



HAL
open science

**DECOMPOSITION DE LA MATIÈRE ORGANIQUE
DANS LE SOL DE DEUX ÉCOSYSTÈMES
FORESTIERS (PARC NATUREL DE MONTSENY,
ESPAGNE) I. Abondance, biomasse et distribution des
microarthropodes Décomposition of the organic matter
in two forest ecosystems (Natural Park of Montseny,
Spain) I. Abundance, biomass and distribution of the
soil microarthropods**

P Andres, F Athias-Binche

► **To cite this version:**

P Andres, F Athias-Binche. DECOMPOSITION DE LA MATIÈRE ORGANIQUE DANS LE SOL DE DEUX ÉCOSYSTÈMES FORESTIERS (PARC NATUREL DE MONTSENY, ESPAGNE) I. Abondance, biomasse et distribution des microarthropodes Décomposition of the organic matter in two forest ecosystems (Natural Park of Montseny, Spain) I. Abundance, biomass and distribution of the soil microarthropods. *Vie et Milieu / Life & Environment*, 1998, pp.215-225. hal-03172898

HAL Id: hal-03172898

<https://hal.sorbonne-universite.fr/hal-03172898v1>

Submitted on 18 Mar 2021

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.

DÉCOMPOSITION DE LA MATIÈRE ORGANIQUE DANS LE SOL DE DEUX ÉCOSYSTÈMES FORESTIERS (PARC NATUREL DE MONTSENY, ESPAGNE)

I. Abondance, biomasse et distribution des microarthropodes

*Decomposition of the organic matter in two forest ecosystems
(Natural Park of Montseny, Spain)*

I. Abundance, biomass and distribution of the soil microarthropods

P. ANDRES*, F. ATHIAS-BINCHE**

* CREA, Universitat Autònoma de Barcelona, 08193 Bellaterra, Barcelona, Espagne

** Laboratoire Arago, BP 44, 66651 Banyuls-sur-Mer cedex, France

MICROARTHROPODES
DÉCOMPOSITION
SOL
CHÊNAIE
HÊTRAIE
CLIMAT MÉDITERRANÉEN

RÉSUMÉ. – Cet article présente la première partie d'un travail concernant l'étude de l'importance des Acariens Oribates dans les réseaux trophiques du sol en chênaie et hêtraie méditerranéennes. Il porte sur l'évolution annuelle des abondances, des biomasses et de la distribution verticale de la mésofaune, classée par grands groupes taxonomiques ou trophiques. Le sol a été étudié à trois niveaux : litière fraîche (L), couche de fermentation (F) et horizon organique (S). L'évolution temporelle de l'apport de feuilles, leur rythme de décomposition, la capacité trophique du milieu, l'incidence saisonnière de la sécheresse et la structure physique du sol sont les facteurs qui déterminent la richesse et la distribution spatiale de la faune.

MICROARTHROPODS
DECOMPOSITION
SOIL
GREEN OAK WOOD
BEECH WOOD
MEDITERRANEAN CLIMATE

ABSTRACT. – This paper represents the first part of a larger work concerning the importance of the oribatid mites in the edaphic trophic chains of two forests (holm-oak and beech woods) under Mediterranean conditions. We offer here the data relating to annual changes of abundance, biomass and vertical distribution of the mesofauna sorted according taxonomic and trophic criteria. The soil was divided into three layers : fresh fallen leaves (L), fermentation layer (F) and organic horizon (S). Rate of leaf input, dynamics of decomposition, environmental trophic supply, physical structure of the soil and seasonal drought constitute the factors determining the richness and the spatial arrangement of the fauna.

INTRODUCTION

Les sous-systèmes édaphiques forestiers en climat tempéré hébergent l'une des communautés terrestres parmi les plus diversifiées. Du fait de la rareté des organismes autotrophes, la nécromasse apportée par la végétation constitue la principale entrée d'énergie du sous-système sol. La litière et les 2-3 premiers cm de l'horizon supérieur logent entre 80 et 95 % de la mésofaune édaphique (Athias-Binche 1977 ; Petersen et Luxton 1982). Bien que la litière puisse être totalement décomposée par la seule action des enzymes microbiens (Arpin *et al.* 1980), la mésofaune exerce un effet catalytique sur l'activité des colonies microbiennes, soit par stimulation de leur taux de renouvellement (Macfadyen 1974, *in* Seas-

tedt and Crossley 1980), soit par réduction de leur activité en cas de surpâturage (Moore *et al.* 1985). À cet effet sur les colonies de décomposeurs primaires, il faut ajouter l'action directe de la trituration des feuilles mortes dont la conséquence est l'accroissement de la surface foliaire exposée aux attaques fongiques ou bactériennes (Wallwork 1970). De plus, l'apport de matières fécales, des cadavres et des mues auraient une importance décisive sur la structure physique des sols (Webb 1977 ; Ponge 1990). La modification des abondances, des biomasses ou de la démographie de chaque taxon et, en définitive, de la pyramide trophique ou de l'activité de la mésofaune, a des effets variables sur le bilan global de nutriments, qui vont depuis la stimulation de la minéralisation, jusqu'à leur immobilisation dans le profil du sol (Teuben et Roelofsma 1990).

Tabl. I. – Caractéristiques des sols des deux parcelles étudiées. pH mesuré dans l' eau. MO : matière organique; N : azote total; eg : éléments grossiers; s : sable; l : limon; a : argile.

Soil characteristics from the two studied plots. pH measured in water. MO : organic matter; N : total nitrogen; eg : coarse elements; s : sand; l : silt; a : clay.

Chênaie								
Profondeur (cm)	pH	%mo	%N	C/N	%eg	%s	%l	%a
0-5	5,31	16,6	0,5	20,0	69,8			
5-30	4,59	4,5	0,2	11,0	45,1	49	33	18,2
30-50	4,63	3,4	0,2	9,6	36,1	47	37	16,3
50-70	4,66	3,3	0,2	9,3	41,3	49	36	13,7
Hêtraie								
Profondeur (cm)	pH	%mo	%N	C/N	%eg	%s	%l	%a
0-5	5,6	27,4	0,8	19	13,0	77	8,0	14,0
5-30	4,9	6,4	0,2	16	8,2	81	8,7	11,8
30-50	4,9	3,6	0,1	15		75	9,4	12,8
50-70	5,1	2,3	0,1	14	25,0	78	7,9	11,8

Dans les écosystèmes méditerranéens, la densité et l'activité de la mésofaune et, par conséquent, son incidence sur les processus de dégradation, sont conditionnées par l'alternance des périodes sèches et humides plutôt que par les propriétés nutritionnelles du substrat. À grands traits, l'activité des microarthropodes est saisonnière et présente son minimum coïncidant avec le déficit hydrique estival. Parmi les taxa les plus abondants, les Collembolés sont incapables de survivre à l'état actif pendant l'été, qu'ils passent, soit à l'état d'œuf, soit en anhydrobiose (Poinsot-Balaguer et Sadaka 1985), tandis que le cycle de vie des Cryptostigmata est synchronisé aux oscillations annuelles de l'environnement, dont il dépend plutôt que des facteurs intrinsèques des populations, tels que les rapports inter et intraspécifiques (Asikidis et Stamou 1992).

Le présent travail, qui rassemble les résultats d'un échantillonnage annuel dans les sols d'une chênaie et d'une hêtraie, expose une image de l'évolution spatio-temporelle de la mésofaune dans le profil édaphique. Il constitue le premier d'une série de travaux concernant l'étude du rôle des Oribates dans les réseaux trophiques du sol.

