nematodes of the dunes in the Kampinos forest. II. Community structure based on numbers of individuals, state of biomass and respiratory metabolism, *Ekol. Polsk.*, **19**, 651–688.
- WHEELER B.E.J., YEMM E.W. (1958) – The conversion of amino-acids in soil. I. Amino-acid breakdown and nitrification in cultivated and natural soils, *Plant Soil*, **10**, 49–77.
- WILLIAMS S.T., DAVIES F.L., MAYFIELD C.I., KHAN M.R. (1971) – Studies on the ecology of actinomycetes in soil. II. The pH requirement of *Streptomyces* from two acid soils, *Soil Biol. Biochem.*, **3**, 187–195.
- WINKLER E.J., KUYAMA S., PRAMER D. (1961) – A nemin assay procedure, *Nature*, **191**, 155–156.
- WOOD T.G. (1971) – The effect of soil fauna on the decomposition of *Eucalyptus* leaf litter in the Snowy Mountains, Australia. IV. *Coll. Pedol. Dijon, 1970*, 349–360.
- YEATES G.W. (1972) – Nematoda of a Danish beech forest, *Oikos*, **23**, 178–189.
- YUEN P.H. (1966) – The nematoda fauna of the regenerated woodland and grassland of Broadbalk wilderness, *Nematologica*, **12**, 195–214.
- ZLOTIN R.I. (1969) – Zonalnye osobennosti biomassy pocvennych bespoz vonocnych zivotnych otkrytych

landsaftach Russkoj Ravniny, *Prob. POCO Zool. Kazan*, 75–77.

LEGENDES DES FIGURES

Fig. 1 – Distribution fonctionnelle de la microflore fongique et bactérienne dans une rendzine forestière.

Fig. 2 – Distribution fonctionnelle des groupes trophiques de Nématodes dans une rendzine forestière.

Fig. 3 – Distribution spatiale des Insectes Collemboles dans une rendzine forestière.

Fig. 4 – *en haut*: activité respiratoire des échantillons de sol desséchés à quatre températures, puis réintroduits *in situ*; *en bas*: recolonisation par la microflore totale des échantillons de sol traités (d'après Kilbertus, Vannier, Verdier, 1976).

Fig. 5 – Retour des principaux groupes de Microarthropodes sur les échantillons de sol desséchés à quatre températures, puis réintroduits *in situ* (d'après Kilbertus, Vannier, Verdier, 1976).

Fig. 6 – Schéma récapitulatif du processus de biodégradation de la matière organique.

PLANCHE I – Présence de la Microflore dans la phyllosphère (Clichés Proth-Kilbertus). 1 – Levures à la surface des feuilles de charme; les microorganismes sont localisés dans les replis de la cuticule (début du printemps); 2 – Augmentation du nombre de germes à la surface des feuilles de Charme (fin du printemps); 3 – apparition de formes filamenteuses (début de l'automne). *Echelle 10 µm*.

PLANCHE II – Activité de la Microflore dans la litière en automne (Clichés Proth-Kilbertus). 4 – Dégradation

prononcée à l'intérieur des feuilles de Charme, Champignons et résidus de parois végétales (contraste Reynolds); 5 – Champignon décomposé par des Bactéries (contraste Reynolds); 6 – Formation de colonie bactérienne à la surface des feuilles de Charme, présence de feuillets d'argile (contraste Reynolds). *Echelle 1 µm.*

PLANCHE III – Formation des agrégats. 7 – Agrégat observé en microscopie électronique à balayage, les hyphes forment un réseau lâche à la surface; *échelle 10 µm*; 8 – Partie d'agrégat observée en microscopie électronique à transmission; colonie bactérienne incluse dans un mucilage et entourée par des feuillets d'argile (contraste Thierry). *Echelle 1 µm.*

PLANCHE IV – Effets de la dessiccation sur les bactéries du sol (clichés Kilbertus, Proth et Verdier, 1978). 9 – Bactéries Gram négatives regroupées dans une substance de nature polysaccharidique (Témoin) (contraste Reynolds); 10 – Colonie bactérienne après six mois de dessiccation; le contenu cytoplasmique est devenu uniforme et la paroi a tendance à onduler; une partie des polysaccharides entourant les microorganismes a été lysée ou s'est rétractée (Contraste Reynolds); 11 – Lyse des Bactéries à l'intérieur des loges qu'elles occupaient précédemment; les polysaccharides extra cellulaires sont fortement altérés (Contraste Reynolds). *Echelle 1 µm.*

PLANCHE V – Modifications de la microflore tellurique liée à l'addition massive d'un élément organique (percolation en continu); 12 – Colonie bactérienne témoin; les germes sont inclus dans une substance mucilagineuse à la surface de laquelle s'adsorbent les feuillets d'argile (contraste Reynolds); 13 – Organismes présentant de nombreuses réserves polysaccharidiques sous forme de corpuscules (contraste Thierry); 14 – Concentration de microorganismes isolés contenant d'abondantes réserves de PHB (contraste Reynolds). *Echelle 1 µm.*

PLANCHE VI – Rhizosphère et zone rhizosphérique intracellulaire (Clichés Kilbertus, Kiffer et Proth); 15 – Bactéries à la surface des racines de *Picea* (Contraste Reynolds); 16 et 17 – Colonie microbienne à l'intérieur des cellules corticales mortes de *Picea* (Contraste Reynolds); 18 – Bactéries à la surface d'une racine de *Mercuriale*

(Contraste Reynolds). *Echelle 1 μ m.*

PLANCHE VII – Illustration des relations microfaune-microflore chez les Insectes Collemboles; 19 – Villosités intestinales de *Tomocerus minor* capturé dans une rendzine forestière; contenu intestinal vide (contraste Reynolds) *échelle 1 μ m*; 20 – Bactéries à la surface du tégument de *Tomocerus minor*: rôle dans la dissémination passive des germes (contraste Reynolds) *échelle 1 μ m*; 21 – Coupe transversale de déjection de *Tomocerus minor* mettant en évidence des Bactéries et des Champignons encore viables; présence de nombreux résidus de parois fongiques (contraste Reynolds) *échelle 1 μ m*; 22 – Déjection d'*Orchesella cincta* observée au microscope électronique à balayage montrant des spores à paroi brisée. *Echelle 10 μ m.*

TABLEAU I

Moyennes annuelles (et leur écart-type) des densités de Microarthropodes dans différents types forestiers répartis sur le territoire national français

