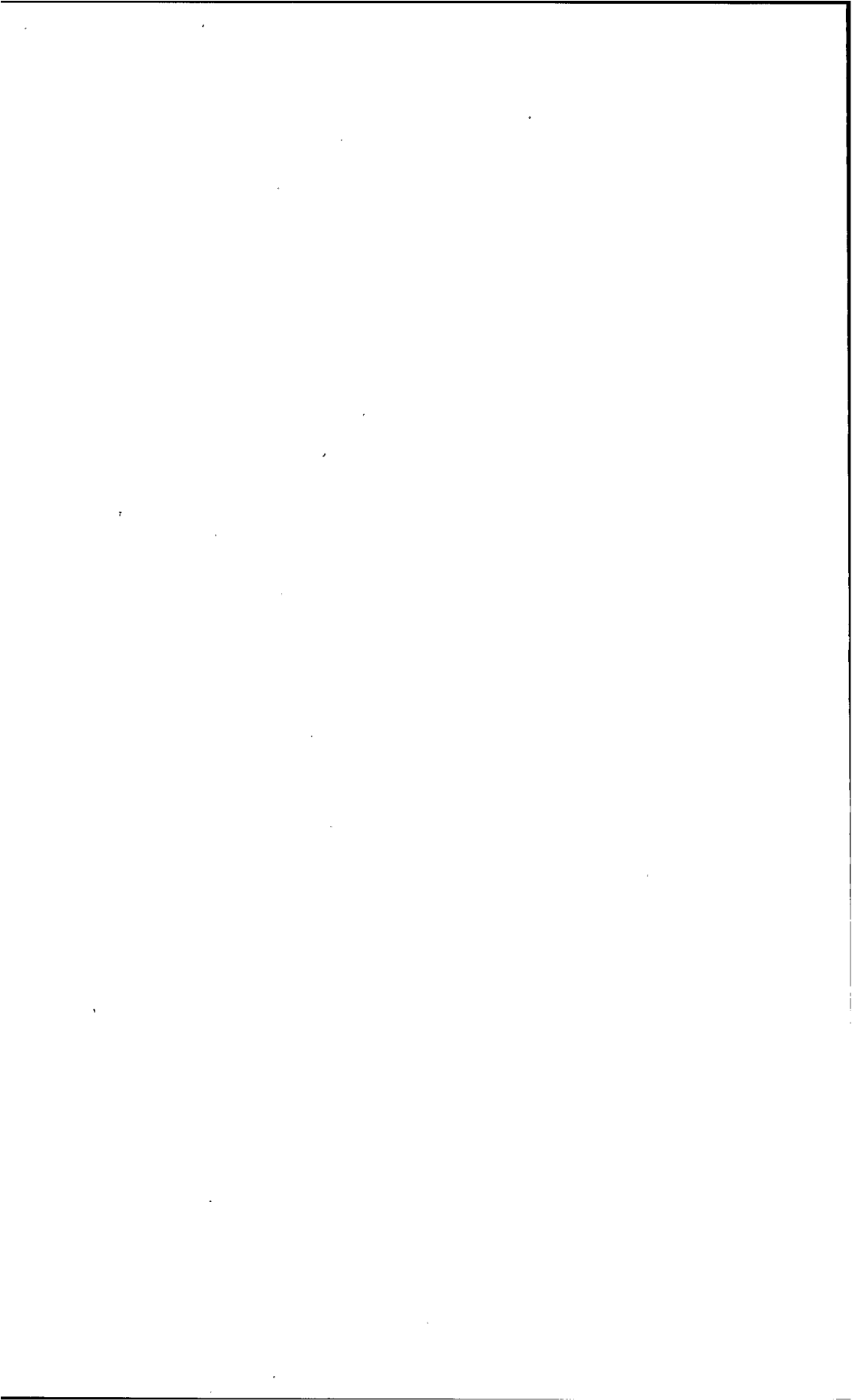


La vie animale dans les sols

I. — Déterminisme de la faune des sols

par

G. BACHELIER



· Animaux constituant la faune des sols

Pour donner une idée de l'importance de la vie dans les sols, disons que, dans un bon sol de prairie de nos régions renfermant 4 % en poids de matières organiques, l'ensemble des êtres vivants peut constituer 20 % de cette matière organique. D'après les différents auteurs (QUASTEL, 1955; BESSARD, 1960; SEIFERT, 1965 et autres), les Champignons et les Algues pourraient représenter dans ce sol hypothétique environ 1 kg de matière vivante au mètre carré, les Bactéries 1 kg, les Actinomycètes 300 g, les vers de terre 100 à 200 g, les autres métazoaires 50 à 100 g et les Protozoaires 10 à 20 g, soit un total approximatif de 2,5 kg de matière vivante au mètre carré, dont 10 % environ pour la faune.

Plusieurs embranchements du règne animal ont d'importants rameaux adaptés à la vie dans les sols. Arbitrairement, on parle souvent, selon la taille des animaux, de microfaune, mésofaune, macrofaune et mégafaune. Pour si artificielle que soit cette classification, elle a l'avantage d'être pratique, aussi la suivrons-nous ici pour rappeler brièvement quels sont les animaux qui vivent dans les sols et font l'objet de ce cycle de conférences.

La **microfaune** dont les individus sont généralement plus petits que 0,2 mm renferme des animaux qui ne peuvent vivre que dans l'eau, et qui sont de taille microscopique ou de forme très effilée, ce qui leur permet de pénétrer dans les capillaires du sol. Les différentes espèces de la microfaune présentent le plus souvent des formes de résistance à la sécheresse (vie ralentie, déshydratation, enkystement). Les Protozoaires et les Nématodes constituent l'essentiel de la microfaune.

La **mésofaune** (ou encore meiofaune) dont les représentants ont environ de 0,2 à 4 mm (\log_{10} 1,3 à 2,6) est constituée par des animaux dépendant ou non de l'humidité. Les deux grands groupes de Microarthropodes que sont les Collemboles et les Acariens forment l'essentiel de cette mésofaune, avec aussi les Enchytréides (petits vers oligochètes), les petits Myriapodes (tels les Symphyles) et les plus petits Insectes ou leurs larves.

La **macrofaune** comprend des animaux d'environ 4 à 80 mm (\log_{10} 2,6 à 3,9), à savoir les Lombricides ou vers de terre, les Insectes supérieurs,

les Myriapodes, de nombreux ordres d'Arachnides à représentants inter-tropicaux ou subtropicaux, les Mollusques, quelques Crustacés et quelques autres groupements de moindre importance.

La mégafaune renferme enfin les animaux de grande taille; animaux dont l'activité pédologique se limite essentiellement à une remontée des matériaux correspondant à la confection des terriers : crabes de terre, taupes, rats, lapins, marmottes, tatous d'Amérique, oryctéropes d'Afrique, etc.

Les Protozoaires

Les Protozoaires, dont nous parlera M. PUSSARD, se divisent en cinq embranchements, dont trois possèdent des formes libres dans le sol, les deux autres étant composés de formes parasites.

Les Rhizopodes sont représentés dans les sols par de nombreuses amibes et thécamibes, ou « amibes à coquille », qui sont des amibes à test chitineux plus ou moins imprégné de silice.

De nombreux Flagellés, par la nature cellulotique de leur membrane et la présence en eux de granules pigmentés, offrent de fortes affinités avec les végétaux. Une seule classe de Flagellés (les Zooflagellés) se rattache nettement au règne animal, et renferme de nombreuses formes libres du sol. Citons par exemple, le genre *Mastigamoeba*, à pseudopodes et flagelles, et le genre *Bodo* à deux flagelles.

Les Ciliés sont aussi très abondants dans les sols.

Selon les sols, le nombre de Protozoaires au mètre carré varie de 100 à 1000 millions, soit un poids de quelques grammes à quelques dizaines de grammes. Les Flagellés sont généralement les plus nombreux et les Ciliés les moins nombreux. Les Thécamoébiens (ou amibes à coquille) dominent en général dans les sols acides et notamment les mor de podzol.

La majorité des Protozoaires du sol peuvent s'enkyster, y compris les Thécamoébiens déjà protégés par leur coquille. L'enkystement consiste en la sécrétion d'une membrane protectrice épaisse, suivie d'une déshydratation encore réversible plusieurs dizaines d'années après. Les kystes sont très résistants et aisément transportables par le vent, d'où le cosmopolitisme de très nombreux Protozoaires.

Les Protozoaires ont une très grande possibilité de multiplication, et il est connu qu'un infusoire placé dans des conditions idéales pourrait théoriquement en se multipliant donner une masse de matière vivante égale à celle de la terre en un mois.

La nutrition des Protozoaires est très diversifiée étant donné l'importance de ce groupe, mais la plupart des Protozoaires pouvant ingérer des particules se nourrissent de bactéries.

La possibilité pour les Protozoaires de demeurer dans le sol en vie inactive, liée à leur grand pouvoir de multiplication, fait que ces animaux peuvent rapidement coloniser un sol quand des conditions favorables y apparaissent, tel par exemple un pullulement bactérien consécutif à une réhumidification des débris organiques.

Les Nématodes

De tous les organismes pluricellulaires, les Nématodes sont certainement les animaux les plus abondants et les plus répandus sur le globe. Peut-être en existe-t-il un demi-million d'espèces. Presque tous les animaux ou les végétaux peuvent être parasités par des Nématodes. Les Nématodes libres des sols sont aussi extrêmement nombreux. Ils ont en moyenne de 0,5 à 2 mm de longueur et sont 20 à 50 fois moins larges que longs, ce qui les rend pratiquement invisibles à l'œil nu; il en existe cependant quelques rares formes géantes.

Les Nématodes sont surtout abondants dans les sols riches en matières organiques et à régime assez humide. Ils se rencontrent principalement dans les 10 ou 20 premiers centimètres des sols, où l'on peut en trouver, selon les circonstances, de 1 à 30 millions au mètre carré.

Tous les Nématodes sont des animaux aquatiques, et, quand l'eau vient à manquer, les Nématodes, selon les espèces, meurent, passent en vie ralentie, ou, comme les Protozoaires, se déshydratent ou s'enkystent. Certains Nématodes enkystés ont pu ainsi être conservés vivants pendant plusieurs dizaines d'années.

Plusieurs champignons s'attaquent aux Nématodes et des essais ont été faits pour utiliser ces champignons prédateurs dans le contrôle des Nématodes pathogènes du sol.

Les vers annelés

C'est dans les Annélides oligochètes que se classent les « vers de terre » : Enchytréides, Lombricides et Megascalécides dont nous parleront M^{me} JEANSON et M. BOUCHÉ. Les Enchytréides sont des vers de petite taille (2 à 30 mm environ); les autres vers sont de taille plus grande, certaines espèces tropicales géantes pouvant même atteindre 3 m.

La plupart des vers de terre ont une période de diapause en été, période pendant laquelle, le tube digestif vide, ils demeurent enroulés sur eux-mêmes dans une cavité sphérique consolidée par une sécrétion. Ces cellules d'estivation peuvent ultérieurement se trouver fossilisées par un remplissage de terre humifère entraînée en profondeur, ou un dépôt de CaCO_3 dans les sols calcaires. En hiver, les vers ralentissent leur activité et meurent s'ils ne peuvent s'enfoncer, mais ils n'hibernent pas et restent toujours plus ou moins actifs. Le printemps et l'automne sont par contre deux périodes d'intense activité pour eux.

Les vers de terre se nourrissent généralement à partir des débris végétaux en décomposition, qu'ils ingèrent mélangés à de la terre. Les vers incorporent ainsi au sol la litière végétale, soit en la mangeant directement en surface, soit après l'avoir enfouie dans les galeries. Dans le choix de leur nourriture, les différents vers manifestent des préférences qui peuvent varier avec les milieux.

Dans les sols bruns des régions tempérées, et notamment dans les sols de jardin et les sols de pâturages, on peut avoir plusieurs tonnes de vers à l'hectare. On a souvent fait remarquer qu'un bon pâturage supportait plus de vers que de gros bétail. Là où les vers existent, ils forment entre 50 et 75 % de la biomasse animale des sols.

Dans un humus doux (ou mull) à biomasse d'environ 1000 kg/ha, les Lombricides peuvent par exemple représenter 70 % de cette biomasse, les Nématodes 10 % et les Arthropodes 20 %. Dans un humus brut (ou mor) à biomasse généralement inférieure à 300 kg/ha, les Lombricides sont le plus souvent absents, mais les Enchytréides les y remplacent en constituant par exemple 30 % de la biomasse; les Nématodes peuvent alors y représenter 20 % et les Arthropodes 50 %.

Les Acariens et les Collemboles

Les Acariens (Arachnides) et les Collemboles [Insectes aptérygotes ⁽¹⁾], dont nous entretiendront MM. BESSARD et MASSOUD, constituent l'essentiel des microarthropodes de la mésofaune.

Sans vouloir rentrer plus avant, disons que, dans les sols, on rencontre comme **Acariens** : des Mesostigmates, des Thrombidiformes, des Acaridides et des Oribates. Ces derniers, faciles à reconnaître du fait qu'ils portent une paire de petits organes en forme de massue sur la partie

(¹) Les insectes aptérygotes renferment l'ordre des Collemboles, l'ordre des Protoures, l'ordre des Diploures et l'ordre des Thysanoures.

antérieure du corps (organes pseudostigmatiques), constituent souvent la majorité des acariens du sol et s'attaquent presque tous aux débris végétaux ou aux végétaux inférieurs, mais ils ne participent pas au mélange direct des matières organiques avec les matières minérales du sol.

D'après les différents auteurs, les sols forestiers peuvent facilement héberger de 100 000 à 500 000 acariens au mètre carré. Dans les sols de prairie et les sols cultivés, les Acariens sont beaucoup moins nombreux.

Les **Collemboles** de surface sont généralement munis d'un appareil saltatoire, mais ceux qui sont adaptés à la vie en profondeur en sont dépourvus; ces derniers sont aussi dépigmentés et sans ocelles, mais possèdent souvent des organes sensoriels particuliers. Le régime des Collemboles est très diversifié et dépend beaucoup des espèces; la majorité est cependant herbivore, la plupart s'attaquant de préférence aux litières végétales en voie de décomposition.

Sous nos climats, un sol à mull de forêt feuillue renferme en moyenne 200 000 Collemboles au mètre carré, soit approximativement une masse vivante de 2 g. Les sols de pâturages sont généralement peu peuplés, les terres labourées et les sols sous forêt de conifères ne renferment que très peu de Collemboles.

Les insectes ptérygotes

En dehors des Collemboles (insectes aptérygotes), ce sont les fourmis, les larves de Coléoptères ou de Diptères et les termites, limités essentiellement aux pays chauds, qui paraissent être les insectes dont l'action dans le sol s'avère la plus importante.

Les Fourmis sont des espèces pionnières que l'on peut rencontrer sur les dépôts récents des rivières ou les terres dénudées. On en a décrit plus de 240 genres et plus de 7 000 espèces, dont les comportements sont extrêmement divers.

De très nombreux Coléoptères demeurent dans les sols et peuvent souvent servir d'indicateurs, certains genres à vie endogée stricte possédant un endémisme extraordinaire (COFFAIT, 1960). C'est surtout par leurs larves que de nombreux Coléoptères manifestent leur influence dans la vie des sols. Parmi les larves les plus communes sont à citer les larves cylindriques d'*Elateridæ*, dites « vers fil de fer » (wireworms). Le régime alimentaire de ces larves varie selon les espèces, mais nombreuses sont celles qui peuvent nuire aux cultures, si leur nourriture habituelle vient à manquer.

Les larves de Diptères forment, avec les larves de Coléoptères, la grande majorité des larves d'insectes du sol. La plupart des larves de Diptères se nourrissent de débris végétaux. Elles ont une très forte influence sur la décomposition des litières végétales, qu'elles réduisent rapidement en bouillie et peuvent mélanger activement avec le sol. Leur action est très importante, mais elle reste limitée dans le temps et dans l'espace. Les larves de *Bibionidae*, *Tipulidae*, *Scialidae* et *Scatopsidae*, paraissent parmi les plus actives.

Les **Termites**, qui constituent l'ordre des Isoptères et dont nous entretiendra M. BOYER, sont des hétérométaboles à antennes simples et thorax segmenté. Les Anglais les appellent les « white ants » ou « fourmis blanches »; en fait, ils ne sont pas toujours blancs et ils sont très différents des fourmis dans leur anatomie, leur biologie et leur action.

Les sociétés de termites renferment des mâles et des femelles en nombre à peu près égal, mais la plupart de ces sexués restent stériles, même adultes, n'acquièrent jamais d'ailes et se différencient en « soldats » et en « ouvriers ». Les ouvriers forment la caste la plus nombreuse, ce sont les vrais « white ants » des Anglais. Les soldats apparaissent plus pigmentés avec une tête de grande taille munie d'ordinaire de puissantes mandibules en cisailles. Les termites inférieurs n'ont pas d'ouvriers, les termites *Anoplotermes* n'ont pas de soldats. Chez la plupart des autres termites existent plusieurs catégories de soldats et d'ouvriers. Les sexués adultes sont les seuls à posséder des ailes. Par une fin d'après-midi orageuse, on peut les voir s'envoler en masse; ils perdent rapidement leurs ailes, s'accouplent et fondent de nouvelles colonies. Les larves sont blanchâtres et l'objet de grands soins.

Il est des termites qui demeurent dans les bois secs, dont ils se nourrissent avec l'assistance de nombreux protozoaires intestinaux [monstruosités hyperflagellées héréditairement fixées ⁽¹⁾]. D'autres espèces ne peuvent attaquer que les bois humides des racines ou les vieilles souches déjà colonisées par les bactéries et les champignons. Les autres termites construisent des nids en argile ou en carton stercoral. Les colonies arboricoles que l'on rencontre chez certains de ces termites restent toujours en contact avec le sol pour leur alimentation en eau. Chez les termites qui nidifient dans le sol, les nids apparaissent extrêmement variés : nids souterrains, nids en plaquage, nids en champignon à un ou plusieurs chapeaux, nids en colonnes, nids à parois abruptes, etc. La classification des nids ne correspond pas avec la classification zoologique des termites, groupe très ancien, où s'est effectuée la différenciation de nombreuses lignées, avec apparition dans ces lignées de convergences secondaires.

(1) Polymonadines et Hypermastigines.

Certains termites sont dits champignonnistes (*Bellicositermes*, *Macrotermes*), car leurs nids possèdent des chambres à débris végétaux ou à pulpe de bois, imbibés de salive, et déposés en meules. Sur ces meules se développe un mycélium de champignon qui, attaquant la lignine, démasque la cellulose, elle-même attaquée ensuite par les bactéries cellulolytiques de l'intestin postérieur des termites ouvriers (GRASSÉ, 1959).

Dans la forêt équatoriale, les espèces de termites sont nombreuses. On y remarque une abondance de termites cartoniers élevant des nids arboricoles ou semi-arboricoles; de nombreux termites souterrains pullulent dans les litières, mais relativement rares sont les termitières épigées. Dans les savanes boisées, au contraire, très nombreuses sont les grandes termitières épigées en forme de dôme, ou les termitières en forme de champignon à un ou plusieurs chapeaux. Dans les steppes, la densité de la végétation règle la fréquence des petites communautés.

La densité des termites est difficile à estimer, mais l'on peut dire qu'ils sont partout présents dans les zones intertropicales. Dans la forêt ombrophile de la Cuvette congolaise, MALDAGUE (1964) a trouvé en moyenne un millier de termites au mètre carré, avec environ 22 tonnes de termitières à l'hectare (soit 17,6 tonnes en poids sec). Dans les savanes boisées, on peut facilement avoir deux à trois grosses termitières à l'hectare (HARRIS, 1955) et, à titre d'exemple, une grosse termitière de *Macrotermes bellicosus* peut renfermer 2 millions d'individus. Il n'est donc pas étonnant que les termites aient une grande importance dans la dynamique des sols tropicaux.

Les Myriapodes

En simplifiant beaucoup, on peut, pour les besoins de l'exposé, diviser les Myriapodes : en petits myriapodes à antennes bifides et sans grand intérêt pour nous (les Pauropodes), en myriapodes à segments alternativement pourvus de pattes et sans pattes (les Symphiles), en myriapodes à une paire de pattes par segment (les Chilopodes) et en myriapodes à deux paires de pattes par segment (les Diplopodes).

La majorité des Diplopodes est herbivore, la majorité des Chilopodes est carnivore.

Le groupe des Myriapodes est intéressant du fait que, selon leur type morphologique et biologique, ces animaux sont plus ou moins adaptés à l'excès d'eau ou, au contraire, à la sécheresse, et reflètent généralement le régime hydrique des sols où ils demeurent. De nombreux Diplopodes (iules, glomérus, etc.) sont aussi étroitement liés au calcium.

	AU MÈTRE CARRÉ		
	NOMBRE	POIDS (en grammes)	RESPIRATION (mg O ₂ /h)
Protozoaires..... { 3/4 Flagellés } { 1/4 Rhizopodes } { < 0,1 % Ciliés }	500 millions (de 100 à 1000 M)	10 (de 2 à 20)	?
Nématodes.....	10 millions (de 1 à 20 M)	15 (de 1 à 30)	15
<i>Vers annelés:</i>			
Lombricides.....	200 (de 50 à 400)	100 (de 20 à 250)	20
Enchytréides.....	25 000 (de 10 000 à 50 000)	3 (de 1 à 6)	2
<i>Arachnides:</i>			
Acariens { Oribates : 70 % } { Autres : 30 % }.....	300 000 (de 20 000 à 500 000)	3 (de 0,2 à 5)	0,6
Pseudo-scorpions } Aranéides, Opilions }	60	0,06	0,08
<i>Insectes aptérygotes:</i>			
Collemboles.....	200 000 (de 20 000 à 500 000)	2 (de 0,5 à 5)	1,5
Protoures.....	200	négligeable	négligeable
Diploures.....	150	»	»
Thysanoures.....	quelques-uns	-	-

	selon les lieux		
<i>Insectes ptérygotes :</i>			
Fourmis.....			
Larves de Coléoptères.....	100	1	0,5
» Diptères.....	400	3,5	1,5
Autres insectes.....	quelques-uns	—	—
<i>Myriapodes :</i>			
Symphyles.....	1000	0,1	?
Chilopodes.....	50	1	0,5
Diplopodes.....	200 (très variable)	8	3
<i>Groupes secondaires :</i>			
Géoplanaires.....	—	—	—
Rotifères.....	500 000 (de 50 000 à 1 M)	0,25	?
Tardigrades.....	100 000 (de 10 000 à 200 000)	0,1	?
Mollusques.....	50	2,5	1
Isopodes.....	100	4,0	2
TOTAL.....		~150	~50

Fig. 1. — Exemple de répartition de la faune dans un sol brun non cultivé des régions tempérées.

(Valeurs moyennes calculées d'après les données de divers auteurs.)

Pour une région donnée, et compte tenu de la végétation, il est possible de trouver des espèces ou des associations de myriapodes caractéristiques des différents sols. Ces associations sont intéressantes à suivre quand la végétation vient à être modifiée, comme c'est le cas avec le recul de la forêt en Afrique.

Les groupes secondaires

Bien d'autres animaux existent encore dans les sols, mais leur importance dans la pédogenèse et la dynamique des sols reste généralement assez limitée ou ne se manifeste que dans certains équilibres bien localisés.

Les **Rotifères** et les **Tardigrades** sont de petits animaux inférieurs au millimètre, célèbres par leur résistance, sous forme déshydratée ou enkystée, à la sécheresse et à la température. Ils peuvent exister en grand nombre dans les mousses, les lichens et les litières.

Les **Mollusques** sont bien représentés dans les sols par les escargots et les limaces qui, pour la plupart, se nourrissent en surface, quand l'humidité du milieu est satisfaisante. Certains petits escargots sont typiquement édaphiques et peuvent se rencontrer dans les sols poreux et de préférence calcaires.