DESCRIPTION DES PARCELLES D'ÉTUDE

Les prélèvements ont été réalisés dans 2 zones forestières du Parc Naturel du Montseny (Barcelona, Espagne), dans la cordillère pré-littorale Catalane. La parcelle de hêtraie, avec une pente générale de 8°, se trouve à une altitude de 1 170 m avec une orientation SW et sur un substrat de leucogranite. La végétation appartient à l'association de l'*Helleboro-Fagetum* (Bolòs 1983). Seul le Hêtre (*Fagus sylvatica*) est présent

et la strate herbacée n'est représentée que par *Anemone nemorosa*. Le profil du sol est du type ABC, de 50 cm de profondeur. En surface, on peut distinguer : (a) un horizon A₀₀ (0-5 cm) contenant des restes de feuilles de Hêtre bien identifiables, (b) un horizon A₀ (5-7 cm) coprogène, très actif biologiquement et riche en micéliums sur des feuilles dans un état de décomposition très avancé, et (c) un horizon A₁₁ (7-30 cm) sablonneux et riche en matière organique. L'humus est du type moder forestier.

La parcelle de chênaie se situe à 860 m, orientée au SE et avec une pente de 9°, sur un substrat schisteux. La végétation appartient à l'association du *Quercetum mediterraneo-montanum* (Braun-Blanquet in Bolòs 1983), avec une strate monospécifique de Chêne vert (*Quercus ilex ilex*). Le sol est du type ABC de profondeur variable (jusqu'à 60 cm). Les couches superficielles incluent : (a) un horizon 0 (1-3 cm) constitué par des feuilles de Chêne très finement morcelées, (b) un horizon A (0-10 cm) poreux, sablonneux, riche en racines fines et d'activité biologique moyenne et (c) un horizon 2B_w (13-50 cm) poreux, sablonneux-limoneux, apparemment non organique, contenant des micéliums et quelques racines minces. Les principales caractéristiques du sol des deux parcelles figurent au tableau I.

MÉTHODES

L'échantillonnage a duré un an, avec une périodicité de 15 jours dans chaque parcelle. Chaque échantillon était composé de 7 relevés pris au hasard dans 2 parcelles de 10 × 20 m² (l'une dans la hêtraie, l'autre dans la chênaie). Chaque relevé a été séparé en 3 couches, dont les 2 plus superficielles (L et F) intègrent l'horizon strictement organique A₀, la 3^e (S), la plus profonde, appartenant à horizon organo-minéral A₁. Ainsi, la couche L est composée par la litière de l'année, à peine altérée; la couche F correspond à la couche de fermentation et la couche S inclut les 10 premiers cm du sol au-dessous de la couche F. Les couches L et F de la hêtraie et la L de la chênaie ont été prélevées avec des cadres métalliques (10 × 10 cm²). Pour les autres couches, on a employé une sonde carrée (5 × 5 cm de côté et 10 cm de profondeur). À chaque prélèvement (à midi), on a noté la température entre les couches L et F et au centre de la couche S. La teneur en eau de chaque couche a été mesurée au laboratoire par la différence entre la masse humide et sèche (en étuve, à 50 °C) des échantillons.

L'état de décomposition de la litière des couches L et F a été estimé à partir des rapports C/N et E₄/E₆. Le rapport C/N de la fraction foliaire de la litière permet d'évaluer l'activité de nitrification de la totalité de la matière organique et non seulement ses formes hydrosolubles, comme le rapport E₄/E₆ ou rapport entre les dilutions aqueuses des acides humiques et fulviques à 465 et à 565 μm. L'absorption de lumière des substances humiques augmente avec le niveau de condensation (en poids moléculaire) de leurs structures cycliques (rapport entre le carbone contenu dans les groupes aromatiques et dans les chaînes aliphatiques avec le carbone total). De faibles valeurs indiquent une forte concentration en substances aromatiques (phase

de complexation d'après Stevenson 1982). Par contre, les rapports élevés sont dûs, soit à une plus grande concentration de produits aliphatiques, soit à un bas niveau de polymérisation (ce qui correspond à une phase d'altération plus précoce dans la chronologie de la formation de l'humus), soit à une forte proportion de substances préhumiques (tannins, phénols, etc.).

L'extraction des animaux a été réalisée en entonnoirs de Berlese-Tullgren; le tri est opéré sous loupe binoculaire au niveau des grands taxons et par groupes trophiques. On a groupé les taxons, selon leurs préférences alimentaires, d'après plusieurs auteurs (Weygoldt, 1969 in Wallwork 1976; Bachelier 1971 et 1978; Usher 1971; Richards 1974; Coineau 1974; Fletchmann 1975; Wallwork 1976; Demange 1979; Athias-Binche 1981; Athias-Binche et Saulnier 1986; Schaefer 1990; Gunn et Cherrett 1993) en : prédateurs (Pseudoscorpions, Araignées, Zéconidés, Gamases, Alicorhagidés, Rhagididés, Bdellidés, Labidostomes, Stigmatoidés, Raphignatoidés, Thrombidions, Chilopodes et larves de Coléoptères), décomposeurs et fungivores sensu lato (Isopodes, Epicridés, Uropodes – régime sous discussion : il s'agit d'animaux biolytiques –, Rhodacaridés, Nanorchestidés, Eupodidés, Tydeidés, Acaridés, Oribates, Diplopodes, Paurpodes, Protoures, Collembolés, Diploures, Psocoptères, Coléoptères et larves de Diptères) et phytophages (Symphytes, Tysanoptères et Hémiptères).

Les biomasses ont été obtenues par pesée directe des animaux les plus grands, libérés de leurs contenus intestinaux après 7 j à jeun. Pour les animaux les plus petits, on a estimé les biomasses à partir des valeurs recueillies dans la littérature (McBrayer et Reichle 1971; Lebrun 1965, Edward 1967 et Ghilarov, 1969 in Wallwork 1971, Athias-Binche et Saulnier 1986).

Les densités ont été exprimées soit par la moyenne arithmétique (en nombre d'animaux/m²) des 7 relevés de chaque échantillon, soit par celle de la totalité des relevés de l'année dans le cas des moyennes annuelles. La variabilité des densités le long de l'année a été calculée au moyen du coefficient de variation (CV = 100s/x, avec s l'écart-type; x la moyenne arithmétique) des densités moyennes des échantillons de l'année (21 dans la hêtraie, 23 dans la chênaie).

L'évolution de la distribution verticale de chaque groupe de la mésofaune a été quantifiée par l'indice de distribution verticale d'Usher (1971) : $M = \sum d_i n_i / N$, avec d_i la distance en cm depuis le centre de chacun des 3 niveaux jusqu'à la surface du niveau L; n_i la densité du groupe dans chaque niveau; N la densité totale du groupe dans le profil. Les valeurs de M correspondent donc à la profondeur (en cm) à laquelle se trouverait le centre du nuage théorique que décrirait chaque groupe dans l'espace.