Types forestiers	Niveaux	Acariens Oribates	Autres Acariens	Collemboles Symphypleones	Collemboles Poduromorphes	Collemboles Entomobryomorphes
CHENES SESSILES (Ile de France) Brunoy	litière	25 900/m ² (12 200)	12 880/m ² (7 930)	900/m ² (1 090)	470/m ² (680)	4 650/m ² (3 300)
	0-5 cm	40 750/m ² (21 050)	18 690/m ² (9 510)	310/m ² (290)	1 990/m ² (1 270)	18 280/m ² (12 320)
	-5-10 cm	2 750/m ² (1 920)	2 960/m ² (1 965)	851/m ² (130)	730/m ² (490)	1 105/m ² (990)
HETRES (Lorraine) Nancy	litière	2 790/m ² (1 300)	1 550/m ² (930)	105/m ² (105)	440/m ² (310)	2 170/m ² (1 970)
	0-5 cm	8 960/m ² (8 990)	5 790/m ² (3 530)	120/m ² (110)	4 960/m ² (2 970)	5 865/m ² (5 480)
	-5-10 cm	1 980/m ² (1 110)	1 850/m ² (940)	501/m ² (90)	2 410/m ² (1 725)	1 230/m ² (1 100)
EPICEAS (Lorraine) Nancy	litière	12 135/m ² (5 520)	5 720/m ² (8 702)	130/m ² (115)	230/m ² (135)	1 590/m ² (1 480)
	0-5 cm	10 400/m ² (6 980)	3 995/m ² (3 615)	115/m ² (150)	980/m ² (1 060)	2 730/m ² (2 625)
	-5-10 cm	1 410/m ² (935)	1 000/m ² (690)	401/m ² (90)	1 170/m ² (1 160)	560/m ² (605)
PINS SYLVESTRES (Lorraine) Uruffe	litière	22 120/m ² (10 690)	17 080/m ² (14 330)	250/m ² (300)	3 210/m ² (2 630)	9 465/m ² (9 350)
	0-5 cm	12 155/m ² (8 645)	8 630/m ² (4 010)	200/m ² (230)	5 460/m ² (6 450)	10 150/m ² (8 940)
	-5-10 cm	3 005/m ² (2 970)	5 270/m ² (3 870)	20/m ² (40)	3 220/m ² (3 420)	2 305/m ² (2 295)
JEUNES PINS (Vosges) Taintrux	litière	5 515/m ² (3 320)	2 990/m ² (2 535)	200/m ² (220)	780/m ² (855)	3 400/m ² (2 430)
	0-5 cm	11 620/m ² (12 210)	9 390/m ² (8 165)	130/m ² (165)	1 910/m ² (2 555)	5 950/m ² (7 645)
	-5-10 cm	6 800/m ² (6 380)	3 810/m ² (3 010)	10/m ² (30)	595/m ² (810)	880/m ² (840)
CHENES VERTS (Languedoc) La Madeleine	litière	1 630/m ² (1 550)	1 310/m ² (1 230)	601/m ² (70)	260/m ² (390)	275/m ² (390)
	0-5 cm	11 245/m ² (7 340)	5 745/m ² (4 050)	60/m ² (65)	1 045/m ² (1 055)	2 650/m ² (980)
	-5-10 cm	3 010/m ² (4 440)	1 370/m ² (920)	351/m ² (70)	350/m ² (340)	900/m ² (620)
CHENES PUBESCENTS (Provence) Ste Baume Lions, 1972	litière	18 540/m ² (-)	15 085/m ² (-)	960/m ² (-)	175/m ² (-)	8 850/m ² (-)
	0-5cm	38 980/m ² (-)	40 580/m ² (-)	905/m ² (-)	1 870/m ² (-)	22 480/m ² (-)
	-5-10 cm	1 890/m ² (-)	4 580/m ² (-)	501/m ² (-)	500/m ² (-)	3 040/m ² (-)

TABLEAU II

Quelques densités annuelles des populations de Nématodes ($\times 10^3/m^2$), profondeur des prélèvements, maxima et minima observés

Forêt tropicale humide		
– Puerto Rico (Coleman, 1970)	8,1 et 24,3	–5 cm
– Bornéo (Kitazawa, 1971)	41	–20 cm
Forêt équatoriale sèche		
– Mt Kenya (Kitazawa, 1971)	30	–20 cm
Forêt froide Chênes-Hêtres		
– Japon (Kitazawa, 1967)	125	–20 cm
Forêt sclérophylle humide		
– Australie (Wood, 1971)	4 040 (2 220–5 410)	–16 cm
Forêt sclérophylle sèche		
– Australie (Wood, 1971)	4 443 (2 090–6 890)	–16 cm
Forêt de Conifères		
– Finlande (Huhta <i>et al.</i> , 1967)	900 à 1 500	–5 cm
Forêt de Pins		
– Suède (Sohlenius, 1972)	4 000 (2 100–6 280)	–4 cm
Forêt d'Épicéas		
– Danemark (Nielsen, 1949)	1 700	–5 cm
Forêt de Pins sèche		
– Pologne (Wasilewska, 1971)	1 950 (1 000–2 400)	–25 cm
Forêt mélangée (Pin, Bouleau, Chêne)		
– Pologne (Wasilewska, 1971)	4 430 (1 600–6 800)	–25 cm
Forêt de Hêtres		
– Danemark (Yeates, 1972)	1 092 (402–1 970)	–6 cm
	avec	
	148 (63–290)	litière
	631 (191–1 312)	0–3 cm
	313 (147–535)	–3–6 cm
Forêt de Hêtres		
– Allemagne (Voltz, 1951)	12 100	–25 cm
Forêt de Chênes		
– Allemagne (Voltz, 1951)	29 800	–25 cm
– U.R.S.S. (Zlotin, 1969)	6 200	?
– France-Sénart (Arpin, 1975)	2 326 (938–3 509)	–10 cm
	avec	
	1 118 (390–1 920)	0–2,5 cm
	630 (327–1 298)	–2,5–5 cm
	329 (72–932)	–5–7,5 cm
	249 (41–645)	–7,5–10 cm
Forêt de Charmes		
– France-Brunoy	1 372 (923–2 048)	–8,5 cm
(Arpin, nouvelles données)	avec	
	311 (233–409)	0–1 cm
	468 (262–760)	–1–3,5 cm
	327 (216–457)	–3,5–6 cm
	264 (139–422)	–6–8,5 cm

TABLEAU III

Répartition verticale des espèces de Collemboles dans une rendzine forestière et leur coefficient de variation

(C.V.)