Les **Crustacés** sont représentés dans les sols par quelques rares Copépodes et Amphipodes en bordure des ruisseaux, mais surtout par des Isopodes et des Décapodes. Les Isopodes du sol sont les « Cloportes » que l'on rencontre fréquemment dans les caves et autres lieux humides (bois flottés, litières de forêt, champignons, etc.). Certains de ces Cloportes (*Hemilepisthus* des sols semi-désertiques du sud-est de la Russie par exemple) sont d'actifs fouisseurs. Les Décapodes du sol sont localisés à certaines régions et à certains sols : écrevisses de l'est des États-Unis qui creusent leurs terriers en terrain argileux, et nombreux crabes terrestres des pays chauds qui, selon les espèces, peuplent les sols sableux des littoraux marins, la mangrove, ou, au contraire, des hauts plateaux dépourvus de cours d'eau. *Cardisoma carnifex* dans les îles de la Polynésie, bien qu'omnivore, tond littéralement de grandes surfaces de végétation; *Cardisoma armatum* vit au Congo; *Gecarcinus ruricola* vit aux Antilles et s'avère nuisible aux plantations. D'autres crabes dans l'ouest de l'Inde sont prédateurs de la canne à sucre. Le crabe des cocotiers (*Birgus latro*) est en fait un Bernard l'Ermite, d'abord marin, qui devient ensuite secondairement terrestre, creuse des terriers et se nourrit de noix de coco.

Certains **Vertébrés** ont aussi choisi le sol pour y vivre, tel est le cas de certains reptiles (*Amphisbaenidæ*, *Typhlopidaæ*, *Uropeltidæ*), de certains Insectivores comme les musaraignes et les taupes, de certains Rongeurs comme les rats, les campagnols, les lapins et les marmottes. Ces animaux peuvent influencer la pédogenèse des sols et les phénomènes d'érosion. Certains Édentés, comme les tatous d'Amérique et les oryctéropes d'Afrique sont encore à citer; leur action peut être très importante, mais elle reste cependant essentiellement mécanique et plus ou moins étroitement localisée.

Déterminisme de la faune du sol

Après ce rapide rappel des animaux qui vivent dans les sols, nous allons essayer de voir maintenant quels sont les divers facteurs qui déterminent la faune d'un sol. Il est bien évident que ces divers facteurs agissent simultanément et que nous ne les dissociions ici que dans un but didactique.

Les possibilités nutritives du sol; flux d'énergie et chaînes trophiques

L'importance de la vie dans les sols dépend en tout premier lieu de leur richesse énergétique, car sans apport énergétique il ne peut y avoir de vie.

Pour ce qui est des besoins énergétiques des organismes du sol, à part quelques bactéries autotrophes et certains protozoaires à chromatophores chlorophylliens (chloroflagellés du type euglène), l'ensemble des bactéries et des organismes de la faune du sol est hétérotrophe et trouve son énergie dans la dégradation des matières organiques. L'énergie nécessaire à ces organismes hétérotrophes ne peut dépasser celle apportée par les matières organiques disponibles.

La densité de la végétation limite le peuplement global du sol, mais limite aussi la fréquence de certaines communautés animales bien définies, telles par exemple celles d'*Anacanthotermes* ou de *Psammotermes*, termites moissonneurs des régions semi-désertiques et savanes sèches d'Afrique.

Dans cet apport de matières organiques au sol, il nous faut distinguer entre les aliments plastiques et les aliments énergétiques. Nous n'insisterons pas sur les premiers qui doivent répondre aux besoins physiologiques des animaux, tel par exemple le besoin en calcium de certains vers ou de certains myriapodes, tel aussi le besoin de bois en décomposition pour les stades immatures de certains *Phthiracaridæ* (Acariens Oribates).

Pour ce qui est des **aliments énergétiques**, une différence fondamentale existe entre eux et les aliments plastiques.

Un atome d'azote en effet ne perd pas sa valeur nutritionnelle en passant par plusieurs organismes dans une même journée, alors qu'un potentiel énergétique s'amointrit irréversiblement en donnant de la chaleur. Il s'ensuit qu'aucun facteur affectant la vie du sol ne peut augmenter tous les organismes du sol ou leur activité, s'il n'accroît le potentiel énergétique du milieu; un groupe d'organismes s'accroissant, les autres obligatoirement diminueront plus au moins rapidement.

RUSSEL (1961) a fait remarquer à ce sujet qu'à une augmentation du potentiel énergétique ne correspond pas une augmentation proportionnelle des organismes du sol. Il a donné comme raison de ce phénomène la vie plus active des organismes quand les conditions deviennent plus favorables; leurs périodes de repos diminueraient. En fait, la cause de cette activation du métabolisme des organismes apparaît comme une conséquence indirecte des facteurs limitants du milieu, car un sol qui supporte une population donnée ne peut, pour des raisons écologiques évidentes, que très difficilement supporter plusieurs fois cette population. Si les aliments énergétiques se trouvent fortement accrus, la population ne peut augmenter proportionnellement. Mais, en compensation, elle devient généralement plus diversifiée, elle manifeste une activité plus grande liée à un état plus jeune des populations et elle modifie progressivement le milieu en sa faveur (autoamélioration des conditions du milieu). D'autre part, les débris végétaux en tendant à s'accumuler créent aussi les conditions d'un nouvel équilibre.

Enfin et surtout, il est à constater que dans les sols, c'est la microflore, qui en libérant 4 à 5 fois plus d'énergie que la faune, s'avère prépondérante dans la dégradation énergétique au sein des sols. Ce fait explique que souvent les biomasses animales s'avèrent plus importantes dans les sols à faible apport énergétique. CHERNOV (1965) l'a ainsi constaté dans certains sols de toundra où les terres nues possèdent une biomasse d'invertébrés plus importante que les sols de dépression recouverts de mousses. MORDKOVICH et VOLKOVINSTER (1965) ont trouvé dans les sols salins blancs (ou solontchak) bordant les lacs salés de la République de Tuva (U. R. S. S.) une faune abondante et variée. BERNARD (1964) a de même observé au Sahara que sur 30 sols étudiés, c'étaient les 11 sols salins qui possédaient la faune d'insectes la plus importante, faune en moyenne 57 fois plus importante que dans les autres sols. Nous avons pu aussi par nous-mêmes constater pareil fait, en bordure de mer, dans des sols salins du marais poitevin recouverts de quelques rares salicornes : les micro-

arthropodes y étaient peu diversifiés mais extrêmement abondants, alors que la microflore y était très peu abondante et très peu active; la faible énergie apportée au sol par les salicornes, et peut-être quelques algues vertes, était essentiellement libérée par les microarthropodes et quelques bactéries peu diversifiées.

Nous n'avons encore que peu d'études sur les transferts d'énergie dans les sols. MACFADYEN (1961), étudiant le transfert de l'énergie dans une prairie, a estimé que dans le sol, les microbes doivent libérer environ 80 à 85 % de l'énergie apportée par les matières organiques mortes (litières, racines et cadavres), les protozoaires peut-être 8 %, les plus gros invertébrés (vers, mollusques et myriapodes) environ 3,5 % et les nématodes, les acaréens, les collembolés et les insectes environ 3,5 %.

Il apparaît donc que l'importance du flux énergétique qui traverse un sol ne peut pas être déduite de la seule analyse faunique de ce sol et à plus forte raison de l'étude d'un seul groupe zoologique. Il est bien évident toutefois que le nombre d'espèces animales présentes dans le sol, le nombre d'individus de chaque espèce, la biomasse qu'ils représentent et surtout l'évaluation de leur métabolisme potentiel demeurent des données essentielles à l'estimation de ce que nous avons tout simplement appelé au début de ce paragraphe « l'importance de la vie ».

Cet écoulement énergétique à travers le sol, compte tenu des possibles néosynthèses organiques, suit la dégradation des matières organiques et s'effectue au travers des **chaînes trophiques**.

Les animaux phytophages se nourrissent des tissus végétaux vivants et sont souvent « parasites des cultures »; les mycétophages qui se nourrissent de champignons prennent une importance toute particulière dans le sol.

Les animaux saprophages se nourrissent des tissus végétaux morts, mais en fait aussi de la microflore qui leur est associée (bactéries et champignons), ainsi souvent que des produits de décomposition issus de ces végétaux : graisses, glucides et composés azotés.

Ces deux premiers groupes de consommateurs supportent les animaux prédateurs carnivores et parasites, les animaux nécrophages et les animaux coprophages.

Cette division des régimes alimentaires est assez artificielle, car les régimes alimentaires sont souvent mixtes et peuvent changer au cours de la vie des animaux, les formes larvaires ayant souvent un régime différent des formes adultes. De nombreux animaux peuvent aussi changer de régime en fonction des nécessités et parfois devenir même ainsi parasites des cultures. Inversement, il existe aussi des animaux à étroite spécialisation alimentaire.

Les chaînes trophiques présentent non seulement des variations saisonnières mais aussi une certaine souplesse adaptative.

Les possibilités de colonisation du sol

Les animaux qui participent à la dégradation énergétique des matières organiques du sol sont nécessairement ceux qui ont pu y parvenir et ensuite y trouver des conditions de vie favorables pour s'y implanter.

Les possibilités de colonisation animale d'un sol sont généralement multiples. De nombreux animaux peuvent être transportés par le vent, et plus particulièrement les animaux de la microfaune qui possèdent des formes de résistance à la sécheresse : protozoaires, nématodes, rotifères et tardigrades. Ces animaux, ainsi que d'autres comme les acariens ou les larves de diptères, peuvent aussi être transportés par les insectes ou les animaux supérieurs, dont notamment l'homme.

Les eaux courantes et plus particulièrement les eaux de ruissellement contribuent à la dispersion de nombreuses espèces, tels les collemboles épiédaphiques ⁽¹⁾ et non mouillables qui flottent à la surface des eaux.

Presque tous les animaux de la mésofaune et de la macrofaune peuvent se déplacer par eux-mêmes; certains, comme les vers, ne se déplacent en surface que la nuit. Seules les espèces de la faune euédaphique ⁽¹⁾, c'est-à-dire vivant à l'intérieur même du sol, sont peu colonisatrices. Elles sont généralement très susceptibles à la sécheresse et ne volent pas. Plus que les possibilités de colonisation propres aux animaux, c'est souvent dans les sols les conditions historico-géographiques qui déterminent d'abord la nature des peuplements, tel est par exemple le cas de l'introduction accidentelle par l'homme de vers de terre européens (*Lumbricus rubellus*, *Allolobophora caliginosa* et *Eisenia foetida*) en Nouvelle-Zélande. Ces vers n'ont pu s'implanter et coloniser le milieu que parce qu'ils ont retrouvé de l'autre côté de la barrière équatoriale des conditions de vie analogues à celles existant dans les sols de leur bande climatique d'origine.

Il ne suffit pas en effet qu'une espèce animale puisse arriver dans un sol pour qu'elle s'y implante. Les divers facteurs écologiques du milieu « sélectionnent » les animaux colonisateurs qui peuvent participer au peuplement du sol et s'inclure dans les chaînes trophiques. Au cours de leur évolution, les sols renferment une faune de plus en plus variée et géné-

⁽¹⁾ Les espèces *épiédaphiques* vivent à la surface du sol, les espèces *hémiedaphiques* demeurent dans la litière et l'horizon humifère des sols, les espèces *euédaphiques* se localisent plus en profondeur dans la partie minérale du sol.

ralement les espèces apparues à un moment donné tendent ensuite à demeurer dans la communauté vivante, si l'évolution du milieu maintient pour elles des conditions de vie possibles.

L'évolution du sol modifie en permanence les conditions de vie offertes aux animaux présents, comme aux animaux susceptibles d'arriver. Ces conditions de vie sont à la fois abiotiques et biotiques : abiotiques, elles correspondent aux facteurs physico-chimiques du milieu, biotiques aux interactions entre les organismes.

Les facteurs abiotiques du sol et leur rôle sélectif

Par des conditions toutes particulières d'atmosphère humide, d'uniformité thermique, d'obscurité et de calme, les sols se différencient radicalement des autres biotopes terrestres épigés. Nous ne traiterons ici des différentes caractéristiques pédologiques qu'en tant qu'éléments de sélection susceptibles de jouer dans le déterminisme de la faune des sols.

HUMIDITÉ DU SOL

L'eau demeure un facteur primordial pour la faune. Son excès, aussi bien que son insuffisance sont néfastes aux animaux : soit qu'elle est en excès, et l'on a les pièges de la tension superficielle ou le danger des phénomènes d'endosmose et du manque d'oxygène, soit qu'elle vienne à disparaître, et l'on a la dessiccation possible des animaux.

On distingue des faunes hydrobiontes ou avides d'eau, des faunes simplement hygrobiontes ou avides seulement d'humidité, et des faunes xérophiles qui sont capables de supporter la sécheresse.

Deux aspects sont donc à considérer : d'une part l'eau dans le sol et d'autre part les besoins en eau des animaux.

Pour ce qui est de l'eau dans le sol, nous savons qu'il est nécessaire d'en connaître l'énergie de rétention. On l'exprime en atmosphère (1 atmosphère = 1,033 g/cm²) ou, en centimètres d'eau, par le potentiel capillaire (ou pF), qui en est le logarithme. On mesure ce pF à l'aide d'une bougie poreuse reliée à un manomètre, à l'aide de variations électriques dans un bloc de plâtre, de fibres de verre ou de nylon, et plus couramment à l'aide de la presse à plaque de porcelaine, dérivant de l'ancienne presse à membrane.

— Le pF 1,8 correspond à une force d'extraction de 80 g/cm² et définit la *capacité de rétention au champ*, c'est-à-dire l'eau de gravité à écoulement rapide;

— Le pF 2,5 correspond à une force d'extraction de 320 g/cm² et définit la *capacité de rétention sensu stricto* et l'eau de gravité à écoulement lent;

— Le pF 4,2 correspond à une force d'extraction de 16 kg/cm² et définit le *point de flétrissement permanent* qui marque la limite de l'eau absorbable par les plantes, encore que certaines absorbent déjà difficilement l'eau à pF 3,9;

— Le pF 5 correspond à une force d'extraction de 100 kg/cm² et définit une *eau d'hydropécité* incluse mécaniquement dans des espaces de moins de 0,05 μ .

Pour la faune du sol, dont les téguments sont en général particulièrement fragiles, il est important de considérer aussi l'humidité relative que les animaux peuvent rencontrer dans les sols. Cette humidité relative (h) est reliée au pF par l'équation

$$pF = 6,5 + \log_{10} (2 - \log_{10} h)$$

ce qui fait qu'à pF 4,5, l'humidité relative est théoriquement de 98 %, à pF 5,5 elle est encore de 80 % et il faut considérer des sols désertiques pour atteindre un pF de 6 correspondant à seulement 50 % d'humidité relative; valeur que PIERRE (1958) a trouvée dans les dunes du Sahara en saison chaude à 50 cm de profondeur. En fait, les animaux rencontrent toujours dans les cavités du sol une humidité relative de 75 à 95 %.

Concernant les besoins en eau des animaux, VANNIER (1967) a montré que dans les sols où le point de flétrissement était rarement atteint, les variations de la teneur en eau et celles de l'humidité relative de l'air ambiant n'affectaient pas le comportement des animaux du sol. Il n'en est évidemment pas de même dans les régions plus sèches, telles les régions méditerranéennes, où la disparition des collemboles a été constatée chaque année pendant la période estivale. Par l'instauration d'un flux d'air homogène de 4 m/s circulant dans un tunnel en rhodoïd recouvrant une rendzine à horizons, VANNIER a obtenu le dessèchement lent du sol jusqu'à des valeurs d'humidité inférieures à pF 4,2. Les Collemboles Isotomides s'enfoncent en profondeur dès que le point de flétrissement est atteint, mais les Acariens Oribates n'amorcent leur migration en profondeur que bien après ce point.

Il n'en reste pas moins que les animaux, s'ils ne migrent pas, peuvent limiter leur activité. MEYER et MÅLDAGUE (1957) ont ainsi montré dans les régions tropicales que l'augmentation d'humidité consécutive aux premières pluies détermine une augmentation du nombre de micro-organismes du sol par apport d'éléments nutritifs solubles issus des

litières; les moisissures atteignent leur maximum 7 jours après les bactéries, puis les animaux deviennent ensuite plus nombreux et plus actifs.

Inversement, un excès d'eau peut être aussi nuisible aux animaux, encore que ces derniers offrent des résistances très diverses à l'inondation. RAPOPORT et SANCHEZ (1966) ont ainsi établi toute une liste d'animaux dont la résistance à l'inondation varie selon les espèces : 1 jour pour divers coléoptères et certains insectes aptérygotes, 20 à 27 jours pour de nombreux collemboles, 36 jours pour divers acariens, des thrips et des larves d'insectes, 42 jours pour des hyménoptères et même 85 jours pour une espèce de pseudoscorpion.

En fait, l'aération de l'eau compte pour beaucoup. Dans les sols marécageux sous forêts du centre de la Taïga, la faune, composée surtout de collemboles et d'enchytréides, a été trouvée 2 fois plus importante et la biomasse 35 fois plus forte quand l'eau de ces sols n'était pas stagnante (KOZLOVSKAYA, 1959). Pour une atmosphère de sol renfermant 20 % d'oxygène, 1 % de gaz carbonique et 79 % d'azote, le gaz dissous dans l'eau à 20° se compose de 22,8 % d'oxygène, 32,3 % de gaz carbonique et 44,8 % d'azote. (ABROSIMOVA et REVUT, 1964). L'oxygène étant plus soluble que l'azote, il est intéressant de constater que dans l'air dissous la proportion d'oxygène serait en principe plus grande que dans l'air atmosphérique si, étant donné la faible quantité d'oxygène dissous, son utilisation par les processus respiratoires du sol ne ramenait rapidement ce gaz à un pourcentage généralement très inférieur à celui existant dans l'atmosphère libre. Une faible variation des teneurs en CO₂ peut changer considérablement les pourcentages d'oxygène et d'azote dans l'atmosphère dissoute. A côté de la dissolution des gaz, il est aussi nécessaire d'en considérer la diffusion dans l'eau.

Tous les **Protozoaires** requièrent de l'eau pour être actifs. Quelques espèces restent cependant actives dans des sols presque secs. CUTLER et CRUMP (1921) ont ainsi trouvé *Cercomonas crassicauda* encore actif dans des sols renfermant seulement 1/6 de l'eau de rétention.

Pour résister à la dessiccation du milieu, on a déjà vu que la majorité des protozoaires du sol peuvent s'enkyster, et que l'enkystement consiste en la sécrétion d'une membrane protectrice épaisse, suivie d'une déshydratation encore réversible plusieurs dizaines d'années après. Le déterminisme de l'enkystement est encore très controversé et pas sous la seule dépendance de la sécheresse; disons simplement qu'il est déterminé par des conditions de milieu défavorables, et peut-être certaines nécessités biologiques. Le déenkystement de même est souvent lié plus à la présence des produits de métabolisme de certaines bactéries

vivantes qu'au retour même de l'humidité. Les kystes résistent à certains enzymes ou corps chimiques comme le sulfure de carbone, le chloroforme, l'éther, l'alcool et certains acides dilués, tel l'acide chlorhydrique à 2 % et l'acide picrique à concentration inférieure à 20 % (HAJRA, 1959). Aisément transportables par le vent, les kystes favorisent le cosmopolitisme de très nombreux protozoaires.

Les **Nématodes**, comme les Protozoaires, sont des animaux hydrophiles. MALDAGUE (1958) a ainsi trouvé dans les sols du Congo des densités de nématodes d'autant plus fortes que ces sols étaient plus humides, mais certains nématodes ne se rencontrent que dans des sols très humides alors que d'autres sont caractéristiques de sols moins humides, ou même de sols à dessiccations périodiques importantes. Pour les nématodes du sol, la nourriture est surtout en surface mais l'humidité en profondeur, d'où des variations verticales et horizontales des nématodes en fonction de l'humidité du milieu. Les parasites des racines se maintiennent au niveau de celles-ci. La simple percolation du sol suffit aussi à déterminer un entraînement passif en profondeur des petits nématodes (WILCKE, 1966).

Comme les Protozoaires, les Nématodes présentent des formes de résistance et peuvent rentrer en vie ralentie ou, pour de nombreuses espèces, se déshydrater ou s'enkyster quand les conditions l'exigent. De nombreux nématodes phytophages peuvent subir une dessiccation complète et prolongée et demeurer ainsi inertes pendant des mois et des années.

Nous savons que les anguillules des « nielles » du blé ⁽¹⁾ sont particulièrement résistantes. BAKER (1771) a prouvé la reviviscence, après 28 ans, d'individus recueillis et conservés au sec depuis 1743. PENNETIER a contrôlé ces faits sur 12 ans. Le record actuel de longévité pour la reviviscence serait détenu par *Tylenchus polyhypnus* : 39 ans. En atmosphère sèche, les « nielles » du blé résistent aussi plusieurs heures à — 272° et à + 80°, soit 352° de différence.

Les **Vers annelés (Vers de terre et Enchytréides)** sont des animaux plus aquatiques que terrestres. Alors que les annélides aquatiques excrètent de l'ammoniaque et les animaux terrestres de l'urée, les vers de terre excrètent à la fois de l'ammoniaque et de l'urée. Dans les conditions normales d'alimentation et en présence d'eau, l'ammoniaque domine dans l'urine; dans les conditions d'inanition, l'urée augmente et l'ammoniaque diminue. De plus, les vers de terre ont une respiration cutanée qui n'est possible que si leur peau est maintenue humide.

(1) Galles formées par l'ovaire hypertrophié de la fleur de blé et renfermant des larves d'*Anguina tritici* déshydratées.

De très importants échanges d'eau se font à travers la paroi du corps des vers qui montre des variations locales de perméabilité; un minimum d'ions calcium est nécessaire pour limiter la perméabilité de la membrane tégumentaire qu'influencent aussi les lipides. Les sels minéraux peuvent de même passer à travers la paroi du corps des vers. Les vers de terre absorbent continuellement par la peau une grande quantité d'eau qu'ils rejettent ensuite par les néphridies et l'intestin. La quantité d'eau rejetée par les néphridies atteint à elle seule 60 % du poids du corps par jour, alors qu'elle n'est que de 30 % chez les poissons d'eau douce (AVEL, 1959). Certains vers supérieurs de la famille des *Megascolecida* (vers de terre tropicaux) peuvent résorber une grande partie de l'eau de leurs excréta avant de les évacuer, et ils paraissent ainsi beaucoup mieux adaptés à la dessiccation du milieu. D'une manière générale, les vers de terre recherchent l'humidité et craignent beaucoup plus la sécheresse qu'une immersion temporaire.

Les vers de terre, dans les sols qui ne sont pas entièrement imbibés, ne sont jamais complètement hydratés et leur teneur en eau peut varier dans de très larges limites. *Dendrobaena subrubicunda*, *Lumbricus rubellus* et *L. terrestris* préfèrent un sol simplement humide à un sol saturé. *Allolobophora caliginosa*, *A. chlorotica* et *A. longa* préfèrent le sol saturé; tous peuvent survivre 31 à 50 semaines dans un sol submergé, pour autant que l'eau soit aérée (ROOTS, 1956).

Quand les sols se dessèchent, les vers de terre, s'ils ne meurent, s'enfoncent dans le sol, se roulent en boule dans des cellules d'estivation et se déshydratent en pouvant perdre jusqu'à la moitié de leur eau; leur léthargie cesse avec le retour de l'eau et leur réimbibition. L'eau joue donc pour les vers de terre un rôle fondamental dans leurs variations saisonnières, encore que les jeunes vers sont souvent plus nombreux l'été dans les sols possédant une litière protectrice suffisante.