RÉSULTATS

Le climat édaphique

La température des sols, aussi bien en surface (entre L et F) qu'au centre de la couche S suit un rythme saisonnier (Fig. 1). L'amplitude ther-

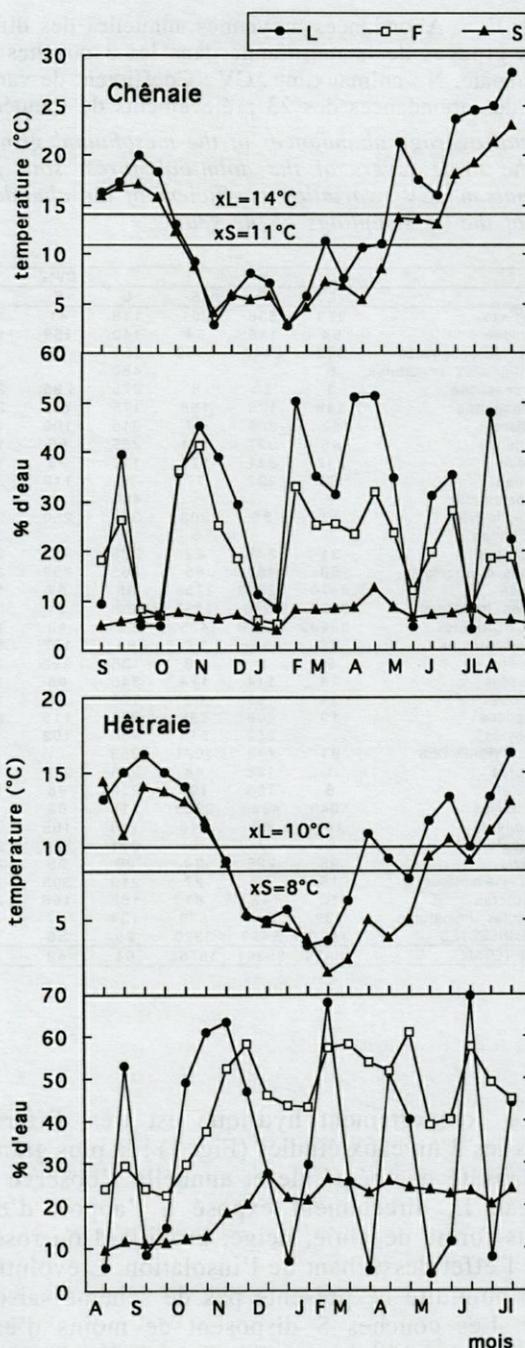


Fig. 1. – Température relevée à midi dans la litière (L) et dans la couche S et pourcentage d'eau dans les couches L, F et S, dans la chênaie et dans la hêtraie pendant la période d'échantillonnage. xL, xS : températures moyennes annuelles des couches L et S.

Midday temperature in L and S and water percentage in the three layers studied in the holm-oak forest and in the beech forest during the sampling period (xL, xS : mean annual temperature in L and S).

mique annuelle de la chênaie (36 °C et 20 °C pour F et pour S) est supérieure à celle de la hêtraie (26 °C et 15 °C pour F et pour S). Les gelées ont affecté les litières, mais pas les couches S.

Tabl. II. – Abondances moyennes annuelles des différents groupes de la mésofaune dans les 3 couches de la chênaie. N : animaux.m⁻². CV : Coefficient de variation des abondances des 23 prélèvements de l'année.

Annual average abundances of the mesofaunal groups in the three layers of the holm-oak forest soil. N : animals.m⁻². CV : variation coefficient of the abundances of the 23 samplings of the year.

	N			CV%		
	L	F	S	L	F	S
Uropodidae	279	538	201	118	81	189
Zerconidae	64	118	54	140	159	131
Autres Mésostigmates	392	2443	3960	259	72	61
Mésostigmates immatures	6			480		
Nanorchestidae	3	20	8	275	295	265
Alicorhagiidae	148	179	158	175	147	243
Eupodidae	52	208	57	215	100	199
Rhagidiidae	45	327	101	255	96	120
Tydeidae	212	831	173	112	95	149
Bdellidae	102	227	77	75	113	311
Labidostomidae	0			480		
Rhaphignatoidea	17	85	303	344	250	225
Trombididae			5			332
Astigmates	31	308	22	228	334	306
Hypopes d'astigmates	58	483	85	265	259	229
Oribates	4470	12086	7756	68	57	138
Oribates immatures	3070	5245	1390	60	64	365
TOTAL ACARIENS	8949	23096	14350	62	43	109
Pseudoscorpions	17	55	32	93	107	181
Araignées	9	8	16	136	222	173
Chilopodes	28	114	114	346	98	141
Diplopodes	34	168	69	128	82	124
Paupodes	19	208	258	368	115	243
Symphyles		252	579	480	102	61
TOTAL MYRIAPODES	81	742	1021	203	71	75
Protoures	1	128	44	265	211	145
Diploures	6	166	194	216	95	103
Collemboles	1040	4206	2283	115	62	69
Psocoptères	101	67	140	118	105	214
Tysanoptères	6	7	8	291	264	268
Orthezia	98	225	34	99	95	259
Autres Hémiptères	15	22	27	210	303	184
Coléoptères	12	42	61	163	166	273
Ptérygotes immatures	138	595	579	137	67	65
TOTAL INSECTES	1417	5459	3370	99	56	65
FAUNE TOTALE	10474	29361	18788	64	42	92

Tabl. III. – Abondances moyennes annuelles des différents groupes de la mésofaune dans les 3 niveaux du sol de la hêtraie. N : animaux.m⁻². CV : Coefficient de variation des densités des 21 prélèvements de l'année.

Annual average abundances of the mesofaunal groups in the three layers of the beech forest soil. N : animals.m⁻². CV : variation coefficient of the abundances of the 21 samplings of the year.

	N			CV%		
	L	F	S	L	F	S
Uropodidae	315	3283	1596	133	59	96
Epicriidae			6			317
Zerconidae	202	450	49	124	104	152
Autres Mésostigmates	239	1867	6521	126	49	43
Mésostigmates immatures	33	326	54	290	174	382
Pachygnathoidae		44	5		236	458
Nanorchestidae			3			458
Alicorhagiidae	40	296	275	291	187	166
Eupodidae	23	238	105	135	147	155
Rhagidiidae	2	99	118	458	113	158
Tydeidae	179	982	335	161	126	230
Bdellidae	35	246	91	166	134	325
Labidostomidae	2	93	211	251	91	69
Stigmatoidae		24	3		458	458
Rhaphignatoidea	3	159	197	269	256	312
Trombididae		5	34		222	168
Astigmates	45	768	117	290	120	193
Hypopes d'astigmates		311	52		209	263
Oribates	4166	24007	22675	97	47	37
Oribates immatures	2045	8664	2788	81	76	115
TOTAL ACARIENS	7329	41861	35235	83	41	36
Pseudoscorpions	95	444	80	128	62	202
Araignées	44	217	45	86	274	97
Isopodes	11	33	11	164	101	260
Chilopodes	18	524	370	167	66	42
Diplopodes	91	679	439	161	85	77
Paupodes	3	64	404	294	166	221
Symphyles	3	17	1512	458	136	72
TOTAL MYRIAPODES	115	1285	2725	135	65	60
Protoures	1	963	2331	458	100	61
Diploures	11	86	207	458	102	83
Collemboles	1013	10753	11306	135	84	56
Psocoptères	26	30	101	146	113	137
Tysanoptères	17	64	15	136	118	229
Coléoptères	21	110	94	111	60	107
Ptérygotes immatures	60	537	822	112	81	51
TOTAL INSECTES	1150	12543	14877	121	85	48
FAUNE TOTALE	8743	56383	52972	82	52	33

Le comportement hydrique est très différent dans les 3 niveaux étudiés (Fig. 1) : la plus grande variabilité nyctémérale et annuelle s'observe au niveau L, directement exposé à l'apport d'eau (sous forme de pluie, neige, brouillard ou rosée) et à l'effet desséchant de l'insolation. L'évolution de l'humidité ne présente pas de schéma saisonnier. Les couches S disposent de moins d'eau, mais la variabilité annuelle est moindre. Le comportement de la couche F est parallèle à celui de la L dans la chênaie, et à celui de la S dans la hêtraie.

Caractéristiques de la litière

Le poids sec de la couche L, constituée par les feuilles de l'année, est de 14,5 t.ha⁻¹ dans la chênaie et de 25,4 t. ha⁻¹ dans la hêtraie (Fig. 2).

