

Influence d'une implantation récente de pin sylvestre sur le comportement de la nématofaune du sol, par comparaison avec un peuplement feuillu pur et un peuplement mélangé

PIERRE ARPIN et JEAN-FRANCOIS PONGE

Muséum National d' Histoire Naturelle, Laboratoire d'Ecologie générale,

Brunoy, France

1. Introduction

Le problème, fort complexe, diversifié et souvent contradictoire, de l'influence de l'enrésinement sur l'évolution des sols forestiers a fait l'objet de nombreux travaux pédologiques. Si l'on admet notamment une évolution acide du type d'humus (relativement marquée pour les monocultures sur les substrats sableux, où l'enrésinement est fréquent) dans le cas du pin et de l'épicéa (par exemple BONNEAU 1978), il en va tout autrement des problèmes concernant la fertilité ou les processus de podzolisation (par exemple MIEHLICH 1970, GENSSLER 1959, SOUCHIER 1971, BRETHES & NYS 1975, TOUTAIN & VEDY 1975, BONNEAU *et al.* 1976). Différents remèdes ont été envisagés et notamment la possibilité d'un mélange de litière dite améliorante par l'introduction de feuillus dans les plantations de résineux.

La Forêt Domaniale d'Orléans, tout spécialement le Massif d'Ingrannes, présente une double particularité fort intéressante pour une étude approfondie de ces phénomènes: pauvreté des substrats (sables de Sologne) et richesse en peuplements mélangés de chêne (*Quercus petraea* MATTUSCHKA et LIEBL.) et pin sylvestre (*Pinus sylvestris* L.) jouxtant des peuplements purs de ces espèces (MILLERET 1963).

Un certain nombre de travaux sur la faune du sol ont montré qu'il existe un lien entre le type d'humus et la composition spécifique des peuplements animaux. Même si le terme d'humus n'apparaît pas directement, la formulation de certains critères acides, basiques, etc... permet de relier le fait à un type d'humus. C'est le cas notamment des Lombricides (BORNEBUSCH 1930, SATCHELL 1955, BOUCHE 1972) ou des Enchytréides (HEALY

Ce travail a été réalisé dans le cadre du Programme «PIREN CNRS»: «Conséquence des monocultures de résineux et alternatives possibles»

1980). Dans d'autres groupes zoologiques le lien est établi de manière précise: cas des Thécamoebiens (BONNET 1961 et 1964), des Oribates (WAUTHY & LEBRUN 1980, WAUTHY 1981) et des Collemboles (PONGE 1980, PONGE & PRAT 1982, PONGE 1983, POURSIN & PONGE 1984, GISIN 1943).

En nématologie il existe peu de travaux comparables. Si quelques rares études mettent en évidence des différences quantitatives ou qualitatives dans la distribution des animaux (que l'on considère les populations totales ou les espèces regroupées par affinités trophiques dans différents ensembles tels que nématodes bactériophages, mycophages, prédateurs, phytoparasites, etc...) selon la végétation, la qualité du substrat ou l'horizon considéré (par exemple NIELSEN 1949, BASSUS 1962, JOHNSON, FERRIS & FERRIS 1972, TWINN 1974, WASILEWSKA 1971, 1974 Et 1979, POPOVICI 1977 et 1980a, SOHLENIUS *et al.* 1977, SOHLENIUS 1979, SCOTTO LA MASSESE & BOULBRIA 1980, YEATES 1979), elles s'adressent dans la majorité des cas à une nématofaune globale sans recherche de la valeur bioindicatrice des espèces ou groupes d'espèces. Cependant de récents articles sur les Mononchida ont permis de souligner les relations entre l'évolution des groupements spécifiques ou l'analyse morphométrique d'une espèce ubiquiste, et les types d'humus (ARPIN 1979, ARPIN *et al.* 1984, ARPIN & PONGE 1984). D'autre part, bien que le régime alimentaire précis d'une espèce ne soit pas toujours facile à établir, le regroupement des nématodes en différents ensembles trophiques est une approche qui met davantage en relief l'aspect fonctionnel d'un milieu. Elle permet en particulier de relier les dynamiques des populations aux préférences nutritionnelles. Par ce biais, l'analyse de l'organisation de ces différents groupements trophiques (i.e. l'étude de la composition spécifique, de l'abondance relative et de l'évolution dans l'espace et dans le temps des densités de chaque groupement) apparaît comme caractéristique d'un milieu. En permettant la comparaison entre différents milieux et en rendant compte de toute perturbation ou déséquilibre naturels ou provoqués, cette étude de la diversité nutritionnelle (de même que l'étude de l'adaptabilité écophysiological et morphologique des espèces au milieu, vue plus haut) montre que les faunes nématologiques évoluent différemment selon les types d'humus. Ce concept d'évolution de la nématofaune (ARPIN 1985) s'oppose au double constat du cosmopolitisme de la plupart des espèces et de la diversité des habitats dans lesquels une même espèce peut être récoltée.

D'une façon générale toutes ces études concernent des sols portant des peuplements forestiers adultes (100 ans environ). Or il s'avérerait intéressant de savoir, au travers de ce concept d'évolution des faunes, comment allait se traduire, d'une part, l'influence d'une implantation récente de résineux et, d'autre part, quel serait le rôle d'une litière mélangée sur le comportement des nématodes?

2. Description des stations étudiées

Le peuplement de feuillus (parcelle 697) est constitué d'un haut-perchis de chênes (*Quercus petraea*) de 35 ans d'âge provenant de traitements de conversion de vieux peuplements. L'association végétale se rapporte au Peucedano-Quercetum défini par BRAUN-BLANQUET en 1967. Il est cependant intéressant de noter, outre les nombreuses plantes acidophiles strictes (telles que *Deschampsia flexuosa*, *Hypericum pulchrum*, *Teucrium scorodonia*, etc...), la présence d'espèces d'humus doux telles que *Hedera helix*, *Viola* sp., *Euphorbia dulcis*. L'analyse des sols souligne une pauvreté en bases échangeables (le complexe absorbant S/T est saturé à 32%) ainsi qu'une forte acidité, variable d'ailleurs sur la station: POURSIN & PONGE (1984) notent trois valeurs pH de 3,68–3,78 et 4,19. Le rapport C/N est de 17,9. Le profil pédologique révèle la présence d'une couche L (avec rapide évolution de la litière et attaque par les pourritures blanches) surmontant une couche F (avec forte activité de la mésofaune) qui repose directement sur l'horizon A₁₁. Au niveau de l'horizon A₁₂ on note des traces d'hydromorphie accumulation de fer). De l'ensemble de ces observations on peut déduire que l'humus de cette station est du type mull acide.