Concernant les **Microarthropodes (Acariens et Collemboles)** les rapports de ces animaux avec l'humidité varient considérablement selon les espèces. RIHA (1944) a ainsi classé les Acariens Oribates du sol en quatre catégories, à savoir ceux qui résistent moins de 12 heures à une atmosphère sèche, ceux qui peuvent y résister de 12 à 24 heures, ceux qui peuvent y résister de 1 à 3 jours et ceux enfin qui peuvent y résister plus de 3 jours. D'une manière générale, les Acariens Oribates fortement sclérifiés paraissent mieux résister à la sécheresse que les acariens à cuticule molle ou que les collemboles. Encore que pour ces derniers, chaque espèce ait son humidité préférentielle : certains peuvent vivre sur des rochers secs, ou, avec le dessèchement du milieu, s'enfoncer dans le sol et se déshydrater, tel *Subi-*

sotoma variabilis Gisin (POINSOT, 1968); d'autres, au contraire, vivent pratiquement sur l'eau, tel un Sminthuride que l'on rencontre sur les lentilles d'eau des mares. Les Collemboles sont difficilement mouillables et, pour de nombreuses espèces, ne craignent pas les phénomènes de tension superficielle.

Pour les divers **Insectes ptérygotes** et surtout leurs larves, l'eau demeure aussi un facteur écologique souvent très important. Mises à l'air libre, les larves terricoles ne résistent pas à la dessiccation, car les particules du sol érodent généralement la cire épicuticulaire qui les recouvre et freine la transpiration (PESSON, 1958). Par contre les larves aquatiques de certains Diptères (larves de moucheron chironomide d'Afrique par exemple) présentent une très forte résistance à la dessiccation, quand les mares ou les sols temporairement submergés viennent à se dessécher.

Étant donné leur importance dans la pédogenèse des sols tropicaux, il est aussi intéressant de rappeler les rapports des termites avec l'eau :

Les **Termites** possèdent des téguments assez minces, aussi sont-ils très susceptibles à la dessiccation et doivent-ils vivre dans une atmosphère humide. L'eau leur est aussi nécessaire pour la salive, qui, chez eux, prend une importance toute particulière (dans les constructions et la nutrition). Si la termitière est menacée de dessèchement, les termites l'abandonnent ou l'humidifient.

Les termites utilisent l'eau en nature que renferment leurs aliments solides (bois ou matières organiques de l'horizon humifère). Les espèces souterraines suivent les niveaux hygrométriques qui leur conviennent, et dans les grandes termitières des zones sahéliennes, les termites peuvent descendre chercher l'eau à plusieurs mètres sous terre, pour maintenir l'humidité de leur habitat. KALSHOVEN (1941) signale dans l'est de l'Inde des termites descendant chercher l'eau à 4 m, MARAIS (1950) en Afrique du Sud en signale qui descendent la chercher à 12 m.

Les *Psammotermes* du Sahara se trouvent généralement dans des zones où la Terre est légèrement humide en profondeur, mais ils peuvent aussi édifier des constructions, de la taille du poing à celle d'une tête, en plein sable sec et meuble; ces constructions sont cependant très nettement humides, car les *Psammotermes* remontent de l'eau sur plusieurs mètres, ainsi que de l'argile pour l'édification même du nid.

Les *Bellicositermes* et les *Trinervitermes* des savanes se localisent souvent au-dessus de nappes perchées temporaires et près des galeries forestières. Les *Cubitermes* apparaissent moins exigeants en eau (BODOT, 1967).

Les *Bellicositermes bellicosus* de la région du Tchad, en fin de saison sèche, abandonnent certaines parties de leur nid et en arrosent les autres (notamment les abords de la loge royale), en crachant de la salive et en régurgitant le contenu aqueux de leur jabot (GRASSÉ et NOÏROT, 1948).

Pour ce qui est des **Myriapodes**, Blower (1955) a montré l'intérêt particulier des relations existant entre ces animaux et l'eau.

En effet, pour les protéger contre l'excès d'eau, les myriapodes ont une cuticule recouverte d'une pellicule continue de lipide sécrétée par des glandes de l'épiderme. Cette pellicule grasseuse favorise la résistance des myriapodes à l'eau, mais elle est d'efficacité variable selon les groupes; elle est forte chez les Iules, les Gloméris, les Scolopendres et les Géophiles, mais faible chez les Polydesmides et les Lithobiides : un *Lithobius*, desséché à 20 % de son poids et placé le dos sur un papier buvard humide, peut revivre. Les Iules, les Gloméris, les Scolopendres et les Géophiles peuvent aussi retenir de l'air sous les arceaux sclérifiés de leurs différents segments. Cette rétention d'air est négligeable chez les Polydesmides et les Lithobiides, dont les membranes inter-segmentaires sont à découvert et dont certains organes génitaux sont externes.

Inversement, vis-à-vis de la dessiccation, la cuticule grasse des myriapodes ne peut empêcher la transpiration par les stigmates, même si elle y empêche l'entrée de l'eau; aussi les myriapodes, pour résister à la dessiccation, devront-ils posséder un système efficace de fermeture des trachées. Seuls les Diplopodes possèdent un tel système. Les Iules, les Gloméris et certains Polydesmides, en s'enroulant, augmentent encore leur résistance à l'évaporation et la dessiccation.

Le tableau suivant (*fig. 2*) résume les relations entre les myriapodes et l'eau.

Plusieurs Diplopodes dans les sols sont influencés à un certain degré par le calcium. Ceci est peut-être dû au fait que les ions calcium peuvent aussi limiter la perméabilité de l'épiderme et freiner ainsi les phénomènes d'endosmose, facteur important pour les Lithobiides, les Polydesmides et, d'une manière plus générale, pour toutes les espèces au moment de la ponte et des mues, périodes de plus grande susceptibilité à l'inondation (BLOWER, 1955).

Enfin, concernant les **groupes secondaires** ou localisés, rappelons l'importance de l'eau pour les Rotifères et les Tardigrades qui peuvent facilement se déshydrater et résister ainsi à des différences absolues de 300° ou demeurer en vie plusieurs années. Rappelons aussi l'importance de l'eau pour les crustacés adaptés à la vie édaphique : cloportes, crabes et écrevisses.

	RÉSISTANCE à l'eau	RÉSISTANCE à la dessiccation	CUTICULE grasse et rét. d'air	FERMETURE des ostioles
<i>Diplopodes :</i>				
Iules.....	plus de 24 h	+	+	+ enroulement
Polydesmides (myr. à dos plat).....	q.q. heures	+	—	+
Glomeris.....	+	+	+	+ enroulement
<i>Chilopodes :</i>				
Lithobiides.....	q.q. heures	—	—	—
Scolopendres et Géophiles.....	plus de 24 h	—	+	—

Fig. 2. — Tableau des relations entre les myriapodes et l'eau.

POROSITÉ ET AÉRATION DU SOL

De la porosité dépend la circulation de l'eau, de l'air et de la faune.

Un sol très compact à faible porosité peut s'opposer aux migrations verticales d'animaux sensibles aux variations de températures ou d'humidité et ainsi en interdire l'existence. Il a par exemple été observé que les Doryphores (*Leptinotarsa decemlineata*) dans les sols lourds et humides hibernent plus près de la surface que dans les limons sableux et les terres brunes; leur degré de mortalité est par suite plus élevé (PIEKARCZYK, 1959).

Pour les animaux fouisseurs, comme les vers, de nombreuses larves d'insectes, les fourmis ou la plupart des myriapodes, une plus grande indépendance existe vis-à-vis du milieu. Ces animaux par leurs déplacements saisonniers, ou même journaliers, perforent le sol et permettent à la faune non fouisseuse de s'enfoncer par leurs galeries.

Il suffit d'une porosité très moyenne pour que les sols soient suffisamment aérés et que le gaz carbonique ne s'y accumule pas. Le drainage des eaux de pluie et les variations de la pression atmosphérique aident à la diffusion des gaz, et il est rare que la concentration en gaz carbonique des sols des régions tempérées et continentales dépasse 3 % dans les horizons supérieurs; même cette concentration n'affecte pas la faune.

Cependant dans les sols à faible porosité, humides et mal aérés, l'excès d'eau et le manque d'oxygène peuvent être, nous l'avons vu, des facteurs limitants pour la faune.

L'aération du sol est liée en grande partie à sa structure et en reflète les variations saisonnières comme nous le montre l'exemple d'un sol brun

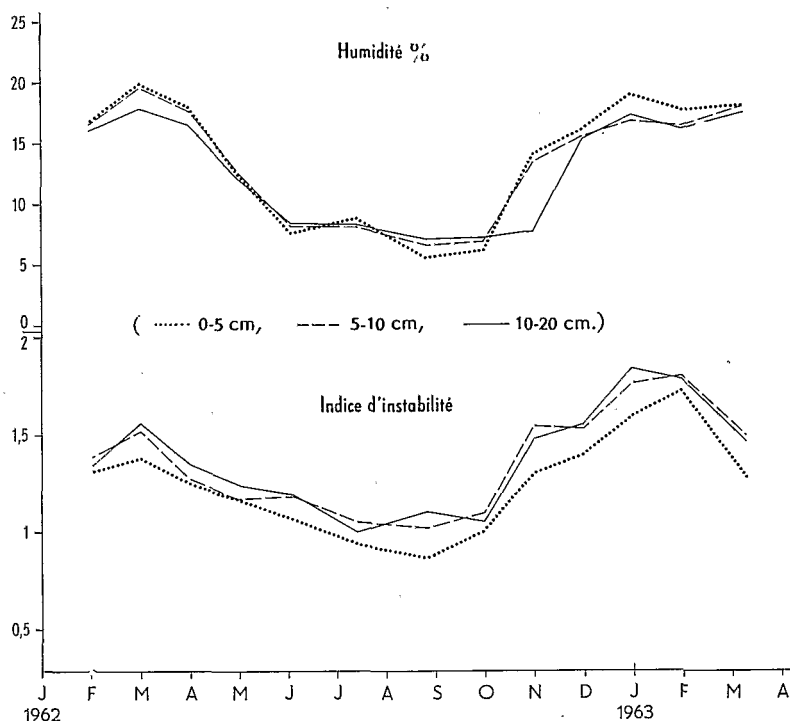


Fig. 3 — Sol brun calcaire de Bondy (après homogénéisation).
Humidité et stabilité.

calcaire étudié à Bondy. Nous voyons dans cet exemple (*fig. 3 et 4*) que par suite de l'amélioration de la structure du sol en été, et donc de son accroissement de porosité et de la meilleure aération qui en découle, que la teneur en CO_2 de son atmosphère peut dans l'horizon supérieur y varier en sens inverse du dégagement de ce gaz.

Dans les sols inondés mais qui se réessuient bien, les bulles d'air retenues suffisent à de nombreux animaux pour attendre la fin du drainage. Certains animaux, tels de nombreux Collembolés, présentent même une non-mouillabilité caractéristique qui leur permet, en cas d'inondation du milieu, d'emmagasiner dans leurs poils un manchon d'air.

Les expériences de laboratoire montrent aussi qu'en atmosphère de gaz carbonique la plupart des animaux s'immobilisent et peuvent demeurer plus ou moins longtemps en vie ralentie. Les vers de terre et les cloportes nous sont apparus moins résistants que les collemboles, les acariens, les myriapodes et les insectes. Les animaux de surface ou de litières résistent

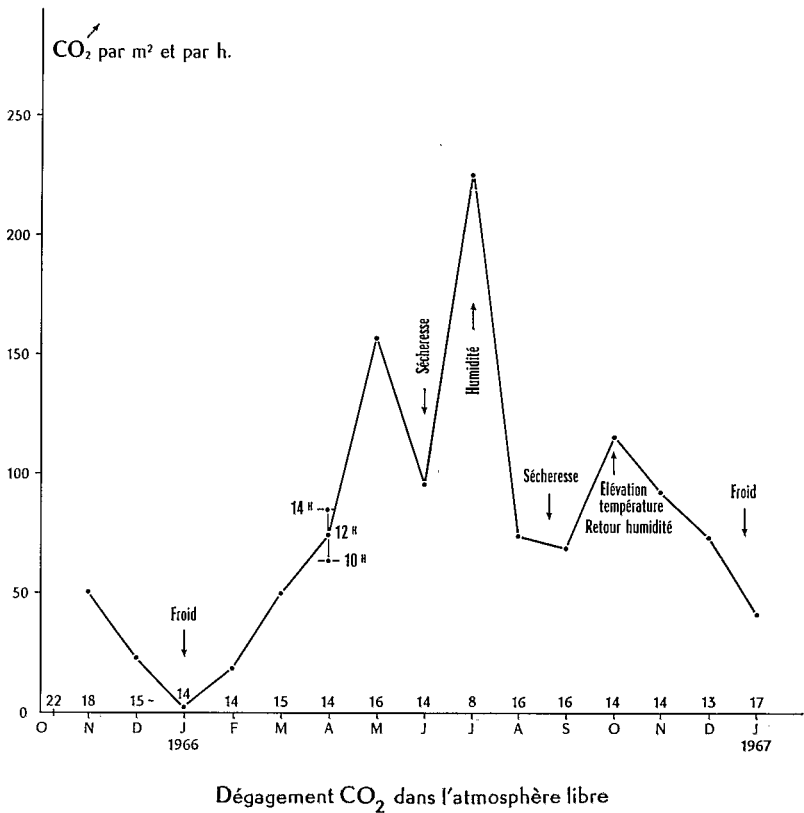


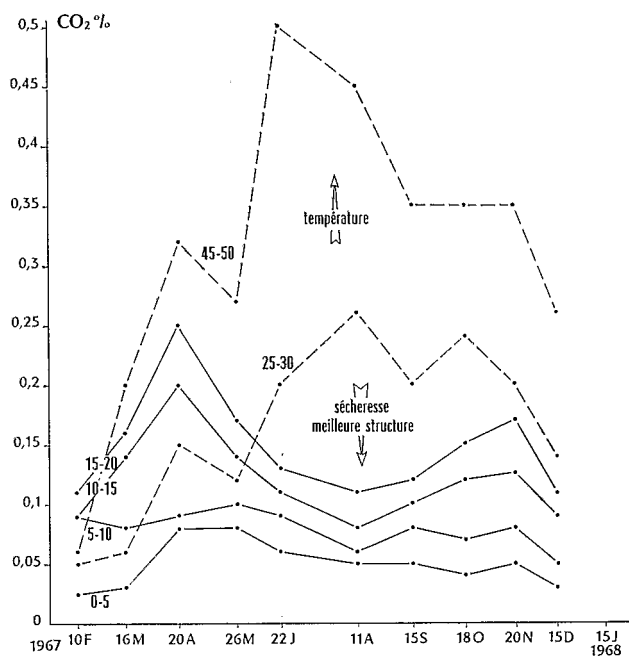
Fig. 4 a.

aussi moins bien que les animaux euédaphiques ⁽¹⁾, dont certains seraient même attirés par une concentration plus élevée de gaz carbonique, tels par exemple les larves d'*Agriotes* ou de *Melolontha* et certains microarthropodes des fumiers et des composts. Chez les acariens, les Acaridides adultes apparaissent ainsi souvent liés aux processus anaérobies des putréfactions, dont ils peuvent parfois favoriser l'extension. Quand ils deviennent

⁽¹⁾ Cf. note, p. 16.

abondants dans un sol, la fertilité de celui-ci généralement décroît (KARG, 1963).

Vis-à-vis de l'hydrogène sulfuré, la plupart des animaux sont assez résistants et peuvent subsister plus de 7 jours à une atmosphère qui en renferme 0,5 %. L'ammoniaque serait par contre très toxique.



Teneur en CO_2 dans l'atmosphère du sol

Fig. 4 b.

Fig. 4 a et 4 b. — Sol brun calcaire de Bondy.

CO_2 dégagé et CO_2 dans l'atmosphère du sol.

Concernant la porosité et l'aération des sols, une bonne porosité favorise les **Protozoaires**, mais de nombreuses espèces peuvent vivre en semi-aérobiose. Il en est de même pour les **Nématodes**.

Les **Vers de terre**, ingérant de la terre avec les débris végétaux, sont généralement absents dans les sols sableux et les graviers.

Les vers de terre manifestent une très grande tolérance à l'atmosphère du milieu, mais ils sont cependant peu nombreux dans les sols lourds et mal drainés, où l'aération est particulièrement mauvaise. Ils peuvent

cependant vivre un certain temps en anaérobiose, accumulant des acides qu'ils oxydent ensuite rapidement quand ils disposent à nouveau d'oxygène (des anaérobies stricts les excréteraient) (AVEL, 1959). *Dendrobaena octaedra*, espèce de surface pigmentée et à métabolisme actif est très sensible à une déficience en oxygène. Par contre *Eisenia rosea* et *Allolobophora caliginosa*, espèces euédaphiques ⁽¹⁾ peu pigmentées et à métabolisme faible, sont moins sensibles à une diminution d'oxygène (BYZOVA, 1966).

Si le sol est assez riche en calcium assimilable, de nombreux vers peuvent par leurs glandes de Morren, organes homéostatiques, éliminer le CO₂ sous forme de calcite très stable.

La plupart des **Acarie**ns et des **Collemb**oles ne paraissent pas agir directement sur la macroporosité des sols mais tendent à agrandir et à aménager les cavités naturelles, et à y créer des centres de peuplement liés vraisemblablement à la reproduction. Aussi a-t-on souvent trouvé une corrélation entre la taille des microarthropodes et la porosité des sols.

Les microarthropodes liés aux milieux de la fermentation (tels les Acaridides) sont naturellement peu sensibles à la mauvaise aération.

TEMPÉRATURE DU SOL

La température du sol varie très peu en profondeur. Au Sahara, les variations de température s'annulent presque vers 50 cm, et vers 1 m l'amplitude annuelle n'est plus que d'une dizaine de degrés (PIERRE, 1958). Toutefois, étant donné la localisation superficielle de la majorité des représentants de la faune du sol, la température reste pour celle-ci un facteur limitant très important.

Chaque espèce possède une température préférentielle pour son activité et les variations de température déterminent des variations verticales de la faune.

Le froid ralentit les activités vitales des animaux et le gel contribue à la mort de nombre d'entre eux (ce qui, pour les parasites des végétaux, est souvent fort utile), mais son action sur la faune du sol est peut-être surestimée.

En laboratoire, les formes juvéniles de nombreux acariens, certains petits coléoptères et plusieurs thrips peuvent résister 3 à 4 jours à - 12°. Par contre, dans la nature la plupart des Collemboles de nos régions meurent s'ils ne peuvent échapper à un froid de quelques degrés en dessous de zéro maintenu en permanence pendant plusieurs jours; les espèces de

(1) Cf. note, p. 16.

surface qui ne peuvent s'enfoncer en terre et ne trouvent pas d'abris de surface subissent alors une véritable hécatombe, tel est le cas pour les *Orchesellidae* et de nombreux *Sminthuridae*. Les vers sont tués si la température descend quelques heures en dessous du point de congélation. Les Nématodes et les Protozoaires, pour autant qu'ils soient gelés et dégelés progressivement, paraissent pour une grande partie d'entre eux pouvoir résister plusieurs jours au gel.

Quant aux fortes températures, liées souvent à une faible humidité de l'atmosphère, elles agissent surtout indirectement en desséchant le milieu, ce qui, pour les téguments fragiles et la respiration cutanée de la plupart des animaux du sol, est catastrophique.

La température optimum pour les cultures de **Protozoaires** se situe aux alentours de 18 à 22°, l'optimum de croissance se situant pour la plupart des espèces entre 20 et 35°.

A l'intérieur des limites vitales, la température influence très nettement l'activité des **Vers de terre**. EVANS et GUILD (1948) ont ainsi observé que la production de cocons par les lombrics devenait 4 fois plus importante quand la température passait de 6 à 16°C. La limite supérieure de température est fortement influencée par le conditionnement des vers, mais, quelque soit ce dernier, les vers ne peuvent cependant tolérer de fortes températures. Même après conditionnement pendant un mois à 22°C, le lombric *A. caliginosa* et le mégascolécide *Pheretima hupeiensis* n'ont pu se maintenir à plus de 25°C que pendant quelques jours (GRANT, 1955). Par contre, EL DUWEINI et GHABBOUR (1965 *b*) indiquent qu'en Égypte les préférences de température de *A. caliginosa* vont jusqu'à 37° et celles de *Pheretima californica* de 26 à 35°.

La température influence aussi très fortement la biologie des **Microarthropodes**. La durée d'incubation des œufs d'acariens et de collemboles varie selon les espèces et les conditions de température de 1 à 6 semaines.

Ainsi, les œufs d'*Isotoma notabilis* nécessitent pour éclore à 17° une moyenne de 7 jours et à 4° une moyenne de 54 jours. Les œufs de *Folsomia similis* exigent pour éclore à 23° une moyenne de 9 à 10 jours et à 4° une moyenne de 72 à 80 jours (SHARMA et KEVAN, 1963). La température a une très forte influence sur le cycle de vie des collemboles. HALE (1965) a ainsi trouvé une relation linéaire entre la température et le temps de développement de ces animaux. Le cycle complet de *Pseudosinella petterseni* est en moyenne de 35 jours et demi à 24° et 134 jours à 11°; celui de *P. alba* est en moyenne de 46 jours à 24° et 120 jours à 11° (SHARMA et KEVAN, 1963).

TEXTURE ET ÉLÉMENTS MINÉRAUX DU SOL

La nature même du sol rentre aussi dans les facteurs abiotiques du milieu sélectif de la faune, car de très nombreux animaux ont besoin de trouver dans les sols certains éléments minéraux particuliers.

Les **vers de terre**, qui ingèrent de la terre avec les débris végétaux dont ils se nourrissent, apparaissent pour des raisons biologiques assez évidentes, plus nombreux dans les sols limoneux ou argilo-sableux que dans les sables, les graviers et les argiles. *Allolobophora caliginosa* dans les sols d'Égypte a ainsi été trouvé plus abondant et avec une biomasse plus forte dans les sols à rapport $\frac{\text{humidité}}{\text{gravier} + \text{sable}}$ élevé (EL DUWEINI et GHABBOUR, 1965 a).

Les animaux, qui, dépassant le simple stade d'aménagement des cavités ou de transport des matériaux, font dans le sol des constructions cimentées, ont généralement besoin de matériaux bien définis et d'éléments suffisamment malléables.

Les **Termites** ont ainsi besoin de matériaux fins de type argileux pour l'édification de certaines parties de leurs termitières et, dans les sols sableux, peuvent aller chercher très loin ou très profondément ces matériaux. A Yangambi (Congo), MEYER (1960) a noté que sur des dépôts à 30 % d'argile existaient quatre à sept grosses termitières à l'hectare, soit 2 000 m³ de terre travaillée, alors que sur un autre dépôt à 20-30 % d'argile, les termitières ne correspondaient qu'à un volume de 1200 à 1500 m³ à l'hectare. Cette préférence pour les sols argileux est cependant loin d'être générale, et BOUILLON (1964) a montré par des élevages en laboratoire que *Cubitermes exiguus* Mathot préférait le sable humide humifère ou, à défaut, le sable humide à l'argile, même humifère. Dans les savanes de basse Côte d'Ivoire, *Cubitermes severus* s'accommode de sols à texture plus grossière que *Bellicositermes natalensis*, mais il est néanmoins nécessaire que ces sols possèdent un rapport argile sur sable supérieur à 10 (BODOT, 1967).