Le rapport C/N de la fraction foliaire des litières reste stable toute l'année, avec une moyenne annuelle plus haute dans la couche L de la hêtraie (36,3) que dans celle de la chênaie (34,4).

Dans les deux parcelles, le rapport E₄/E₆, présente les valeurs les plus basses en automne et au printemps (Fig. 2). La moyenne annuelle est plus haute en hêtraie (4,25) qu'en chênaie (2,94).

Mésafaune édaphique : abondance, biomasse, structure trophique

La densité annuelle moyenne de la mésofaune est de 58.623 ind.m⁻² avec un coefficient de variation annuel de 36 % dans la chênaie (Tabl. II) et de 118.098 ind.m⁻² dans la hêtraie, avec un coefficient de variation du 27 % (Tabl. III). Les abondances relatives des différents groupes de microarthropodes (Fig. 3 ; Tabl. II et III) indiquent que les taxons à tendance hygrophile (Protoures et Collemboles) sont mieux représentés dans la hêtraie que dans la chênaie. La valeur du rapport Oribates/Prostigmates est de 16,7 en hêtraie et de 10,3 en chênaie.

En ce qui concerne la distribution verticale, c'est la couche F qui est la plus peuplée dans les

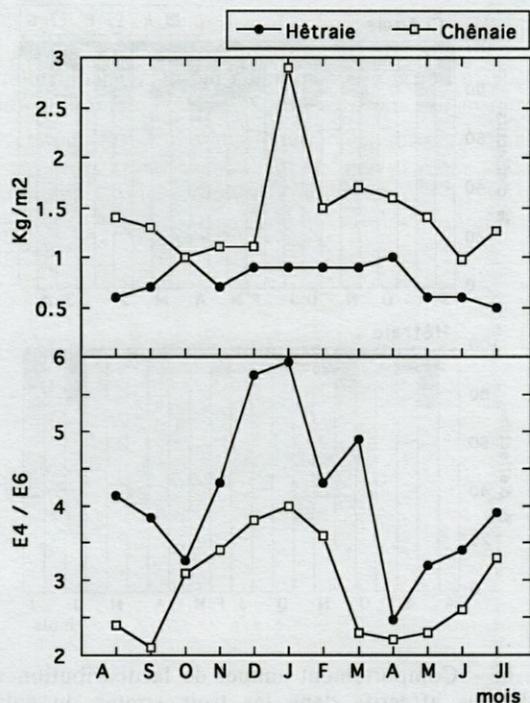


Fig. 2. – Poids sec (Kg/m²) et rapport E₄/E₆ dans la litière (L) de la chênaie et de la hêtraie.

Dry weight (in Kg/m²) and E₄/E₆ ratio in the leaf litter (L) of the holm-oak forest and beech forest plots.

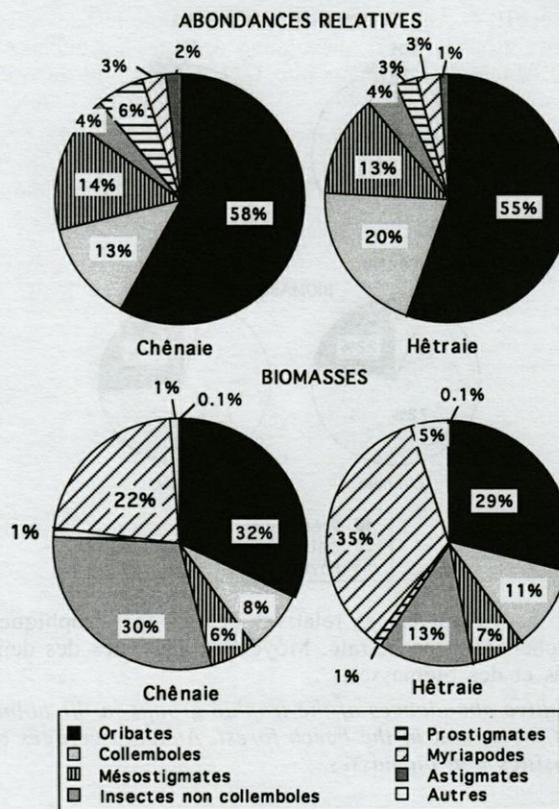


Fig. 3. – Abondances relatives (en moyenne annuelle) des effectifs et des biomasses de quelques groupes de la mésofaune dans la chênaie et dans la hêtraie.

Relative abundance (annual average) of individuals and relative biomasses of some groups of the mesofauna in the holm-oak forest and in the beech forest.

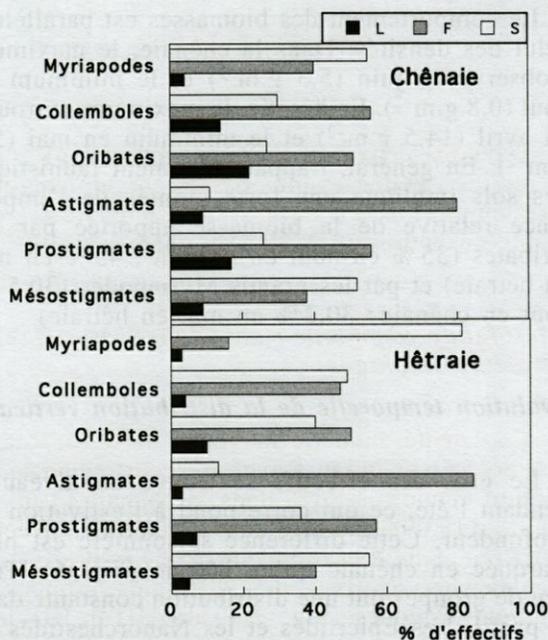


Fig. 4. – Pourcentage des effectifs de la mésofaune (moyenne annuelle) dans les trois couches de la chênaie et de la hêtraie.

Percentage of the mesofauna (annual average) in the three layers of the holm-oak forest and of the beech forest.

deux parcelles (50,1 % des effectifs de la chênaie et 47,7 % en hêtraie). Par contre, L ne contient que 17,9 % des effectifs en chênaie et 7,4 % en hêtraie (Fig. 4; Tabl. II et III).

La biomasse totale est de 4,1 g.m⁻² dans la chênaie et de 9,2 g.m⁻² dans la hêtraie, soit 2 fois plus. On note que, dans la chênaie, 15,5 % de la biomasse s'observe en L, 47,9 % en F et 36,7 % en S. En hêtraie, on note 6,5 % en L, 50 % en F et 43,4 % en S. En hêtraie, le gros de la biomasse correspond aux grands Myriapodes (Diplopodes 13,8 % et Chilopodes 18,3 %) qui se trouvent à la limite de la mésofaune. En chênaie, l'importance de la biomasse des Insectes est due surtout à la présence des larves de Coléoptères et de Diptères (Fig. 3).

Le pourcentage de prédateurs (Fig. 5) est similaire dans les 2 parcelles (5 %). Dans la chênaie, les larves de Coléoptères sont les prédateurs les plus abondants (45 %), suivis des Rhagididés (16 %). Dans la hêtraie, les premiers prédateurs sont les Chilopodes (15 %), suivis des larves de Coléoptères (12 %). Les Oribates constituent 62 % des décomposeurs en chênaie et 58 % en hêtraie.

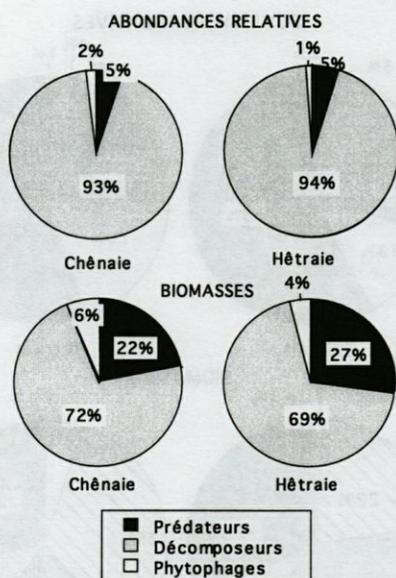


Fig. 5. – Abondances relatives des groupes trophiques en chênaie et en hêtraie. Moyennes annuelles des densités et des biomasses.