Le peuplement de résineux (parcelle 740) est constitué d'une fûtaie de pin sylvestre (*Pinus sylvestris*) âgée de 35 ans et développée sur une parcelle précédemment occupée par un peuplement mélangé de chênes et de pins. L'ensemble des relevés floristiques fait apparaître une acidification prononcée (présence notamment de *Pteridium aquilinum*, *Teucrium scorodonia* et tapis continu de *Pseudoscleropodium purum*) ainsi qu'une forte hydromorphie proche de la surface (présence par exemple de *Betula pubescens*, *Molinia coerulea*, *Salix aurita*). Les valeurs du pH sont plus constantes que sur la station précédente (3,24–3,22–3,29). Le rapport C/N est de 26,2 et le taux de saturation en bases échangeables n'est que de 18%. Le profil pédologique montre la présence successive d'une épaisse couche L (5 cm) à l'intérieur du tapis continu de mousse, d'une couche F importante et surtout l'existence d'une couche H partiellement intégrée dans l'horizon sous-jacent A₁₁ par les variations de la nappe phréatique. On note au niveau de l'horizon A₁₂ des taches d'oxydo-réduction. De l'ensemble de ces observations on peut déduire que l'humus de cette station est du type dysmoder hydromorphe (MANIL 1959).

Le peuplement mixte de chêne (*Quercus petraea*) et pin (*Pinus sylvestris*), âgé de 35 ans, est situé en bordure du peuplement précédent (parcelle 740) et représente en quelque sorte une image de son état antérieur avant la plantation du pin sylvestre. Bien que les relevés phytosociologiques témoignent d'une végétation acidophile (par exemple *Teucrium scorodonia*, *Pteridium aquilinum*, *Deschampsia flexuosa*) il est intéressant de noter la présence de plantes d'humus doux telles que *Rubus fruticosus* et surtout *Viola* sp. et *Brachypodium*

sylvaticum, ainsi que des espèces indicatrices de lieux humides (*Molinia coerulea* et *Rhamnus frangula*). D'autre part, alors que les valeurs du pH (3,64–3,67–3,91) et du C/N (17,8) sont proches de la station de feuillus, le taux de saturation ($S/T = 27\%$) est intermédiaire entre les parcelles feuillue et résineuse. Le profil pédologique montre la présence d'une couche L (1 cm) surmontant une couche F d'épaisseur très variable et même, par endroits l'existence d'une très faible couche H. L'humus de ce peuplement mixte peut être qualifié de Mull-Moder.

3. Méthodes

Les prélèvements de sol ont été réalisés tous les mois, de Novembre 1979 à Juin 1980, à l'aide d'une sonde cylindrique à sécateur (Norme PBI, diamètre 5 cm, VANNIER & ALPERN 1968), à raison de 5 carottes par prélèvement dans chaque station (10 m × 10 m). Pour chaque carotte le sol a été stratifié en 4 niveaux: 0–1 cm, 1–3 cm, 3–6 cm et 6–10 cm. Si le premier niveau correspond à la litière pour les stations feuillue et mixte (les autres niveaux étant simplement des zones de référence), pour la station résineuse ils correspondent respectivement aux couches L₁, L₂ + F + H, A₁₁ et A₁₂.

Les différentes espèces de nématodes ont été recueillies après une suite de lavages et tamisages à 40 µm selon la méthode de DALMASSO (1966) modifiée ARPIN (1979). Les observations et comptages ont été réalisés, sur le matériel vivant, au microscope et les déterminations spécifiques, sur du matériel fixé et monté dans la glycérine pure selon la méthode de SEINHORST (1959).

L'ensemble des résultats a notamment été interprété à l'aide d'une analyse des correspondances de Benzécri (LEBART *et al.* 1979). Rappelons que ce type d'analyse permet une représentation géométrique de l'ensemble des données (un ensemble de points représentant les espèces animales et un autre ensemble représentant les relevés séparés par station, niveau et mois), avec une mise en correspondance des points-relevés et des points-espèces. Sur les graphiques une espèce est d'autant plus proche d'un relevé (ou d'un groupe de relevés) qu'elle le caractérise c'est-à-dire y domine relativement aux autres espèces. Ces points sont représentés dans un système d'axes ajustant au mieux le nuage multidimensionnel de départ (représentation des données dans un espace à n dimensions) et l'on choisit un ou plusieurs plans de projection dans le système des premiers axes factoriels interprétables.

4. Résultats et discussion

Les trois sites forestiers ne montrent pas de différences fondamentales quant à la richesse spécifique (31 espèces) et au nombre de nématodes récoltés pendant la période d'étude. Bien que les densités sous pin sylvestre soient moins fortes que dans la chênaie ou sous peuplement mélangé, les valeurs obtenues sont en accord avec la gamme de variabilité observée dans les forêts des zones tempérées (travaux synthétiques revus par SOHLENIUS 1972 et 1980, YEATES 1979 et 1981 et surtout PETERSEN & LUXTON 1982):

Chênaie:	$1,5 \cdot 10^6$ nématodes m^{-2} (variation de 1 à $2,13 \cdot 10^6$)
Mélange:	$1,7 \cdot 10^6$ nématodes m^{-2} (variation de 1 à $2,25 \cdot 10^6$)
Pinède:	$1,2 \cdot 10^6$ nématodes m^{-2} (variation de 0,6 à $1,76 \cdot 10^6$)

Dans les forêts tempérées différents travaux (par exemple WASILEWSKA 1971, POPOVICI 1980b, BASSUS 1962, TWINN 1974) font apparaître une abondance de la nématofaune et une biomasse moyenne par individu plus faibles sous conifères que dans les zones mélangées ou les forêts à feuilles caduques. Cependant YEATES (1979) n'a trouvé aucune différence significative dans la comparaison de 28 sites dans lesquels des densités annuelles pouvaient être utilisées. Il en est de même pour BOAG (1974). Signalons toutefois qu'il n'est pas toujours aisé de faire de telles comparaisons eu égard aux conditions pédologiques générales (humus, climat, hydromorphie, etc....) souvent peu précisées par les auteurs, dans des travaux anciens.

