

Dynamique saisonnière du peuplement de Collemboles d'un sol agricole de la ferme pilote d'El-Baaraouia (Wilaya de Constantine, Algérie)

Salah HAMRA-KROUA¹ & Jorge Paolo CANCELA DA FONSECA²

1. Université Mentouri Constantine, Faculté des Sciences de la Nature et de la Vie, Département de Biologie animale, Laboratoire de biosystématique et écologie des Arthropodes, Constantine, Algérie. e-mail : salahamra@yahoo.fr

2. Université de Paris, Laboratoire de Biologie végétale et Ecologie forestière, 7-Denis Diderot, 73000 Fontainebleau, France. e-mail : jorge.cancela@orange.fr

Résumé. Un peuplement édaphique de collemboles a fait l'objet d'un suivi pendant 12 mois dans un sol agricole non travaillé de l'Est algérien (région de Constantine). L'étude taxonomique révèle 17 espèces appartenant à 14 genres. Les éléments du peuplement appartiennent aux 3 groupes morphoécologiques : hémiedaphiques, eudaphiques et atmobios. L'abondance totale, la diversité et la richesse spécifique ont été calculées et comparées aux facteurs édaphiques fondamentaux du sol comme la température et la teneur en eau. De juin à octobre, le peuplement entier a été affecté par les faibles teneurs en eau et les fortes températures du sol. En période humide, le peuplement de collemboles s'est reconstitué à la faveur des fortes teneurs en eau et des basses températures. L'impact saisonnier des facteurs édaphiques fondamentaux a été ressenti même dans le sol en profondeur, régulant la dynamique saisonnière des collemboles endogés comme établi à l'aide des outils statistiques.

Mots-clés : Algérie, Collemboles, écologie.

Seasonal dynamics of the Collembolan community in an agricultural soil of the El-Baaraouia experimental farm (Constantine area, Algeria)

Abstract. A soil Collembolan community was monitored for 12 months in an unploughed agricultural soil in eastern Algeria (Constantine area). The taxonomic study reveals 17 species belonging to 14 genera. The elements of the community belong to three morphoecological groups: hemiedaphic, euedaphic and atmobious. The total abundance, diversity and richness were calculated and compared to fundamental edaphic soil factors, namely temperature and moisture. From June to October, the entire community was affected by low moisture levels and high temperatures in the soil. During the humid period, the collembola community recovered following the high moisture and low temperature conditions. The seasonal impact of the edaphic fundamental factors were felt even deep in the soil, determining and regulating the seasonal dynamics of endogen collembola as established with the help of statistical tools.

Key words: Algeria, Collembola, ecology.

INTRODUCTION

La connaissance de la faune des Collemboles du Nord-Est algérien repose essentiellement sur les prospections de la première moitié du XX^{ème} siècle. Les rares informations disponibles sont exposées dans le seul travail de Cassagnau (1963) qui se limite à la prospection de quelques milieux édaphiques. A plus grande échelle, l'ensemble des données sur le Maghreb sont consignées dans la synthèse bibliographique de Thibaud & Massoud (1980).

Le présent travail se propose d'apporter de nouvelles informations sur l'état de la composition taxonomique de ce groupe et analyse les résultats d'un suivi de la fluctuation de l'abondance entre janvier et décembre 2000 dans un sol de la ferme pilote d'El-Baaraouia (Khroub, région de Constantine). Notre objectif était d'identifier et de quantifier les collemboles endogés peuplant le sol, d'évaluer l'évolution saisonnière des espèces présentes et de déterminer les facteurs édaphiques qui contrôlent la variation des effectifs.

STATION D'ETUDE

Le présent travail a été réalisé sur les sols de la ferme pilote d'El-Baaraouia, Commune d'El-Khroub (36° 16' N ; 06°40' E), située à 12 km au sud-ouest de Constantine, à 622 m d'altitude (Fig. 1).

Le climat d'El-Khroub appartient à l'étage bioclimatique subhumide dans sa partie nord et semi-aride au sud. Pendant la période d'observation, la température moyenne des minima a été de 8.3 °C en hiver, enregistrée en janvier 2000, en été la température moyenne des maxima est de l'ordre de 25,5°C, enregistrée en juillet. Les précipitations mensuelles enregistrées pendant cette période ont atteint 340 mm. La région d'étude a été caractérisée par une période pluvieuse de novembre à avril et une période de sécheresse maximale en juillet (1,2 mm), qui s'est étalée jusqu'en octobre. Le mois de juin a été marqué par des pluies orageuses exceptionnelles atteignant une hauteur de 33,2 mm.

Les parcelles d'échantillonnage ont une superficie de 100 m². Elles se trouvent sur une prairie non travaillée ni fertilisée. Le sol est calcaire avec présence d'éléments calciques ou pétrocalciques de texture moyenne de bonne perméabilité (Rached-Mosbah 1977). En profondeur, il est de couleur sombre, hydromorphe minéral. La nappe phréatique est à moins de 50 m de profondeur.

La végétation est composée essentiellement de *Cynodon* sp. associée à *Sinapis arvensis* (moutarde des champs), *Hordeum murinum* (orge des rats), *Calendula arvensis*, *Scolymus hispanicus*, *Silybum marianum* (chardon), *Chrysanthemum paludosum* et de nombreuses autres plantes annuelles.

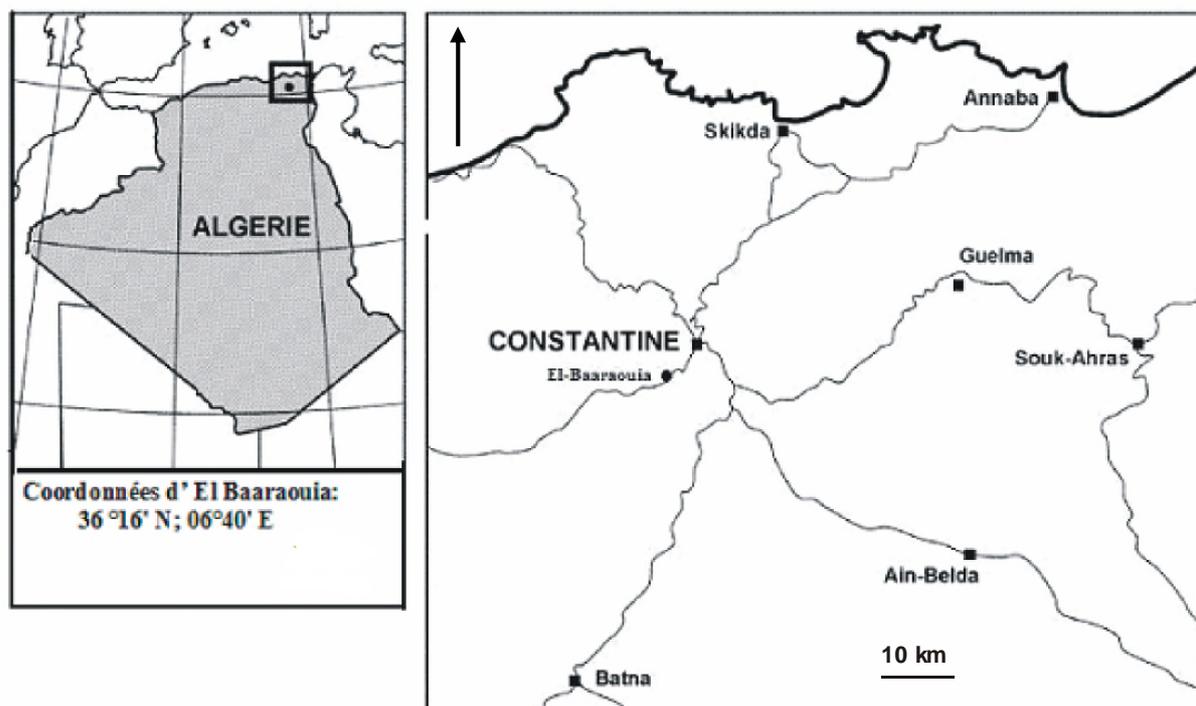


Figure 1. Carte du nord-est Constantinois.