Relative abundances of the trophic groups in the holm-oak forest and in the beech forest. Annual averages of densities and biomasses.

Le 2^e groupe de décomposeurs sont les Collemboles (14 % en chênaie et 21 % en hêtraie). Quant aux phytophages, qui sont très peu représentés dans les deux parcelles, il s'agit essentiellement de Symphytes (94 % des phytophages en hêtraie et 71 % en chênaie).

Le rapport prédateurs/décomposeurs est 0,2 en chênaie et 0,1 en hêtraie. Le rapport biomasse des Diplopodes/biomasse des Chilopodes est légèrement plus élevé dans la hêtraie (0,8) que dans la chênaie (0,6).

Phénologie saisonnière des effectifs

Les densités les plus faibles s'observent en été (10.169 ind.m⁻² dans la chênaie et 65.493 ind.m⁻² dans la hêtraie), tandis que les plus hautes se notent en automne (95.264 ind.m⁻² dans la chênaie) ou au printemps (191.072 ind.m⁻² dans la hêtraie). Le reste du temps, les densités évoluent en dent de scie et montrent une plus grande stabilité en hêtraie (CV = 27 %) qu'en chênaie (CV = 36 %).

Les périodes de faible densité se caractérisent par la disparition d'une grande partie des groupes. Au mois d'août, 66 % des groupes recensés le long de l'année ont disparu de la chênaie et les Oribates représentent alors 82 % de la communauté. En même temps, 41 % des groupes ont disparu de la hêtraie et les Oribates dominent avec 52 %

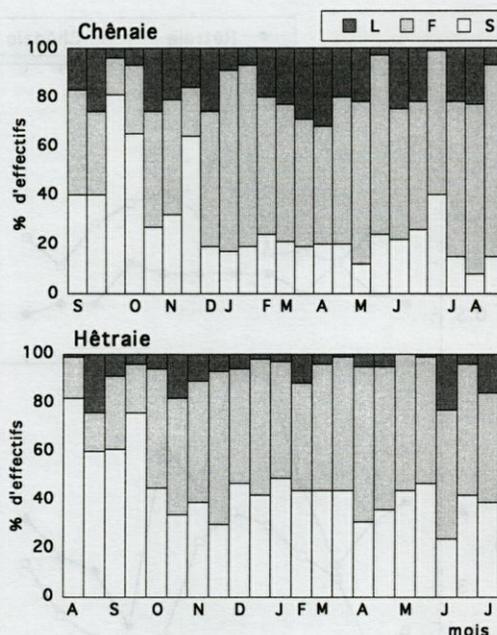


Fig. 6. – Comportement annuel de la distribution verticale des effectifs dans les trois strates du sol en chênaie et en hêtraie.

Vertical distribution of the mesofauna in the three soil layers in holm-oak and in beech forest. throughout the year.

des effectifs, suivis par les Collemboles (22 %) et les Mésostigmates (13 %).

Le comportement des biomasses est parallèle à celui des densités. Dans la chênaie, le maximum s'observe en juin (5,3 g.m⁻²) et le minimum en août (0,8 g.m⁻²). En hêtraie, le maximum se trouve en avril (14,5 g.m⁻²) et le minimum en mai (5,0 g.m⁻²). En général, l'appauvrissement faunistique des sols implique une forte montée de l'importance relative de la biomasse apportée par les Oribates (35 % en août en chênaie ; 45 % en mai en hêtraie) et par les grands Myriapodes (30,5 en août en chênaie ; 30,2 % en mai en hêtraie).

Evolution temporelle de la distribution verticale

Le gros des effectifs se trouve au niveau S pendant l'été, ce qui correspond à l'estivation en profondeur. Cette différence saisonnière est plus marquée en chênaie qu'en hêtraie (Fig. 6). Très peu de groupes ont une distribution constante dans le profil. Les Epicriidés et les Nanorchestidés de la hêtraie ne se déplacent jamais au dehors du niveau S ; les Labidostomes et les Mésostigmates immatures de la chênaie sont toujours logés dans le niveau L, et les Trombidions ne quittent pas le niveau S. En général, la valeur de l'indice d'Usher augmente à la fin de la période sèche et diminue avec les pluies d'automne (Fig. 7). Dans le cas

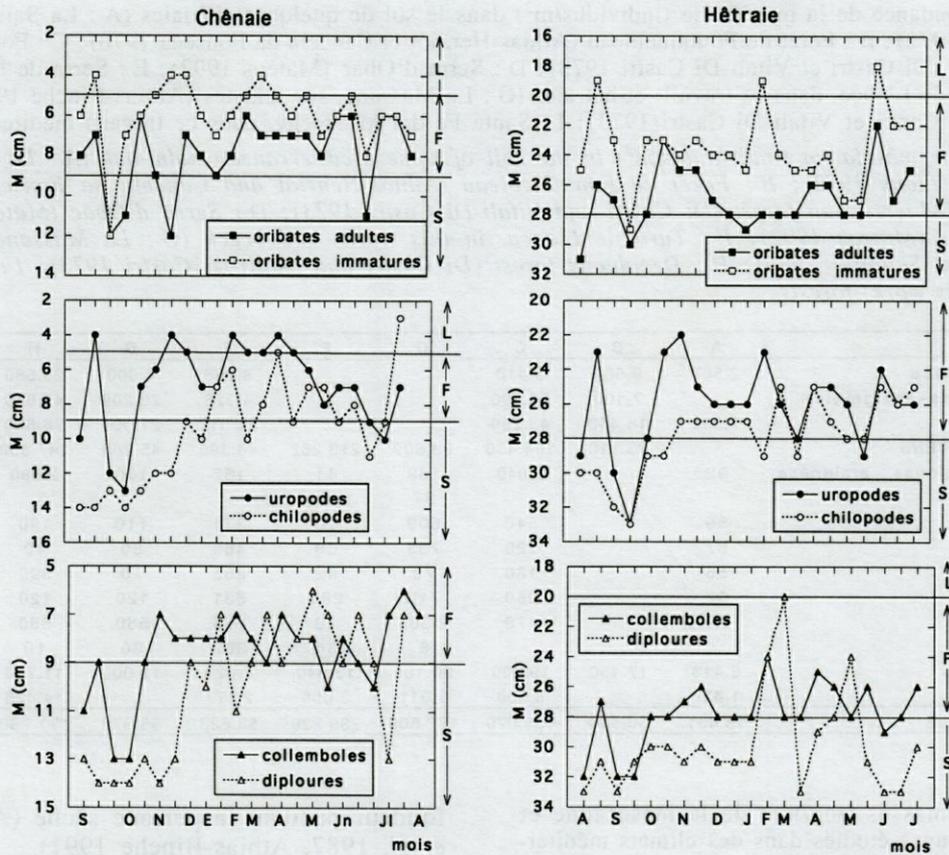


Fig. 7. – Indice de distribution verticale M d’Usher (en cm) pour quelques groupes d’arthropodes de la chênaie et de la hêtraie.

Usher’s M index of vertical distribution (in cm) for some groups of arthropods in the holm-oak and in the beech forests.

des Diploures, animaux qui vivent dans des milieux humides, la valeur de M reste élevée dans la hêtraie pendant presque toute l’année.