0-1 cm	C.V.		C.V.
Xenylla grisea	200	Folsomia penicula	132
Orchesella villosa	191	Pseudachorutes parvulus	125
Orchesella cincta	189	Folsomia quadrioculata nana	120
Onychiurus pseudogranulosus	188	Isotoma notabilis	101
Tomocerus botanicus	185	Protaphorura burmeisteri	100
Dicyrtoma fusca	185	Wankeliella pongei	100
Dicyrtomina minuta	182	Megalothorax minimus	100
Heteromurus major	178	Heteromurus nitidus	98
Allacma fusca	177	Mesaphorura krausbaueri	87
Sminthurinus aureus aureus	165	Pseudosinella alba	68
Bilobella grassei	157	Anurida sensillata	37
Lepidocyrtus lanuginosus lanuginosus	147	Mesaphorura macrochaeta	31
-1-3,5 cm			
Mesaphorura italica	50	Mesaphorura betschi	41
Isotomiella minor	43	Mesaphorura sylvatica	40
-3,5-6 cm			
Arrhopalites caecus	141	Paratullbergia callipygos	49
Pseudosinella decipiens	72	Onychiurus jubilaris	20
-6-8,5 cm			
Friesea truncata	53	Stenaphorura denisi	50

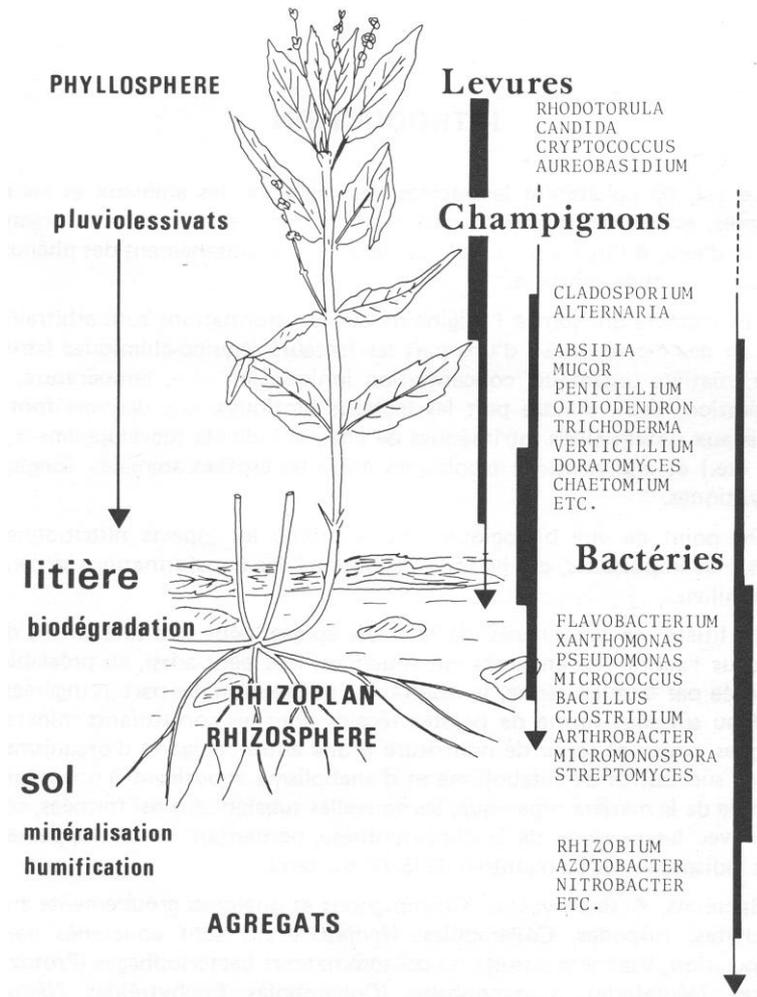


Fig. 1

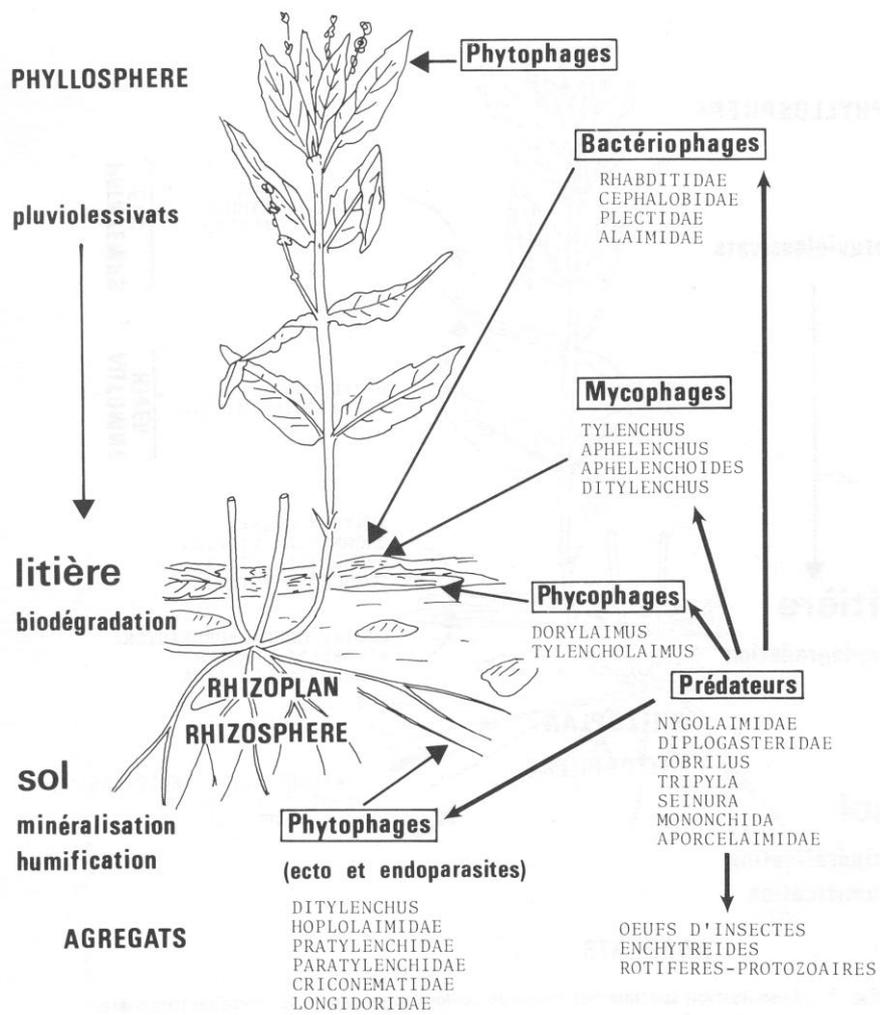


Fig. 2

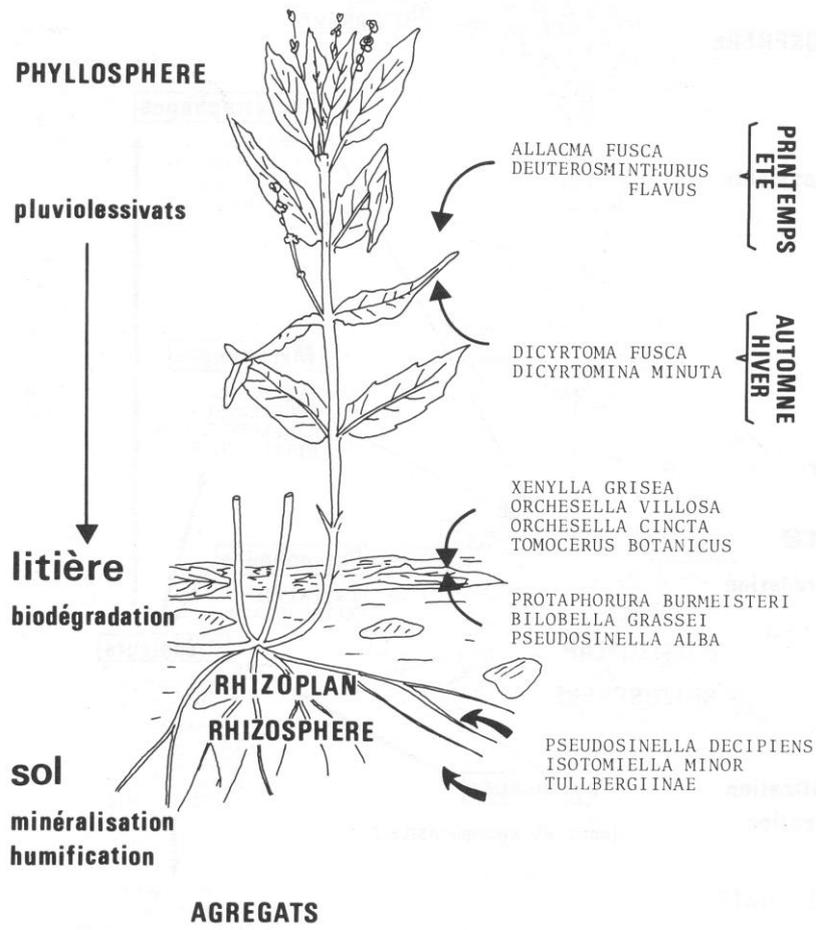


Fig. 3

RENDZINE

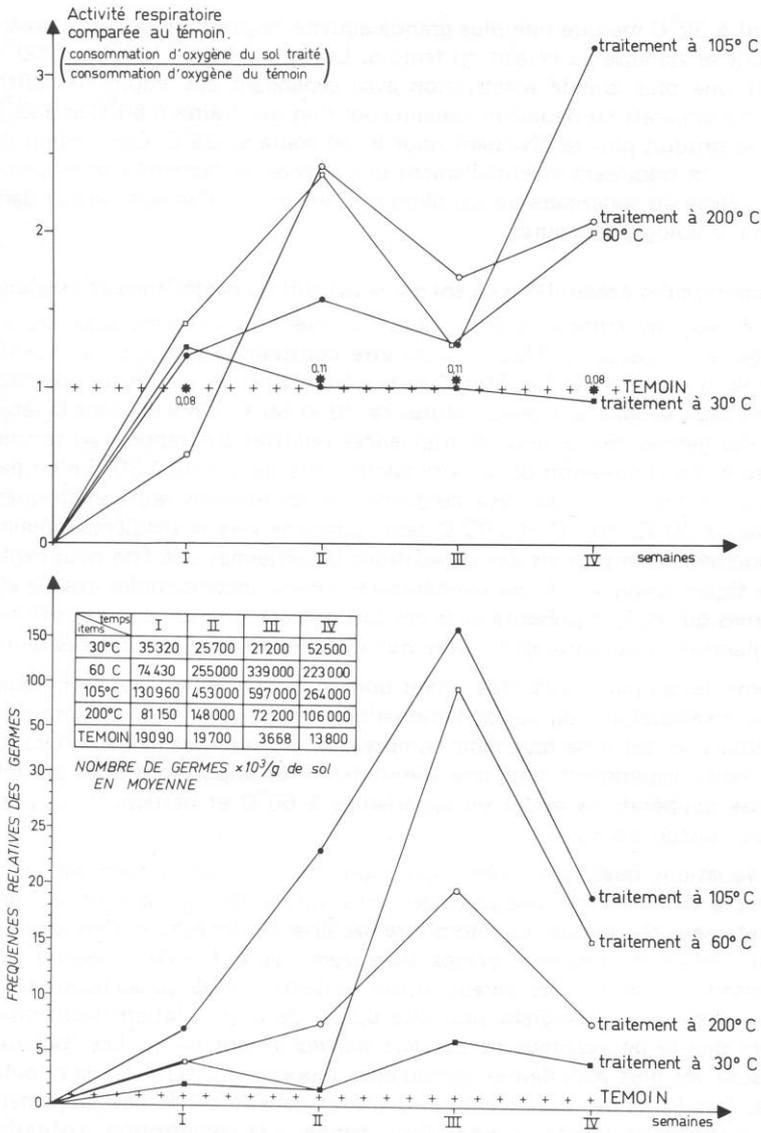


Fig. 4

RENDZINE FORESTIERE