MATERIEL ET METHODES

Chaque mois, nous avons prélevé 15 échantillons de sol pendant une année, soit un total de 180 prélèvements. Chaque échantillon de sol correspond à un volume de 196 cm³ prélevé sur une profondeur de 5 à 20 cm selon la saison. Les collemboles ont été extraits de leur substrat par la méthode sèche de Berlèse et conservés dans l'alcool éthylique à 70°.

La température du sol ainsi que sa teneur en eau ont été mesurées sur le terrain à l'aide d'un thermo-hygromètre à sonde métallique.

Différentes méthodes statistiques ont été employées à l'aide de deux logiciels:

- Stat Box Pro pour l'analyse factorielle des correspondances (AFC) et le coefficient de corrélation de Spearman.
- Statistica version 6 de Stat Soft Inc., 1984-2002 pour calculer le coefficient de concordance de Kendall ; le critère du Chi² dans l'étude du rang occupé par les espèces le long de la période d'étude ; Anova à un facteur, le test-t de Student et les courbes de régression dans l'étude des relations entre les abondances et leur évolution dans le temps et les facteurs édaphiques.

Les valeurs des caractéristiques écologiques du peuplement ont été estimées par les indices suivants :

- (a) Distribution spatiale – agrégation

$$\lambda^2 = s^2/\bar{x} \text{ Variance relative (Debauche 1958)}$$

- (b) Distribution spatiale – couverture

$$IA = s_{\bar{x}}/\bar{x} = s/\bar{x}\sqrt{n} \text{ Indice de Cancela da Fonseca (1966)}$$

Diversité spécifique

$$H' = -\sum P_i \ln P_i \text{ Indice de Shannon (1949)}$$

- (c) Richesse spécifique $R = (S - 1)/\ln N$ Indice de Margalef (1957)

- (d) Équitabilité $J = H'/\ln S$ Indice de Pielou (1975)

- (e) Dominance $D = \sum P_i^2$ Indice de Simpson (1949)

Où $S_{\bar{x}}$ est l'erreur standard de la moyenne, \bar{X} la moyenne, s l'écart type, n le nombre d'échantillons, $P_i = N_i/N$ l'abondance relative de l'espèce $i=1, 2, \dots, S$ le nombre d'espèces, et N nombre total d'individus.

RESULTATS

Composition faunistique et abondance

L'étude taxonomique réalisée en collaboration avec Louis Deharveng (Muséum national d'Histoire naturelle de Paris, France) révèle 17 espèces appartenant à 14 genres : *Cryptopygus thermophilus* (Axelson, 1900), *Acherontiella bouguisi* (Cassagnau et Delamare 1955), *Protaphorura armata* (Tullberg, 1869), *Cryptopygus bipunctatus* (Axelson, 1903), *Folsomides parvulus* (Stach, 1922), *Isotomiella minor* (Schäffer, 1896), *Isotomurus* sp., *Pseudosinella alba* (Packard, 1873), *Pseudosinella* sp.2, *Pseudanurophorus isotoma* (Börner, 1903), *Friesea oligorhopala* (Caroli, 1914), *Brachystomella parvula* (Schäffer, 1816), *Ceratophysella* gr. *denticulata* (Bagnall, 1941), *Mesaphorura macrochaeta* (Rusek, 1976), *Oncopodura crassicornis* (Shoebbotham, 1911), *Pseudachorutella asigillata* (Börner, 1901), *Heteromurus major* (Moniez, 1889).

Tableau I. Totaux, moyenne et abondance relative des effectifs mensuels des espèces de Collemboles. a : total mensuel /espèce ; b : moyenne mensuelle /espèce ; AR : abondance relative/espèce (%) ; Moy./Sp. : moyenne / espèce ; Moy./mois : moyenne / mois ; Nb.Sp. : nombre d'espèces.

Mois	J		F		M		A		M		J		J		A		S		O		N		D		Total	AR %	Moy/Sp.
	a	b	a	b	a	b	a	b	a	b	a	b	a	b	a	b	a	b	a	b	a	b	a	b			
CTH	110	7,3	75	5	57	3,8	84	5,6	93	6,2	57	3,8	19	1,3	42	2,8	51	5,3	63	3,4	80	4,2	95	6,4	827	28,6	4,59
CBI	18	1,2	27	5	26	1,7	16	1,1	5	0,3	7	0,5	1	0,1	1	0,1	0	0	4	0,3	17	1,1	8	0,5	130	4,5	0,72
IMI	25	1,7	9	0,6	17	1,1	18	1,2	4	0,3	4	0,3	4	0,3	2	0,1	1	0,7	3	0,1	10	0,2	13	0,9	110	3,8	0,61
FPA	17	1,1	14	0,9	17	1,1	15	1	17	1,1	2	0,1	0	0	6	0,4	1	0,6	7	0,1	9	0,5	7	0,5	112	3,9	0,62
ISP	9	0,6	9	0,6	12	0,8	9	0,6	13	0,9	0	0	1	0,1	1	0,1	4	0,5	4	0,3	7	0,3	8	0,5	77	2,7	0,43
PIS	9	0,6	13	0,9	20	1,3	10	0,7	20	1,3	0	0	0	0	1	0,1	1	0,5	0	0,1	7	0	4	0,3	85	2,9	0,47
ABO	81	5,4	75	5	82	5,5	41	2,7	65	4,3	29	1,9	2	0,1	0	0	20	3,6	16	1,3	54	1,1	78	5,2	543	18,8	3,02
CDE	15	1,8	17	1,1	7	0,5	6	0,4	5	0,3	1	0,1	0	0	0	0	0	0,5	6	0	8	0,4	12	0,8	77	2,7	0,43
FOL	9	0,6	16	1,1	13	0,9	9	0,6	4	0,3	0	0	0	0	0	0	0	0,7	2	0	10	0,1	14	0,9	77	2,7	0,43
BPA	17	1,1	13	0,9	8	0,5	9	0,6	6	0,4	5	0,3	0	0	0	0	0	0,7	0	0	10	0	15	1±	52	1,8	0,29
MMA	16	1,1	14	0,9	22	1,5	1	0,1	1	0,1	0	0	0	0	0	0	0	0,3	0	0	4	0	16	1,1	83	2,9	0,46
PAR	63	4,2	39	2,6	15	1	28	1,9	37	2,5	22	1,5	4	0,3	0	0	9	2,8	18	0,6	42	1,2	79	5,3	74	2,6	0,41
HMA	3	0,2	5	0,3	6	0,4	9	0,6	1	0,1	3	0,2	2	0,1	0	0	1	0,2	0	0,1	3	0	4	0,3	356	12,3	1,98
PAL	29	1,9	12	0,8	20	1,3	7	0,5	5	0,3	0	0	0	0	0	0	0	0,4	0	0	6	0	16	1,1	37	1,3	0,21
PSP	26	1,7	8	0,5	12	0,8	12	0,8	7	0,5	1	0,1	0	0	0	0	0	1	3	0	15	0,2	1	0,1	95	3,3	0,53
OCR	28	1,9	10	0,7	11	0,7	6	0,4	3	0,3	1	0,1	0	0	0	0	0	0,3	0	0	5	0	5	0,3	85	2,9	0,47
PAS	15	1	6	0,4	6	0,4	5	0,3	4	0,3	0	0	0	0	0	0	0	0,5	0	0	7	0	9	0,6	69	2,4	0,38
Total	490		362		351		285		290		132		33		53		88		126		294		385		2889		
AR %	16,96		12,53		12,15		9,87		10,04		4,57		1,14		1,83		3,05		4,36		10,2		13,3			100	
Moy./mois		2,92		1,61		1,37		1,12		1,15		1,77		1,27		0,33		1,16		0,7		0,93		0,52			
Nb.Sp.	17		17		17		17		17		11		6		5		8		9		16		17	17			16,05