De nombreux **Myriapodes** ont besoin de gros débris pour abriter leurs pontes et leurs mues et chez les Diplopodes, certains Iules évolués et de nombreux Polydesmides bâtissent à la surface et dans les fissures du sol des loges de ponte ou de mue, utilisant pour cela des boulettes excrémentielles. VANNIER (1966) a décrit avec beaucoup de minutie la construction d'une telle loge faite par un Polydesmide africain sous un morceau

de bois. Nous-mêmes en avons observé la construction chez un *Polydesmide* commun de nos régions [*Polydesmus angustus* (Latz)]. Les loges de ce *Polydesmide*, élevé en laboratoire sur lehm, sont construites en boulettes excrémentielles constituées de limon ingéré. Une feuille d'arbre tannée ou un petit caillou peuvent servir de toit ou être inclus dans la construction, qui est en principe hémisphérique, mais sait s'adapter aux matériaux rencontrés.

Une profondeur suffisante du sol et une granulométrie assez fine sont aussi nécessaires à tous les animaux de la **macrofaune** du sol : crabes de terre, taupes, rats des campagnes américaines (*Géomys* et *Thomomys*), lapins, chiens de prairie américains (*Cynomys*), tatous d'Amérique ou oryctéropes d'Afrique.

Nous avons pu observer dans le Centre-Cameroun, sur les plateaux de l'Adamaoua, des sols ferrallitiques profonds qui sont très largement colonisés par les oryctéropes. Ces animaux ont la taille de cochons, possèdent un groin allongé, une queue massive et très musclée (qui peut s'avérer une massue redoutable), et surtout de très grandes griffes aux pattes antérieures; ce sont de remarquables fouisseurs. Se nourrissant principalement de fourmis, ils creusent rapidement des galeries de 50 à 60 cm de diamètre. Un sol meuble et profond leur est nécessaire.

Certains éléments chimiques plus particuliers apparaissent parfois aussi nécessaires aux animaux ou, inversement, atteignent facilement pour eux des concentrations nuisibles.

De nombreux **vers de terre** ont besoin de calcium pour leurs glandes de Morren, qui sécrètent du carbonate de calcium, sous forme de petites concrétions de calcite expulsées dans le tube digestif.

Allolobophora caliginosa, *Eisenia rosea*, *E. terrestris* et *Lumbricus castaneus* régressent devant le manque de calcium (SATCHELL, 1955). Par contre, *Allolobophora icterica* dans le nord du Cotentin est abondant dans les sols siliceux et absent des sols calcaires (SAUSSEY, 1957).

Vis-à-vis du chlorure de sodium, quelques espèces de vers sont « euryhalines » mais les lombrics fouisseurs se rencontrent rarement quand la salinité de la solution du sol excède 0,4 % pendant longtemps (BARLEY, 1961).

PARKER et METCALF (1906) ont montré que les vers réagiraient essentiellement aux cations des sels, alors que l'homme réagit d'abord aux anions.

Chez les **Myriapodes**, plusieurs *Diplopodes* sont influencés à un certain degré par le calcium. Ceci est peut-être dû au fait que les ions calcium limitent la perméabilité de leur épiderme et freinent ainsi les phénomènes

d'endosmose, facteur important pour toutes les espèces au moment de la ponte et des mues.

HERBKE (1962) a aussi observé dans des sols calcaires et cultivés d'Allemagne que certains Diplopodes étaient plus nombreux en absence d'azote et souffraient des carences en potassium et phosphore. *Polydesmus germanicus* était ainsi très sensible à la potasse, *Brachydesmus superus* et *Cylindroiulus teutonicus* au phosphore.

NATURE DES LITIÈRES

Les espèces animales phytophages et saprophages présentent des régimes alimentaires plus ou moins spécifiques, des préférences et même des goûts, aussi la nature des litières s'avère-t-elle un facteur sélectif important du milieu. Il ne s'agit plus là de quantité mais de qualité.

De nombreux insectes ne pondent ainsi que sur un matériel végétal bien défini. Il est aussi bien connu que les vers de terre dédaignent les végétaux formant des litières à mor et préfèrent les herbes tendres en voie de décomposition, les composts ou les fumiers (crottin de cheval et de gros bétail).

Dans leur choix des feuilles, la taille, la dureté, le contenu minéral et la richesse en glucides et protéines de celles-ci jouent un grand rôle; le rapport $\frac{C}{N}$ apparaît sans influence. Certaines feuilles odoriférantes repoussent les vers car contenant des alcaloïdes amers ou des essences aromatiques nuisibles, telles les feuilles de sauge, de thym ou de menthe; les vers sont par contre attirés par les oignons, les phlox et la valériane (RAMANN, 1911).

Dans nos régions tempérées, les vers de terre préfèrent dans l'ordre :

1° les litières d'orme, de frêne, de bouleau, de noisetier, de cerisier sauvage, de charme, de prunier et de mercuriale.

2° Les litières de tilleul.

3° Les litières de chêne, de hêtre, d'érable, de marronnier et d'aulne.

4° Les litières de platane et de robinier.

Ils délaissent les aiguilles de conifères et les litières de mélèze, d'une manière générale très désagréables à la faune. Ils évitent aussi les herbes à racines denses et serrées.

Une litière d'aulne ajoutée à un fumier détermine une forte augmentation en poids des vers, bientôt suivie de leur mort. Une litière mixte composée de feuilles de chêne, de hêtre et de robinier cause d'abord une perte en poids des vers puis leur mort.

Ces préférences alimentaires n'ont qu'une valeur indicative. Chaque espèce a ses préférences personnelles et celles-ci peuvent varier en fonction des milieux. *Eisenia rosea* s'attaque peu aux litières et paraît préférer les fumiers et les composts, où parfois on le rencontre avec *Dendrobaena subrubicunda*. *Bimastus tenuis* et diverses espèces de *Dendrobaena* peuvent se trouver sous l'écorce des troncs d'arbres en décomposition ou dans les débris ligneux (KUHNELT, 1961).

A côté des débris végétaux plus ou moins décomposés, les vers de terre peuvent digérer des diatomées, des algues vertes, des rhizopodes, de très nombreuses bactéries et la plupart des mycéliums. Pour MULLER (1950), *Allolobophora caliginosa* se nourrirait même principalement de ces mycéliums, étant donné la bonne conservation des débris végétaux dans les excréta de ce ver.

MILES (1963) a aussi montré que les protozoaires du sol constituaient une part essentielle de l'alimentation d'*Eisenia foetida*. Ce ver en effet se développe mal sur un sol stérilisé et seulement recolonisé par les champignons et les bactéries, alors que sa croissance s'effectue normalement si une suspension de protozoaires est ajoutée au sol.

pH DU SOL

Le pH du sol, qui en traduit le caractère acide, neutre ou basique, est encore un facteur abiotique très sélectif de la faune.

Les **Protozoaires** manifestent en général une certaine tolérance vis-à-vis du pH et paraissent capables de vivre et de se reproduire en milieux de pH 3,5-3,9 à pH 9,7 (VAHLKAMPF, 1905).

Paramaecium supporte des variations de pH 5 à 9 (DALE, 1913). *Leptomyxa reticulata* (amibe géante) supporte des variations de pH 4,1 à 8,7, quand une souche de bactéries appropriée lui est fournie comme aliment (SINGH, 1948).

Les Rhizopodes testacés sont généralement plus diversifiés et plus nombreux dans les sols acides : tourbes ou mor (STOUT, 1963, 1968).

Des préférences ont très souvent été données pour les **Vers de terre**, mais d'une manière générale, ces animaux semblent peu affectés par le pH, pour autant qu'il ne tombe pas en dessous de pH 4,4. Un épandage de vinasses de betteraves, en acidifiant le sol, peut, par exemple, être très préjudiciable aux vers. Vers pH 2,8, les vers de terre réagissent à une demi-unité pH.

Entre pH 4,5 et 8, il est difficile d'établir une liste des préférences par suite de l'interférence de très nombreux facteurs, dont notamment le calcium (fig. 5).

Eisenia foetida préférerait des pH élevés, de l'ordre de 7 à 8 (USUKI, 1955). Par contre, certains *Megascolex* tropicaux vivent très bien dans les sols acides à pH 4,5-4,7 (HALLSWORTH, 1956).

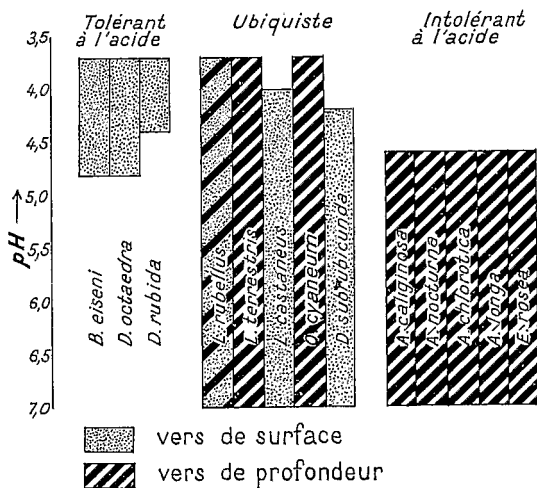


Fig. 5. — Classification des vers en fonction du pH des litières. (D'après SACHELL, 1955.)

M^{me} JEANSON (1961) a observé en laboratoire qu'*Allolobophora icterica* Sav. récolté dans un sol à pH 7 tolère des pH de 4,2 à 8, mais l'activité globale de ce ver, mesurée par la longueur de son réseau de galeries, est 3 fois plus importante à pH 8 qu'à pH 4,2.

Les sols alcalins à pH supérieur à 10 sont défavorables aux vers (BHATTI, 1962). Un pH de 9,2 est très bien supporté par les vers des sols égyptiens, dont *Allolobophora caliginosa* f. *trapezoides* (KHALAF EL DUWEINI et GHABBOUR, 1964).

Il est intéressant de signaler que LAVERACK (1963) étudiant la neurophysiologie des vers, a trouvé selon les espèces une influence différente du pH sur l'excitation de leurs organes sensoriels. Les organes sensoriels de l'épiderme de *A. longa* sont ainsi excités à partir de pH 4,4, alors que ceux de *L. rubellus*, qui peut vivre dans des sols plus acides, ne le sont qu'à partir de pH 3,8. Les taupes ne suivraient pas les vers dans les sols à pH inférieur à 5,5 (RICHARDSON, 1938).

Les interactions entre organismes et leur rôle organisateur

Ainsi, d'après ce que nous avons vu jusqu'ici concernant le déterminisme de la faune du sol, le potentiel énergétique des apports végétaux détermine d'abord la somme de vie possible, et ce sont ensuite les facteurs écologiques qui sélectionnent parmi les organismes qui se présentent ceux capables de participer au peuplement du milieu. Toutefois, cette sélection ne pourrait que sélectionner une « foule » si les interactions entre organismes et entre ces organismes et la microflore, en se développant au sein de cette foule, ne l'ordonnaient et ne la modelaient en permanence pour en faire une communauté organisée (ou biocénose).

Les organismes du sol manifestent nécessairement entre eux des relations diverses, et le plus souvent indirectes. La neutralité entre deux animaux, si elle paraît parfois pouvoir exister, en fait n'est jamais absolue, car tout animal, du fait même qu'il vit, est appelé à modifier plus ou moins son milieu, tant du point de vue biotique qu'abiotique.

Chaque fois que dans un milieu donné un être vivant bénéficie directement ou indirectement de la présence d'un autre être vivant, il tend à s'associer à celui-ci et nous savons que les associations peuvent être de nature très variées et souvent complexes. Si le bénéfice de l'association est mutuel, on a une *symbiose*.

La destruction au contraire peut être la conséquence ultime du parasitisme, et correspondre, avec la digestion plus ou moins rapide de la proie, directement à la prédation.

L'exemple des rapports entre les champignons et les nématodes nous montre ainsi des champignons habituellement saprophages qui, dans certaines conditions chimiques ou microclimatiques particulières, deviennent parasites ou prédateurs des nématodes. Selon les espèces, ces champignons collent les nématodes à leur mycélium ou les infectent par des conidies ou des spores et les parasitent ensuite intérieurement. D'autres les collent à des protubérances, à de simples anneaux ou à des anneaux-collets et les vident ensuite totalement.

La prédation est généralement régie par les besoins nutritionnels de l'animal prédateur. Nous avons évidemment dans les sols un équilibre entre herbivores et carnivores, ou mieux entre les phytophages-saprophages et les prédateurs, consommateurs de 2^e et 3^e ordre. Les prédateurs, consommateurs de 3^e ordre, contribuent souvent à maintenir l'équilibre entre les consommateurs d'ordre inférieur; tel est par exemple le rôle de la grenouille des champs qui, d'après ZIMKA (1966), se nourrit aussi

bien de consommateurs de 1^{er} ordre (Diplopedes, Gastropodes, Isopodes, Lombricides) que de consommateurs de 2^e ordre (Crabes, Fourmis, Araignées, Opilions, Pseudoscorpions, Chilopodes et diverses larves d'Insectes).

Il en est de même aussi pour la fourmi *Formica polyctena* Forst étudiée par TOROSSIAN et PEPONNET (1968). Normalement, en absence de rupture d'équilibre biologique, les ouvrières de cette fourmi (dont l'activité est liée à la température) se comportent comme des prédateurs non spécifiques exerçant une action prédatrice aveugle à l'encontre de la faune qui se trouve dans l'aire de récolte de la colonie. Mais, si la forêt présente une rupture d'équilibre et un développement intensif et non contrôlé d'un insecte, l'action prédatrice aveugle des fourmis aura alors un effet nettement bénéfique par destruction des insectes dominants. Une forte densité de cette fourmi réalisera donc une « menace potentielle » constituant une garantie naturelle contre les éventuelles pullulations.

La destruction peut encore s'effectuer par les toxines, que de très nombreux animaux du sol sécrètent et que de non moins nombreuses bactéries contribuent à détruire. Les relations chimiques susceptibles d'exister entre la faune et la microflore (bactéries et encore plus champignons) contribuent grandement à la définition des communautés vivantes.

Sans aller jusqu'à la destruction, la plupart des organismes du sol, par les seules modifications qu'ils apportent au milieu, limitent l'espace vital de nombreux autres organismes. J'ai ainsi pu observer dans des élevages de laboratoire des collemboles isolés sur des herbes envahies par un champignon. Ces Collemboles ne pouvaient apparemment pas pénétrer dans le filet mycélien du champignon colonisateur, mais en revanche en s'attaquant à l'herbe sur laquelle ils vivaient, ces Collemboles avaient modifié par leurs déjections les conditions physicochimiques du milieu, et le champignon de son côté ne pouvait pas non plus pénétrer dans leur domaine. Nous eûmes là un équilibre qui dura plusieurs mois, jusqu'au remplacement du champignon par un autre, moins hostile aux collemboles.

L'association par coprophagie prend chez les animaux du sol une grande importance, du fait que les divers animaux n'assimilent pas tous les mêmes matières organiques et que chaque débris végétal doit le plus souvent passer par plusieurs tubes digestifs avant sa complète dégradation. Les larves de Diptères assimilent ainsi souvent moins de 7 % de la litière consommée, 93 % se retrouvant dans leurs excréments (VAN DER DRIFT et WITKAMP, 1960).

Par le jeu des interactions entre organismes, le sol apparaît biologiquement plus ou moins « tamponné » et il est souvent impossible d'implanter un organisme nouveau dans celui-ci sans en modifier au préalable l'équi-

libre (changement de litière végétale, apport de compost ou de fumier, modifications physico chimiques du milieu, mise en culture). Il ne faudrait toutefois pas croire que les interactions entre organismes, si elles organisent le peuplement au sein des sols, y créent pour cela un équilibre inamovible, car au cours de l'année les variations microclimatiques et les cycles biologiques propres à chaque espèce remettent à chaque instant cet équilibre en cause. Parfois même surgissent au sein de l'équilibre naturel des épizooties, dont le déterminisme est souvent mal connu et qui, d'après RICOU (1967), qui les a étudiées chez les larves de tipules, « agissent comme des tempêtes dans l'équilibre naturel et apportent un certain hasard dans la régulation des populations animales ».

Il est enfin à observer que les interactions entre organismes ne déterminent pas l'importance relative des grands groupements fauniques dont les facteurs limitants diffèrent. Un sol riche en matières organiques peut par exemple être fortement peuplé en microarthropodes, mais presque dépourvu de nématodes si le milieu est trop sec, ou de bactéries si le milieu est trop acide. Si le sol est à la fois riche en microarthropodes, en nématodes et en bactéries, c'est que les conditions du milieu agissent dans le même sens pour ces différents groupements et non qu'il existe un lien d'origine biotique entre eux (MALDAGUE, 1958). Les interactions entre organismes contribuent essentiellement à organiser le peuplement, quels que soient les grands groupements fauniques qui le constituent.

L'homme, en modifiant le milieu naturel, en bouleverse les équilibres, et le jeu des interactions entre organismes contribue au changement des populations animales. BODOT (1967) a ainsi montré dans les savanes de basse Côte d'Ivoire que les défrichements contribuent à favoriser les fourmis Dorylines, cause de la disparition des *Bellicositermes natalensis*, tandis que les *Amitermes evuncifer* progressent au détriment des *Cubitermes severus*; le recul des *Bellicositermes* entraîne à son tour un appauvrissement local des graminées et des Cypéracées.

Schéma récapitulatif et remarques sur la diversité des peuplements

Pour conclure et nous résumer, nous avons essayé d'esquisser un schéma du déterminisme de la vie dans le sol (*fig. 6*). Ce schéma purement didactique reprend l'ordre de notre exposé et partant de la photosynthèse et de l'apport végétal nous conduit aux communautés organisées ou « biocénoses ».

Ces communautés peuvent être plus ou moins diversifiées et il est peut-être bon pour finir de dire quelques mots sur la diversité. La loi biocénétique de THIENEMANN fait observer que dans les sols qui offrent des conditions

très favorables aux organismes tendent à exister de nombreuses espèces avec chacune peu d'individus, car la « pression interspécifique » y est forte, alors qu'au contraire dans les sols qui offrent des conditions extrêmes

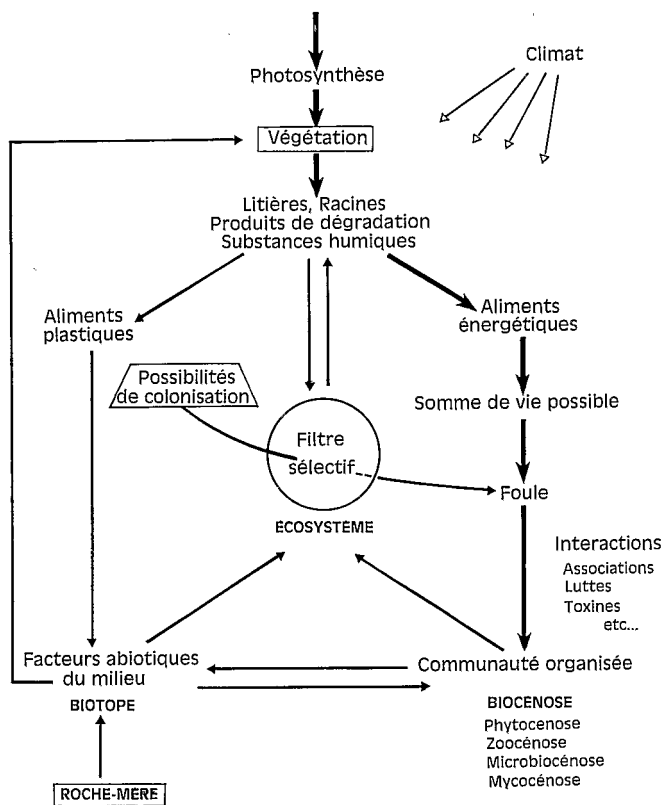


Fig. 6. — Schéma du déterminisme de la vie dans un sol.

se rencontrent généralement peu d'espèces, mais chacune avec beaucoup d'individus, car la « pression interspécifique » y est alors faible.

KARG (1967) a ainsi montré que le retrait de la litière dans un sol de forêt rapprochait la faune de ce sol de celle des sols cultivés renfermant 2 à 4 fois moins d'espèces, certaines des espèces du sol de forêt devenant par contre beaucoup plus abondantes, tel *Rhodacarus roseus* (Acarien Mesostigmate prédateur).

MALDAGUE (1961 *a*) a aussi trouvé au Congo des densités de mésofaune plus importantes mais moins diversifiées dans les sols sous cultures améliorantes à graminées et légumineuses que dans les sols sous forêts.

La complexité des milieux favorise donc la diversité des espèces en offrant aux êtres vivants une plus grande variété de « niches » écologiques et de possibilités de vie; inversement, une plus grande diversité d'espèces permet un meilleur rendement dans l'exploitation de l'apport énergétique et favorise l'ensemble du turnover général des sols. Dans les habitats équilibrés et stables, c'est le spécialiste qui l'emporte, alors que dans les habitats en évolution c'est le non-spécialiste qui domine.

Mais, ainsi que l'a fait observer ODUM (1960), la diversité n'accroît pas nécessairement la productivité totale. Celle-ci est liée à la nature même de tout l'écosystème et pas seulement à l'un de ses facteurs. On s'accorde généralement à penser que compte tenu des possibilités, la sélection naturelle joue dans le sens de la plus grande efficacité et détermine avec le temps pour les différents milieux, les communautés organisées les plus aptes à y vivre et à y favoriser au mieux l'écoulement énergétique.

Nous reviendrons sur ce dernier point à la fin de notre second exposé.

Bibliographie

- ABROSIMOVA L. N., REVUT I. B. (1964). — Biological activity and the composition of soil air in the plow layer. *Soviet Soil Sci.*, 7, p. 682-691.
- AVEL M. (1959). — Classe des Annélides Oligochètes. *Traité de Zoologie*. Masson, Paris, V, fasc. 1, p. 224-470.
- BAKER (1771). — Cité par MAY R. M. (1948) dans *La vie des Tardigrades*. Gallimard, Paris.
- BARLEY K. P. (1961). — The abundance of earthworms in agricultural land and their possible significance in agriculture. *Adv. in Agron.*, 13, p. 249-268.
- BERNARD J. (1964). — Les Termites et l'agriculture. *Bull. Éc. Nat. Sup. Agric.* (Tunis), 3, p. 83-95.
- BESSARD A. (1960). — Conférence à la Maison de la Chimie, Paris.
- BHATTI H. K. (1962). — Experimental study of burrowing activities of earthworms. *Agric. Pakistan*, 13, p. 779-794.
- BLOWER J. G. (1955). — Millipedes and centipedes as soil animals. *Soil Zoology*. Butt. Sci. Publ., Lond., p. 138-151.
- BODOT P. (1967). — Étude écologique des termites dans les savanes de basse Côte d'Ivoire. *Insectes sociaux*. Masson, Paris, 14, n° 3, p. 229-258.
- BOUILLON A. (1964). — *Études sur les termites africains* (Col. Int. UNESCO). Masson, Paris, p. 285-326.
- BYZOVA B. J. (1966). — On the effect of oxygen tension upon the respiration rate in earthworms (Lumbricidæ, Oligochæta). *Rev. Écol. Biol. Sol*, 3, n° 2, p. 273-276.