DISCUSSION

D’après la densité de sa mésafaune (Tabl. IV), la chênaie du Turo de Llançà se place au centre du rang des valeurs citées par différents auteurs pour des forêts de climat méditerranéen, tandis que la hêtraie se rapproche des valeurs les plus hautes. On dispose de peu de données concernant la biomasse de la mésafaune édaphique des forêts tempérées (Tabl. V). On peut dire cependant que la biomasse de notre hêtraie est plus élevée que celle de la forêt de la Massane (hêtraie à sa limite sud de distribution et à 300 m d’altitude et où une partie de la nécromasse est exportée par le vent).

Tel qu’on peut l’espérer d’une forêt méditerranéenne, le climat édaphique est plus limitant pour la survie de la mésafaune dans la chênaie du Turo

de Llançà que dans la hêtraie de Santa Fe. De fait, le rapport Oribates/Prostigmates, qui d’après Di Castri et Vitali-Di Castri (1973) indiquerait, quand il prend des valeurs élevées, un degré à son tour élevé d’humidité, est plus haut en hêtraie qu’en chênaie. Les différences fondamentales seraient donc, une plus grande amplitude thermique annuelle dans la chênaie et, surtout, une plus haute teneur en eau dans la couche organo-minérale du sol de la hêtraie. D’autre part, la litière en hêtraie, grâce à son épaisseur (jusqu’à 20 cm), offrirait plus de niches écologiques que celle de la chênaie, plus mince (Blair *et al.* 1994).

Quant aux ressources alimentaires, le rapport E4/E6, plus haut en hêtraie qu’en chênaie indiquerait, dans la litière de la première forêt, une plus grande concentration de substances non assimilables et très peu nutritives, qui ont peu d’intérêt pour les animaux (Edwards et Heath 1975, Stamou et Asikidis 1992). Le rapport entre la biomasse des Diploures et la biomasse des Chilopodes, indicatif du ralentissement du turn-over de la matière organique (Athias-Binche et Saulnier 1986), et qui est plus haut dans la hêtraie que dans la chênaie, confirmerait que la capacité d’hu-

Tabl. IV. – Abondance de la mésofaune (individus/m²) dans le sol de quelques chênaies (A : La Sainte-Baume, sur calcaire (Lions 1972); B : Forêt de Fontainebleau (Athias-Henriot et Cancela da Fonseca 1976); C : Forêt sclérophille méditerranéenne (Di Castri et Vitali-Di Castri 1973); D : Serra d'Obac (Mateos 1992); E : Serra de Prades (Mateos 1992); F : Turo de Llança, dans ce travail) et hêtraies (G : La Massane, sur schistes (Athias-Binche 1986); H : Forêt caducifoliée (Di Castri et Vitali Di Castri 1973); I : Santa Fe del Montseny, dans ce travail) méditerranéennes.

Abundance of the mesofauna (individuals/m²) in the soil of some Mediterranean holm-oak (A : La Sainte-Baume, over limestone (Lions 1972); B : Forêt de Fontainebleau (Athias-Henriot and Cancela da Fonseca 1976); C : Sclerophilous Mediterranean forest (Di Castri and Vitali-Di Castri 1973); D : Serra d'Obac (Mateos 1992); E : Serra de Prades (Mateos 1992); F : Turo de Llança, in this work) and beech (G : La Massane, over schists (Athias-Binche et Saulnier 1986); H : Deciduous forest (Di Castri and Vitali-Di Castri 1973); I : Santa Fe del Montseny, in this work) forests.

	A	B	C	D	E	F	G	H	I
mésostigmates	2.567	9.560	9.410			8.055	4.000	25.580	14.941
prostigmates+astigmates		7.100	51.790			4.326	20.209	43.670	5.140
oribates	7.396	16.450	43.290			34.017	21.000	78.550	64.345
TOTAL ACARIENS		33.110	104.490	93.609	213.262	46.398	45.209	147.800	84.426
pseudoscorpions+ araignées	92		2.040	169	41	137	160	2.680	925
isopodes				37					55
diplopodes	59		540	609	10	271	110	190	1.209
paupodes	87		220	733	68	485	80	40	471
chilopodes	56		130	79	92	255	70	390	912
symphyles	62		280	715	295	831	120	120	1.532
protoures	70		470	2.585	20	173	550	580	3.295
diploures				8	34	367	80	10	304
collemboles	6.413	17.450	19.000	20.186	13.940	7.529	12.000	11.750	23.072
ptérigotes	1.629		8.900	1.911	2.056	2.177		14.420	1.897
FAUNE TOTALE	18.431	50.560	136.070	122.509	230.220	58.623	58.379	177.980	118.098

Tabl. V. – Biomasses (mg/m²) de la mésofaune et de quelques groupes étudiés dans des climats méditerranéens. A, Hêtraie de la Massane sur sol brun évolué (Athias-Binche 1982); B, Hêtraie de la Massane sur un ranker pauvre (Athias-Binche 1982); C, Hêtraie de Santa Fe del Montseny dans ce travail; D, Chênaie de Turo de Llança dans ce travail.

Biomasses (mg/m²) of the mesofauna and of some of the studied groups in different temperate forests. A, Hêtraie de la Massane over brown evolved soil (Athias-Binche 1982); B, Hêtraie de la Massane over a poor ranker (Athias-Binche 1982); C, Hêtraie de Santa Fe del Montseny in this work; D, Chênaie du Turo de Llança in this work.

	A	B	C	D
Gamases	194	63	210	136
Oribates	943	838	2.643	1.312
Astigmates	19	4	5	2
Collemboles	33	358	1.015	331
FAUNE TOTALE	2.46	1.514	9.165	4.116

mification de la litière de Hêtre est plus réduite que celle du Chêne, au sens de Duchaufour (1987).

Bien que les effectifs des différents taxons varient en fonction de rythmes internes (Schaefer 1990), on peut définir un cycle saisonnier qui affecte l'ensemble de la mésofaune, avec un minimum estival qui suit un schéma général en climat méditerranéen (Asikidis et Stamou 1992, Sgardelis *et al.* 1993) et qui serait dû d'une part à la forte mortalité des animaux sensibles à la sécheresse et, d'autre part, aux migrations en pro-

fondeur pendant la période sèche (Athias-Binche *et al.* 1987, Athias-Binche 1991).

Les facteurs qui déterminent la dynamique de la mésofaune varient le long du profil. Les couches L des deux forêts se caractérisent par une forte variabilité dépendante de la climatologie et de la discontinuité de l'offre trophique en nécromasse (Athias-Binche 1981).

Les couches F sont les plus adéquates pour le développement de la mésofaune. D'une part, elles jouissent d'une certaine stabilité climatique et, d'autre part, l'offre trophique sous forme de mycélium fongique est riche. Dans la hêtraie, la couche F présente une structure en « gâteau » composée par des restes de feuilles inclus dans une matrice fongique, dense et spongieuse qui jouit d'une forte capacité de rétention d'eau. La dynamique de la mésofaune coïncide, dans cette couche, avec le patron que suit le rapport E₄/E₆. Le climat plus humide de cette couche tamponnée par la litière, influe indirectement sur la mésofaune par la stimulation des populations fongiques et bactériennes, qui sont une ressource pour les décomposeurs microphytophages et jouent aussi sur la décomposition des feuilles en les transformant en matériel appétitif pour les décomposeurs détritivores et macrophytophages (Moore *et al.* 1988).

La couche S offre la plus grande stabilité climatique du profil. La matière organique s'y présente dans un état de décomposition avancé. La porosité est basse, ce qui limite la capacité physique de pénétration des individus de grande taille. A l'exception de quelques taxons qui n'apparais-

sent qu'en S (sporadiquement et toujours à faible densité), cette couche semble servir de refuge pour les animaux fuyant un stress hydrique des couches plus superficielles.