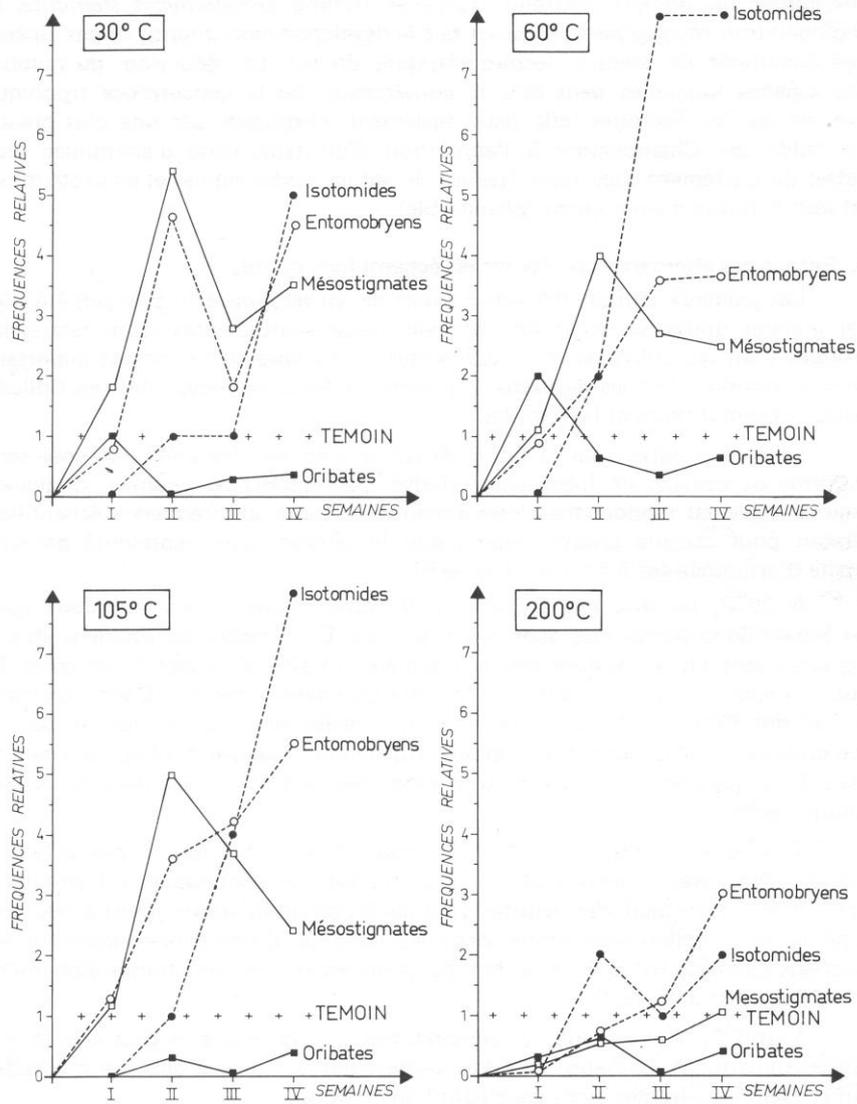


Fig. 5

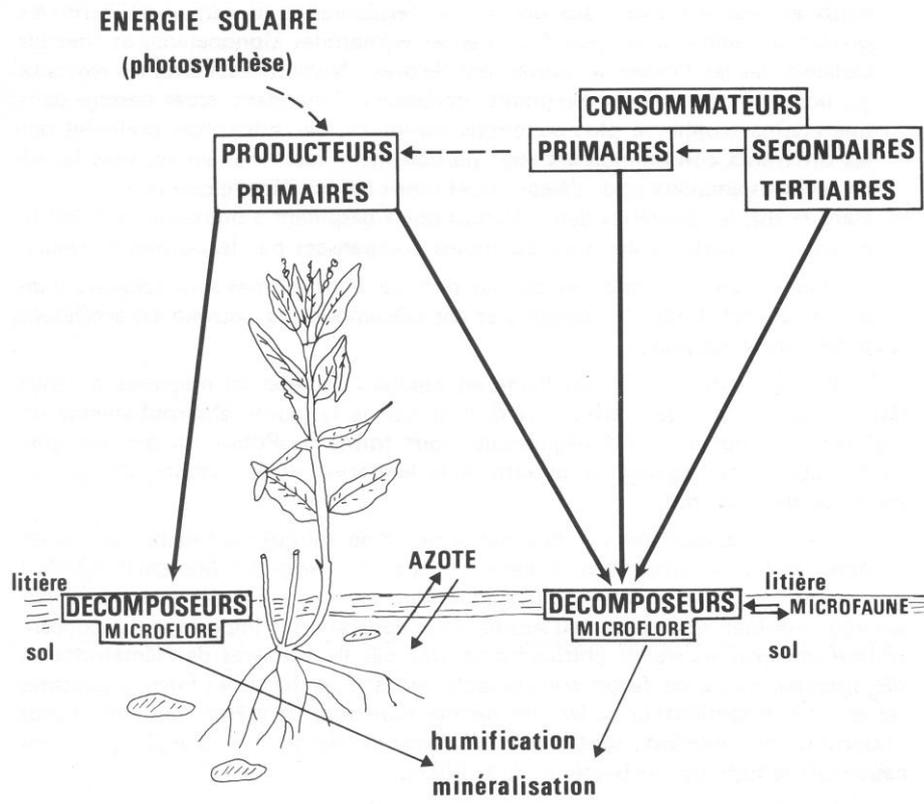


Fig. 6

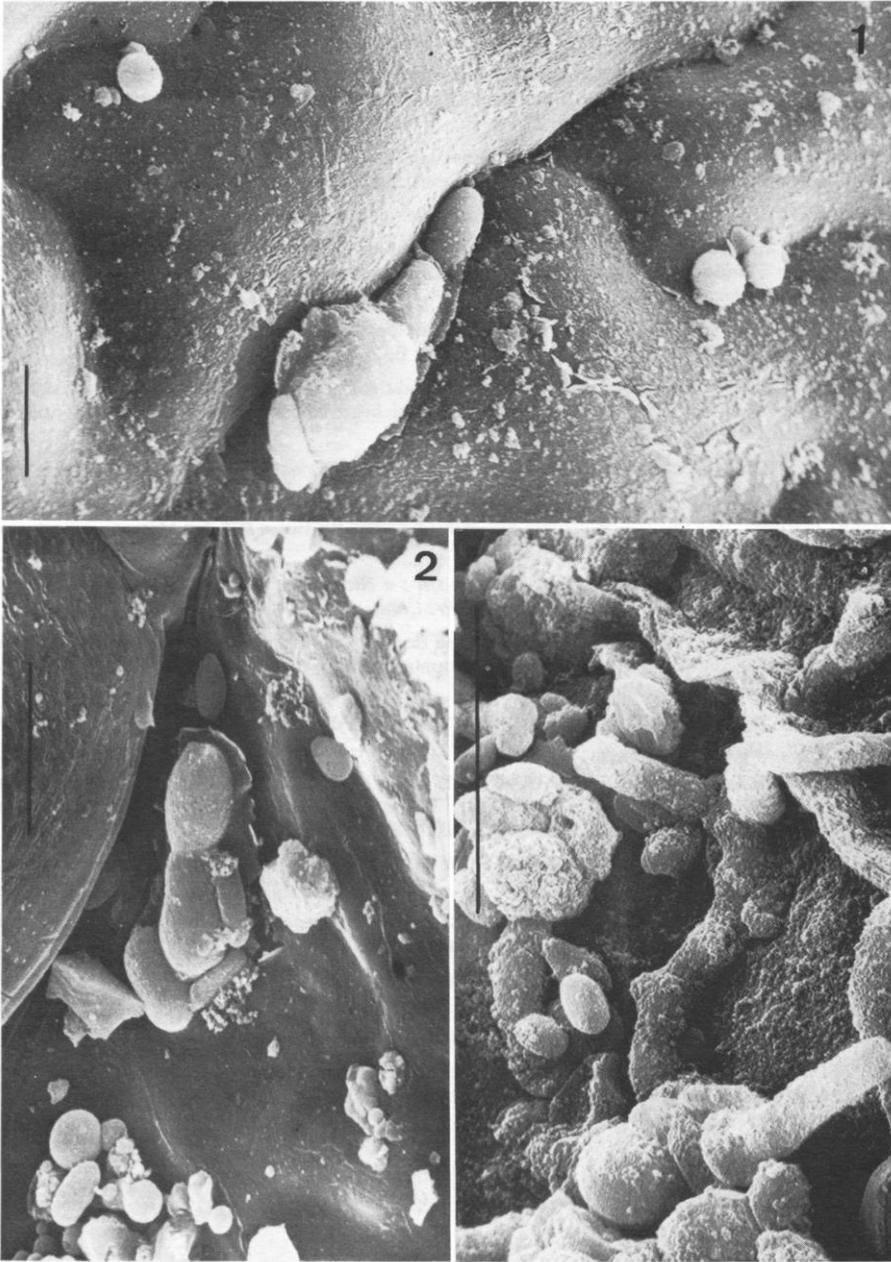


Planche I

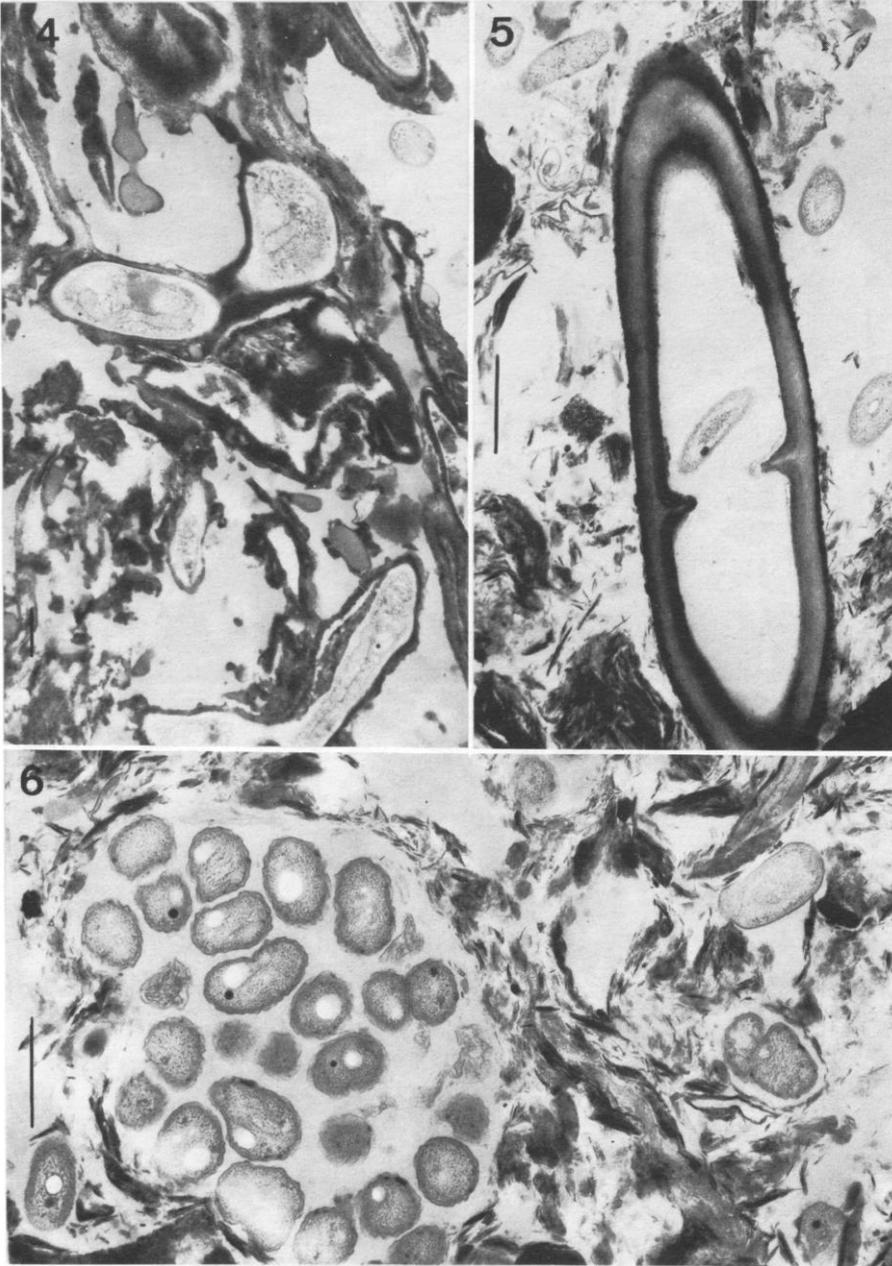


Planche II

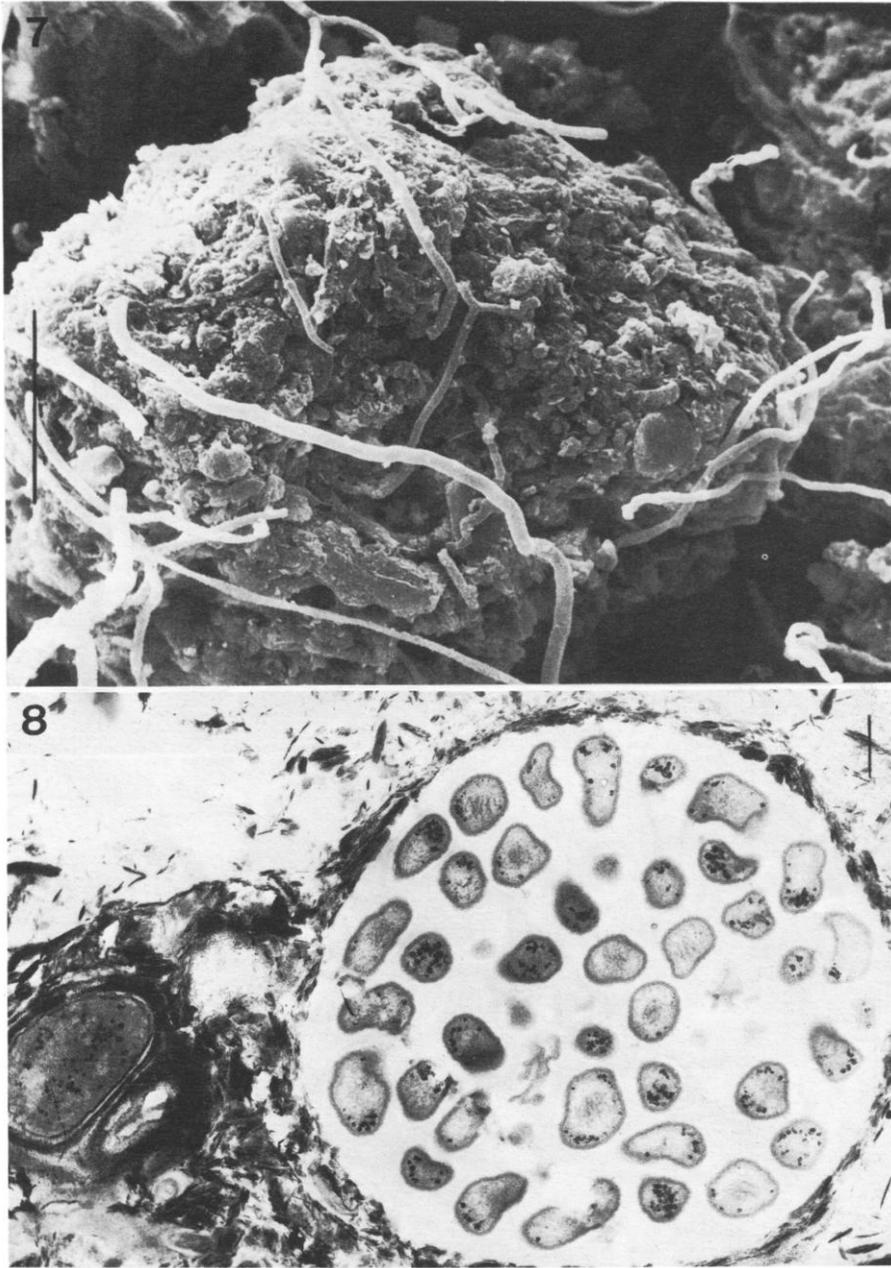


Planche III