- CHERNOV Yu. I. (1965). — Quelques caractéristiques des populations animales de toundras types (en russe). *Zool. Zh.*, 44, p. 507-512.
- COIFFAIT H. (1960). — Les Coléoptères du sol. *Act. scient. et ind.*, n° 1260, Hermann, Paris, 204 pages.
- CUTLER D. W., CRUMP L. M. (1921). — Daily periodicity in the number of active soil flagellates. *Ann. appl. Biol.*, 7, p. 11-24.
- DALE D. (1913). — On the action of electrolytes on *Paramæcium*. *J. Physiol.*, 46, n° 2, p. 129-140.
- EL DUWEINI A. K., GHABBOUR S. I. (1964). — Effect of pH and of electrolytes on earthworms. *Bull. Zool. Soc. Egypt.*, Le Caire, 5, n° 19, p. 89-100.
- EL DUWEINI A. K., GHABBOUR S. I. (1965 a). — Population density and biomass of earthworms in different types of Egyptian soils. *J. appl. Ecol.*, 2, p. 271-287.
- EL DUWEINI A. K., GHABBOUR S. I. (1965 b). — Temperature relations of three Egyptian oligochaete species. *Oikos*, 16, p. 9-15.
- EVANS A. C., GUILD W. J. Mcl. (1948). — Studies on the relationships between earthworms and soil fertility. V. Field populations. *Ann. appl. Biol.*, 35, p. 485-493.
- GRANT W. C. (1955). — Temperature relationships in the megascolecid earthworm *Pheretima hupeiensis*. *Ecology*, 36, p. 412-417.
- GRASSÉ P. P., NOÏROT C. (1948). — La « climatisation » de la termitière par ses habitants et le transport de l'eau. *C. R. Acad. Sc.*, 227, p. 869-871.
- GRASSÉ P. P. (1959). — Un nouveau type de symbiose : la meule alimentaire des Termites champignonnistes. *La Nature* (Fr.), n° 3293, p. 385-389.
- HAIJA B. (1959). — Species sensitivity of soil amoebæ to trinitrophenol. *Naturwissenschaften*, 46, p. 582.
- HALE W. G. (1965). — Observations on the breeding biology of Collembola. *Pedobiologia*, 5, n° 3, p. 161-177.
- HALLSWORTH E. G. (1955). — Cité par KUHNELT W. (1955), dans *Soil Zoology*. Butt. Sci. Publ., Lond., p. 19.
- HARRIS W. V. (1955). — Termites and the soil. *Soil Zoology*. Butt. Sci. Publ., Lond., p. 62-72.
- HERBKE G. (1962). — Untersuchungen über das Vorkommen von Tausendfüßern in landwirtschaftlich genutzten Böden des Dauerdüngungsversuches auf Dikopshof. *Z. angew. Ent.*, n° spécial, 18, p. 13-43.
- JEANSON C. (1961). — Sur une méthode d'étude du comportement de la faune du sol et de sa contribution à la pédogenèse. *C. R. Acad. Sc.*, 253, p. 2571-2573.
- KALSHOVEN L. E. G. (1941). — *Tectona*, 34, p. 568-582.
- KARG W. (1963). — Die edaphischen Acarina in ihren Beziehungen zur Mikroflora und ihre Eignung als Anzeiger für Prozesse der Bodenbildung. *Soil Organisms*. North. Holland Publ. Comp., Amsterdam, p. 305-315.
- KARG W. (1967). — Synökologische Untersuchungen von Bodenmilben aus forstwirtschaftlich und landwirtschaftlich genutzten Böden. *Pedobiologia*, 7, n° 2/3, p. 198-214.

- KOZLOVSKAYA L. S. (1959). — Characteristics of the fauna of bog forest soils of the central Taiga. *Soviet Soil Sci.*, 8, p. 908-912.
- KUHNELT W. (1961). — *Soil Biology*. Faber and Faber, Lond., 397 pages.
- LAVERACK M. S. (1963). — The Physiology of Earthworms. *Int. Ser. of monographs on pure and applied Biology*, 15. Pergamon Press, Oxford, Lond., New-York, Paris.
- MACFADYEN A. (1961). — Metabolism of soil invertebrates in relation to soil fertility. *Ann. appl. Biol.*, 49, p. 215-218.
- MALDAGUE M. (1958). — Relations entre microfaune et microflore du sol dans la région de Yangambi (Congo belge). *Agricultura*, Louvain, 6, n° 2, p. 339-351.
- MALDAGUE M. (1961 a). — Conservation et microfaune du sol. *C. R. Conf. interafricaine des sols de Dalaba*, Londres, C. C. T. A., p. 485-493.
- MALDAGUE M. (1964). — Importance des populations de termites dans les sols équatoriaux. *C. R. 8^e Int. Congr. Soil Sci.*, Bucarest, III, n° 24, p. 743-752.
- MARAIS E. (1950). — *The Soul of the White Ant*, 6^e éd., Methuen, Londres.
- MEYER J. A., MALDAGUE M. (1957). — Observations simultanées sur la microflore et la microfaune de certains sols du Congo belge. *Pédologie*, 7, p. 110-118.
- MEYER J. A. (1960). — Résultats agronomiques d'un essai de nivellement des termitières réalisé dans la cuvette centrale congolaise. *Bull. Agric. Congo.*, 51, p. 1047-1059.
- MILES H. B. (1963). — Soil protozoa and earthworm nutrition. *Soil Sci.*, 95, n° 6, p. 407-409.
- MORDKOVICH V. G., VOLKOVINSTER V. V. (1965). — Population animale des rives des lacs salés du sud des Républiques de Khakassiya et Tuva (en russe). *Zool. Zh.*, 44, p. 1747-1760.
- MULLER P. E. (1950). — Studier over Skovjord Som Bidrag til Skovdyrkningens Theori. *Dansk. Skovfor. Tidsskr.*, 1, p. 60-61.
- ODUM E. P. (1960). — Organic production and turnover in old field succession. *Ecology*, 41, p. 34-49.
- PARKER G. H., METCALF C. R. (1906). — The reactions of earthworms to salts : a study in protoplasmic stimulation as a basis of interpreting the sense of taste. *Amer. J. Physiol.*, XVII, p. 55-74.
- PESSON P. (1958). — *Le monde des Insectes*. Horizons de Fr., Paris, 206 pages.
- PIEKARCZYK K. (1959). — Effet du type de sol sur l'hibernation du coléoptère *Leptinotarsa decemlineata* Say. (en polonais). *Biol. Inst. Ochr. Roslin*, 5, p. 19-39.
- PIERRE F. (1958). — Écologie et peuplement entomologique des sables vifs du Sahara Nord-Occidental. C. N. R. S., *Publ. Centre Rech. Sahar.*, série Biol. n° 1, 333 pages.
- POINSOT N. (1968). — Cas d'anhydrobiose chez le Collembole *Subisotoma variabilis* Gisin. *Rev. Écol. Biol. Sol.*, V, n° 4, p. 585-586.
- QUASTEL J. H. (1955). — Soil Metabolism. *Proc. Roy. Soc.*, sér. B, 143, n° 911, p. 159-178.

- RAMANN E. (1911). — *Bodenkunde*. J. Springer, Berlin. Cité par KUHNELT, 1961.
- RAPOPORT E. H., SANCHEZ L. (1966). — Algunos efectos de las inundaciones sobre la fauna geotmobionte y geohidrobionte. *Actas primer Coloq. latino-amer. Biol. Suelo*, UNESCO, Montevideo, p. 505-520.
- RICHARDSON H. L. (1938). — The nitrogen cycle in grassland soils with especial reference to the Rothamsted Park grass experiment. *J. Agric. Sci.*, 28, p. 73-121.
- RICOU G. (1967). — Recherches sur les populations de Tipules. Action de certains facteurs écologiques sur *Tipula paludosa* Meig. *Ann. Epiphyties*, 18, n° 4, p. 451-481.
- RIHA G. (1944). — Zur Ökologie der Oribatiden in Kalksteinböden. *Zool. Jb. Syst.*, 80, p. 407-450.
- ROOTS B. I. (1956). — The water relations of earthworms. II. Resistance to dessication and immersion and behaviour when submerged and when allowed a choice of environment. *J. exp. Biol.*, 33, p. 29-44.
- RUSSEL J. (1961). — The soil as an environment for animal life. *Nature* (Londres), 192, n° 4.800, p. 315-317.
- SATCHELL J. E. (1955). — Some aspects of earthworm ecology. *Soil Zoology*. Butt. Sci. Publ., Lond., p. 181-201.
- SAUSSEY M. (1957). — Répartition du lombricien *Allolobophora icterica* Sav. forme *typica* dans le Cotentin en relation avec la structure physique des sols. *C. R. Acad. Sc.*, 245, p. 231-234.
- SEIFERT J. (1965). — Ecology of soil microbes. *Acta Univ. Carolinae, Biologica*, 3, p. 245-272.
- SHARMA G. D., KEVAN Mc. E. D. (1963). — Observations on *Isotoma notabilis* (Collembola Isotomidae) in Eastern Canada. *Pedobiologia*, 3, n° 1, p. 34-74.
- SINGH B. H. (1948). — Étude sur les organismes amibiens géants. I. Distribution de *Leptomyxa reticulata* Goodey dans les sols en Grande-Bretagne et effet de la nutrition bactérienne sur le développement et la formation des kystes. *J. gén. Microbiol.*, 2, p. 8-14.
- STOUT J. D. (1963). — Some observations on the protozoa of some beech wood soils on the chiltern hills. *J. anim. Ecol.*, 32, p. 281-287.
- STOUT J. D. (1968). — The significance of the protozoan fauna in distinguishing mull and mor of beech (*Fagus sylvatica* L.), *Pedobiologia*, 8, n° 3, p. 387-400.
- TOROSSIAN C., PEPONNET F. (1968). — Rôle de *Formica polyctena* Forst dans le maintien des équilibres biologiques forestiers des forêts de feuillus du plateau du Lannemezan. *Ann. Epiphyties*, 19, n° 1, p. 97-111.
- USUKI I. (1955). — Earthworms and some environmental factors, especially oxydation-reduction potentials. *Sci. Rep. Tôhoku Univ. Ser.*, Japon, 4, n° 21, p. 13-23.
- VAHLKAMPF E. (1905). — Beiträge zur Biologie und Entwicklungsgeschichte von *Amæba limax* einschliesslich der Züchtung auf künstlichen Nährböden. *Arch. für Protistenkunde*, 5, n° 2, p. 167-220.

- VAN DER DRIFT J., WITKAMP M. (1960). — The significance of the break-down of oak litter by *Enoicyla pusilla* Burm. *Arch. Néerl. Zool.*, XIII, p. 486-492.
- VANNIER G. (1966). — Loge de mue d'un nouveau type construite par un diplo-pode africain. *Rev. Écol. Biol. Sol.*, III, n° 2, p. 241-258.
- VANNIER G. (1967). — Étude *in situ* des réactions de la microfaune au dessèchement progressif d'un type de sol donné. *C. R. Acad. Sc.*, 265, sér. D, p. 2090-2092.
- WILCKE D. E. (1966). — Humidité et nématodes dans le sol (en allemand). *Z. Pflkrankh. Pflpath. Pflschutz.*, 73, p. 14-27.
- ZIMKA J. (1966). — The predacity of the field frog (*Rana arvalis*, Nilson) and food levels in communities of soil macrofauna of forest habitats. *Ekologia Polska*, sér. A, XIV, n° 30, p. 589-605.

O. R. S. T. O. M.



La vie animale dans les sols

**II. — Action de la faune dans l'évolution
des sols considérés
en tant qu'équilibres naturels**

par

G. BACHELIER

1

Action de la faune sur les sols

L'action de la faune sur les sols est de nature différente et d'importance très variable selon les sols et les groupes fauniques considérés.

La longueur de cet exposé étant limitée, nous nous bornerons à signaler les aspects importants de cette action et à les illustrer par un nombre réduit d'exemples, quitte à reprendre pour finir les grandes lignes de l'action des différents groupes fauniques.

Action de la faune sur la morphologie des sols

Chaque être vivant, ayant naturellement tendance à essayer de vivre dans les meilleures conditions, cherche à se créer l'habitat le plus favorable possible. Aussi la faune agit-elle tout d'abord sur la morphologie des sols par l'activité fousseuse de nombre de ses représentants. Cette activité fousseuse se traduit dans les sols à la fois par la création de galeries et par des transports de matériel.

Les représentants de la microfaune et de la mésofaune n'agissent généralement que dans la partie supérieure des sols et tendent peu à modifier l'ensemble même des profils; par contre, les vers de terre, les termites, les fourmis, certains crustacés et certains vertébrés peuvent agir directement sur l'ensemble des profils.

Les vers creusent des galeries plus ou moins profondes selon les espèces, effectuent des transports verticaux de sol et assurent un mélange intime des débris végétaux avec la partie minérale du sol qu'ils ingèrent.

Les rejets de surface ou « turricules » que font les vers sont bien connus, mais tous les vers ne font pas de rejets en surface et l'importance même des rejets varie avec la nature des sols; ils sont plus importants dans les sols lourds que dans les sols légers. Dans les régions tempérées, on peut avoir, selon les conditions, des rejets annuels de surface d'environ 2 à 6 kg/m², et même plus dans certaines prairies humides, soit un dépôt superficiel de plusieurs millimètres en quelques années. Les 10 cm supérieurs d'un sol de pâturage passent en entier par le tube digestif des vers en 10 à 20 ans. Dans les régions intertropicales, certains sols de dépressions peuvent être recouverts chaque année par plus de 20 kg de rejets au mètre carré; les turricules des vers constituent alors un véritable

horizon de surface (sols « dentelles » du Nord-Cameroun et sols de la vallée du Nil blanc où ces dépôts s'effectuent en moins de 6 mois).

Les vers contribuent à la structure grumeleuse des mulls mais peuvent aussi changer la structure naturelle de certains types de sols.

BUNTLEY et PAPENDICK (1960) ont ainsi observé combien l'action des vers dans les Chernozems ⁽¹⁾ suffisait à modifier profondément ces sols, dont la structure prismatique devient sous leur action rapidement grumeleuse à nuciforme. La descente des matériaux de surface assure une distribution plus homogène des matières organiques et de l'azote. Les remontées de matériaux profonds uniformisent les teneurs en calcaire. Les transports de matériaux de l'horizon d'accumulation uniformisent les teneurs en argile. De tout cela, résulte pour les Chernozems colonisés par les vers, non seulement une morphologie toute particulière, mais aussi une capacité d'échange de bases plus forte.

Les vers tendent donc en général à homogénéiser les profils, mais dans certains sols, ils tendent au contraire par leurs rejets à déterminer un horizon supérieur distinct reposant sur un lit de cailloux progressivement enfoui. Au bout de 70 ans, des champs argileux non cultivés peuvent ainsi posséder un lit de cailloux enfoui à 10 ou 12,5 cm de profondeur.

Le rôle des vers dans l'enfouissement des petits objets et dans l'affaissement des constructions a notamment été étudié par les archéologues (ATKINSON, 1957).

Le travail purement mécanique des vers dans les sols correspond à un labour profond, et dans les temps anciens où l'homme cultivait la terre à la houe, ce travail avait parfois une très grande importance. VOISIN (1960) a même ainsi considéré que les vers de terre ont apporté une aide à la civilisation égyptienne en enfouissant chaque année les dépôts limoneux du Nil; précisons que les rejets des vers dans les sols bordant le Nil blanc au Soudan sont de l'ordre de 260 tonnes à l'hectare et par an, alors que dans les prairies d'Europe les rejets varient de 20 à 60 tonnes à l'hectare.

Dans les régions intertropicales, de nombreux **termites** effectuent aussi des remontées spectaculaires de sol, mais, pour la plupart et à l'opposé des vers, semblent contrecarrer les processus naturels d'humification.

Les matériaux qui constituent les grosses termitières sont remontés des horizons profonds du sol, et cimentés entre eux; seuls les termites construisant de petites termitières superficielles utilisent les matériaux des horizons

(¹) Sol calcimorphe de steppe, riche en matières organiques (horizon noir d'environ 50 cm d'épaisseur), à complexe absorbant saturé et à structure généralement grenue ou grumeleuse.

supérieurs du sol. Quand une termitière meurt, elle s'affaisse lentement, ses galeries se combent, puis l'érosion étale et répartit tout autour les matériaux que les termites avaient remontés en surface; des arbustes tendent à s'implanter à la périphérie plus humide du dôme de terre, dernier vestige de l'ancienne termitière. Souvent dans les savanes, une remontée constante des éléments fins a recouvert les éléments cuirassés ou les gravillons, vestiges des anciens sols ferrallitiques aujourd'hui disparus. Seule d'ailleurs, la remontée biologique des éléments fins par la faune peut expliquer les lits de cailloux qui suivent régulièrement la topographie, comme c'est souvent le cas dans les sols ferrallitiques de la forêt équatoriale.

Nous avons pu observer au Cameroun le passage des sols rouges ferrallitiques profonds de la forêt aux sols ferrugineux plus ou moins complexes de la savane herbacée puis arbustive.

Comme l'a écrit ERHART (1956), la forêt forme le filtre qui permet dans les sols ferrallitiques la séparation entre la phase migratrice soluble et les minéraux résiduels de la pédogenèse; l'érosion y est limitée. Par contre, dès que la forêt, le plus souvent sous l'action de l'homme, vient à disparaître ou même simplement à s'éclaircir, l'érosion se manifeste intensément. FOURNIER (1960) estime que l'érosion, pour le Sud-Cameroun et sur sol nu, peut éliminer, par kilomètre carré et par an, plus de 1000 tonnes de sol.

Les horizons supérieurs des sols ferrallitiques sont rapidement entraînés et les horizons d'accumulation des hydroxydes mis à nu se cuirassent en donnant des sols plus ou moins remaniés mais généralement infertiles. Les termites remontent alors en surface, et à travers les cuirasses ou les débris cuirassés, les éléments fins qu'ils prélèvent en profondeur dans la zone d'altération de la roche mère. On a formation d'un nouveau sol, avec souvent démantèlement des cuirasses. Les grosses termitières en dôme de 1 à 2 m de haut et de 4 à 5 m de base (vraisemblablement du genre *Bellicositermes*) donnent une géomorphologie toute particulière aux savanes. Les *Cubitermes* à termitières en champignon participent aussi aux recouvrements superficiels. Les grosses termitières épigées abandonnées s'effondrent rapidement; elles se recouvrent d'herbes (notamment d'*Imperata cylindrica*), et petit à petit s'implantent à leur pourtour des arbustes nouveaux qui favorisent à leur tour le démantèlement des cuirasses. Ces arbustes n'appartiennent plus à la cénose de l'ancienne forêt, qui jadis recouvrait ces lieux et qui depuis a reculé; ils supportent les feux de brousse annuels et permettent progressivement un passage à la savane arbustive.

Avec le recouvrement par les éléments fins prélevés en profondeur, une nappe de gravats ou une accumulation gravillonnaire de surface, résultant d'une ancienne érosion ou d'un apport, peut ainsi se trouver enterrée, et l'on aura alors un profil pédologique, où il faudra bien se garder de considérer l'horizon gravillonnaire comme en place.

Parfois à l'horizon formé par les termites peut même se superposer un horizon formé par les vers. NYE (1955) décrit ainsi le profil d'un tel sol observé au Ghana, sous forêt et sur pente :

- de 0 à 3 ou 5 mm, horizon formé par les rejets des vers;
- de 5 à 35 mm, horizon formé par les remontées des termites;
- de 35 mm à 2,5 m, horizon d'accumulation des hydroxydes avec concrétions ferrugineuses, puis horizon tacheté avec concrétions à manganèse, lit de quartz, et, en dessous de 2,50 m, argile géologique.

Au Congo, MALDAGUE (1961 *b*) estime que la position des industries mésolithiques dans les sols s'accorde avec la vitesse de recouvrement liée à la densité des termitières.

Comme le souligne le Professeur GRASSÉ, « sur des surfaces plusieurs fois égales à celle de la France, le sol en Afrique a été remanié, imbibé de salive et travaillé par les termites; les conséquences pédologiques en sont très importantes ».

L'activité de fouissage des taupes et des lapins est bien connue. Celles des chiens de prairie américains (*Cynomys*) et des petites marmottes des sols salins du sud de la Russie ont aussi fait l'objet de nombreuses études. L'activité de fouissage des **crustacés** terrestres est peut-être un peu plus ignorée.

Parmi les Isopodes, existent les cloportes adaptés à la vie édaphique et notamment dans certains sols arides ou semi-désertiques d'Asie centrale des *Hemilepisthus*, actifs fousseurs qui creusent jusqu'à 60-90 cm. Ces *Hemilepisthus* sont essentiellement végétariens et s'attaquent aux tiges, aux feuilles et aux graines des plantes du lieu (Salsolacées et absinthe) mais absorbent aussi de la terre. On peut en trouver deux à trois terriers au mètre carré soit, à raison de 50 individus par terrier, une moyenne de 100 à 150 *Hemilepisthus* au mètre carré. Les *Hemilepisthus* au cours de leurs trois mois d'activité annuelle répandent en moyenne, à la surface du sol et par hectare, 1,5 tonne d'excréments et de matériaux d'origine profonde, riches en sels et en gypse. La surface du sol est parsemée de boulettes de terre renfermant des débris végétaux. Ainsi prend naissance un sol à structure granulaire, mieux aéré, plus riche en bactéries aérobies, à meilleure rétention d'eau, plus riche en bases, plus riche en matières

organiques et plus fertile. Les graines d'avoine y germent plus rapidement, les tiges de ces graminées y sont 2 fois plus longues et les graines y pèsent 2 fois plus. Toutefois, s'ils améliorent les sols, les *Hemilepisthus* commettent aussi de redoutables dégâts dans les pâturages, les cultures et les semis, en particulier vis-à-vis du tournesol, du maïs, de l'orge, du sainfoin et de la luzerne. Un champ de luzerne peut être à moitié détruit avec une densité de 20 000 à 60 000 *Hemilepisthus* à l'hectare et totalement détruit avec 8 millions de ces animaux à l'hectare (VANDEL, 1961).

Parmi les Décapodes, nous avons déjà vu que de nombreux crabes sont adaptés à la vie terrestre, creusent des terriers plus ou moins importants dans les sols et nuisent généralement à la végétation.

Les écrevisses, curieusement, ont pris une certaine importance dans les sols plus ou moins hydromorphes de l'est des États-Unis.

Dans les environs de Washington, il est une écrevisse (*Cambarus diogenes*) qui en plein champ et loin de tout ruisseau, se creuse en terrain argileux un terrier à ramifications latérales au fond duquel se trouve une chambre pleine d'eau où elle demeure l'été. La galerie verticale aboutissant à cette chambre peut avoir 1 m de longueur et 4 cm de diamètre. Le terrier possède deux orifices formant monticules, sortes de cratères qui résultent de l'accumulation des matériaux rejetés par l'écrevisse. Dans certains cas, ces écrevisses américaines ont pu à la longue finir par enlever à des couches argileuses leur caractère d'imperméabilité.

THORP (1967) a décrit dans le sud de l'Indiana (au sud des grands lacs) des terriers d'écrevisses cimentés d'environ 20 cm de haut et 10 à 20 cm de diamètre pesant environ 1,4 kg. Certains de ces terriers descendent jusqu'à 40 cm, et il en existe 1550 à l'hectare, compte tenu que chaque terrier peut être détruit et reconstruit 3 à 4 fois en une saison. Dans l'est du Texas (Golfe du Mexique), THORP parle aussi d'une surface où il existe 50 000 petites cheminées d'écrevisses à l'hectare (soit 5 au mètre carré). L'eau est dans ces sols à 30-60 cm. Il a aussi été décrit dans l'est américain des sols à terriers d'écrevisse comblés depuis des milliers d'années et qui sont les derniers indices d'une nappe aquifère proche de la surface et aujourd'hui disparue.

Il est enfin à rappeler que les galeries des animaux servent de voie de pénétration aux animaux non fouisseurs et, une fois remplies de terre humifère entraînée en profondeur par les eaux, forment des voies préférentielles de pénétration pour les racines. Inversement, de nombreux animaux saprophages ou phytophages, qui s'attaquent aux racines plus ou moins en décomposition, laissent dans le sol des chenaux fertilisés par

leurs déjections et, là aussi, d'autres racines peuvent emprunter préférentiellement ces chenaux.