Des différences apparaissent dans la distribution verticale des animaux. En effet, si les densités des populations de nématodes diminuent normalement avec la profondeur, quel que soit le site forestier, cette réduction est plus progressive dans la chênaie et la zone mixte; au contraire dans la pinède près de 90% des animaux sont concentrés dans la litière (Fig. 1).

Un autre indice de modification du milieu engendrée par l'implantation récente de résineux est représenté par l'organisation des groupes trophiques. Les courbes d'évolution de ces différents ensembles (Fig. 2) appellent trois remarques importantes.

Tout d'abord le taux particulièrement élevé de nématodes microherbivores, et notamment leur présence excessive sous résineux, montre indubitablement un phénomène de forte hydromorphie: les valeurs sont respectivement de 11800 nématodes/100 g sol sec (soit 7% du peuplement total), 13500 (6%) et 15800 (8%)

dans la chênaie, le peuplement mixte et la pinède. Il s'agit dans l'ensemble de petits nématodes se nourrissant préférentiellement d'algues et caractéristiques des milieux humides tels que *Monhystera*, *Monhystrella*, *Prismatolaimus* et *Tylencholaimus*.

On remarque d'autre part une progression dans la proportion des animaux mycophages (Tylenchidae, Aphelenchidae) depuis la chênaie vers la parcelle résineuse (respectivement 37%, 43% et 49% correspondant à 69770, 100802 et 93829 nématodes/100 g de sol sec), corrélative d'une réduction de l'importance relative des nématodes bactériophages (Rhabditida, Plectidae, respectivement 38%, 36% et 32% correspondant à 65518, 85149 et 61248 nématodes/100 g de sol sec). Ce schéma correspond tout à fait à une acidification du sol et au mode de décomposition en grande partie fongique de la litière dans les dysmoders, tandis que la dominance des animaux bactériophages caractérise les humus de type Mull. Nous retrouvons des phénomènes analogues dans les travaux notamment de BASSUS (1962), WASILEWSKA (1971, 1979) ou TWINN (1974). Bien que les auteurs n'aient pas véritablement pensé à relier l'évolution de ces deux groupes trophiques aux phénomènes pédologiques d'évolution des humus, les caractéristiques du milieu décrites dans ces travaux autorisent une telle assertion.

Enfin il faut souligner le comportement particulier des nématodes phytoparasites (*Criconemella* sp., *Pamtylenchus* sp., *Helicotylenchus pseudorobustus* (STEINER 1914) GOLDEN 1956). L'accroissement de leur abondance relative dans la parcelle mixte (5% soit 11886 individus/100 g de sol sec), par rapport à la chênaie (4% soit 6964 individus/100 g de sol sec), peut être mis en corrélation avec le développement d'une strate herbacée particulièrement luxuriante sur cette station. Ceci est vraisemblablement dû à un accroissement de la luminosité favorisé par l'implantation des pins. La quasi disparition de ce groupe sous résineux (0,1% correspondant à 190 individus/100 g de sol sec), peut être mise en regard, à la fois, de la régression de la strate herbacée (remplacée par un tapis continu de mousse) et au fait que le seul réseau racinaire présent dans les niveaux prospectés est formé de racines de pins fortement mycorhizées. Des comportements identiques des phytoparasites envers la strate herbacée ont également été signalés par SCOTTO LA MASSESE & DU MERLE (1978), SCOTTO LA MASSESE & BOULBRIA (1980), BOAG (1978), MAGNUSSON (1983 a), de même que leur tendance à la raréfaction et corrélativement, leur remplacement par des espèces mycophages attaquant le mycelium mycorhizien dans les peuplements de pins (MAGNUSSON 1983b).

A l'intérieur des groupements trophiques certains comportements spécifiques sont intéressants à noter eu égard à la signification écologique qu'ils représentent. Il s'agit notamment de *Cephalobus persegnis* BASTIAN, 1865, et *Plectus* sp., qui à l'inverse des autres bactériophages voient leur densité s'accroître depuis la chênaie vers

la pinède (Tableau 1). Ces nématodes se développent particulièrement dans les milieux riches en matières organiques, provenant soit d'une décomposition intense (pellicules de boues séchées issues du traitement des eaux usées et mises en épandage dans les champs cultivés; nécrose et pourrissement du système végétatif souterrain – ARPIN *et al.* 1985) soit d'une accumulation (cas des humus de type moder ou mor). De même parmi les nématodes microherbivores, peut-on noter un accroissement des densités de *Monhystera* sp. et *Monhystrella* sp. (principalement localisées dans la litière) ainsi que de *Prismatolaimus intermedius* (surtout localisée dans la zone humifère) alors qu'il y a une raréfaction sous résineux de *Tylencholaimus* sp. Il faut préciser que pour *Tylencholaimus stecki* STEINER, 1914, et *T. mirabilis* (BÜTSCHLI, 1873) DE MAN 1876, WOOD (1973), SOHLENIUS *et al.* (1977) et MAGNUSSON (1983b) ont noté un comportement alimentaire nettement fongique alors que NIELSEN (1949) considérait cette dernière espèce comme se nourrissant d'algues. Par ailleurs, bien que rangeant les *Tylencholaimus* parmi les animaux à nourriture variée, BANAGE (1963) a identifié dans leur tube digestif de la chlorophylle ainsi que des globules ressemblant à des gouttelettes lipidiques. Les individus récoltés en forêt d'Orléans et observés à l'état vivant présentaient souvent un intestin coloré en vert faisant penser à une nourriture algale. Des investigations ultérieures seront entreprises pour statuer sur le régime alimentaire de ces espèces, dont l'une est identifiée à *T. mirabilis*.

Une analyse factorielle des correspondances pratiquée sur l'ensemble des données de la nématofaune va permettre objectivement de confirmer, tout en les précisant davantage, ces résultats.