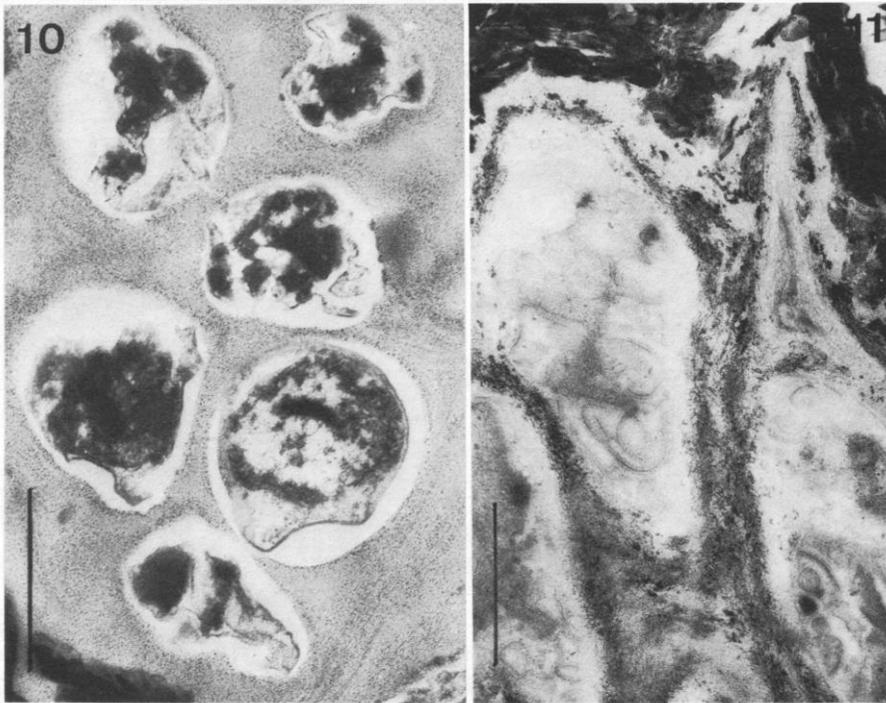


Planche IV

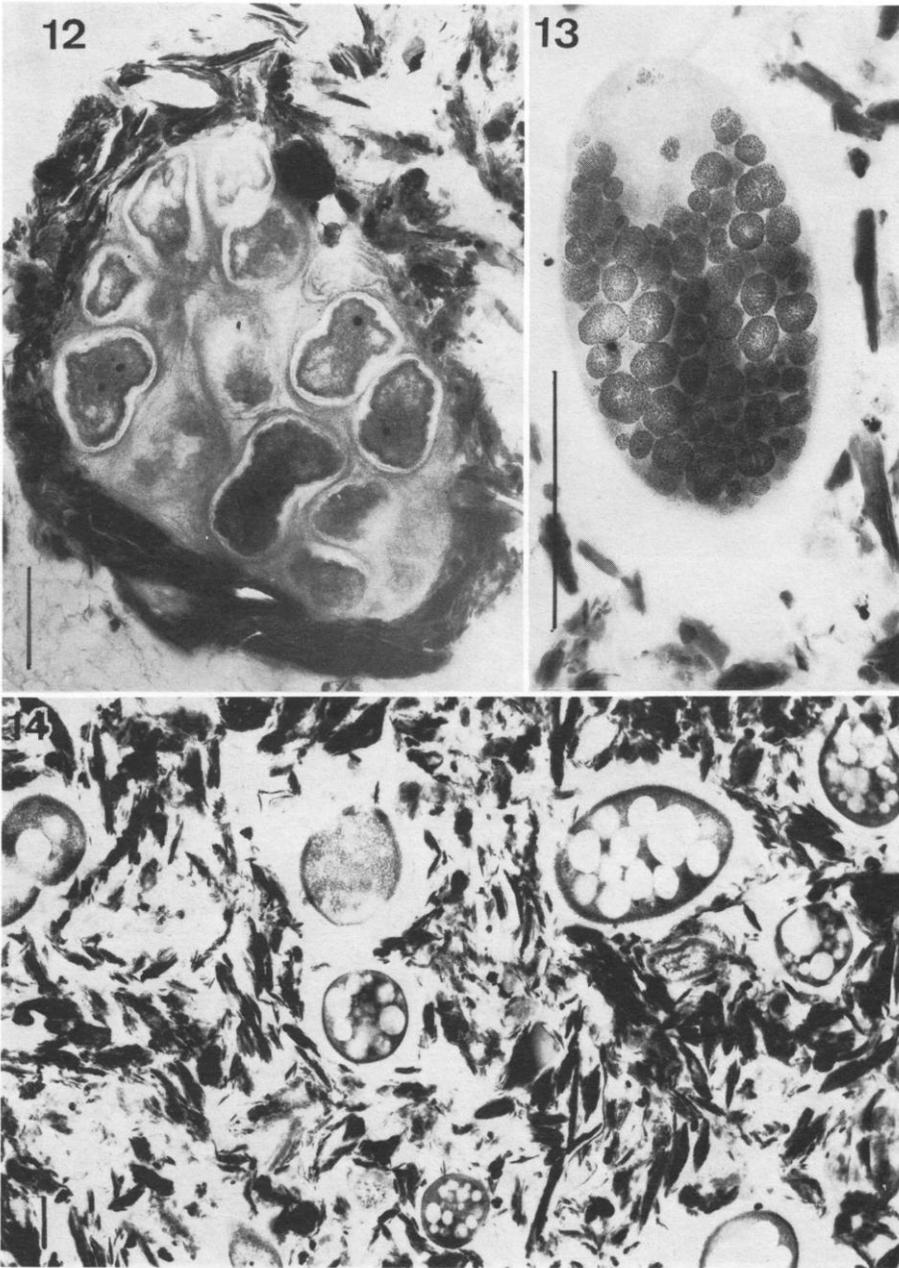


Planche V

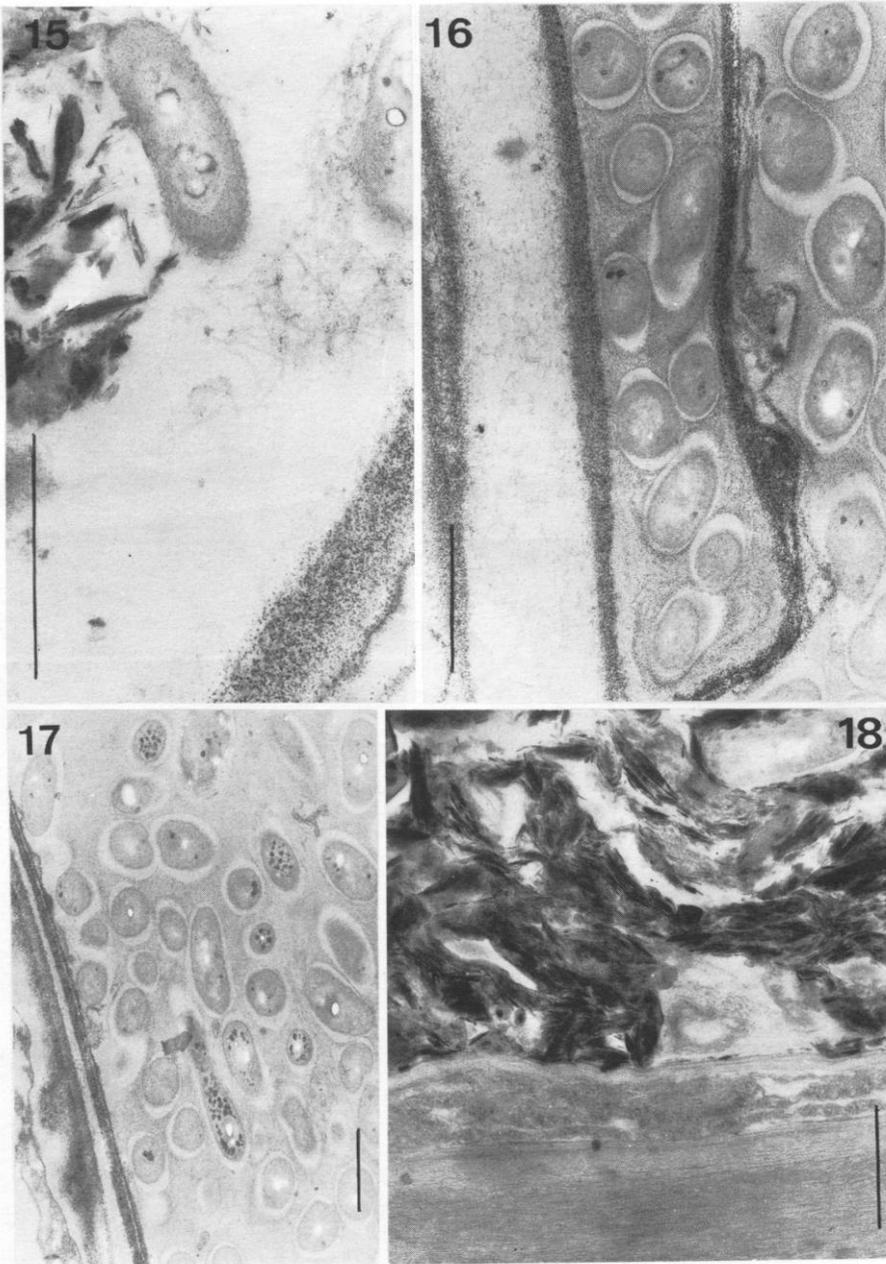


Planche VI

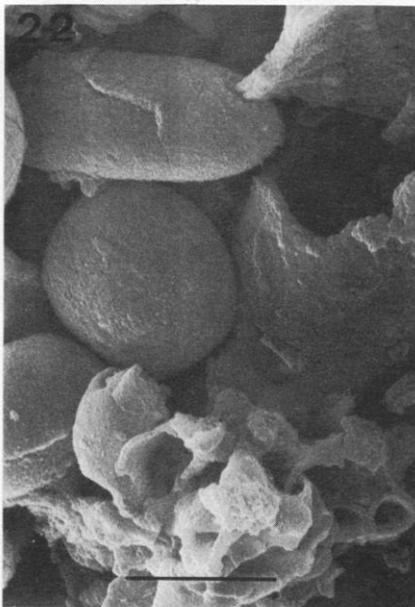
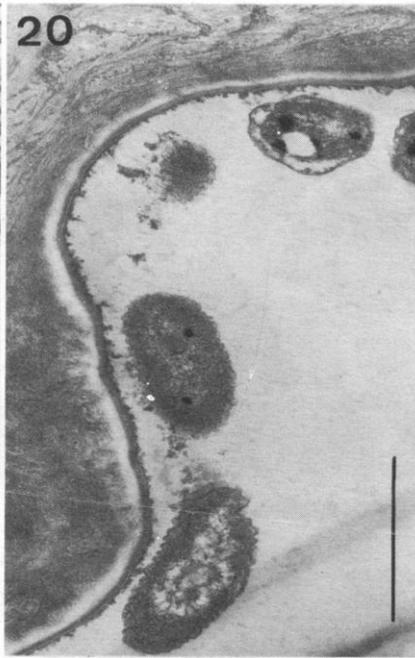
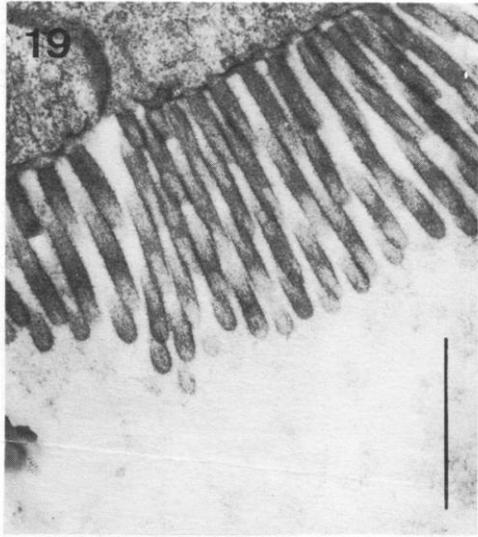


Planche VII