Tableau II. Rang, moyenne/mois et types d'agrégation (λ^2 et IA) des espèces de Collemboles pour les 12 mois de l'étude.

Espèces	Code	Rang	Moyenne	λ^2	IA
<i>Cryptopygus thermophilus</i>	CTH	15,43	4,59	2,44	0,05
<i>Acherontiella bouguisi</i>	ABO	12,72	3,02	4,37	0,09
<i>Protaphorura armata</i>	PAR	11,82	1,98	3,79	0,10
<i>Cryptopygus bipunctatus</i>	CBI	9,12	0,72	2,21	0,13
<i>Folsomides parvulus</i>	FPA	8,9	0,62	2,04	0,11
<i>Isotomiella minor</i>	IMI	8,82	0,61	2,12	0,15
<i>Isotomurus sp.</i>	ISP	8,28	0,43	1,97	0,16
<i>Pseudosinella alba</i>	PAL	8,25	0,53	2,85	0,17
<i>Pseudanurophorus isotoma</i>	PIS	8,13	0,47	2,44	0,17
<i>Pseudosinella sp.2</i>	PSP	7,93	0,47	4,23	0,23
<i>Friesea oligorhopala</i>	FOL	7,91	0,43	3,24	0,21
<i>Brachystomella parvula</i>	BPA	7,88	0,46	3,18	0,20
<i>Ceratophysella gr. denticulata</i>	CDE	7,76	0,43	3,82	0,23
<i>Mesaphorura macrochaeta</i>	MMA	7,65	0,41	5,34	0,27
<i>Oncopodura crassicornis</i>	OCR	7,65	0,38	3,36	0,21
<i>Pseudachorutella assigillata</i>	PSA	7,5	0,29	2,15	0,21
<i>Heteromurus major</i>	HMA	7,25	0,21	2,14	0,25

L'ensemble des espèces précitées sont nouvelles pour la région de Constantine. Parmi les 17 espèces de Collemboles identifiées, la plus abondante est *Cryptopygus thermophilus* (Tab. I).

La plupart des espèces sont hemiéduques, soit 52,94 % ; huit espèces sont mésophiles et une seule (*Cryptopygus thermophilus*) est xérophile. L'élément euédaphique est représenté par six espèces (35,29 % du total). *Heteromurus major* et *Isotomurus sp.* appartiennent à l'atmobios mésophile

La variation temporelle de leurs abondances pendant les 12 mois de l'étude a été significative au niveau groupe (ANOVA, $F = 24,74$; $p < .0001$) (Tab. I) et au niveau espèces (test de Friedman, $F = 40,96$ avec 11 et 154 ddl; $p < .0001$) relation avec les saisons (cf. *infra*).

Distribution spatiale

L'abondance totale ou moyenne peut masquer la position écologique réelle des espèces dans la nature au niveau de l'échantillon. Afin de classer les 17 espèces selon le rang occupé dans les 180 échantillons prélevés, nous avons appliqué le test de Friedman des données appariées, qui étudie les différences entre les rangs qu'une espèce occupe dans différents échantillons, et le coefficient de concordance de Kendall qui permet de comparer les différents prélèvements d'un même biotope du point de vue dominance (Tab. II).

Ainsi, *Cryptopygus thermophilus* occupe le 1^{er} rang avec une valeur de 15,43 ($\mu=4,59$), et *H. major* (7,25 ; $\mu=0,21$) le 17^{ème} et dernier rang.

Les différences entre les rangs occupés par les différentes espèces sont significatives ($N = 180$, $dll = 16$; $\chi^2 = 940,1120$; $p < 0,00000$). La valeur du coefficient de concordance de Kendall ($W = 0,33$); rang moyen

($r = 0,32$), indique une dominance inférieure à la moyenne (0,50).

La distribution spatiale des individus des espèces récoltées a été déterminée par l'indice d'agrégation-couverture (IA) (Cancela Da Fonseca 1966) (Fig. 2).

La distribution spatiale de toutes les espèces est en agrégats, λ^2 allant de 1,97 pour *Isotomurus sp.*, à 5,34 pour *Mesaphorura macrochaeta*, les espèces couvrant le biotope de façon plus ou moins étendue présentent un IA allant entre 0,05 et 0,27. Les valeurs les plus basses de l'indice correspondent à une couverture plus totale du biotope par l'espèce, c'est le cas de *Cryptopygus thermophilus* (CTH), 0,05, *Acherontiella bouguisi* (ABO), 0,09, et *Protaphorura armata* (PAR), 0,10. Ces trois espèces ont tendance à être présentes dans tous les prélèvements ; elles couvrent le biotope mieux que les autres espèces. Les valeurs les plus élevées correspondent à des agrégations plus importantes et à un nombre plus élevé de prélèvements vides, c'est le cas de *Mesaphorura macrochaeta* (MMA), 0,27, et *Heteromurus major* (HMA), 0,25. Ces deux dernières espèces se concentrent dans quelques prélèvements. Le reste des espèces se caractérise par des indices d'agrégation situés entre les extrêmes. (Tab. II).

Structure du peuplement

L'évolution mensuelle de la diversité H' (Tab. III) varie de 0,78 à 2,52. La diversité est plus élevée en période humide (2,33 à 2,52) qui s'étale de novembre à avril. En période de sécheresse la diversité diminue sensiblement à 0,78 au mois d'août. La diversité moyenne du peuplement est faible, de l'ordre de 1,93.