Action de la faune sur la dégradation et l'humification des litières

DÉGRADATION DES LITIÈRES

Nous avons choisi jusqu'à présent des exemples d'action parmi des animaux assez gros dont l'action mécanique à elle seule suffit à différencier le profil des sols où ils demeurent. Mais, à côté de ces animaux à localisation plus ou moins étroite, existe tout le petit peuple de la micro et de la mésofaune qui demeure dans les horizons supérieurs de tous les sols et, pour les saprophages, participe d'abord à la dégradation des litières.

La formation des tourbes se fait en dehors de la vie, mais les invertébrés en favorisent fortement la dégradation; les vers de terre notamment, en libérant de l'azote, du phosphore et du potassium, favorisent le développement microbien du milieu (KOZLOVSKAYA, FADEEVA et ZAGURAL'SHAYA, 1964).

La décomposition des litières en milieu sec est principalement l'œuvre de bactéries et d'insectes (principalement de Coléoptères); elle fournit essentiellement des produits volatiles et contribue peu à la formation des sols.

Les phénomènes de putréfaction conduisent aussi à des corps volatiles (méthane, hydrogène sulfuré, ammoniac) et laissent s'écouler dans les sols des substances généralement toxiques. Les espèces animales typiquement nécrophages sont relativement rares.

Pour ce qui est de la dégradation normale des litières en milieu aéré et saisonnièrement ou constamment humide, en se basant sur la consommation des divers animaux, on en arrive à la conclusion que, sous forêt, toute la litière végétale peut être ingérée par eux. Dans nos forêts tempérées, pour un apport annuel de 20 à 400 g de litière au mètre carré, on estime que les vers peuvent en ingérer 250 g, les acariens 30 à 40 g et les collembolles 50 à 60 g. Non seulement toute la litière végétale peut passer par le tube digestif des animaux du sol, mais elle y passe même plusieurs fois avant d'être complètement dégradée. Les vers ingèrent les litières environ 3 fois plus rapidement que les petits invertébrés (collembolles, acariens, enchytréides et larves de Diptères).

KURCHEVA (1960), en utilisant dans des parcelles expérimentales le naphthalène pour chasser les animaux et réduire l'activité biologique de ces parcelles aux seules bactéries et champignons, a pu montrer que, sans

la faune du sol, les litières disparaissaient environ 5 fois plus lentement et donnaient beaucoup moins de composés humiques. Inversement, KURCHEVA (1967) en apportant des animaux (vers de terre, enchytréides, diplopodes et isopodes) au sol a pu mettre en évidence une augmentation de la destruction des litières de 7% par rapport aux parcelles témoins:

La litière ingérée par la faune est, pour sa partie non digérée, fragmentée, biochimiquement enrichie et fortement modifiée du point de vue bactérien.

FRAGMENTATION DES DÉBRIS VÉGÉTAUX

D'après un calcul théorique facile à faire, il apparaît qu'au cours de la réduction mécanique des débris végétaux par la faune, et compte tenu des aliments utilisés, la multiplication des surfaces végétales pourrait être de l'ordre de 50 à 250 selon les cas. Les microarthropodes (collemboles et acariens) jouent un rôle particulièrement important dans cette fragmentation (BACHELIER, 1963 a). VAN DER DRIFT (1951) estime que la faune en fragmentant la litière en multiplie la surface par 50.

VAN DER DRIFT et WITKAMP (1960) ont montré sur des excréments de larves d'*Enoicyla pusilla* Burm (Trichoptère) que l'attaque microbienne des boulettes fécales mesurée par le dégagement de CO_2 était égale à 7 fois celle des feuilles entières, mais peu supérieure à ces mêmes feuilles broyées mécaniquement, ce qui souligne l'importance de la multiplication des surfaces et de la libération des contenus cellulaires dans l'attaque microbienne des débris végétaux.

En même temps que la faune fragmente les débris végétaux, elle en favorise la dégradation chimique et, par ses déjections, elle enrichit les matières organiques du sol de divers enzymes. Cette fragmentation et cette modification chimique des débris végétaux s'accompagnent d'un développement des microorganismes qui trouvent au sein des excréments des conditions de pH, d'humidité et de milieu favorables.

De nombreux auteurs ont souligné que cette fragmentation des débris végétaux, en multipliant les surfaces offertes aux microorganismes, devait favoriser l'humification de ces débris. Cette opinion est très discutable, et, qui plus est, cette réduction mécanique par la faune s'exerce surtout sur la couche de litière tombée l'année précédente, donc déjà colonisée par les champignons, partiellement tannée et renfermant déjà de très fortes quantités de substances humiques (acides humiques et acides fulviques).

HUMIFICATION DES LITIÈRES

Rappelons brièvement en quoi consiste l'humification :

La dégradation des substances organiques d'origine végétale conduit, d'une part à du gaz carbonique et à de l'eau, et d'autre part à des éléments minéraux, à des substances énergétiques et à des composés azotés simples qui sont lessivés par les eaux de pluie, absorbés par les plantes ou retenus par les sols (absorption des argiles).

À côté de cette dégradation directe des débris végétaux, existe conjointement une plus ou moins importante resynthèse de certains des produits de la dégradation. Cette resynthèse qui s'effectue en milieu humide, en aérobiose et le plus souvent à l'intérieur des tissus végétaux en décomposition correspond à la formation d'un plasma bactérien. Celui-ci se transforme en acides préhumiques de couleur brune qui, par hétéropolycondensation, donnent ensuite des acides humiques beaucoup plus stables.

D'après les différents travaux sur la chimie de l'humus, l'humification correspond à la fixation en chaînes latérales (en milieu basique et par voie bactérienne) de protéines et d'acides aminés sur des noyaux quinoniques dérivant des composés aromatiques sous l'influence des oxydases végétales et animales. L'azote ammoniacal rend le milieu basique et peut lui-même se fixer en forme hétérocyclique. Les acides humiques ainsi formés peuvent réagir avec les cations échangeables ou les sesquioxydes hydratés de fer et d'alumine pour donner des composés organo-minéraux. Ces derniers à leur tour peuvent s'agréger avec des argiles et des acides humiques simples pour donner des colloïdes organo-minéraux énergiquement flocculables par le calcium (ALEXANDROVA, 1960).

Une grande partie des acides humiques du sol dérive aussi de la lignine. Celle-ci, à l'air et en milieu humide, tend à donner des acides tanniques évoluant rapidement en glucides phénoliques. Ces glucides en milieu basique peuvent s'oxyder et se polymériser en formant des noyaux aromatiques, qui, en fixant secondairement des éléments azotés, donnent des acides humiques ou des complexes humoligneux généralement très stables et susceptibles d'évoluer en humine.

Exception faite pour les tourbières, les matières humiques dans les sols sont annuellement détruites en quantités approximativement égales à celles qui y sont apportées ou synthétisées, puisqu'il n'y a pas accumulation de matières humiques dans les sols, mais simplement un temps mort plus ou moins long entre leur venue et leur dégradation qui conduit tout naturellement à du gaz carbonique, à de l'eau et à divers produits solubles, dont des composés azotés.

La nature et l'importance des diverses substances humiques dans les sols dépendent étroitement du climat, de la nature des sols, de leur microflore et de leur végétation; aussi les substances humiques sont-elles caractéristiques des divers équilibres pédologiques.

La microflore des sols ferrallitiques favorise les acides fulviques aux dépens des acides humiques. Le climat chaud et humide constant favorise la déshumification aux dépens de l'humification. Une richesse en bases et un pH proche de la neutralité, ou même très légèrement basique, influencent favorablement l'humification des sols.

Nous voyons que dans ce schéma de l'humification, la faune peut intervenir favorablement en aidant, par ses déjections et ses cadavres, à enrichir le sol en composés azotés et enzymes divers. En même temps, elle neutra-

lise les sols acides, elle libère les substances humiques incluses dans les litières et en favorise l'adsorption (et donc la protection) par les argiles. En isolant dans leurs excréments la lignine, et en l'abandonnant à l'air dans un milieu humide et basique, les animaux favorisent encore la formation des acides humiques. Mais, en fragmentant les débris végétaux, en les modifiant chimiquement et en favorisant la microflore, qu'ils sélectionnent plus ou moins, les animaux ne favorisent pas obligatoirement les processus d'humification qui sont liés à tout l'ensemble des facteurs de l'équilibre pédologique.

Les expériences concernant l'influence de la faune sur l'humification des débris végétaux sont difficiles à réaliser et l'on trouve à ce sujet dans la littérature des résultats assez contradictoires, car les animaux ne font souvent qu'accélérer les processus bactériens dans un sens ou dans l'autre, selon les conditions de température et d'humidité.

On peut néanmoins distinguer dans la faune des sols certains groupes d'animaux, ou certaines espèces, dont l'action sur l'humification des débris végétaux apparaît généralement positive, encore que cette action puisse parfois se manifester par des voies très indirectes.

Les **Nématodes**, de par leur taille, peuvent pénétrer dans les plus fins capillaires du sol et se trouver, dans les cellules des débris végétaux en cours d'altération, directement au contact des plasmas bactériens synthétisant les acides humiques. Il a été constaté que les acides humiques synthétisés étaient généralement plus abondants dans les débris végétaux après un développement massif des nématodes.

Pour les **Vers de terre**, tous les auteurs s'accordent à leur trouver une action nettement favorable à l'humification des sols, tout au moins dans les régions tempérées.

Introduits dans les composts, ils favorisent l'évolution des matières organiques et donnent un terreau à rapport $\frac{C}{N}$ plus faible que celui obtenu avec les seuls microorganismes (MEYER, 1943).

Personnellement, nous avons pu observer que des vers (*L. terrestris*) placés dans de la sciure de bois humidifiée depuis un mois pouvaient en favoriser l'humification. En deux mois et demi, en laboratoire, et pour 100 g de sciure colonisés par quatre vers, les acides humiques sont passés de 3 à 8,8 ‰, alors que dans le témoin, ils n'ont pas varié.

M^{me} JEANSON (1960) a montré que les vers accéléraient la disparition de la matière organique libre du sol, en même temps qu'augmentait la teneur en carbone de la fraction lourde de ce sol, par suite d'une fixation

de la matière organique humifiée sur la partie minérale. L'action des vers permettrait la fixation d'une quantité moyenne de carbone de 25 % supérieure à celle fixée par les seules fermentations.

Les vers contribuent, par mixage des débris végétaux avec la terre, à la stabilisation des acides humiques dans des complexes colloïdaux qui enrobent les particules minérales en donnant un humus doux au toucher ou « mull ».

Cet humus doux s'oppose à l'humus brut, dit de type mor, que l'on rencontre dans les sols podzoliques et qui résulte d'une dégradation et d'une humification des matières organiques sans mélange avec la terre, donc sans formation d'un complexe colloïdal argilo-humique et sans enrobage des éléments minéraux, notamment des grains de quartz. La faune qui peuple ces sols à mor est en effet généralement dépourvue de vers de terre et s'avère essentiellement composée de microarthropodes et d'enchytréides.

Les **larves de Diptères** sont très influentes sur la décomposition des débris végétaux, d'autant plus qu'elles peuvent mélanger activement ceux-ci avec le sol minéral, plus activement même que les enchytréides. Des milieux herbacés peuvent être réduits en bouillie en quelques jours par des larves de *Sciaridae* ou de *Scatopsidae*. Des litières feuillues ou des pailles peuvent être rapidement transformées en terreau par les larves de Bibions ou de Tipules. KURCHEVA (1960) a même observé une synthèse favorisée des substances humiques dans l'intestin des larves de *Tipula scripta*.

On sous-estime trop souvent l'importance des larves de Diptères dans les sols, car, si leur action est limitée dans le temps et l'espace, elle est par contre extrêmement importante et, en quelques jours, un pullulement de ces larves peut modifier une litière plus profondément que ne le ferait en de nombreux mois une population normale de microarthropodes.

Pour les Diplopodes et notamment les **Iules**, les résultats semblent assez variables. DUNGER (1958) note ainsi dans les excréments de *Cylindroiulus* une légère augmentation des acides humiques avec apport de feuilles riches en azote, mais une diminution de ces acides avec apport de feuilles pauvres en azote.

Dans les expériences faites avec des **cloportes** (*Porcellio scaber*, Isopode), il a aussi souvent été observé un très léger accroissement des matières humiques dans les excréments de ces animaux, par rapport à la somme des matières humiques présentes dans les feuilles ingérées.

Les **Collemboles** et les **Acariens** paraissent surtout par leur activité accélérer les divers processus bactériens, y compris aussi bien ceux de

l'humification que ceux de la déshumification. Leur action varierait donc en fonction des divers équilibres pédologiques.

A l'opposé de ces divers animaux, généralement jugés favoriser l'humification des débris végétaux, il en est d'autres qui ont une action négative bien reconnue sur cette humification; tels sont les *Termites* des régions intertropicales, qui, en ingérant souvent plus de la moitié des apports végétaux et en poussant très loin la dégradation chimique des matières organiques, contrecarrent les synthèses humiques.

Les termites assimilent surtout les produits de décomposition de la cellulose : hémicelluloses, amidon, sucres, tous corps plus abondants dans l'aubier et les bois morts déjà fortement colonisés par les bactéries et les champignons. Les termites du bois possèdent pour la digestion de la cellulose des protozoaires flagellés très particuliers dans leur panse rectale. Les *Termitidæ* possèdent des bactéries cellulolytiques dans leur intestin postérieur. Les termites champignonnistes utilisent des champignons pour dégrader la lignine et démasquer la cellulose (GRASSÉ, 1959).

De nombreux termites ouvriers paraissent aussi pouvoir détruire les matières humiques déjà existantes dans les horizons supérieurs des sols et n'excréter qu'un sol libre d'humus; tel serait le cas des *Cubitermes*, des *Apicotermes*, des *Thoracotermes* (*Microcapritermitinæ*) et de certains *Cornitermes* (*Nasutitermitinæ*) d'Amérique du Sud.

Ainsi, mis à part quelques animaux bien précis, la faune des sols apparaît certes influencer quantitativement et qualitativement l'humification des débris végétaux, mais cela au sein d'équilibres pédologiques déterminés, et il n'apparaît guère possible dans les conditions actuelles de pouvoir agir sur l'humification des sols en agissant directement et uniquement sur la faune, étant donné le déterminisme même de cette faune. Seuls, à l'heure actuelle, des apports chimiques, des modifications dans la nature des apports végétaux et des modifications du microclimat peuvent pratiquement déplacer dans le sol l'équilibre de la fonction humifiante; les modifications artificielles (et encore expérimentales) de la faune ne peuvent actuellement être tentées que compte tenu de ces premières modifications du milieu.

Action de la faune sur les caractéristiques physiques des sols

Un animal ne peut vivre dans un milieu sans, du fait même de son métabolisme, le modifier. De par son activité de fouissage, de par les transports de sol qu'il effectue, de par son action sur la dégradation des matières végétales, et de par son influence sur la microflore, il contribue à modifier

les caractéristiques physico-chimiques du milieu. La porosité, la structure, le pouvoir de rétention d'eau et même la nature et la saturation du complexe absorbant peuvent être complètement modifiés par la vie animale. Le bon équilibre air-eau des sols ne peut par exemple exister que grâce à une activité biologique capable de maintenir efficacement les qualités physiques de ces sols.

Concernant la formation des agrégats, nous savons que celle-ci est au départ d'ordre physico-chimique et dépend notamment de la granulométrie, de la nature des argiles, de la saturation du complexe colloïdal, ou encore du fer libre et parfois de la silice amorphe pour les sols ferrallitiques, mais le faciès de ces agrégats, leur disposition structurale et surtout leur stabilité dépendent en grande partie de la vie du sol, de sa teneur en glucides et en acides uroniques, ainsi que des polysaccharides issus des gommés et mucus bactériens (mucus des *Azotobacter*, *Rhizobium*, *Cytophaga* et *Cellulomonas* notamment) ⁽¹⁾.

Il est connu que les racines, et plus particulièrement le dense chevelu des racines de graminées, favorisent aussi la structuration des sols, non seulement par l'action mécanique et enrobante des racines et des radicules, mais aussi par les produits résultant du métabolisme de la microflore des rhizosphères. Effets de sécheresse et pressions des racines forment les agrégats, les polysaccharides les stabilisent ensuite (ALLISON FRANKLIN, 1968).

Les mycéliums des champignons peuvent consolider la structure des sols, soit directement par la résistance mécanique de leurs filaments, soit indirectement par l'intermédiaire des bactéries mycophages sécrétrices de gommés. Ils semblent plus particulièrement efficaces dans la stabilisation de la structure des sols sableux (BOND et HARRIS, 1964).

Les molécules des substances agrégatives sont surtout, comme les polysaccharides et les polyuronides, de type linéaire, et renferment de nombreux groupements hydroxydes OH susceptibles de s'unir à l'hydrogène des particules argileuses, d'où cette « protection » des substances glucidiques facilement minéralisables dans les sols argileux. Les substances humiques, colloïdes de structure moléculaire plus sphérique, s'avèrent moins agrégatives et ne sont plus en effet actuellement considérées comme responsables premiers de la structure. Mais elles maintiennent et même renforcent les vieux agrégats (sols sous anciennes prairies), surtout en présence de CaCO_3 libre à l'action floculante énergique (sols bruns calcaires, rendzines). MONNIER (1965), étudiant l'action des matières organiques

⁽¹⁾ Dans de nombreux sols des régions froides, les enrobements argileux (cutans) en recouvrant les agrégats, en favorisent aussi la stabilisation (ALLISON FRANKLIN, 1968).

sur la stabilité structurale des sols, a confirmé cette action successive des corps microbiens, des substances préhumiques et de l'humus stable, au cours de la dégradation des débris végétaux dans les sols.

Nous supposons, plus que nous en avons de preuves, que les **Nématodes** par leurs excréments et leurs produits de métabolisme contribuent à améliorer la stabilité structurale des agrégats, étant donné que, de par leur taille et leur rapport avec l'eau, ils peuvent pénétrer dans les capillaires de ces agrégats.

Pour les **Vers de terre**, les travaux sont évidemment beaucoup plus abondants. On sait que les sols travaillés par les vers de terre s'avèrent généralement plus stables et que les rejets de vers sont constitués d'agrégats de grosse taille.

Les plus gros agrégats sont faits par *Allolobophora longa* et *A. terrestris*. *Lumbricus terrestris* et *Allolobophora caliginosa* forment des agrégats plus petits mais plus nombreux. *Lumbricus rubellus* et *Dendrobaena subrubicunda* forment seulement quelques petits agrégats.

Les rejets d'*Allolobophora longa* sont plus résistants que ceux de *Lumbricus terrestris*, eux-mêmes plus résistants que ceux d'*Allolobophora caliginosa* (GUILD, 1955). Mais la stabilité des rejets dépend beaucoup de la richesse en matières organiques des sols. Dans les pâturages, les rejets de vers possèdent ainsi une structure plus stable que dans les sols labourés.

MURILLO (1966) a montré que si de faibles apports de matières organiques modifiaient peu l'action des vers sur la stabilité structurale, par contre des apports de 100 000 à 200 000 kg/ha de fumier accroissaient grandement la stabilité des agrégats de 2 à 5 mm, rejetés par les vers.

JEANSON (1960), MONNIER et JEANSON (1965) ont montré que les *Lumbricidae* dans les sols accentuaient la décomposition des débris végétaux et facilitaient la fixation de certains produits de cette décomposition sur la fraction minérale du sol; l'action des vers permettrait une fixation du carbone de 25 % supérieure à celle résultant des seules fermentations.

Les vers augmentent la stabilité structurale des sols riches en matières organiques, en favorisant la synthèse de mucus bactériens, de gommes polysaccharides et de composés préhumiques, en mélangeant intimement ces composés à la fraction minérale des sols et en y ajoutant parfois des sécrétions calcaires, qui contribuent à la floculation des composés argilo-humiques ainsi formés.

Les actinomycètes qui aident à la formation des agrégats sont favorisés par les vers. Les champignons et les *Azotobacter* sont comparativement réduits.

BEUTELSPACHER (1955) a pu réaliser des microphotos montrant la nette structure des colloïdes filamenteux dans les excréta des vers, ainsi que l'enrobage des particules par des substances muqueuses issues des colonies bactériennes; ces substances muqueuses sont très difficilement oxydables, même par de l'eau oxygénée acidifiée.

La présence dans les agrégats de filaments végétaux issus des herbes et des racines ingérées a aussi été parfois constatée dans les rejets (PONOMAREVA, 1953).

PARLE (1963) a enfin trouvé que la stabilité des rejets augmentait avec le temps, parallèlement à l'accroissement des hyphes mycéliens et sans que la teneur en polysaccharides des rejets ne varie.

À côté de leur action favorable sur la stabilité des sols, les vers par leurs galeries et leurs rejets augmentent à la longue le volume du sol et accroissent grandement sa macroporosité qui, de 30 à 40 %, peut passer à 60-70 %; si, dans ces sols, le volume d'eau retenue est d'environ 40 %, 20 à 30 % restent alors disponibles pour l'air.

Dans des sols à couches argileuses, les vers par leurs galeries peuvent à la longue enlever à ces sols leur caractère compact et gênant. Dans les pâturages, ils contrecarrent l'action fassante du bétail. Les vers à rejets de surface sont les plus efficaces (*Allolobophora nocturna*, *A. longa*, etc.). Mais ces vers de terre déterminent aussi un accroissement de la microporosité des sols : directement par leur action sur la structure, et indirectement par leurs excréments riches en matières organiques peu décomposées; ces excréments favorisent en effet le développement de la micro et de la mésofaune qui, par leurs activités, augmentent la microporosité des sols.

De cet accroissement de la porosité des sols résulte pour eux une meilleure aération, sans que pour cela leur humidité ne s'en trouve pour autant diminuée.

De par leur action sur la structure et du fait qu'ils déterminent dans les sols un complexe colloïdal plus humique, les vers augmentent en effet la capacité de rétention d'eau des sols, mais, selon leur biologie, les différents vers n'ont pas la même action, et leur influence sur la capacité de rétention d'eau des sols est notamment très variable.

KOLLMANNSPERGER (1952), dans des expériences conduites avec des vers de grande taille a observé pour la rétention d'eau une augmentation de 42 % avec des sols calcaires et de 113 % avec des sols à texture sableuse.

De cette action sur la capacité de rétention d'eau des sols résulte une réduction de l'évaporation et, pour les sols, un régime hydrique moins sec.

Les **Microarthropodes** (Acariens et Collemboles) contribuent essentiellement pour les saprophages à la fragmentation fine de la litière et ne paraissent pas beaucoup travailler le sol, encore que nombre d'entre eux ont déjà été observés « aménager » et éventuellement agrandir les cavités existantes. Les acariens semblent à ce sujet peut-être plus actifs que les collemboles.

Concernant les **Termites**, à côté de l'édification des grosses termitières épigées et de la zone d'activité qui les entoure, il existe aussi un travail constant des sols intertropicaux effectué par les termites souterrains qui n'édifient pas en surface.

Les galeries des termites souterrains, comme celles des vers, facilitent la pénétration de l'eau et de l'air, aussi bien dans les sols des régions semi-désertiques que dans les sols ferrallitiques des régions équatoriales; souvent très denses, ces galeries contribuent à freiner l'érosion. Par contre, les grandes termitières épigées des *Bellicositermes* sont pratiquement imperméables et une forte érosion se manifeste entre elles. Certains *Odontotermes* construisent aussi à fleur de terre de vastes placages qui peuvent dépasser 20 m et sont beaucoup moins perméables que la surface libre du sol (GRASSÉ et NOIROT, 1959). A l'opposé, les nids à exoécie de certains *Odontotermes* et *Protermes* favorisent l'évacuation directe en profondeur des eaux de pluie.