Sur la Figure 3 sont représentées les répartitions des espèces et des sites de prélèvements dans le plan formé par les axes 1 et 2. On note essentiellement ici un gradient le long de l'axe 1 interprété comme étant relatif à la distribution verticale des animaux. Bien que globalement on ne constate pas de différence majeure dans la distribution verticale des espèces entre les trois stations, il existe cependant une certaine sélectivité selon le niveau de prospection. Ainsi parmi les nématodes bactériophages, *Cephalobus persegnis*, *Eucephalobus* sp., *Plectus* sp., *Bunonema* sp., *Rhabditis* sp., *Teratocephalus* sp., *Wilsonema* sp. et *Microlaimus* sp. dominant dans les litières (niveau 1: 0–1 cm) tandis que *Anaplectus granulatus* (BASTIAN, 1865) DE CONINCK & SCHUURMANS STECKHOVEN, 1933, et *Alaimus* sp. semblent moins strictement inféodés à la surface. Le coefficient de variation, $CV = (\text{écart-type}/\text{moyenne}) \times 100$, calculé, pour les espèces principales, dans chaque station pour les quatre niveaux prospectés témoigne de ce phénomène (Tableau 2). Notamment *Alaimus* sp. montre une faible sténotopie pour les niveaux de surface dans la station de feuillus et la station mélangée (respectivement $CV = 70$ et 116) et au contraire une nette inféodation à la litière dans la station de résineux ($CV = 160$); l'inverse est à

noter pour *Anaplectus granulatus*. On retrouve également une opposition marquée entre Mononchida et *Tripyla affinis* DE MAN, 1880, observée précédemment (ARPIN *et al.* 1985), les premiers étant surtout des animaux de surface, les seconds ayant tendance à se substituer aux premiers dans les niveaux plus profonds, sauf dans la station résineuse (CV = 166). Une sélectivité existe aussi chez les nématodes mycophages: *Aphelenchoides* sp. et *Aphelenchus* sp. sont très liées au niveau 1, tandis que *Tylenchus* sp. ne l'est pas strictement, sauf dans la station de résineux (CV = 169). Chez les nématodes microherbivores, les faibles valeurs du CV pour *Prismatolaimus* sp. et *Tylencholaimus* sp. indiquent qu'il n'y a pas d'affinité particulière de ces animaux pour un niveau déterminé, alors que *Monhystera* sp. et *Monhystrella* sp. sont fortement liées à la litière. Enfin pour les nématodes phytoparasites, à l'exception de *Trophurus* sp. marquant une nette préférence pour le niveau 1, *Criconemella* sp., *Paratylenchus* sp. et *Helicotylenchus pseudorobustus* sont relativement inféodés aux niveaux profonds (3 + 4).

La Figure 4 représente la répartition des espèces et des sites de prélèvement selon le plan formé par les axes 1 et 3. Nous retrouvons le long de l'axe 1 la distribution verticale des animaux. Cette interprétation est cependant enrichie par l'observation d'un gradient le long de l'axe 3 qui permet une nette séparation de la chênaie et de la pinède avec une position intermédiaire de la parcelle mixte. Bien qu'elle existe aussi dans les niveaux de surface (1 + 2) la séparation des stations intervient de manière prépondérante dans les niveaux inférieurs du sol (3 + 4). Ces résultats, opposés à ceux obtenus avec les Microarthropodes Collembolés et Oribates (POURSIN & PONGE 1984) où la séparation est bien marquée dans les niveaux supérieurs riches en matière organique (notamment la couche H de la parcelle résineuse est plus typée que la couche L) permettent de rappeler d'ailleurs l'interprétation formulée par ARPIN *et al.* (1984): les Collembolés rendent mieux compte de l'épaisseur et du mode de fragmentation de la litière alors que les nématodes sont davantage sensibles aux propriétés chimiques des couches organiques, en particulier de la phase soluble ou finement dispersée. D'autre part il est possible de retrouver sur ce graphique des comportements spécifiques, caractéristiques pour chaque station et signalés plus haut. C'est le cas par exemple dans les niveaux 1 et 2 de *Tylenchus* sp. ou de *Cephalobus persegnis* dont les positions déjetées vers les valeurs négatives de l'axe 3 montrent bien leur prépondérance dans la station de résineux, tandis que la majorité des autres espèces bactériophages et mycophages (côté positif de l'axe 3) caractérisent plutôt les stations feuillue et mixte. Pour ce qui concerne les niveaux 3 et 4 on notera, outre la position des phytoparasites proche des feuillus, la présence de *Tyrolaimophorus typicus* DE MAN 1880, statistiquement dominant sous résineux, ainsi que l'opposition nettement marquée, parmi les microherbivores, de *Tylencholaimus* sp. (feuillus) et *Prismatolaimus* sp. (résineux).

5. Conclusion

L'étude de la faune nématologique a permis de révéler certaines modifications engendrées par l'implantation récente d'une monoculture de résineux: modification du tapis herbacé et système racinaire fortement mycorhisé, hydromorphie, acidification et formation d'une couche H épaisse. D'autre part un des résultats principaux de l'analyse factorielle, tout en permettant d'établir une séparation des stations liée aux types d'humus est de faire objectivement ressortir la position intermédiaire du peuplement mélangé, relativement voisine de la station feuillue. Eu égard au programme d'écologie appliquée dans lequel s'insère ce travail et dans les conditions de sols acides étudiés ici, le peuplement mixte apparaît comme une alternative souhaitable aux cultures pures de résineux, permettant notamment d'éviter la formation d'une accumulation excessive de matière organique non décomposée.

6. Résumé

Le but de l'étude était de comparer la nématofaune du sol dans trois peuplements forestiers âgés de 35 ans en forêt d'Orléans (Loiret, France): un haut-perchis de chêne (*Quercus petraea*) ayant donné naissance à un humus de type mull acide, une fûtaie résineuse à *Pinus sylvestris* avec un humus de type dysmoder et un peuplement mixte de ces deux espèces avec un humus de type mull-moder.

L'ensemble des données recueillies de novembre 1979 à juin 1980 a été traité à l'aide d'une analyse factorielle des correspondances de Benzécri. Outre des modifications dans la distribution verticale des espèces, dans l'abondance relative des différents groupements trophiques et dans la densité de population de certaines espèces, soulignant l'hydromorphie, l'acidification du sol et la formation d'une couche H, on notera deux résultats principaux. D'une part, la séparation des stations concerne principalement les horizons inférieurs (6–10 cm); d'autre part la position intermédiaire du peuplement mixte montre qu'une litière mélangée est une solution souhaitable permettant d'éviter une modification trop drastique des caractéristiques biologiques des sols.