La richesse spécifique (R) (Tab. III) est plus élevée en période humide est froide de janvier à juin et de novembre à

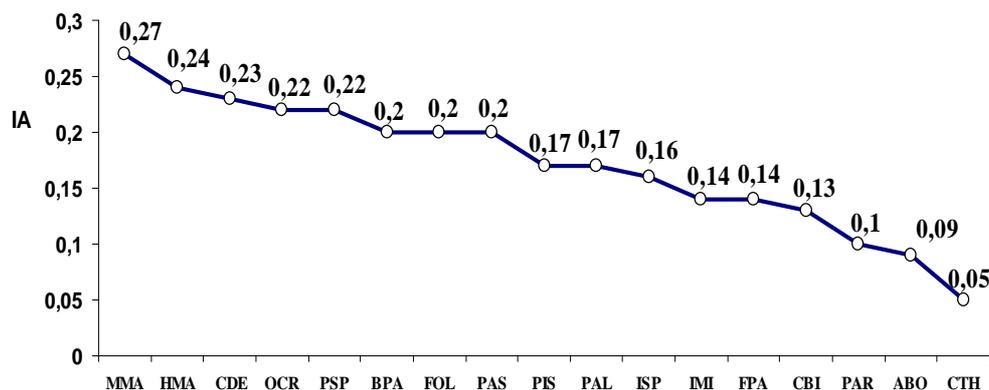


Figure 2. Indice d'agrégation-couverture de Cancela da Fonseca pour les espèces de Collemboles.

Tableau III. Température, teneur en eau et paramètres de la structure du peuplement des Collemboles dans un sol agricole. S : nombre total d'espèces; N : nombre total d'individus; H' : Diversité spécifique; R : richesse spécifique; J : équitabilité; D : dominance; T°C : température moyenne du sol; TE% : teneur en eau moyenne du sol.

Mois	S	N	H'	R	J	D	T°C	TE%
J	17	490	2,47	2,58	0,87	0,11	10,15	47,36
F	17	362	2,47	2,72	0,87	0,12	10,39	34,01
M	17	351	2,52	2,73	0,31	0,11	11,09	22,61
A	17	285	2,39	2,83	0,84	0,14	14,45	19,94
M	17	290	2,10	2,82	0,74	0,18	20,42	19,39
J	11	132	1,64	2,05	0,68	0,27	20,77	17,95
J	7	33	1,38	1,72	0,71	0,37	23,85	12,35
A	6	53	0,78	1,26	0,43	0,64	25,73	11,07
S	8	88	1,23	1,56	0,59	0,4	22,59	12,37
O	10	126	1,65	1,86	0,72	0,3	22,63	14,77
N	17	294	2,33	2,82	0,82	0,14	16,11	27,63
D	17	385	2,22	2,69	0,78	0,16	11,86	31,81
Moyenne	13,4	240,75	1,93	2,30	0,70	0,25	17,50	22,60

décembre. La plus forte richesse (2,83) est observée au mois d'avril. En période de sécheresse, de juillet à octobre, on observe une faible richesse, dont la plus faible valeur (1,26) a été enregistrée au mois d'août.

L'équitabilité (*J*) est un complément à la diversité, vu qu'elle indique la position de la diversité observée par rapport à la diversité maximale du peuplement, celle où l'abondance relative de toutes les espèces est la même. L'équitabilité minimale, de l'ordre de 0,31 a été observée au mois de mars. Une forte équitabilité, supérieure à 0,87, a été observée aux mois de janvier, février, avril, et novembre. Le reste des mois a été caractérisé par une équitabilité allant de 0,43 à 0,78.

L'évolution de la dominance (*D*) (Tab. III), montre des valeurs inférieures à 0,20 pour les mois de janvier à mai et de novembre à décembre. Elle varie de 0,27 à 0,40 pour les mois de juin, juillet, septembre et octobre. Au mois d'août une forte dominance de l'ordre de 0,64 a été déterminée, ce qui correspond à la dominance d'une seule espèce (*Cryptopygus thermophilus*) sur les autres.

Facteurs édaphiques et abondance des Collemboles.

Teneur en eau et la température du sol

La plus forte teneur en eau du sol (47,36 %) a été enregistrée au mois de janvier, la plus faible (11,07 %), au mois d'août; la moyenne annuelle a été de l'ordre de 22,60%. Les valeurs de teneur en eau du sol obtenues présentent une distribution autour de la moyenne annuelle où l'on constate deux groupes qui diffèrent significativement ($t = 22,12$, $dll = 44$; $p < .0000$) : les teneurs en eau pendant les mois de janvier, février, novembre et décembre sont situées au-dessus de la moyenne totale; celles des mois d'avril, mai, juin, juillet, août, septembre et octobre se situent au-dessous de la moyenne annuelle. Cette différence prédit l'existence d'une probable variation saisonnière.

La moyenne annuelle de la température du sol a été de l'ordre de 17,50 °C. Son évolution annuelle présente deux périodes qui diffèrent significativement : ($t = 44,46$, $dll = 44$; $p < 0.000$). Les basses températures ont été

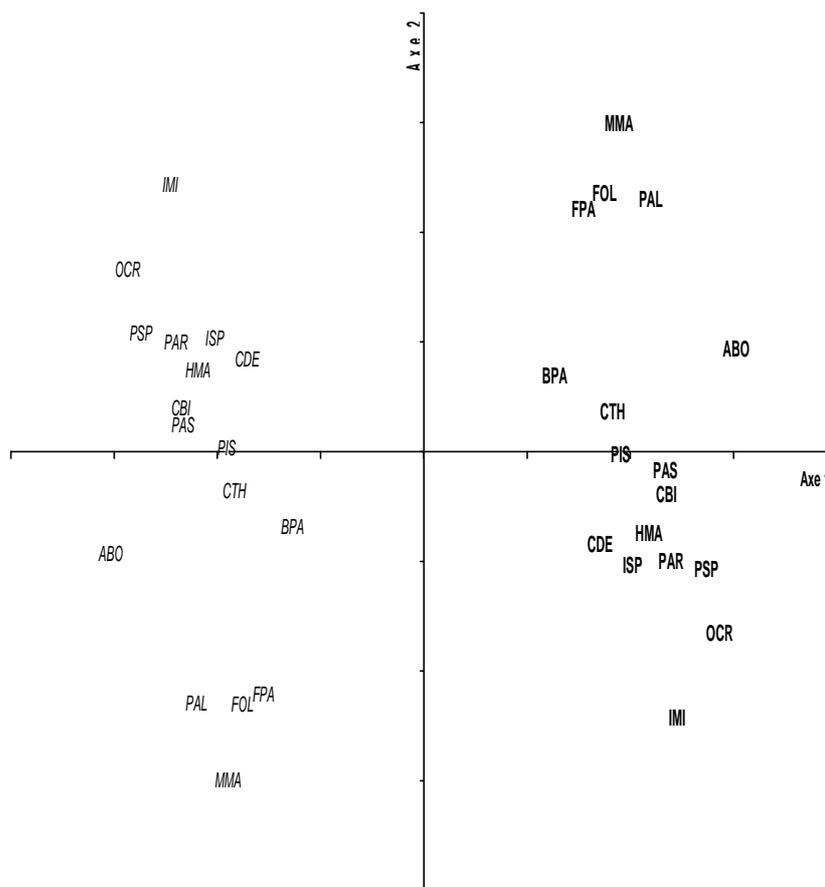


Figure 3. Représentation graphique de l'Analyse Factorielle des Correspondances : espèces x prélèvements.

enregistrées en hiver de décembre à mars (11,09°C). La température minimale, de l'ordre de 10,15°C a été enregistré au mois de janvier. Les températures supérieures à la moyenne ont été enregistrées de mai à octobre ; le maximum annuel (25,7 °C) a été enregistré au mois d'août :

Analyse factorielle des correspondances

Pour étudier les effets probables des deux facteurs édaphiques (teneur en eau et température du sol) sur la variation saisonnière de l'abondance des Collemboles, nous avons réalisé une analyse factorielle des correspondances (AFC) et des mesures de corrélation de rang de Spearman. Le but de l'analyse est de mettre en évidence les gradients liés à l'alternance de saisons sèches et chaudes et de saisons froides et humides et leur influence sur les abondances des différentes espèces de Collemboles.