Ayant besoin d'une atmosphère humide pour vivre, les termites sont amenés à humidifier constamment l'intérieur de leurs termitières, qui s'avèrent ainsi beaucoup plus humides que les sols environnants. Aussi, quand un arbre arrive à s'implanter sur une termitière vivante (et il faut pour cela que les termites le tolèrent), cet arbre est tout de suite plus beau que les arbres voisins, non seulement parce qu'il dispose de plus d'eau, mais aussi, nous le verrons, parce qu'il a généralement à sa disposition davantage d'éléments minéraux. Malheureusement, le cas le plus fréquent est celui où les termites s'attaquent aux arbres des reboisements en les faisant mourir, et une même espèce d'eucalyptus, que nous avons vue dans le Centre-Cameroun tirer bénéfice des termitières, nous l'avons vue dans l'Ouest-Cameroun, faute d'autres débris végétaux, être irrévocablement attaquée par les termites.

L'action pédologique des **Fourmis** a été moins étudiée que celle des termites, du fait surtout que ces insectes n'édifient généralement pas des nids aussi bien ordonnés et consolidés que ceux des termites; encore qu'en Amérique, du nord de l'Argentine aux États-Unis, les *Atta* et les *Acromyrmex* cultivent au sein de leurs nids des champignons. Les grands nids d'*Atta* peuvent atteindre 2 à 5 m de profondeur avec 2 000 chambres

dont 250 à meules de champignons. Les pistes qui rayonnent autour du nid peuvent avoir 50 m de longueur sur 15 à 30 cm de large. Les galeries innombrables des fourmis favorisent l'apport d'air et d'eau dans les sols. Quant aux conséquences des remontées d'éléments fins des horizons sous-jacents, elles se traduisent surtout par la création en surface d'un horizon à fine granulométrie, de nature plus minérale qu'organique, et dont les propriétés varient selon les types de sols.

Action de la faune sur les caractéristiques chimiques des sols

Divers exemples vont nous montrer que la faune du sol par des voies très variées influence aussi les caractéristiques chimiques des sols.

ACTION SUR LA TENEUR EN AZOTE

Concernant le cycle de l'azote, les animaux non seulement participent à la minéralisation de l'azote organique par leur digestion, mais ils constituent aussi par eux-mêmes une réserve d'azote souvent importante et mobilisable à leur mort. Certaines augmentations saisonnières de l'azote des sols peuvent ainsi être dues à une diminution brutale des animaux par suite de l'apparition de conditions nuisibles à leur existence. Selon qu'ils favorisent plus ou moins les processus d'humification, les animaux permettent aussi un plus ou moins grand stockage de l'azote dans les matières humiques : azote qui est relibéré ensuite au cours des processus de déshumification ⁽¹⁾.

Les **Protozoaires** en détruisant les bactéries, stimulent leur développement (encore plus rapide que celui des protozoaires), en maintiennent jeunes les populations et favorisent ainsi indirectement les processus biochimiques du sol qui en dépendent.

Les *Azotobacter* sont ainsi plus actifs dans les sols riches en protozoaires, et il a été montré en laboratoire qu'une culture d'*Azotobacter* fixe plus d'azote en présence de protozoaires prédateurs. HERVEY et GREAVES (1941) ont même montré que la fixation d'azote était non seulement encouragée par la présence de protozoaires vivants, mais aussi par des suspensions de protozoaires tués à la chaleur. Diverses substances sécrétées par les protozoaires peuvent en effet accroître la fixation d'azote et même jouer un rôle positif sur le développement des plantes supérieures. Des graines de cotonnier, traitées avec des *Azotobacter* activés par des protozoaires,

(1) Processus de minéralisation des substances humiques.

ont vu leur développement stimulé et leur rendement accru (NIKOLJUK, 1963).

L'ammonification paraît de même favorisée dans les sols par la présence de nombreux protozoaires tel, par exemple, *Colpoda* sp. (HILL, 1916).

Pour ce qui est des **Vers de terre**, très nombreux sont les travaux qui en montrent l'action favorable sur la nitrification et la teneur en azote assimilable des sols.

Les bactéries nitrifiantes ne sont pas favorisées dans les tubes digestifs des vers, mais par contre sont très actives dans les excréta, où une certaine aération du milieu et la présence de matières organiques plus ou moins décomposées permettent une intense vie microbienne. Les rejets de vers possèdent davantage d'azote nitrique et ont un pouvoir nitrifiant plus élevé que les sols.

Il a d'ailleurs souvent été observé que la présence de vers en assez grand nombre dans les sols y diminue fortement la « faim d'azote », qui s'y manifeste habituellement quand on y incorpore de la paille ou du fumier.

RAW (1961) pense que dans un verger, les vers, quand ils sont actifs, peuvent excréter chaque jour de 28 à 42 mg d'azote au mètre carré. En six mois de l'année, la quantité d'azote excrété sous forme d'ammonium, d'urée, d'acide urique, ou de mucus sécrété par l'épiderme (d'après NEEDHAM 1957, la moitié de l'azote perdu le serait sous cette forme) peut-être égale à celle retirée du sol par une culture de foin, c'est-à-dire de l'ordre de 56 kg/ha.

Les vers constituent aussi par eux-mêmes une réserve importante d'azote dans les sols et leur mort peut y déterminer un apport non négligeable de cet élément; les protéines forment en effet 54 à 72 % du poids sec des vers. Pour une prairie normale qui aurait 370 vers au mètre carré, la mort des vers correspondrait à un apport d'environ 22 g de nitrate de sodium. WATERS (1955) a calculé l'augmentation du poids total des vers en automne dans un pâturage de Nouvelle-Zélande et a estimé que le retour à l'ancien poids correspondait à un apport de 37 g de nitrate de sodium au mètre carré, valeur encore supérieure à la précédente.

On connaît mal la longévité des vers aux champs mais, quand dans des bilans d'azote on constate, en dehors de tout apport, un enrichissement des sols en cet élément, il est bon de rechercher si la mort des vers n'est pas à la base de cet enrichissement, surtout si les conditions climatiques du sol sont devenues défavorables. Il est probable que dans une population de vers, les 4/5 meurent chaque année, si bien que l'azote des vers morts peut correspondre à plus de la moitié de l'azote retiré du champ par une bonne culture de blé (SATCHELL, 1960).

Le retour global d'azote effectué annuellement par *L. terrestris* dans un site boisé peut atteindre 100 kg/ha, soit beaucoup plus que l'azote retenu par les arbres dans le même temps (SATCHELL, 1963).

A l'inverse des vers de terre, les **Termites** poussent très loin la dégradation des matières organiques, et les teneurs en carbone et azote des termitières sont généralement plus faibles que celles des sols voisins; le rapport $\frac{C}{N}$ y est aussi plus faible.

ACTION SUR LES AUTRES ÉLÉMENTS CHIMIQUES ET LE PH

Les rejets de **vers de terre** présentent presque toujours une plus forte capacité d'échange de bases que les sols et s'avèrent chimiquement plus riches qu'eux.

Par passage à travers le tube digestif des vers, certains éléments minéraux peuvent en effet subir une altération plus ou moins poussée, mais la plupart des éléments nutritifs surajoutés à ceux du sol proviennent surtout des végétaux ou des cadavres animaux ingérés avec la terre, aussi les rapports des bases entre elles ne sont-ils souvent pas les mêmes dans les rejets et dans le sol environnant. LUNT et JACOBSON (1944) ont ainsi trouvé dans l'horizon supérieur d'un sol de forêt un rapport $\frac{\text{Ca échangeable}}{\text{Mg échangeable}}$ de 5,7, alors qu'il était de 9,6 dans les rejets de surface. Inversement, dans des champs cultivés, ce rapport était de 12,1 dans l'horizon supérieur des sols et de 5,8 dans les rejets.

Les vers sont également capables de rendre assimilables pour les plantes de très nombreux oligo-éléments.

En Nouvelle-Zélande, de nombreux champs, riches en molybdène total, mais pauvres en molybdène assimilable, ont vu leur productivité pour le trèfle blanc très nettement s'accroître avec la colonisation de ces champs par des vers d'origine européenne. Le passage de la terre à travers le tube digestif des vers a transformé une partie du molybdène total en molybdène assimilable, or l'on sait que le molybdène est essentiel pour les micro-organismes fixateurs d'azote, aussi bien pour les *Azotobacter* du sol que pour les *Rhizobium* des nodosités de légumineuses. Inversement la disparition des vers peut parfois entraîner l'apparition de carences minérales.

Les excréta des vers sont généralement plus proches de la neutralité que les sols correspondants. Sécrétions intestinales, ammonification des substances azotées et modifications dans la saturation du complexe colloïdal expliquent cette neutralisation du pH.

Les **Termites** à grosses termitières épigées, par leurs remontées d'éléments minéraux de la zone d'altération de la roche mère, accroissent les réserves minérales des sols, et indirectement par la suite la somme des bases échangeables. BOYER (1956 a) a ainsi montré en Oubangui-Chari dans les termitières de *Bellicositermes rex* une augmentation constante des bases totales (Ca, Mg, K, Na) en passant du sol en place à la périécie, à la muraille (composée d'enveloppes successives) et à l'habitable, cœur de la termitière.

L'accroissement des bases échangeables est pour sa part souvent supérieur à l'accroissement de la capacité de fixation lié à l'apport d'argile, aussi le rapport $\frac{S}{T}$ ⁽¹⁾ des termitières se trouve-t-il généralement supérieur à celui du sol en place.

Dans de nombreuses grandes termitières ont été trouvées des concrétions calcaires ou des accumulations de sels solubles (carbonates ou parfois nitrates). Une évaporation favorisée des solutions du sol, du temps où la termitière possédait encore son réseau de galeries, apparaît, dans la majorité des cas, l'explication la plus plausible de ces accumulations qui se manifestent aussi couramment dans les galeries des sols calcaires (galeries des Diplopedes dans les Chernozems par exemple).

Le pH du sol est dans le matériel des termitières soit peu modifié, soit amené à une valeur plus proche de la neutralité.

La formation par les termites de certaines cuirasses ferrugineuses nous apparaît très douteuse. Par contre, la ferruginisation de termitières situées dans des cuirasses de nappe en formation nous semble fort plausible.

Une synthèse de la montmorillonite au sein de termitières localisées sur sol ferrallitique à kaolinite a aussi été signalée (Sys, 1957). Peut-être pourrait-elle effectivement se produire dans certaines termitières à pH alcalin, riches en magnésium et calcium.

Les sols travaillés par les termites à termitières épigées sont d'une manière générale chimiquement plus riches mais moins organiques que les autres sols. Leurs qualités physiques sont souvent moins bonnes. Aussi, est-il souhaitable, avant d'araser les termitières, de savoir si la culture envisagée est exigeante en matières organiques ou en éléments minéraux.

(1) Le rapport $\frac{S}{T}$ exprime le taux de saturation en cations du complexe absorbant. S correspond à la somme des cations alcalins et alcalino-terreux échangeables et donc actuellement retenus, T correspond à la capacité totale d'échange, c'est-à-dire à la quantité maxima de cations que le sol peut fixer.

L'action des termitières souterraines sur la chimie des sols apparaît le plus souvent beaucoup plus limitée, étant donné l'origine généralement superficielle des matériaux travaillés par les termites.

Action de la faune sur les caractéristiques biochimiques et biologiques des sols

La faune du sol a une influence déterminante sur toute la biochimie des sols.

Alors que les bactéries possèdent à côté d'enzymes constitutifs des enzymes adaptatifs de formation occasionnelle, les animaux possèdent tous des enzymes ou diastases très spécifiques, et plus la faune d'un sol est riche et variée, plus son potentiel enzymatique apparaît important. Or, les débris végétaux passent généralement par plusieurs tubes digestifs au cours de leur dégradation, car un animal peut souvent reprendre un fragment végétal rejeté par un autre pour en utiliser un composant que le premier ne pouvait digérer faute de la diastase appropriée. Cette reprise des excréments donne naissance aux *associations par coprophagie* et contribue à accroître le potentiel enzymatique des sols.

De nombreux animaux ne peuvent ainsi digérer les celluloses, les hémicelluloses et les lignines, mais entre deux digestions partielles; les excréments sont colonisés par des champignons ou des bactéries qui attaquent ces constituants organiques.

En enrichissant le potentiel enzymatique des sols, la faune a une *action catalytique sur leur métabolisme*, mais cette action catalytique se manifeste aussi d'autres façons.

La faune entretient en effet l'état juvénile des populations bactériennes, ainsi que nous l'a montré l'exemple des protozoaires et des *Azotobacter*. Elle peut casser les équilibres dus aux antibiotiques et elle contribue fortement à la *dissémination* des bactéries et des spores. Par exemple, du fait qu'ils ingèrent de la terre en un point, se déplacent et rejettent la terre en un autre point, les vers contribuent à la dispersion des spores de champignons, des kystes de bactéries, des protozoaires ou des nématodes qui peuvent résister au passage dans leur tube digestif. HUTCHINSON et KAMEL (1956), ayant ensemencé des sols stérilisés avec des champignons bien déterminés, ont pu constater au bout d'un certain temps que les champignons étaient bien plus représentés dans les sols où l'on avait en même temps introduit quelques vers.

BUNYEA (1931) a aussi montré le rôle important des vers dans la propagation du nématode responsable de la syngamose des volailles (infection des trachées, bronches et poumons des oiseaux par *Syngamus trachea*).

Rappelons encore la réputation maudite qu'eurent dans le temps, les champs charbonneux, jusqu'au jour où PASTEUR mit en évidence le rôle des vers dans la remontée des spores du charbon, issues des bêtes charbonneuses enterrées dans ces champs. De nos jours, les vers de terre peuvent concentrer certains pesticides organo-chlorés comme le D. D. T. dans leurs tissus et nuire aux oiseaux, batraciens et quelques mammifères qui les consomment. Leur rôle possible dans la dispersion, la concentration ou l'assimilabilité favorisée des éléments radioactifs, tel le ^{60}Co , a été aussi mis en évidence.

La faune, en conclusion, favorise généralement la production de foyers à haut degré nutritif, mais, elle stimule aussi l'activité de la microflore, elle entretient l'écoulement du flux énergétique et en évite les engorgements.

A côté de cet aspect global et quantitatif de l'action de la faune sur le milieu biologique, existe aussi l'aspect plus qualitatif de ses actions sélectives.

Nous avons déjà évoqué les relations existant entre les protozoaires et les bactéries ainsi que celles existant entre les champignons et les nématodes, aussi prendrons-nous plutôt ici comme exemple la microflore des rejets de vers et l'action sélective de certains termites.

D'après les différentes études, il semble bien que les vers de terre détruisent les algues qu'ils ingèrent, contrecarrent le développement des champignons, diminuent le nombre des *Azotobacter* et favorisent d'une manière hautement significative les actinomycètes.

SCHUTZ et FELBER (1956), élevant des *Eisenia foetida* sur un mélange de fumier et de compost, ont noté que dans ce milieu nutritif les actinomycètes, les bactéries et les champignons étaient dans la proportion 10/6/1,4 alors que dans les rejets d'*Eisenia*, ces microorganismes se trouvaient dans la proportion 10/4/0,7.

De nombreuses bactéries sont détruites par les vers. DAY (1950) cite ainsi *B. cereus mycoides* et *Salmonella marcescens* (Enterobactériacées non sporulantes) comme étant apparemment détruites par la sécrétion pharyngiale de *Lumbricus terrestris*. A l'opposé, certaines bactéries sont favorisées, comme par exemple les bactéries hétérotrophes synthétisant la vitamine B₁₂, car cette vitamine est plus abondante dans les rejets que dans le sol.

La composition de la microflore du tube digestif des vers varie avec les espèces et la facilité de décomposition des matières organiques ingérées (KOZLOVSKAYA et ZHDANNIKOVA, 1961).

Le résultat des modifications apportées par les vers de terre à la microflore des sols se traduit dans ces derniers par une activité biologique accrue et une décomposition plus active des débris végétaux. ANSTETT (1951) a ainsi observé que non seulement la décomposition des sarments de vigne était activée par *Eisenia foetida* mais que, de plus, cette activation de la décomposition se poursuivait après l'élimination des vers. Les échantillons, contenant ou ayant contenu des vers un certain temps, avaient une population bactérienne 4 à 5 fois plus importante que ceux n'en ayant jamais renfermés.

Soustraction faite de leur propre respiration, les vers peuvent facilement doubler l'absorption d'oxygène des sols où ils se trouvent (SACHELL, 1960). D'après des études de BRUSEWITZ (1959) faites avec *Eisenia foetida* et *Lumbricus terrestris*, il apparaît que cette stimulation de la microflore par les vers est fonction de l'assimilabilité des matières organiques ingérées; avec des matériaux végétaux difficilement décomposables, la microflore est grandement accrue, alors qu'avec une matière organique facilement assimilable (tel le glucose) les comptages microbiens donnent des résultats plus faibles dans les rejets.

L'activation des phénomènes de décomposition des débris végétaux par les vers est donc à la fois directe et indirecte.

Concernant les **Termites**, MEIKLEJOHN (1965) a trouvé en Rhodésie que les termitières à *Macrotermes* sp. étaient microbiologiquement plus actives que les sols environnants. Les termitières renfermaient plus de cellulolytiques, d'ammonifiants, de nitrifiants et de dénitrifiants mais par contre beaucoup moins de bactéries fixatrices d'azote (*Beijerinckia* aérobies ou *Clostridium* anaérobies). BOYER (1956 b) avait déjà observé dans la flore intestinale des *Bellicositermes natalensis* (termite champignoniste), cette pauvreté des bactéries fixatrices d'azote, ainsi qu'une dominance du *Sporocytophaga* et l'existence particulière d'une bactérie productrice de substance noire.

Action des différents groupements fauniques dans la dynamique et la fertilité des sols

Si, après avoir successivement envisagé l'action du milieu sur la faune et inversement l'action de cette faune sur le milieu, nous considérons maintenant ce qu'on sait du rôle que peut jouer plus spécifiquement chaque groupement faunique, on s'aperçoit que chacun de ces groupements constitue selon les sols un rouage plus ou moins important de leur mécanisme vital.

Pour ce qui est des **Protozoaires**, on tend à considérer qu'ils favorisent les processus métaboliques des sols et stimulent les diverses fonctions microbiennes en maintenant jeunes et actives les populations bactériennes, en diminuant dans les sols l'importance des antibiotiques et en excréant de nombreux enzymes.

Nous savons encore peu de chose sur l'action des **Nématodes** dans les sols, bien qu'ils y jouent certainement un rôle très important. On les rencontre en effet en grand nombre dans les débris végétaux en décomposition, à l'intérieur même des tissus, et, tout au moins sous les climats tempérés, ils paraissent favoriser les processus d'humification. Peut-être favorisent-ils aussi la stabilité structurale des sols. Ils forment un vaste groupement qui dans les végétaux en décomposition apparaît après les bactéries et les protozoaires, mais avant les microarthropodes.

L'action des **Vers de terre** sur les sols est certainement la mieux connue de toutes. Ils peuvent souvent modifier les profils pédologiques. Ils contribuent à fragmenter grossièrement les litières et généralement à en favoriser l'humification. Ils améliorent normalement les caractéristiques physiques des sols (porosité, stabilité structurale, capacité de rétention d'eau et régime air-eau). Ils en accroissent aussi habituellement la valeur chimique (teneurs en azote, en bases échangeables et en éléments assimilables). Ils en influencent enfin favorablement le métabolisme général comme le montre l'activité biologique accrue des sols travaillés par eux.

De tout ceci, et comme l'ont confirmé de nombreuses expériences de laboratoire, il résulte que les vers de terre ont une action favorable sur la fertilité des sols. Ils peuvent indirectement améliorer la flore des pâturages et la qualité des récoltes. Ce sont des animaux très utiles dont nous connaissons mieux l'action dans les régions tempérées que dans les régions intertropicales, où leur action apparaît parfois limitée plus saisonnièrement à un travail essentiellement mécanique (« sols dentelle »).

Dans des expériences faites en Nouvelle-Zélande, des vers de l'espèce *A. caliginosa* ont été volontairement introduits dans des terrains qui en étaient dépourvus, soit que ces surfaces étaient restées isolées, soit qu'elles étaient naturellement acides et avaient été récemment chaulées. Quatre ans après l'épandage de vers, des surfaces de quelques mètres de diamètre autour de chacun des points d'épandage étaient devenues plus vertes et plus densément couvertes que le reste du champ. Après la huitième année, la surface travaillée par les vers avait 200 m de diamètre et donnait un pâturage bien plus verdoyant, les ray-grass s'étant développés aux dépens de l'*Agrostis*, herbe de basse qualité pour le bétail. En retour, la meilleure

qualité de la flore des herbages et le retour au sol des excréments d'un bétail plus dense favorisaient les vers de terre.

La première de ces expériences a été faite en 1926 et les résultats en ont été donnés depuis par divers auteurs (HAMBLYN et DINGWALL, 1945; RICHARDS, 1955; STOCKDILL, 1959). Les travaux de STOCKDILL ont montré que dans ces expériences les vers avaient intimement mélangé le calcium du chaulage et la matière organique des fumures aux 15 cm supérieurs du sol.

La colonisation progressive des herbages de Nouvelle-Zélande par les vers européens (*Lumbricus rubellus*, *Allolobophora caliginosa* et *Eisenia foetida*) a amélioré d'une façon étonnante la qualité de ces herbages et favorisé ainsi la production du bétail. Mais il est à remarquer que l'introduction de ces vers n'a pu réussir que du fait que les vers européens ont retrouvé en Nouvelle-Zélande (donc dans l'hémisphère Sud) des conditions climatiques proches de celles sous lesquelles ils vivent dans l'hémisphère Nord, et sous lesquelles se sont différenciés les équilibres pédologiques, dont ils font partie, et au sein desquels ils ont subi leur évolution. Le même essai d'introduction de vers européens en régions intertropicales serait vraisemblablement voué à l'échec. A ce sujet, par épandage de vers, on a souvent pu accroître la production de sols nouvellement mis en valeur par drainage ou chaulage, mais il est nécessaire pour un tel apport, non seulement que les conditions du milieu soient satisfaisantes (humidité, pH, rH, etc.) mais encore que la nourriture soit suffisante et appropriée, pour que les vers puissent s'implanter et prospérer dans ces sols. Trop souvent les épandages de vers n'ont été positifs que par l'azote apporté coûteusement au sol avec des vers qui peu à peu disparaissaient.

Il ne faut cependant pas croire que l'action des vers de terre soit toujours systématiquement favorable. L'introduction de vers dans des sols canadiens qui n'en possédaient pas, à savoir les chernozems ⁽¹⁾ de l'Alberta et du Manitoba, ont en deux ans transformé ces sols à bonne structure grumeleuse en une masse collante et plastique (LEATBY cité par THORP, 1967). Divers auteurs indous ont aussi observé ce fait dans leur pays avec des vers du genre *Allolobophora*, qui finissent par donner un sol grossier et à structure compacte, lourdement colonisé.

Ces faits peuvent sans doute être rapprochés d'une observation d'AVEL (1929) qui, dans des élevages en pots de divers Lombricides, a pu noter au bout de 2 à 3 mois un tassement progressif de la terre et la formation d'un ensemble compact, se détachant d'un seul bloc quand on

(1) Cf. note, p. 48.

retournait les pots; les pots témoins étaient, par contre, restés meubles et apparemment inchangés.

Le travail continu d'une terre trop lourde dans un espace trop limité et l'abondance des sécrétions muqueuses dans un milieu qui devient hostile doivent déterminer ces phénomènes de compacité.

Tous les vers n'ont pas la même action sur les sols et cette action reste en grande partie fonction de la biologie des vers et des propriétés des sols.

Dans les sols, les **Microarthropodes** contribuent à la fragmentation fine de la litière et marquent un stade dans la dégradation des débris végétaux, mais, en dépit de leur nombre, les collemboles et les acariens paraissent cependant ne pas ingérer plus de débris végétaux que certaines larves de Diptères dont l'action réductrice est bien plus importante, encore que plus limitée dans le temps. Les microarthropodes semblent surtout par leur activité accélérer les divers processus bactériens, y compris, selon les sols, ceux de l'humification ou de la déshumification.