Les déplacements et la localisation des animaux ne sont pas aléatoires, puisqu'on observe des comportements différents pour chaque taxon. La famille des Rhodacaridae, Mésostigmates de petite taille et de forme allongée ne se trouve qu'au niveau S. Au contraire, d'autres Mésostigmates, de plus grande taille, n'ont pas de préférence marquée et leur distribution verticale pourrait dépendre de la morphologie des appendices. Les Uropodes, à forme arrondie, à cuticule épaisse et à pattes courtes, sont les moins mobiles (Bachelier 1978) avec les Zerconidés, qui ont une morphologie voisine. Athias-Henriot et Cancela da Fonseca (1976) proposent que, chez les Mésostigmates, la différence de porosité entre les couches du sol est à l'origine de la stratification de la faune : seules les espèces les plus petites seraient capables de traverser ce filtre et d'atteindre les couches les plus profondes. Les grandes Gamasas du type *Pergamasus* sont condamnées à la litière superficielle. Cette forte stratification n'existerait pas dans des climats plus tempérés (Blandin *et al.* 1980, Wallwork 1976).

Pour Wallwork (1976), la stratification n'affecterait que les décomposeurs, tandis que les prédateurs se distribueraient le long du profil, attirés par une offre trophique satisfaisante, à savoir les populations de proies. Cependant, dans nos parcelles, la stratification joue sur tous les groupes trophiques, et le déplacement des abondances relatives serait la conséquence de la combinaison de deux facteurs : les migrations actives des animaux et la mortalité sélective par niveaux. Le poids relatif de ces facteurs est différent pour chaque taxon et dépend de ses caractéristiques physiques (type de cuticule et de dispositifs respiratoires, présence de systèmes hydrophobes, rapport surface/volume, morphologie de l'appareil reproducteur) et de son éthologie.

La petite taille et la fragilité des Prostigmates suggèrent une extrême sensibilité aux conditions hydriques. À l'exception des Trombidions (d'assez grande taille), qui exhibent une nette préférence pour l'humus et des Labidostomes, prédateurs associés à la litière, la plupart des familles colonisent les trois niveaux étudiés. Si les animaux réalisent des migrations actives, celles-ci ne seraient pas assez efficaces pour garantir la survie en cas de sécheresse, et une stratégie basée sur des explosions démographiques ponctuelles associées à la disponibilité d'eau s'avère indispensable.

Les Astigmates sont plutôt associés à la litière, aussi bien en forme active (essentiellement fongivore) qu'en phase hypope, forme de résistance

inactive ou propagule phorétique. Bachelier (1978) associe la présence de ces Acariens avec les processus de fermentation anaérobie, de sorte qu'une abondance élevée traduirait un blocage des phénomènes de décomposition. Pour Wallwork (1976), la présence de ce groupe est associée à des conditions de sécheresse, ce qui justifierait une plus grande présence du groupe dans la chênaie (2% des effectifs) que dans la hêtraie (1% des effectifs).

Les déplacements des Myriapodes vers la profondeur semblent corrélés aux variations d'humidité. À la base de ce comportement se trouvent les particularités des systèmes respiratoires de ces animaux ainsi que leurs besoins nutritionnels (Wallwork 1970 et 1971, Bachelier 1971, Demange 1979). La plupart des Myriapodes de nos parcelles sont des Chilopodes géophilomorphes, prédateurs très actifs et très allongés qui supportent relativement bien les excès d'humidité (Athias-Binche et Saulnier 1986) et qui résistent bien à la sécheresse car ils migrent facilement en profondeur.

Les Chilopodes lithobiomorphes, qui se protègent des excès d'eau en se réfugiant dans des endroits accessibles et bien drainés (Wallwork 1970), trouvent dans la couche F beaucoup de proies et un milieu qui convient bien à leur développement.

Par contre, les Pauropodes, décomposeurs de petite taille, très sténohygres et sténothermes, semblent incapables de se déplacer rapidement. Ils sont contraints à résider en permanence dans la couche S. Dans cette zone bien tamponnée, les densités sont stables, à part un seul pic qui a lieu pendant l'automne, au moment où les conditions deviennent optimales.

Les Symphyles restent toute l'année au niveau S en hêtraie. Dans la chênaie, ils peuplent la couche F, d'où ils se déplacent vers la S à la fin de l'été. Cette migration ponctuelle pourrait s'expliquer par une offre nutritionnelle favorable en surface, quoiqu'ils pourraient se nourrir dans les horizons minéraux grâce à la matière organique transportée par d'autres organismes (McBrayer et Reichle 1971).

Quant aux Collembolés, leur comportement viendrait de l'interaction entre des facteurs nutritionnels (van Amelsvoort *et al.* 1988, Puke in Bengtsson *et al.* 1988, Arpin *et al.* 1980) et climatologiques, spécialement l'humidité (Wallwork 1970, Joose 1970 et 1971). Les Collembolés de nos parcelles se déplacent constamment le long du profil et migrent en profondeur pendant les mois les plus secs.

Chez les Oribates, la réponse à l'humidité varie selon les espèces, qu'on peut ranger d'après trois catégories (Andrés 1990) : (a) espèces indépendantes du degré d'humidité, mais physiologique-

ment sensibles, qui parviennent à survivre grâce à leur adaptation à la vie en profondeur dans une ambiance tamponnée; (b) espèces à densité indépendante de l'humidité qui, pourtant, joue sur leur distribution verticale. Il s'agit de formes sensibles qui se voient affectées par certains niveaux de sécheresse et qui gardent une densité stable en migrant vers des endroits plus humides; les animaux qui restent confinés aux endroits plus secs se groupent en agrégats dont la distribution spatiale coïncide avec celle des points humides du sol. Cette stratégie n'est viable qu'en possession d'une structure locomotrice permettant des déplacements rapides; (c) espèces à densité et distribution verticale dépendantes de l'humidité; la sécheresse provoquerait une descente en profondeur qui affecterait principalement les individus à téguments plus minces, ou dans un stade de développement plus sédentaire ou ceux qui se trouvent dans les endroits les plus défavorables. La diminution des densités s'accompagne d'une augmentation du degré d'agrégation (Usher 1975, Binche-Athias 1978).