1. Transformation des variables actives

Les variables actives ou principales sont les deux facteurs édaphiques, l'abondance totale et la richesse spécifique. Elles sont transformées de façon à rendre les coordonnées factorielles proportionnelles aux contributions. Chaque variable est transformée en soustrayant aux valeurs brutes leur moyenne, puis en divisant le résultat par l'écart-type, et en ajoutant 20 de façon à rendre tous les nombres positifs. Ainsi les données sont centrées, réduites puis

ajoutées à 20. La moyenne est alors, pour toutes les variables, égale à 20 et leur écart-type à 1.

2. Analyse proprement dite

Les variables centrées réduites servent à la construction d'un système d'axes factoriels, espaces dans lesquels échantillons et variables sont projetés simultanément (par souci de lisibilité on n'a pas projeté la totalité des 180 relevés). Deux axes, Axe 1 et Axe 2, chacun d'eux extrait une partie de la variance totale, soit 19,4 % pour le 1^{er} axe et 9,3 % pour le second (Fig. 3). La projection a lieu dans le plan des deux premiers axes, ce qui représente en tout 28,7 % de la variance totale des données, somme de toutes les variances.

Pour faire apparaître un éventuel gradient dans l'abondance globale du peuplement de Collemboles, chaque espèce a été dédoublée, de façon à faire apparaître à la fois les valeurs fortes (marquées en **gras** sur les graphiques) et les valeurs faibles (marquées en *italique*). Le dédoublement s'opère en complétant les valeurs de base transformées (centrées réduites) à 40. La moyenne des nouvelles variables est égale à 20 et leur écart-type à 1. Pour chaque espèce il y a donc deux variables, l'une traduit l'abondance de l'espèce (la projection du point correspondant indique les valeurs fortes de l'abondance) ; l'autre traduit l'inverse de l'abondance (la projection du point correspondant indique les valeurs faibles de l'abondance).

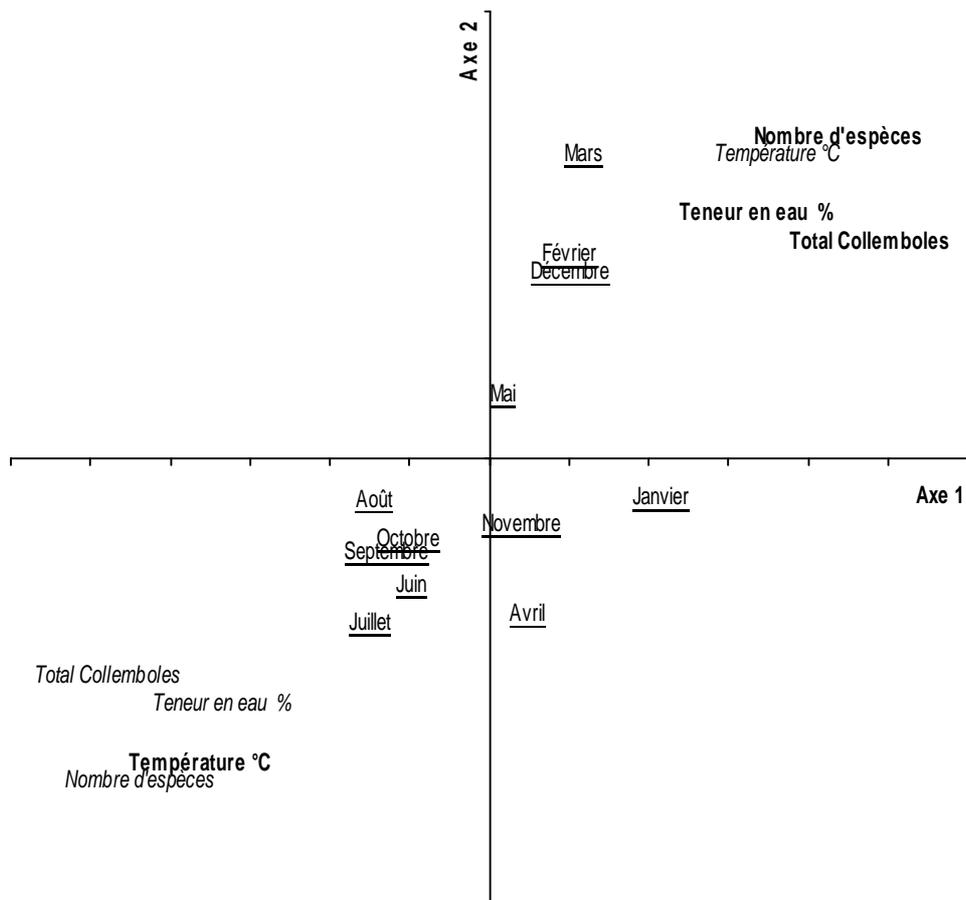


Figure 4. Représentation graphique de l'analyse factorielle des correspondances Facteurs édaphiques x mois.

La projection des espèces dans le graphique 1 (Fig. 3), montre un gradient entre les valeurs fortes et les valeurs faibles:

- l'axe 1 sépare d'un côté toutes les valeurs fortes (à droite dans le plan) du côté positif de l'axe et de l'autre côté toutes les valeurs faibles ;
- l'axe 2 exprime des variations dans la composition spécifique, avec du côté positif de cet axe vers le haut, les points des espèces (représentés par des codes : MMA, FOL, FPA, PAL) qui s'opposent à *IMI* et *OCR*, les autres espèces ayant des coordonnées intermédiaires.

On en conclut que l'axe 1 représente un facteur qui agit globalement sur l'abondance du peuplement de Collemboles, toutes espèces confondues. Il en ressort qu'il y a un gradient d'abondance entre les espèces.

La représentation graphique sur les axes 1 et 2 des résultats de l'analyse factorielle des correspondances permet de rapporter les abondances des 17 espèces selon un gradient de variation (valeurs fortes en caractères gras et valeurs faibles en caractères normaux).

3. Abondances x facteurs du milieu

Après avoir établi la présence d'un gradient d'abondance (valeurs fortes et valeurs faibles), on cherche à relier ces variations à des facteurs du milieu en utilisant les variables qui ont été mesurées et les dates d'échantillonnage (les mois). Pour cela on applique les mêmes transformations,

d'une part, pour les nouvelles variables actives: l'abondance totale des Collemboles, leur richesse spécifique, la teneur en eau, la température ; et d'autre part, les variables supplémentaires passives; les 12 mois qui n'influencent pas l'analyse, ils ont une contribution nulle mais permettent d'expliquer les axes factoriels.