7. Références

- ARPIN, P., 1979. Ecologie et systématique des nématodes Mononchides des zones forestières et herbacées sous climat tempéré humide. I. Types de sol et groupements spécifiques. *Rev. Nématol.* **2**, 211–221.
- J.F. PONGE, B. DABIN & A. MORI, 1984. Utilisation des nématodes Mononchida et des Collembolles pour caractériser des phénomènes pédobiologiques. *Rev. Ecol. Biol. Sol* **21**, 243–268.
- — 1984. Etude des variations morpho métriques de *Prionchulus punctatus* COBB, 1917, liées aux types d'humus. *Rev. Nématol.* **7**, 315–318.
- 1985. Les nématodes libres indicateurs de la nature et de l'évolution des humus forestiers. Thèse de Doctorat d'Etat, Université de Paris VI. 200 pp.
- ARPIN, P., G. KILBERTUS, J.F. PONGE, G. VANNIER & B. VERDIER, 1985. Réactions des populations animales et microbiennes du sol à la privation des apports annuels de litière: exemple d'une rendzine forestière (Comm. Colloque «Allocation et partage des ressources» 14–17/XI/1983, E.N.S. Paris). *Bull. Ecol.* **16**, 95–115.
- BANAGE, W.B., 1963. The ecological importance of free living soil nematodes with special reference to those of moorland soil. *J. Animal Ecol.* **32**, 133–140.
- BASSUS, W., 1962. Untersuchungen über die Nematodenfauna mitteleuropäischer Waldböden. *Wiss. Z. Humboldt Univ. Berlin, Math.-Nat.* **11**, 145–177.
- BOAG, B., 1974. Nematodes associated with forest and woodland trees in Scotland. *Ann. Appl. Biol.* **77**, 41–50.
- 1978. Nematodes in Scottish forest nurseries. *Ann. Appl. Biol.* **88**, 279–286.
- BONNET, L., 1961. Les Thécamoebiens indicateurs pédologiques et la notion de climax. *Bull. Soc. Hist. Nat. Toulouse* **96**, 80–86.
- 1964. Le peuplement thécamoebien des sols. *Rev. Ecol. Biol. Sol* **1**, 123–408.
- BONNEAU, M., A. BRETHERS, C. NYS & B. SOUCHIER, 1976. Influence d'une plantation d'épicéas sur un sol du Massif Central. *Lejeunia* **82**, 1–14.
- 1978. Conséquences pédologiques des enrésinements en forêt. *C.R. Acad. Agric. France* 14/VI/78, 931–942.

- BORNEBUSCH, C.H., 1930. The fauna of forest soil. *Forstlige Forsøgsvaesen* **11**, 1–158.
- BOUCHÉ M.B., 1972. Lombriciens de France, Ecologie et systématique. *Ann. Zool. Ecol. Anim.*, Hors série **72/2**, 671 pp.
- BRAUN-BLANQUET, J., 1967. La chênaie acidophile ibéro-atlantique (Quercion occidentale) en Sologne. *Anales de Edafologia y Agrobiologia*, 53–87.
- BRETHES, A. & C. NYS, 1975. Effets des résineux sur la fertilité des sols. Difficultés des recherches et premiers résultats. *Science du Sol* **1**, 1–18.
- DALMASSO, A., 1966. Méthode simple d'extraction des nématodes du sol. *Rev. Ecol. Biol. Sol* **3**, 473–478.
- GENSSLER, H., 1959. Veränderungen von Boden und Vegetation nach generationsweisem Fichtenanbau. Thèse de Doctorat, Hann. Münden.
- GISIN, H., 1943. Ökologie und Lebensgemeinschaften der Collembolen im Schweizerischen Exkursionsgebiet Basels. *Revue Suisse de Zoologie* **50**, 131–224.
- HEALY, B., 1980. Distribution of terrestrial Enchytreidae in Ireland. *Pedobiologia* **20**, 159–175.
- JOHNSON, S.R., J.M. FERRIS & V.R. FERRIS, 1972. Nematode Community structure of forest woodlots. I. Relationships based on similarity coefficients of nematode species. *J. Nematology* **4**, 175–183.
- LEBART, L., A. MORINEAU & J.P. FENELON, 1979. *Le traitement des données statistiques*. Dunod, Paris, 510 pp.
- MAGNUSSON, C., 1983a. Abundance and trophic structure of pine forest nematodes in relation to soil layers and ground cover. *Holarctic Ecology* **6**, 175–182.
- MAGNUSSON, C., 1983b. Abundance, distribution and feeding relations of root/fungal feeding nematodes in a Scots pine forest. *Holarctic Ecology* **6**, 183–193.
- MANIL, G., 1959. Aspects pédologiques du problème de la classification des sols forestiers. *Pédologie* **9**, 214–226.
- MEHLICH, G., 1970. Veränderung eines Lößlehm Pseudogley durch Fichtenreinanbau. Thèse Doctorat Depart. Sciences de la Terre, Hambourg.

- MILLERET, C., 1963. La forêt d'Orléans. *Annales de Géographie* **72**, 426–458.
- NIELSEN, O.C., 1949. Studies on the soil microfauna. II. The soil inhabiting nematodes. *Natura Jutl.* **2**, 192 pp.
- PETERSEN, T., & M. LUXTON, 1982. A comparative analysis of soil fauna populations and their role in decomposition processes. *Oikos* **39**, 287–388.
- PONGE, J.F., 1980. Les biocénoses des Collemboles de la forêt de Sénart. In: PESSON, P. (ed.), *Actualités d'écologie forestière*. Gauthier-Villars, Paris, 151–176.
- PONGE, J.F., 1983. Les Collemboles indicateurs du type d'humus en milieu forestier. Résultats obtenus au sud de Paris. *Acta Oecologica, Oecol. Gen.* **4**, 359–374.
- PONGE, J.F., & B. PRAT, 1982. Les Collemboles, indicateurs du mode d'humification dans les peuplements résineux, feuillus et mélangés: résultats obtenus en forêt d'Orléans. *Rev. Ecol. Biol. Sol* **19**, 237–250.
- POPOVICI, J., 1977. The specific structure and affinity of nematode populations in brown-humus soil and leached chernozem. *Pedobiologia* **17**, 216–221.
- POPOVICI, J., 1980a. Affinity of soil nematode communities in the ecosystems of Vladeasa Mountain Mass (Western Carpathians, Romania). *Trav. Mus. Hist. Nat. "Grigore Antipa"* **22**, 277–279.
- POPOVICI, J., 1980b. Distribution and dynamics of soil nematodes in mixed and spruce fir forest ecosystems. *Rev. Roum. Biol. Anim.* **25**, 171–179.
- POURSIN, J.M., & J.F. PONGE, 1984. Etude des peuplements de microarthropodes (Insectes Collemboles et Acariens Oribates) dans trois humus forestiers acides de la Forêt d'Orléans (Loiret, France). *Pedobiologia* **26**, 403–414.
- SATCHELL, J.E., 1955. Some aspects of earthworm ecology. In: MCKEVAN (ed.), *Soil Zoology*. Butterworths, London, 180–201.
- SCOTTO LA MASSESE, C., & P. DU MERLE, 1978. La nématofaune de quelques écosystèmes forestiers du Mont Ventoux. *La Terre et la Vie, Supplément* **1**, 295–314.
- SCOTTO LA MASSESE, C., & A. BOULBRIA, 1980. Essai d'interprétation écologique de la nématofaune de la forêt landaise. *Ann. Sc. Forest.* **37**, 37–51.