BIBLIOGRAPHIE

- Andrés P 1990. Descomposició de la materia orgánica en dos ecosistemas forestales del macizo del Montseny (Barcelona): papel de los ácaros oribátidos (Acarina, Oribatei). Tesis doctoral, Universitat Autònoma de Barcelona, 237 p.
- Arpin P, Kilbrus J, Ponge JF, Vannier G 1980. Importance de la microflore et de la microfaune en milieu forestier. In *Actualités d'Ecologie Forestière*. Pesson (ed.) Gauthier-Villars, Paris : 87-135.
- Asikidis MD, Stamou G.P 1992. Phenological patterns of oribatid mites in an evergreen-sclerophyllous formation (Hortiatis, Greece). *Pedobiologia* 36 : 359-372.
- Athias-Binche F 1977. Données sur la niche écologique des Uropodides édaphiques (Acarina : Anactinotrichida). Exemple de la hêtraie de la Tillaie en forêt de Fontainebleau. *Ecol. Bull.* 25 : 36-44.
- Athias-Binche F 1981. Écologie des Uropodes édaphiques (Arachnides : Parasitifformes) de trois écosystèmes forestiers. 1. Introduction, matériel, biologie. *Vie Milieu* 31 (2) : 138-147.
- Athias-Binche F, Saulnier F 1986. Modalités de la cicatrization des écosystèmes méditerranéens après incendie : cas de certains arthropodes du sol. 2. Les Myriapodes édaphiques. *Vie milieu* 36 (3) : 191-204.
- Athias-Binche F, Briand J, Fons R, Sommer F 1987. Study of ecological influence of fire on fauna in Mediterranean ecosystems (soil and above-ground layer). Patterns of post-fire recovery. *Ecologia Mediterranea* 13 (4) : 135-154.
- Athias-Binche F 1991. Réponse de populations d'*Olo-discus minimus*, Acariens Uropodides édaphiques, à l'aridité estivale dans trois types d'écosystèmes méditerranéens. In *Time scales and water stress*. Proc. Int. Conf. Mediterranean Ecosystems, F. Di Castri, C. Floret, S. Rambal. & J. Roy (eds), IUBS, Paris : 676.
- Athias-Henriot C, Cancela da Fonseca JP 1976. Microarthropodes édaphiques de la Tillaie (Forêt de Fontainebleau). Composition et distribution spatio-temporelle d'un peuplement en placette à litière de hêtre pure (Acariens et Collemboles). *Rev. Ecol. Biol. Sol* 13 (2) : 315-329.
- Bachelier G 1971. La vie animale dans les sols. In *La vie dans les sols*, Pesson (ed.). Gauthier-Villars, Paris : 1-46.
- Bachelier G 1978. La faune des sols, son écologie et son action. ORSTOM, Paris : 72-233.
- Bengtsson G, Erlandsson A, Rundgren S 1988. Fungal odour attracts soil collembola. *Soil. Biol. Biochem.* 20 (1) : 25-30.
- Binche-Athias F 1978. Étude quantitative des Uropodes Édaphiques de la hêtraie de la Tillaie en forêt de Fontainebleau (Acariens, Anactinotriches). *Rev. Ecol. Biol. Sol*, 15 (1) : 67-88
- Blair JM, Parmelee R.W, Wyman RL 1994. A comparison of the forest floor invertebrate communities of four forest types in the northeastern U.S. *Pedobiologia* 38 : 146-160.
- Blandin P, Christophe T, Garay I, Geoffroy J 1980. Les Arachnides et Myriapodes prédateurs en forêt tempérée. In *Actualités d'écologie forestière*, Pesson (ed.), Gauthier-Villars, Paris : 477-506.
- Bolòs O 1983. La vegetació del Montseny. Diputació de Barcelona. Servei de Parcs Naturals, Barcelona, 170 p.
- Coineau Y 1974. Introduction à l'étude des microarthropodes du sol et de ses annexes. In *Documents pour l'enseignement pratique de l'écologie*, Doin, Paris : 76-108.
- Demange JM 1979. Les mille pattes, Boubée, Paris, 42-209.
- Di Castri F, Vitali-Di Castri V 1973. Soil fauna of mediterranean-climate regions. In *Mediterranean type ecosystems. Origin and structure*, Chapman & Hall, London : 445-477.
- Duchaufour P 1987. Edafología. Toray-Masson, S.A. Barcelona, 461 p.
- Edwards CA, Heath GW 1975. Studies in leaf litter breakdown. III. The influence of leaf age. *Pedobiologia* 15 : 348-354.
- Fletchmann CHW 1975. Elementos de acarología. Livraria Nobel, S.A. São Paulo, 344 p.
- Gunn A, Cherrett JM 1993. The exploitation of food resources by soil meso- and macro invertebrates. *Pedobiologia* 37 : 303-320.
- Joosse ENG 1970. The formation and biological significance of aggregations in the distribution of collembola. *Neth. Zool.* 20 (3) : 229-314.
- Joosse ENG 1971. Ecological aspects of aggregation in Collembola. *Rev. Ecol. Biol. Sol.* 8 (1) : 91-97.
- Lebrun PH 1965. Contribution à l'étude écologique des Oribates de la litière dans une forêt de Moyenne-Belgique. *Inst. Roy. Sci. Nat. Belg.* Mem. 153, 96 p.
- Mateos E 1992. Colémbolos (*Collembola*, *Insecta*) edáficos de encinares de la Serra d'Obac y la Serra de Prades (Sierra Prelitoral Catalana). Efectos de los incendios forestales sobre estos artrópodos. Tesis doctoral, Universidad de Barcelona, 403 p.
- McBayer FJ, Reichle DE 1971. Trophic structure and feeding rates of forest soil invertebrate populations. *Oikos* 22 : 381-388.

- Moore JC, St. John TV, Coleman DC 1985. Ingestion of vesicular-arbuscular mycorrhizal hyphae and spores by soil microarthropods. *Ecology* 66 (6) : 1979-1981.
- Moore JC, Walter DE, Hunt HW 1988. Arthropod regulation of micro- and mesobiota in bellow - ground detrital food webs. *Ann. Rev. Entomol.* 33 : 419-439.
- Petersen H, Luxton M 1982. A comparative analysis of soil fauna populations and their role in decomposition processes. In Quantitative ecology of microfungi and animals in soil and litter. *Oikos* 39 (3) : 287-376.
- Poinsot-Balaguer N, Sadaka N 1985. Distribution saisonnière et verticale d'une population d'*Onychurus zschokkei* Handschin (Collembole) dans une litière d'une forêt de Chêne vert (*Quercus ilex* Linné) de la région méditerranéenne française. *Ecologia Mediterranea* 12 (3-4) : 9-13.
- Ponge JF 1990. Ecological study of a forest humus by observing a small volume. I. Penetration of pine litter by mycorrhizal fungi. *Eur. J. For. Path.* 20 : 290-303.
- Richards BN 1974. Introduction to the soil ecosystem. Longman Group Limited (ed.). Essex 266 p.
- Schaefer M 1990. The soil fauna of a beech forest on limestone : trophic structure and energy budget. *Oecologia* 82 : 128-136.
- Seastedt TR, Crossley DA Jr. 1980. Effects of microarthropods on the seasonal dynamics of nutrients in forest litter. *Soil Biol. Biochem.* 12 : 337-342.
- Sgardelis SP, Sarkar S, Asikidis MD, Cancela da Fonseca JP, Stamou GP 1993. Phenological patterns of soil microarthropods from three climate regions. *Eur. J. Soil. Biol.* 29 (2) : 49-57.
- Stamou GP, Asikidis MD 1992. The effect of certain biotic factors on the demographic parameters of *Scheloribates cf. latipes* (Acari : Oribatida). *Pedobiologia* 36 : 351-358.
- Stevenson FJ 1982. Humus chemistry. Wiley & sons, N. York, 443 p.
- Teuben A, Roelofsma TAPJ 1990. Dynamic interactions between functional groups of soil arthropods and microorganisms during decomposition of coniferous litter in microcosm experiments. *Biol. Fertil. Soils* 9 : 145-151.
- Usher MB 1971. Seasonal and vertical distribution of a population of soil arthropods : Mesostigmata. *Pedobiologia* 11 : 27-39.
- Usher MB 1975 Some properties of the aggregation of soil arthropods : Cryptostigmata. *Pedobiologia* 15 : 355-363.
- Van Amelsvoort PAM, Van Dongen M, Van der Werff PA 1988. The impact of collembola on humification and mineralization of soil organic matter. *Pedobiologia* 31 : 103-111.
- Wallwork JA 1970. Ecology of soil animals. McGraw-Hill, London, 283 p.
- Wallwork JA 1971. Some aspects of the energetics of soil mites. In Proc. 3rd. Int. Congress Acarology, Praga : 129-134.
- Wallwork JA 1976. The distribution and diversity of soil fauna. Academic press, London, 355 p.
- Webb DP 1977. Roles of soil arthropod feces in deciduous forest litter decomposition processes. Ph. dissertation, Univ. Georgia, 166 p.

Reçu le 6 octobre 1996 ; received October 6, 1996
Accepté le 12 février 1998 ; accepted February 12, 1998