La projection dans le plan des axes 1 et 2, (Fig. 4), montre que l'axe 1 sépare :

- du côté des valeurs négatives, les mois secs, chauds, et pauvres en collemboles, température élevée, teneur en eau faible, faible abondance et richesse spécifique réduite du peuplement (en *italique* sur la figure 4) ;
- du côté des valeurs positives, les mois humides, froids et riches en Collemboles, forte teneur en eau, température basse, forte abondance et richesse spécifique élevée ; l'axe 2 du même graphe ne correspond à aucun des paramètres mesurés, remarquons qu'il est étiré considérablement dans le graphique 1 par rapport à graphique 2 (Fig. 4) pour améliorer la lecture (en caractères **gras** sur la figure 4).

Il en ressort que l'axe 1 exprime des variations saisonnières et l'axe 2 exprime des variations non saisonnières liées soit à l'hétérogénéité du terrain, soit à des interactions entre espèces. Au total l'axe 2 est très secondaire par rapport à l'axe 1, comme l'expriment les pourcentages de variance extraits (Axe 1=19,4 %; Axe 2 = 9,3 %). Le test d'indépendance entre les lignes (échantillons) et les colonnes actives (variables : espèces et

Tableau IV. Coefficients de corrélation de Spearman de l'AFC.

Spearman	Total collemboles	Nombre d'espèces
Teneur en eau %	0,782 (p < 0,001)	0,784 (p < 0,001)
Température °C	-0,769 (p < 0,001)	-0,792 (p < 0,001)

Tableau V. Coefficient de corrélation de Spearman appliqué à l'étude de l'affinité écologique entre l'abondance totale et la richesse spécifique du peuplement de Collemboles.

Spearman	Axe 1	Axe 2
Teneur en eau %	0,786 (P < 0,001)	0,156 (P < 0,05)
Température	-0,792 (P < 0,001)	-0,151 (P < 0,05)
Total Collemboles	0,974 (P < 0,001)	0,194 (P < 0,01)
Nombre d'espèces	0,946 (P < 0,001)	0,166 (P < 0,05)

facteurs du milieu) du tableau de contingence est significative comme le montre la valeur observée du χ^2 (ddl = 5907) : 304,27. Le test étant unilatéral, la prévalue (1.000) est comparée au seuil de signification : $\alpha = 0,050$.

L'application du test de corrélation de rang de Spearman montre que l'axe 1, représentant un facteur synthétique traduisant les caractéristiques générales du peuplement de Collemboles, se corrèle fortement avec la teneur en eau ($r = 0,786$), la température ($r = 0,792$), l'abondance totale ($r = 0,974$) et la richesse spécifique du peuplement ($r = 0,946$). Le même test révèle une très faible corrélation entre les mêmes paramètres et l'axe 2 de l'AFC, toutes les valeurs du coefficient sont inférieures à 0,2. L'axe 2, qui ne semble lié à aucun des paramètres mesurés, pourrait exprimer des variations non saisonnières liées soit à l'hétérogénéité du terrain telles que la végétation, la pente, la micrographie ou à des interactions entre espèces. Une étude approfondie qui intégrerait d'autres paramètres serait souhaitable, en particulier la structure du sol, sa nature, mais aussi la teneur en matière organique, l'azote total, le pH, la salinité.

Le même test révèle d'une part une forte corrélation positive entre d'une part la teneur en eau l'abondance ($r = 0,782$) et la richesse spécifique ($r = 0,784$) et d'autre part une corrélation négative entre la température du sol et l'abondance ($r = -0,769$) et la richesse spécifique ($r = -0,792$).

Les résultats obtenus par le calcul du coefficient de corrélation de rang de Spearman montrent qu'il y a une forte corrélation entre, d'une part l'abondance totale et la richesse spécifique des Collemboles, et d'autre part la température et l'humidité (Tab. V).

Cette relation est confirmée par le tracé des droites de régression entre le total des Collemboles et la teneur en eau du sol (Fig. 5) et la température (Fig. 6) ; cette régression est, hautement significative ($F=188,19$; $ddl=1178$; $p < 0.0000$) et très significative ($F=125,45$; $ddl = 1178$; $p < 0.0001$) respectivement. Les valeurs respectives du coefficient de détermination étant, $R^2 < 0,54$ (environ 54% des effectifs totaux des Collemboles liés à la teneur en eau

du sol), et $R^2 = 0,56$ (donc 56 % des effectifs de Collemboles liés à la température du sol).

DISCUSSION

Abondance

Un total de 2889 Collemboles a été récolté en 12 mois dans la parcelle d'étude, ce qui correspond à 8025 ind. /m². Il est difficile de comparer nos résultats à ceux obtenus par d'autres auteurs dans des régions et des biotopes différents, en raison des disparités du climat local, de la nature du sol, de la durée et de la fréquence des prélèvements ainsi que des méthodes de récolte. Nous citerons à titre d'exemple la valeur de l'abondance des Collemboles signalée par Kevan (1962) dans un sol de prairie en Angleterre, qui est de l'ordre de 43 100 ind. /m² à une profondeur de 0,6 à 15 cm, et 18 200 ind. /m² entre 15 et 30 cm de profondeur. De leur côté, Jagers *et al.* (1988) trouvent dans un sol agricole argileux lourd d'origine marine, une abondance de 1974 ind./m² à une profondeur de 0-2,5 cm, 2403 ind./m² entre 2,5 et 5 cm, 9882 ind./m² entre 7,5 et 10 cm, 2451 ind./m² entre 15 et 17 cm et 1641 ind./m² entre 25 et 27,5 cm de profondeur. En Bengale, Bandyopadhyaya *et al.* (2002) trouvent dans un sol agricole une densité moyenne de l'ordre de 3421 ind. /m².

Composition

La faune des Collemboles est principalement représentée par des espèces hemiedaphiques mésophiles. Le seul élément xérophile de cette catégorie morphoécologique est représenté par *Cryptopygus thermophilus* qui résiste le plus à la sécheresse. A ce sujet les tests montrent que trois espèces (*Cryptopygus thermophilus*, *Acherontiella bouguisi* et *Protaphorura armata*) peuvent être considérées comme dominantes tout au long des 12 mois. *C. thermophilus* est présente de janvier à décembre, alors que les deux autres sont absentes au mois d'août. *C. thermophilus* est une espèce édaphique tolérante, xérothermique, et eurytope, à large valence écologique, capable de résister aux conditions extrêmes, ce qui peut expliquer son abondance et sa dominance sur toutes les autres espèces. La présence aux