- SEINHORST, J.W., 1959. A rapid method for the transfer of nematodes from fixative to anhydrous glycerine. *Nematologica* **4**, 67–69.
- SOHLENIUS, B., 1972. Data on soil nematodes. In: PARKINSON, D. (ed.), *Soil fauna and decomposition processes. Report of IBP Meeting, Louvain, Juillet 1972*, 69–81.
- 1979. A carbon budget for nematodes, rotifers and tardigrades in a Swedish Coniferous forest soil. *Holarctic Ecology* **2**, 30–40.
- 1980. Abundance, biomass and contribution to energy flow by soil nematodes in terrestrial ecosystems. *Oikos* **34**, 186–194.
- H. PERSSON & C. MAGNUSSON, 1977. Distribution of roots and nematodes in a young Scots pine stand in central Sweden. In: LOHM, U., & T. PERSSON (eds.), *Soil organisms as components of ecosystems. Proc. 6th Int. Coll. Soil Zool. Ecol. Bull. (Stockholm)* **25**, 340–347.
- SOUCHIER, B., 1971. *Evolution des sols sur roches cristallines à l'étage montagnard (Vosges). Thèse de Doctorat d'Etat Nancy I*, 130 pp.
- TOUTAIN, F., & J.C. VEDY, 1975. Influence de la végétation forestière sur l'humification et la pédogénèse en milieu acide et en climat tempéré. *Rev. Ecol. Biol. Sol.* **12**, 375–382.
- TWINN, D.C., 1974. Nematodes. In: DICKINSON, C.H., & G.J.F. PUGH (eds.), *Biology of plant litter decomposition. Vol. II. The organisms*. Academic Press, New York, 421–465.
- VANNIER, G., & I. ALPERN, 1968. Techniques de prélèvements pour l'étude des distributions horizontales et verticales des microarthropodes du sol. *Rev. Ecol. Biol. Sol* **5**, 225–235.
- WASILEWSKA, L., 1971. Nematodes of the dunes of the Kampinos forest. II. Community structure based on numbers of individuals, state of biomass and respiratory metabolism *Ekol. Polska* **19**, 651–658.
- 1974. Vertical distribution of nematodes in the soil of dunes in the Kampinos forest. *Zesz. Probl. Post. Nauk. Pol.* **154**, 203–212.
- 1979. The structure and function of soil nematodes communities in natural ecosystems and agrocenoses. *Pol. Ecol. Stud.* **5**, 97–145.

- WAUTHY, G., 1981. Synecology of the forest soil Oribatid mites of Belgium (Acari, Oribatida). II. Zoosociological uniformity. *Acta Oecologica, Oecol. Gener.* **2**, 31–47.
- & P. LEBRUN, 1980. Synecology of the forest soil Oribatid mites of Belgium. I. The zoosociological classes. In: DINDAL, D.L. (ed.), *Soil biology as related to land use practices*. E.P.A. (n° 560/12–80–038), Washington, 785–805.
- WOOD, F.H., 1973. Nematode feeding relationships. Feeding relationships of soil-dwelling nematodes. *Soil Biol. Biochem.* **5**, 593–601.
- YEATES, G.W., 1979. Soil nematodes in terrestrial ecosystems. *J. Nematol.* **11**, 213–229.
- 1981. Nematode populations in relation to soil environmental factors: a review. *Pedobiologia* **22**, 312–338.

Synopsis: *Original scientific paper*

ARPIN, P., & J.F. PONGE, 1985. Influence d'une implantation récente de pin sylvestre sur le comportement de la nématofaune du sol, par comparaison avec un peuplement feuillu pur et un peuplement mélangé [Comparison of soil dwelling nematodes in *Pinus sylvestris*, pure hardwood and mixed plantations]. *Pedobiologia* **29**, 391–404.

This study compares the composition of the soil nematode fauna in three 35 year-old plantations in Forest d'Orleans (Loiret, France): a high pole plantation of sessile oak (*Quercus petraea*) with acid mull humus, a mature *Pinus sylvestris* plantation with hydromorphic dysmoder humus, and a mixed plantation of *Q. petraea* and *P. sylvestris* with mull-moder humus.

Data from November 1979 to June 1980 were interpreted using the correspondence analysis of Benzecri. Notably in the *P. sylvestris* plantation the vertical distribution of animals was modified, 90% of nematodes being obtained from litter. The relative abundance of the different trophic groups under *P. sylvestris*, a pronounced hydromorphy (abundance of microherbivore nematodes), soil acidification with an H layer formed (relative abundance of bacterial and fungal feeding nematodes) as well as modification of the herbaceous cover and the presence of a highly mycorrhizal root network (abundance of phytoparasitic nematodes). We emphasize

the ecological significance of species increases in the Cephalobidae, Plectidae and Monhysteridae. The main results of this study are: firstly, the three plantations are principally distinguished by the fauna of the litter at 6–10 cm; secondly, the intermediate position of the mixed plantation shows that mixed litter is a desirable alternative to pure *P. sylvestris* litter, through avoiding drastic modification of soil biological characteristics.

Key words: forest, conifer, oak, mixed plantations, humus types, soil nematodes, trophic groups, multivariate analysis.

Legends of figures

Figure 1. Répartition verticale de la nématofaune dans trois parcelles (chênaie, pinède et peuplement mélangé) en forêt d'Orléans.

Figure 2. Evolution des groupements trophiques de nématodes dans trois parcelles en forêt d'Orléans exprimée en % du nombre d'individus récoltés dans chaque station (Bact. = nématodes bactériophages, Myco. = ném. mycophages, Micr. = ném. microherbivores, Phyt. = ném. phytoparasites, Pro = ném. prédateurs, NV = ném. à nourriture variée). La liaison des points est fictive pour une meilleure lisibilité du graphique.