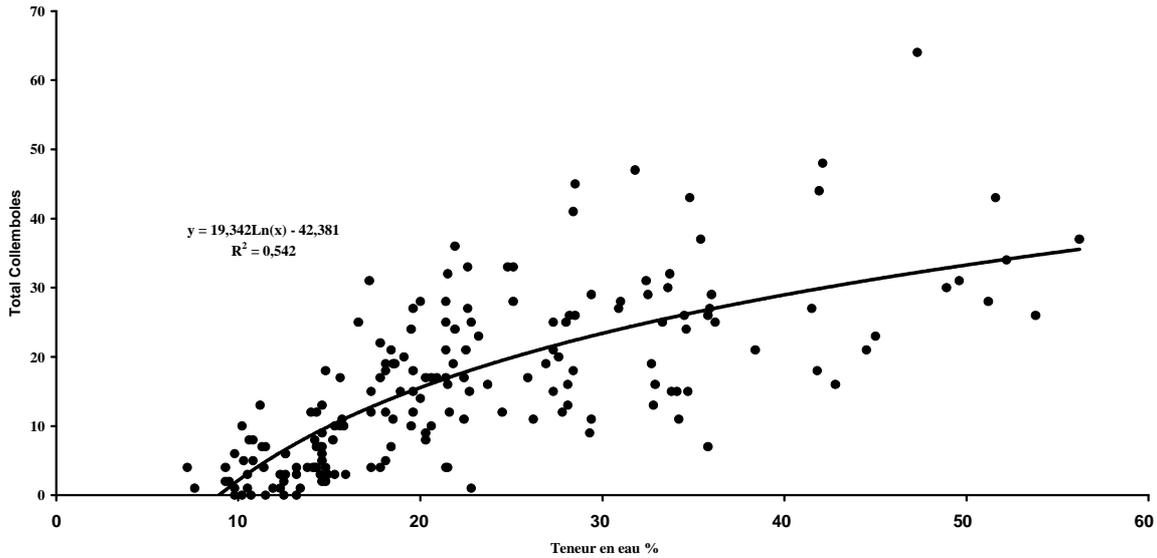


Figure 5. Courbe de régression entre l'abondance totale des Collemboles et la teneur en eau (%) du sol.

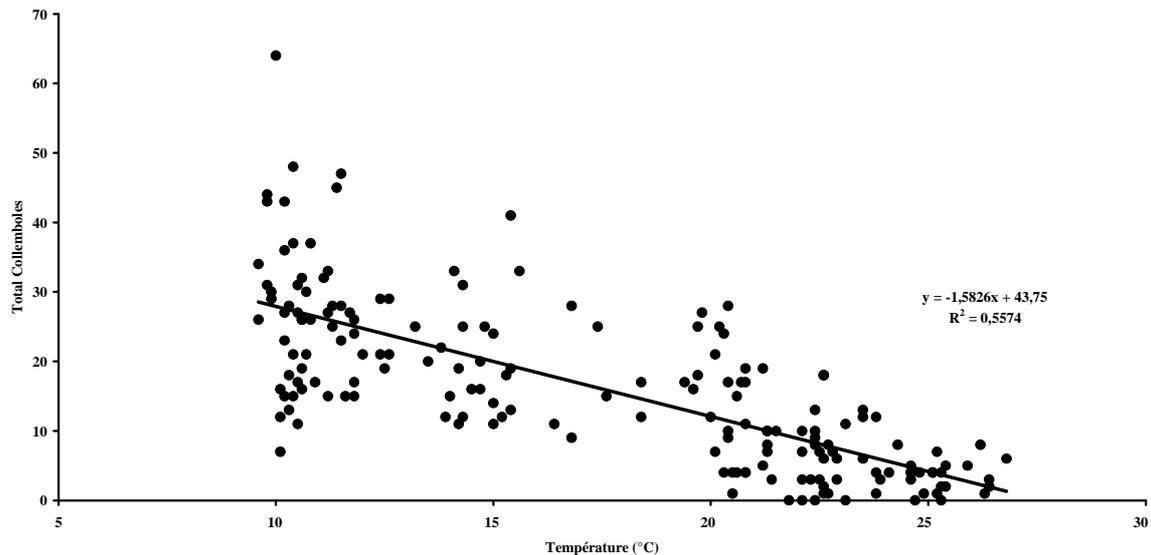


Figure 6. Droite de régression entre l'abondance totale des Collemboles et de la température du sol.

mois chauds de *Acherontiella bouguisi* et *Protaphorura armata*, espèces euédaphiques strictes, peut s'expliquer par leur comportement de fuite en profondeur. En effet, en cette période tous les échantillons ont été prélevés dans la partie du sol humide. L'absence des autres espèces, comme *Brachystomella parvula* aux mois chauds et secs peut être interprétée soit par la fuite en profondeur ou par des adaptations à la sécheresse par des comportements particuliers comme l'anhydrobiose qui consiste à construire une logette d'argile ou de calcaire, et l'enfouissement en profondeur dans le sol, leur permettant d'éviter des stress hygrothermiques mortels. A ce sujet, Poinsot (1968) cite le cas de *Brachystomella parvula* et *Folsomides parvulus* qui montrent un comportement constructeur ou anhydrobiose.

Dès la fin de la période sèche, qui coïncide avec l'élévation de la teneur en eau (14,77 %) on observe à la fois une augmentation de l'abondance totale et du nombre

d'espèces récoltées, passant ainsi d'un total de 88 individus à 126 individus et de 8 espèces à 10 espèces de septembre à octobre. Cette reprise d'activité se poursuit et atteint 294 et 385 individus et 17 espèces aux mois de novembre et décembre. Pour Athias-Henriot & Cancela da Fonseca (1976), le renouvellement du peuplement est dû aux déplacements verticaux et horizontaux sous l'effet de la sécheresse estivale. De son côté, Cassagnau (1990) note que l'assèchement des biotopes en saison sèche est palliée par la capacité de résistance des œufs pondus dans les interstices qui sont capables de reconstituer les populations au retour des précipitations.

La reconstitution du peuplement de Collemboles s'effectue en automne, dès les premières pluies. Athias-Henriot & Cancela da Fonseca (1976), notent que le renouvellement du peuplement est dû aux déplacements verticaux et horizontaux sous l'effet de la sécheresse estivale.

Signification des paramètres statistiques

En se référant aux valeurs des différents paramètres de la structure du peuplement de notre étude on peut tirer les observations suivantes :

- la diversité varie entre des limites larges, de 0,78 à 2,52, soit une moyenne de l'ordre de 1,93 ce qui nous permet de considérer le peuplement peu homogène ;
- la richesse annuelle est de l'ordre de 13,09, donc plutôt faible ;
- l'équitabilité annuelle moyenne est de 0,70 ce qui est généralement considéré comme l'indice d'un peuplement peu équilibré ;
- la dominance annuelle de l'ordre de 0,25, indique que très peu d'espèces dominent le peuplement.

L'indice de Cancela da Fonseca, qui mesure le degré de couverture du biotope par l'espèce, renseigne sur la couverture spatiale des différentes espèces du peuplement car il est en rapport avec le nombre et l'intensité des agrégats ainsi que le nombre de prélèvements vides. Ses valeurs révèlent que seule l'espèce *Cryptopygus thermophilus* a tendance à être présente dans tous les prélèvements, et couvre le biotope mieux que les autres espèces.

Di Castri & Astidillo (1966) notent que les sols nus présentent une densité et une diversité faibles dues au déficit en ressources trophiques liés aux troubles de l'activité agricole. De leur côté, Massoud *et al.* (1984) notent que le piétinement entraîne une forte diminution des effectifs de Collemboles et aggrave la baisse de la diversité et de la richesse dans la litière et le sol. Cancela da Fonseca & Sarkar (1996) rapportent que la diversité taxonomique et la richesse des microarthropodes du sol (Acariens et Collemboles) diminuent considérablement sous l'intensité des perturbations introduites par l'homme dans les peuplements et les écosystèmes. Selon Bachelier (1978) le sol profond est le biotope le moins favorable aux microarthropodes, car il est dépourvu de couverture végétale, ce qui expose la faune aux aléas des températures extrêmes et au déficit hydrique qui caractérise la saison sèche.

Les Collemboles sont ainsi soumis à des stress, ce qui explique leur très faible diversité et densité à partir du mois de juin où seuls quelques groupes pourront résister à l'assèchement comme c'est le cas de *Cryptopygus thermophilus*, présente dans le sol tout le long de la période d'étude.

La fluctuation de l'abondance des espèces de collemboles indique que les conditions de milieu telles que la teneur en eau et la température du sol semblent exercer une certaine influence. La variation de l'abondance des Collemboles montre deux périodes : celle s'étendant de novembre à mai s'accompagne d'une teneur en eau du sol supérieure à 50% donc favorable à la présence des Collemboles, l'autre, plus sèche et chaude, est défavorable à la faune.

L'étude statistique révèle des variations d'abondance saisonnière importantes directement liées aux variations des

facteurs édaphiques, notamment la teneur en eau et la température du sol. Les résultats de l'étude statistique menée à l'aide de l'AFC et des corrélations de rang de Spearman révèlent un effet saisonnier sur l'abondance des effectifs et les mois de prélèvement. La projection des variables passives dans les mêmes plans factoriels a fourni un seul (axe 1) interprétable, exprimant les variations saisonnières avec des mois secs, chauds et pauvres en Collemboles du côté négatif et des mois humides, froids et riches en Collemboles du côté positif.

Cette analyse montre que tous les paramètres sont fortement corrélés entre eux, comme traduit de façon synthétique par l'axe 1 de l'AFC. Il s'agit d'un effet des variations saisonnières liées non seulement aux facteurs climatiques, mais pourraient aussi être liées à d'autres facteurs qui n'ont pas été évalués (tassement du sol, cultures, et pratiques associées comme le passage d'engins agricoles, irrigation, etc...).

La comparaison de nos résultats avec ceux d'autres biotopes et régions (Barra & Poinot 1983, Cassagnau 1986, 1990) est difficile pour des raisons méthodologiques et de nature du sol. Bandyopadhyaya *et al.* (2002) trouvent une corrélation positive entre l'abondance des collemboles [3421 ind./m² et une diversité de 19 espèces] et l'humidité du sol, et négative avec la température, dans une étude d'un peuplement de collemboles d'un sol agricole de l'ouest Bengale (Inde). Ces auteurs concluent qu'il y a une dépendance étroite avec l'humidité et la température dans un climat marqué par de fortes variations saisonnières.

CONCLUSIONS

Cette analyse montre que les variations saisonnières du peuplement de collemboles sont directement liées non seulement aux variations des facteurs édaphiques mais aussi au climat local qui a caractérisé la région pendant l'année 2000 qui a été marquée par une faible pluviométrie, 340 mm, soit la moitié de la moyenne de 600 mm habituellement enregistrée à Constantine. A l'issue de cette étude on peut retenir :

- l'effet saisonnier sur la structure du peuplement : des effectifs et un nombre d'espèces élevés en période humide, de novembre à mai, où les 17 espèces sont présentes, au contraire en période de fortes températures et de faible teneur en eau du sol, qui s'étale de juin à octobre, on enregistre une diminution de l'abondance et la de diversité ;
- l'impact saisonnier des facteurs écologiques fondamentaux, évident en surface, se ressent même dans le sol en profondeur et détermine et régule la dynamique saisonnière des collemboles endogés.

Remerciements

Nos remerciements s'adressent à MM. Louis DEHARVENG (Museum National d'Histoire Naturelle, Paris) pour la détermination des espèces, Jean-François PONGE (Museum National d'Histoire Naturelle, Paris) pour son assistance en analyse statistique et Mohamed DAKKI (Institut Scientifique, Rabat), pour ses conseils. Je remercie également les évaluateurs anonymes pour leurs remarques sur la première version du manuscrit.

Références

- Athias-Henriot C. & Cancela da Fonseca J.P. 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. 1978. La faune du sol, son écologie et son action. *Initiation Documentation Techniques*, 38, O.R.S.T.O.M, Paris, 391 p., 4 pl.
- Bandyopadhyaya I., Choudhuri D.K & Ponge J.-F. 2002. Effects of some physical factors and agricultural practices in a multiple cropping programme in West Bengal (India). *European J. Soil Biol.*, 38, 111-117.
- Cancela da Fonseca J.P. 1966. L'outil statistique en biologie du sol : III. Indices d'intérêt écologique. *Rev. Ecol. Biol. Sol*, 3, 381-407.
- Cancela da Fonseca J.P. & Sarkar S. 1996. On the evaluation of spatial diversity of soil microarthropod communities. *Europ. J. Soil Biol.*, 32, 3, 131-140.
- Cassagnau P. 1963. Les Collemboles d'Afrique du Nord avec une étude de quelques espèces du Nord-Constantinois. *Bull. Soc. Hist. Nat. Toulouse*, 95, 1-2, 197-206.
- Cassagnau P. 1990. Des Hexapodes vieux de 400 millions d'années : Les Collemboles ; Biologie et Evolution; 2. Biogéographie et Ecologie. *Rev. Année biol.* 29, 1, 1-69.
- Debauche H.R. 1958. Problèmes de biocénose. *Rev. Quest. Sci.*, 129, 58-89.
- Di Castri F. & Astidillo V. 1966. Análisis de algunas causas abióticas de variación en la densidad de la fauna del suelo. In: *Progrssos en Biología del Suelo. Actas del I Coloquio Latinoamericano de Biología del Suelo*. Monogr. I. Unesco Montevideo, pp. 371-377.
- Jagers Op. Akkerhuis G.A.J.M., De Ley F., Zwetsloot H.J.C., Ponge J.-F. & Brussaard I. 1988. Soil microarthropods (Acari and Collembola) in two crop rotations on a heavy marine clay soil. *Rev. Ecol. Biol. Sol*, 25, 175-202.
- Margalef R. 1957. La teoría de la información en ecología. *Mem. R. Acad. Barcelona*, 32, 373-449.
- Massoud Z., Betsch J.-M. & Thibaud J.-M. 1984. Expérience de piétinement contrôlé du sol d'une forêt périurbaine : effets sur le peuplement de Collemboles. *Rev. Ecol. Biol. Sol*, 21, 4, 507-518.
- Pielou E.C. 1975. *Ecological Diversity*. John Wiley, New York.
- Rached-Mosbah O., 1977. *Contribution à l'élaboration de la carte pédologique de la station expérimentale des grandes cultures d'El-Baaraouia, Constantine*. Mém. DES Ecopédologie, Univ. Constantine, 66 p.
- Shannon C.E. 1949. The mathematical theory of communication. In : Shannon C.E. & Weaver W. *The mathematical theory of communication*. Univ. Illinois Press, Urbana, pp. 29-125.
- Simpson E.H. 1949. Measurement of diversity. *Nature*, 163, 688.
- Thibaud J.-M. & Massoud Z. 1980. Etude des Collemboles de certains milieux du Maroc et considérations biogéographiques sur la faune du Maghreb. *Rev. suisse Zool.*, 87, 2, 513-548.

Manuscrit reçu le 22 février 2008

Version modifiée acceptée le 25 février 2009