Figure 3. Analyse des correspondances. Projection dans le plan des axes 1 et 2.

Figure 4. Analyse des correspondances. Projection dans le plan des axes 1 et 3.

Tableau 1. Densités pour 100 g de sol sec des genres ou espèces de nématodes récoltés dans trois parcelles en forêt d'Orléans durant la période d'étude Novembre 1979–Juin 1980, avec leurs codes pour l'analyse des correspondances

Stations		Chênaie				Mélange				Pinède			
		1	2	3	4	1	2	3	4	1	2	3	4
Bacteriophages													
<i>Rhabditis</i>	RHAB	4566	343	37	9	3318	1157	15	–	2185	–	–	–
<i>Bunonema</i>	BUNO	9263	2041	256	31	8695	1592	258	23	3951	276	22	6
<i>Cephalobus persegnis</i>	CEPH	2080	338	43	20	8398	455	91	49	7444	292	126	23
<i>Eucephalobus</i>	EUCP	3324	538	63	9	3809	594	30	3	3697	70	7	15
<i>Euteracephalus</i>	EUTE	276	–	–	–	140	–	–	–	–	–	–	–
<i>Plectus</i>	PLEC	18340	1253	116	43	22356	1575	160	33	25990	2250	274	15
<i>Anaplectus granulatus</i>	ANAP	2875	448	113	55	1264	471	207	4	1300	544	728	107
<i>Wilsonema</i>	WILS	675	138	–	–	1463	525	10	5	120	133	–	–
<i>Alaimus</i>	ALAI	1211	1043	323	247	2306	1217	89	76	1045	132	22	34
<i>Microaimus</i>	MICR	1560	73	35	–	2704	68	–	–	582	–	–	–
<i>Teratocephalus</i>	TERA	8661	3913	922	74	9740	11152	679	206	8832	951	65	9
<i>Acrobeles</i>	ACRO	–	–	–	–	212	–	–	–	–	–	–	1
Phytoparasites													
<i>Criconemella</i>	CRES	–	3567	2309	415	–	123	296	24	–	–	–	–
<i>Paratylenchus</i>	PARA	–	71	87	31	–	123	104	13	–	–	–	5
<i>Helicotylenchus pseudorobustus</i>	HELI	–	76	285	51	1060	9600	331	190	–	23	25	34
<i>Longidorus</i>	LONG	–	–	–	9	–	–	–	–	–	–	–	–
<i>Trophurus</i>	TROP	63	–	–	–	–	–	–	–	103	–	–	–
<i>Trichodorus</i>	TRIC	–	–	–	–	–	–	10	12	–	–	–	–
Mycophages													
<i>Neotylenchus</i>	NEOT	471	972	526	76	239	1979	483	138	429	109	24	7
<i>Tylenchus</i>	TYLE	32786	19078	3276	771	29245	44454	9071	1408	64875	7432	1017	372
<i>Aphelenchus</i>	APUS	225	–	–	–	215	123	–	–	258	–	–	5
<i>Aphelenchoides</i>	APES	5565	–	4	–	13304	132	5	6	19004	242	41	14
Prédateurs													
<i>Tripyla affinis</i>	TRIP	–	68	91	31	145	123	93	31	302	43	1	3
Mononchida	MONO	3529	522	76	12	3117	634	51	9	1105	42	1	1
Microherbivores													
<i>Monhystera</i>	MORA	968	419	103	19	2877	437	81	7	4667	477	4	–
<i>Monhystrella</i>	MOLA	3374	855	243	51	4450	1230	204	66	5234	1001	36	1
<i>Prismatolaimus intermedius</i>	PRIS	502	526	458	264	170	939	450	254	1353	1921	625	199
<i>Tylencholaimus mirabilis</i>	TMUS	1685	731	934	642	1180	722	285	183	–	92	69	79
Nourriture variée ou inconnue													
<i>Dorylaimida</i>	DORY	9727	4041	813	210	6938	6477	605	271	11285	1140	94	38
<i>Tylolaimophorus typicus</i>	TYLO	463	2692	2171	511	–	2560	1757	908	688	2340	1861	714
Zooparasites													
<i>Dotyaphus ruelmi</i>	DOTY	132	394	581	21	70	216	193	20	–	46	–	–

Tableau 2. Répartition verticale des principaux genres de nématodes avec leur coefficient de variation dans les trois parcelles de la forêt d'Orléans

	Chênaie	Mélange	Pinède	
Niveau 0–1 cm				
Bacteriophages:				
<i>Euteratocephalus</i>	200	200	–	
<i>Microlaimus</i>	183	193	200	
<i>Plectus</i>	181	181	177	
<i>Rhabditis</i>	179	139	200	
<i>Eucephalobus</i>	161	164	194	
<i>Cephalobus persegnis</i>	159	182	185	
<i>Wilsonema</i>	158	137	116	
<i>Anaplectus granulatus</i>	154	113	74	
<i>Bunonema</i>	150	155	181	
<i>Teratocephalus</i>	114	107	173	
<i>Alaimus</i>	70	116	160	
Mycophages:				
<i>Aphelenchus</i>	200	124	195	
<i>Aphelenchoides</i>	200	197	196	
<i>Tylenchus</i>	107	93	169	
Phytoparasites:				
<i>Trophurus</i>	200	–	200	
Microherbivores:				
<i>Monhystrella</i>	136	137	159	
<i>Monhystera</i>	114	160	176	
<i>Tylencholaimus</i>	48	77	68	
Prédateurs:				
Mononchida	162	154	190	
Nourriture variée ou inconnue:				
<i>Dorylaimida</i>	118	101	174	
Niveau 1–3 cm				
Mycophages:				
<i>Neotylenchus</i>	72	121	138	(1)
Phytoparasites:				
<i>Criconemella</i>	106	121	(3)	
Microherbivores:				
<i>Prismatolaimus</i>	27	76	75	
Nourriture variée ou inconnue:				
<i>Tyloolaimophorus typicus</i>	78	84	59	
Niveau 3–6 cm				
Phytoparasites:				
<i>Helicotylenchus</i> ps.	122	163	(2)	71 (4)
<i>Paratylenchus</i>	83	104	200	(4)
<i>Trichodorus</i>	–	116	–	
Prédateurs:				
<i>Tripyla affinis</i>	85	51	(2)	165 (1)
Zooparasites:				
<i>Dotylophus ruehmi</i>	90	76	(2)	200 (2)

Note: Les chiffres entre parenthèses indiquent un changement de niveau.

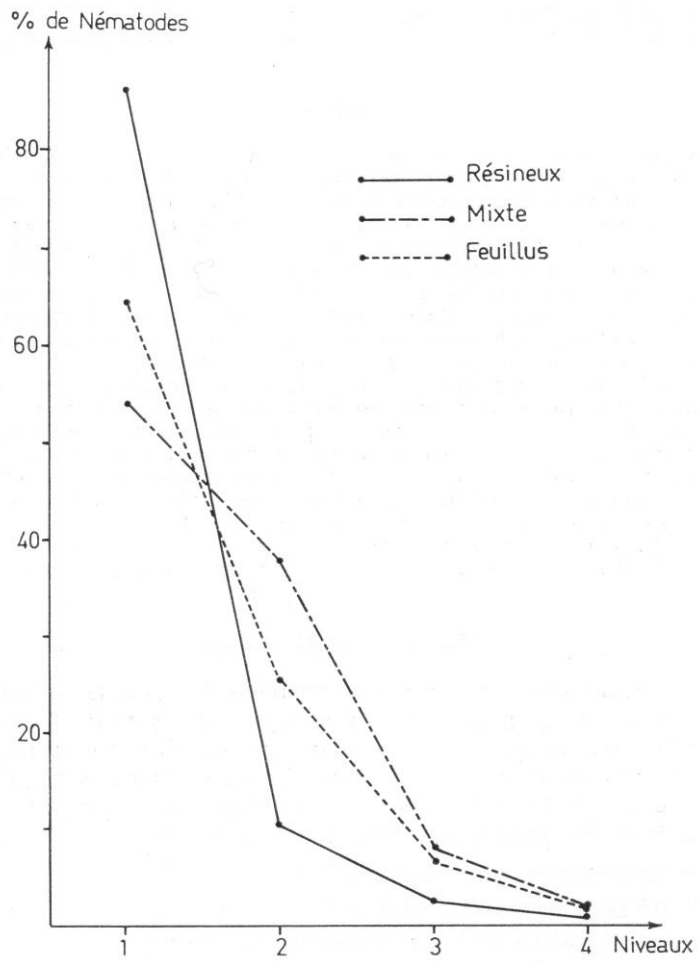


Fig. 1

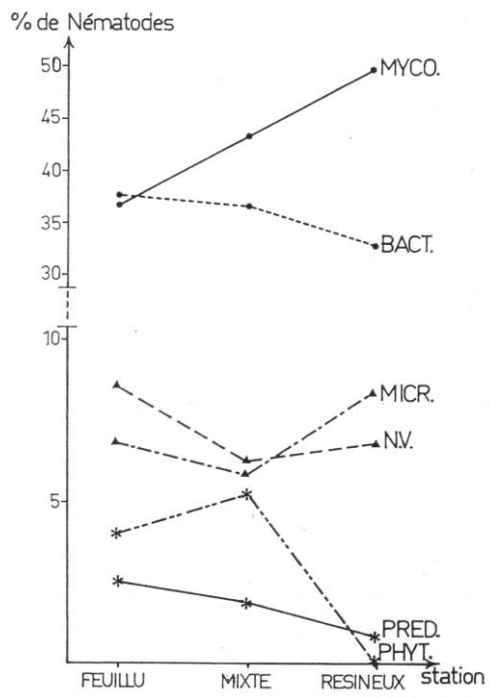


Fig. 2



Fig. 3

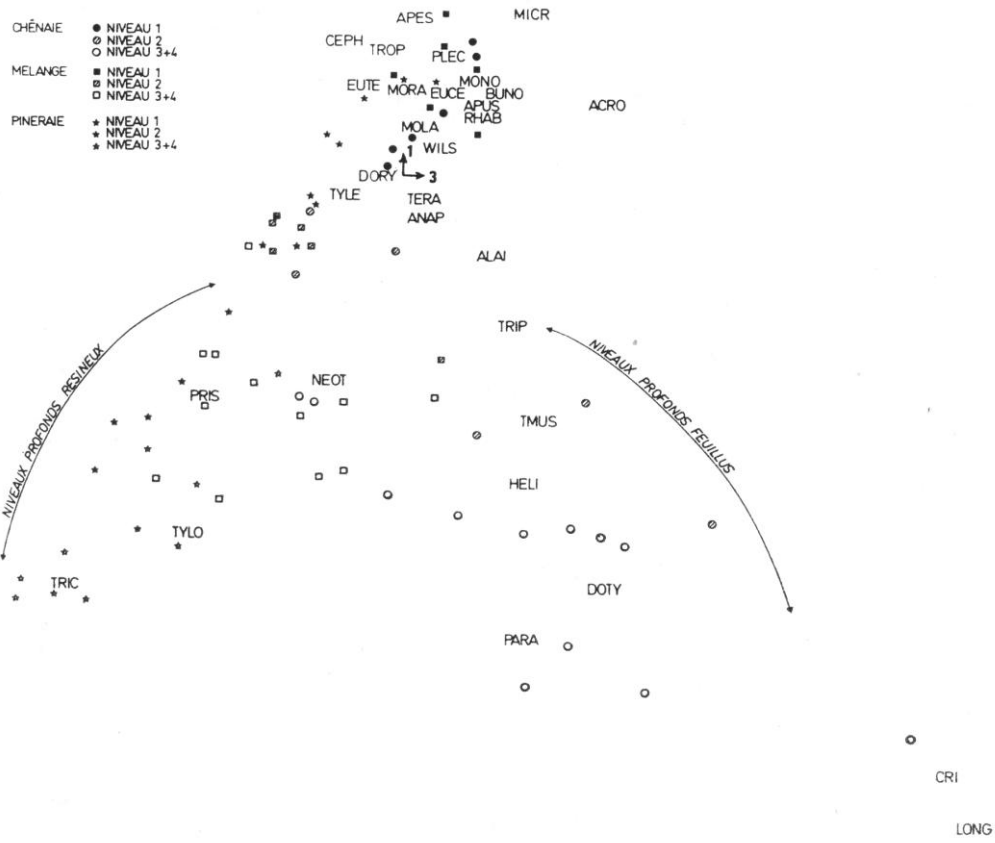


Fig. 4