Compte tenu des variations saisonnières des diverses espèces et de la nature des profits pédologiques, le rapport acariens sur collemboles apparaît souvent en relation avec l'équilibre et la stabilité des biotopes « Dans les biotopes en équilibre où la pression interspécifique est grande, le pourcentage des collemboles est faible; il augmente en fonction de la dégradation des biocénoses et pourrait être représentatif de l'état d'équilibre d'un milieu » (MALDAGUE, 1961 *b*).

Les **Termites** ont pour les sols tropicaux l'importance qu'ont dans nos régions les vers de terre, mais leur action sur les sols ne se traduit pas de la même façon, car ils minéralisent complètement les débris végétaux et ne les mélangent pas au sol comme le font les vers.

Concernant les termites à nid hypogé, il importe peu pour les plantations que le sol des termitières vienne à être mélangé à l'horizon supérieur du sol au cours des cultures, étant donné l'origine superficielle des matériaux qui constituent ces termitières; ceci, pour autant que les termites à nids hypogés ne soient pas prédateurs des cultures. Si tel est le cas, reste avant de lutter directement ou indirectement contre les termites, à voir si leur action prédatrice ne vient pas d'un manque de débris végétaux plus couramment attaqués.

Pour les termites à grosses termitières épigées, le problème est plus délicat.

Ici, des bases totales plus abondantes, une granulométrie plus fine et un pH plus proche de la neutralité laissent prévoir dans les matériaux des termitières un complexe bien saturé, donc une nutrition minérale des plantes satisfaisante, un milieu favorable aux bactéries et des cultures

sans carence. Mais, en fait, on a aussi une porosité plus faible des murs de la termitière et surtout une grande pauvreté en matières organiques

Aussi, mise à part la présence possible de calcaire dans les termitières, si les bases échangeables et le pH n'y sont pas fortement modifiés, araser les termitières revient à étendre un horizon profond sur un horizon de surface.

HESSE (1955) a pourtant observé que le Sisal au Tanganyka pousse mieux sur les termitières, et SYS (1957), comparant des terres rouges où les termitières ont été arasées à des terres où elles ont été simplement arrondies, a pu conclure à la plus grande fertilité des premières pour le maïs fourrager.

Si, après déforestation, on décide l'arasement des termitières, il est bon de décaper d'abord celles-ci, pour après arasement, ramener la terre humifère sur la surface nivelée. Toutefois, un apport d'engrais organiques et minéraux peut parfois être aussi efficace et s'avérer plus économique que la conservation de l'horizon humifère (MEYER, 1960).

Pour la mise en valeur des sols à grosses termitières épigées, il est nécessaire de bien connaître l'espèce de termite à laquelle on a affaire et les modifications apportées au sol par les termitières. Il est aussi nécessaire de savoir si la culture envisagée est exigeante en matières organiques ou en éléments minéraux.

Le sol considéré en tant qu'équilibre naturel

Importance de la vie dans la genèse, la dynamique et l'évolution énergétique des sols

Il est maintenant usuel de considérer les sols comme des équilibres dynamiques très complexes. Par « *équilibre dynamique* », il faut entendre un équilibre défini par de très nombreuses forces qui varient sans cesse en réagissant les unes sur les autres.

Les facteurs qui déterminent l'équilibre des sols sont multiples, ils varient d'importance dans le temps et les interactions qui les unissent sont extrêmement nombreuses et complexes. Aussi, l'équilibre des sols apparaît-il toujours très difficile à analyser dans le détail; mais, d'une part, il présente des variations saisonnières souvent bien régulières qui aident à en élucider le mécanisme, et, d'autre part, les études de terrain et de laboratoire permettent généralement d'en saisir les différents stades d'évolution : de la roche mère au pédoclimax.

Cinq facteurs fondamentaux président à la détermination des sols, à savoir le climat, la roche mère, la vie, la topographie et l'évolution du sol (*fig. 1*).

Le climat est le premier facteur déterminant, car il influe sur tous les éléments de l'équilibre sans que ceux-ci en retour puissent agir sur lui,

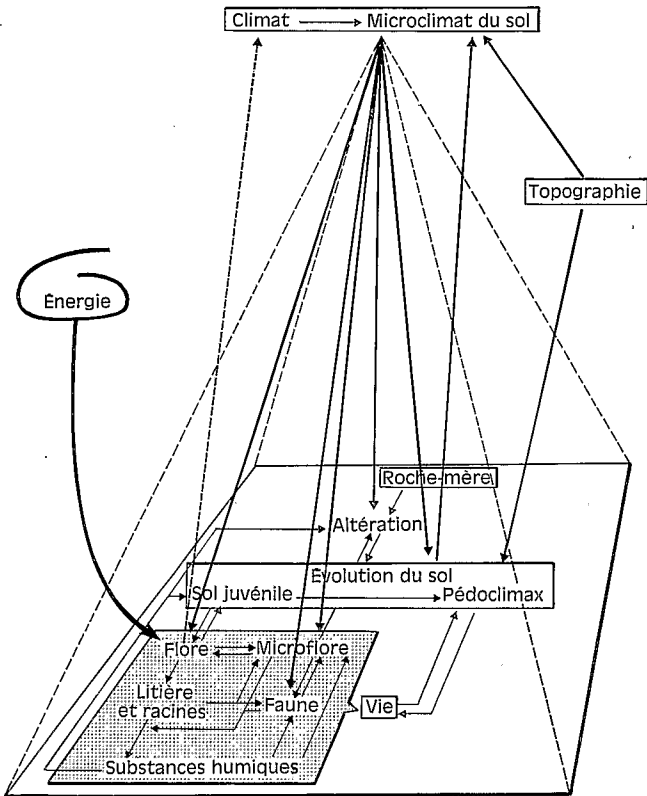


Fig. 1. — Schéma de la pédogenèse et de la dynamique d'un sol.

sauf à très grande échelle régionale quand la flore du lieu influence le climat (LACOSTE, 1958) ou, au contraire, à très petite échelle quand les propriétés physiques du sol transforment le climat en un microclimat tout à fait distinct.

La nature de la roche mère relève de la géologie, mais son altération dépend à la fois de processus physiques, chimiques et biologiques.

L'évolution du sol apparaît tout d'abord conditionnée par de simples processus physico-chimiques, tel le lessivage ou l'accumulation, mais en fait

la vie commande indirectement l'importance de ces processus en travaillant et en déterminant le milieu où ils se manifestent. La vie se fait l'agent du climat dans l'évolution du sol et, par l'énergie qu'elle utilise (photosynthèse de la flore), elle s'avère l'outil essentiel de cette évolution qui, sans elle, ne pourrait conduire qu'à un sol minéral inerte. Sans le travail de la vie, le sol ne serait en effet qu'un milieu pour cultures hydroponiques, c'est-à-dire un équilibre statique, alors qu'avec la vie se développe le cycle des matières organiques, l'humification des litières, le « tamponnage » chimique des sols et le passage à un équilibre dynamique qui, sauf carences, peut fournir à chaque moment de la croissance des plantes les éléments appropriés.

La topographie enfin est un facteur que l'on peut considérer comme partiellement situé en dehors de l'équilibre dynamique des sols. Par ses conséquences régulières (tel par exemple le lessivage oblique de pente), elle fait partie de l'équilibre dynamique des sols, mais souvent elle peut agir d'une manière brutale et imprévisible en dehors de cet équilibre, quand par exemple elle cause l'entraînement ou le recouvrement du sol.

Dans les équilibres naturels, la productivité, d'une part compense les pertes dues à la dégradation énergétique, et, d'autre part permet l'augmentation régulière de la biomasse de ces équilibres et leur évolution vers le climax. On a par exemple passage de la prairie, à la friche à la broussaille, au taillis et à la forêt.

Si dans notre précédent schéma, nous considérons plus particulièrement l'évolution du sol, nous pouvons en comprendre ainsi l'aspect énergétique (*fig. 2*).

Au début, la flore limitée du sol juvénile (mousses, lichens) ne peut fixer qu'une très faible fraction de l'énergie solaire incidente, la productivité primaire y est donc limitée et la vie du sol, même si certaines espèces particulières peuvent y être bien représentées, est dans l'ensemble restreinte. La respiration du sol, qui traduit son activité biologique globale, est encore faible.

Avec l'approfondissement progressif du sol se développe une flore qui peut fixer davantage d'énergie; la productivité primaire est alors plus importante, la biomasse peut croître et la vie se diversifier. La respiration du sol devient plus forte.

Une comparaison, un peu naïve, mais qui nous aide à mieux comprendre, peut être faite entre la productivité primaire et un débit liquide. Pour l'écoulement d'un débit liquide faible, il suffit d'un tuyau de faible section, alors que pour l'écoulement d'un débit liquide plus important, il faut, à pression égale, un tuyau de section proportionnelle à ce nouveau débit.

Ce tuyau de section proportionnelle au débit représente dans notre schéma l'ensemble des chaînes trophiques et de réduction au travers desquelles s'écoule le flux énergétique issu de la productivité primaire, c'est-à-dire au fond la biomasse totale du sol. Quant aux respirations des divers êtres vivants qui constituent ces chaînes de dégradation, elles représentent toujours un certain pourcentage des assimilations, aussi peut-on dans le schéma les imaginer comme des fuites proportionnelles à l'importance des tuyaux.

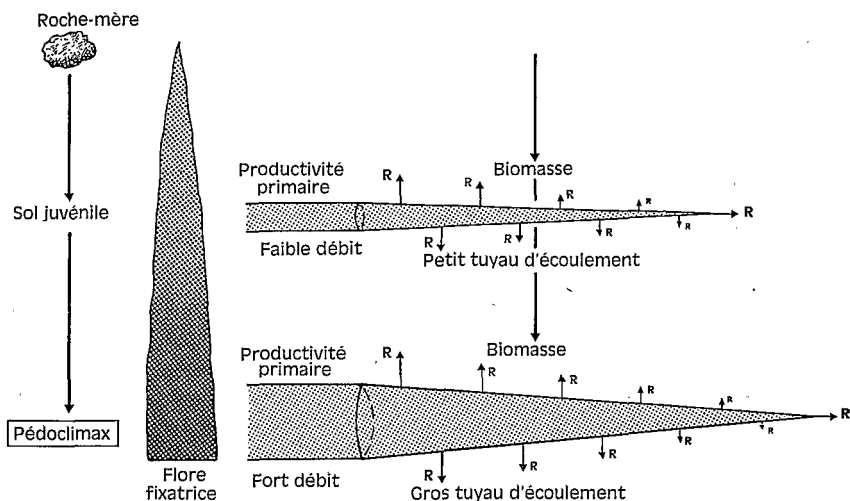


Fig. 2. — Schéma de l'évolution énergétique d'un sol.

Cette évolution énergétique du sol se poursuit jusqu'à ce que, avec la fin de l'évolution de la flore (liée en partie à celle du sol), cesse de croître la fixation énergétique et, par suite, s'arrête l'évolution de l'écosystème. A ce stade d'équilibre (ou pédoclimax), la productivité correspond alors au seul entretien de la biomasse qui, en principe, ne varie plus. L'augmentation totale de la biomasse du sol au cours de son évolution a été égale à la somme des augmentations des diverses biomasses, elles-mêmes fonction du développement de la productivité primaire.

En fait, si la biomasse totale dépend bien directement de la productivité primaire, elle dépend aussi à un degré moindre de la diversité des espèces qui la constituent, car un accroissement de la diversité des espèces permet une meilleure exploitation de la productivité, et donc la possibilité d'une

population plus forte. La plus grande diversité des espèces entraîne une baisse du rapport $Q = \frac{\text{productivité primaire}}{\text{biomasse totale}}$.

Comparaison de deux équilibres pédologiques voisins mais très distincts

Ces considérations écologiques peuvent peut-être paraître un peu abstraites, aussi choisirons-nous pour finir l'exemple précis de deux équilibres très différents qui se sont développés côte à côte.

En Hollande, près de Arnhem, il existe un petit boisement de chênes où, sur une surface limitée, se rencontrent trois types de sol à horizons organiques bien distincts : un mull calcaire, un mull acide et un mor. Une étude suivie en a été faite par les services de recherche agricole de ce pays [VAN DER DRIFT (1961, 1962 et 1965), WITKAMP et VAN DER DRIFT (1961)]. Pour simplifier, nous n'en considérerons ici que le mull calcaire et le mor, et nous passerons rapidement sur la genèse de ces deux équilibres pour en examiner plus particulièrement certains des aspects de la dynamique actuelle.

La genèse de ces deux horizons organiques différents n'a pu se faire sous n'importe quel climat, car le climat, premier facteur de détermination des sols, limite tout de suite les pédogenèses possibles. Il s'agit ici d'un climat tempéré à influence maritime.

Par contre, les roches mères sont différentes. Il s'agit d'un sable limoneux et calcaire dans le cas du mull calcaire et d'un sable assez pur dans le cas du mor.

Sur roche mère dure, ce sont les lichens, les mousses et les micro-organismes qui, conjointement aux phénomènes de dissolution et d'hydrolyse, altèrent la roche, en solubilisent certains de ses cations nutritifs et aident à la formation d'argiles secondaires et à la création d'un complexe argilo-humique. Après quoi, ce sont habituellement les herbes qui, succédant aux mousses, créent une structure agrégée formant habitat pour la mésofaune. Ici, sur dépôts sédimentaires sableux, la formation du sol a pu débiter directement avec une colonisation par les plantes supérieures et une amélioration consécutive de la porosité, de la capacité de rétention d'eau et de l'humification du sol.

Progressivement, le mull calcaire et le mor se sont définis, les différents éléments de ces deux équilibres interférant sans cesse entre eux. Les modifications de la flore ont entraîné des modifications de la microflore, des modifications de la faune et le changement de nature des matières organiques du sol. Mais, à leur tour, la microflore [et notamment les cham-

pignons ⁽¹⁾], la faune et la nature des matières organiques ont influencé les caractéristiques physico-chimiques du sol, et celles-ci en changeant ont favorisé l'évolution de la flore. Chaque modification apportée à un des éléments de l'équilibre a entraîné des changements plus ou moins importants parmi les autres, et ces nouveaux changements, à leur tour, se sont reflétés sur l'ensemble de l'équilibre.

Actuellement le mull calcaire (pH 7,2) offre un milieu humide et calcaire, le mor (pH 3,3) un milieu plus sec : à 5 cm au-dessus du sol, l'évaporation y est deux fois plus forte qu'au-dessus du mull calcaire.

La végétation du mull calcaire est composée de chênes abrités du soleil par des peupliers plus élevés ou des aunes recouvrants. La végétation du mor se limite à des chênes exposés directement au soleil.

Cet état de choses entraîne pour le mull calcaire des « feuilles d'ombre » épaisses, aqueuses et peu ligneuses donnant une litière humide composée de feuilles plates, à $\frac{C}{N}$ de 27,8; litière riche en protéines, glucides et azote (feuilles d'aune). Pour le mor au contraire, des « feuilles de soleil » minces, ridées, sèches, plus cellulosiques et ligneuses, donnent une litière sèche composée de feuilles gaufrées à $\frac{C}{N}$ de 33,2; litière essentiellement cellulosique et ligneuse.

La production de litière est à peu près la même dans les deux cas. Mais, dans le mull calcaire, la litière de décembre a pratiquement disparu en septembre et même en juin les années chaudes et humides (un résidu est cependant possible les années sèches, comme en 1959). Dans le mor, au contraire la dégradation de la litière, bien qu'aussi importante et même parfois plus importante les années chaudes et humides, est normalement beaucoup plus lente, et les faibles décompositions (comme en 1959 par exemple) n'y sont pas récupérées les années suivantes, d'où à la longue une tendance à l'accumulation donnant plus de 1 cm de litière et un horizon humique assez épais, de couleur foncée.

Dans le mull calcaire, la macrofaune est 2 fois plus importante que dans le mor et les animaux saprophages trois fois plus nombreux. Les vers de terre (*L. rubellus*), les isopodes, les diplopodes et de nombreuses larves d'insectes, rares dans le mor, dominent dans le mull calcaire. Les microarthropodes (et notamment certains *Phthiracaridae* qui attaquent les nervures des feuilles) constituent l'essentiel de la faune du mor, avec

(1) MEYER (1964) a montré le rôle important que joue le mycélium de *Cenococcum graniforme* (Sow.) Ferd. et Winge dans la formation du mor.

cependant présence saisonnière de larves de Tipule qui fragmentent une partie des feuilles de chênes.

Concernant la microflore, les bactéries et les actinomycètes dominent dans le mull calcaire, les champignons dans le mor.

Si nous avons tenu, pour finir, à donner ici cet exemple, c'est pour souligner la subtilité qu'atteint souvent l'enchaînement des causes et des effets dans la pédogenèse et la dynamique des sols.

On a encore trop tendance à considérer les sols d'un point de vue statique et à penser que seul importe pour les plantes de trouver dans ceux-ci un ensemble approprié d'éléments, de l'eau, et « un milieu physiquement satisfaisant ». Certes, il est des plantes qui se satisfont de milieux très simples et peuvent même être obtenues en cultures hydroponiques, mais la grande majorité des plantes exige des équilibres pédologiques complexes, dont les diverses caractéristiques, nous l'avons vu, ne peuvent se maintenir que si le sol reste « vivant ». Pour cela, la fertilisation minérale doit être étroitement liée à la fertilisation organique et les divers pesticides n'être utilisés qu'avec la plus grande prudence.

Bibliographie

- ALEXANDROVA L. N. (1960). — On the composition of humus substances and the nature of organo-mineral colloids in soil. *7^e Congr. Int. Soc. Soil Sci.*, Madison, II, p. 74-81.
- ALLISON FRANKLIN E. (1968). — Soil aggregation. Some facts and fallacies as seen by a microbiologist. *Soil Sci.*, 106, n° 2, p. 136-143.
- ANSTETT A. (1951). — Sur l'activation microbiologique des phénomènes d'humification. *C. R. Acad. Agric.*, 37, p. 262-264.
- ATKINSON R. J. C. (1957). — Worms and weathering. *Antiquity*, 31, p. 219-233.
- AVEL M. (1929). — Recherches expérimentales sur les caractères sexuels somatiques des Lombriciens. *Bull. Biol. France-Belgique*, 63, p. 149-318.
- BACHELIER G. (1963). — La vie animale dans les sols. *Coll. Init. Doc. techn.* n° 3, ORSTOM, Paris, 279 pages.
- BACHELIER G. (1968). — Contribution à l'étude de la minéralisation du carbone des sols. *Mémoire ORSTOM* n° 30, Paris, 145 pages.
- BEUTELSPACHER H. (1955). — Natural filamentous colloids and crumb formation. *Landb.-Forsch.*, 5, p. 90-92.
- BOND R. D., HARRIS J. R. (1964). — The influence of the microflora on physical properties of soil 1. Effects associated with filamentous algae and fungi. *Austr. J. Soil Res.*, 2, p. 111-122.

- BOYER Ph. (1956 a). — Les bases totales dans les matériaux de la termitière de *Bellicositermes natalensis* Hav. 6^e Congr. int. Sci. Sol, Paris, C, p. 105-110.
- BOYER Ph. (1956 b). — Relations entre la flore intestinale de *Bellicositermes natalensis* et celle du sol. 6^e Congr. int. Sci. Sol, Paris, C, p. 111-113.
- BRUSEWITZ G. (1959). — Untersuchungen über den Einfluss des Regenwurms auf Zahl, Art und Leistung von Mikroorganismen im Boden. *Arch. Mikrobiol.*, 33, p. 52-82.
- BUNTLEY G. J., PAPENDICK R. I. (1960). — Worm-worked soils of eastern South Dakota, their morphology and classification. *Soil Sci. Soc. Amer. Proc.*, 24, n° 2, p. 128-132.
- BUNYEA H. (1931). — Diseases and parasites of poultry. *USDA Farmers Bull.*, n° 1652, p. 63.
- DAY G. (1950). — Influence of earthworms on soil microorganisms. *Soil Sci.*, 69, n° 3, p. 175-184.
- DUNGER W. (1958). — Über die Veränderung des Fallaubes im Darm von Bodentieren. *Z. Pflernähr. Dung.*, 82, p. 174-193.
- ERHART H. (1956). — La genèse des sols en tant que phénomène géologique. *Col. Évolution des Sciences*, n° 8, Masson, Paris, 90 pages.
- FOURNIER F. (1960). — *Climat et érosion*. Presses Univ. Fr., Paris, 211 pages.
- GRASSÉ P. P. (1959). — Un nouveau type de symbiose : la meule alimentaire des Termites champignonnistes. *La Nature* (Fr.), n° 3.293, p. 385-389.
- GRASSÉ P. P., NOIROT C. (1959). — Rapports des termites avec les sols tropicaux. *Rev. Géomorph. dyn.*, nos 1-2/3-4, X^e année, p. 35-40.
- GUILD W. J. Mcl. (1955). — Earthworms and soil structure. *Soil Zoologie*. Butt. Sci. Publ., Lond., p. 83-98.
- HAMBLYN C. J., DINGWALL A. R. (1945). — Earthworms. *New Zealand J. Agric.*, 71, p. 55-58.
- HERVEY R. J., GREAVES J. E. (1941). — Nitrogen fixation by *Azotobacter chroococcum* in the presence of soil protozoa. *Soil Sci.*, 51, p. 85-100.
- HESSE P. R. (1955). — A chemical and physical study of the soils of termite mounds in East Africa. *J. Ecology*, 42, p. 2.
- HILL T. L. (1916). — The relation of Protozoa to certain groups of soil bacteria. *J. Bact.*, 1, n° 4, p. 423-433.
- HUTCHINSON S. A., KAMEL M. (1956). — The effect of earthworms on the dispersal of soil fungi. *J. Soil Sci.*, 7, p. 213-218.
- JEANSON C. (1960). — Évolution de la matière organique du sol sous l'action de *Lumbricus herculeus* Savigny (Oligochète Lumbricidæ). *C. R. Acad. Sc.*, 250, p. 3500-3502.
- KOLLMANNSPERGER F. (1952). — Über die Bedeutung der Regenwürmer für die Fruchtbarkeit des Bodens. *Decheniana*, 105/106, p. 165-187.

- KOZLOVSKAYA L. S., ZHDANNIKOVA E. N. (1961). — Activité simultanée des vers et de la microflore dans les sols de forêt (en russe). *Dokl. Akad. Nauk.*, 139, p. 470-473.
- KOZLOVSKAYA L. S., FADEEVA T. N., ZAGURAL'SHAYA L. M. (1964). — Effet des invertébrés sur la décomposition d'un sol à sphaignes de tourbière haute (en russe). *Izv. Sib. Otd. Akad. Nauk. SSSR*, n° 12, sér. Biol. méd. Nauk n° 3, p. 50-56.
- KURCHEVA G. F. (1960). — Role of invertebrates in the decomposition of oak litter. *Sov. Soil Sci.*, 4, p. 360-365.
- KURCHEVA G. F. (1967). — Influence des invertébrés du sol sur l'intensité de dégradation de la litière dans une forêt de chênes de la région de Koursk (étude expérimentale) (en russe). *Pedobiologia*, 7, n° 2/3, p. 228-238.
- LACOSTE G. (1958). — Non, la pluie ne vient pas des nuages. *Sci. et Avenir*, 137, p. 348-352.
- LEATEY. — Cité par THORP J. (1967).
- LUNT H. A., JACOBSON H. G. M. (1944). — The chemical composition of earthworms casts. *Soil Sci.*, 58, p. 367-375.
- MALDAGUE M. (1961 *b*). — Relations entre le couvert végétal et la microfaune. Leur importance dans la conservation biologique des sols tropicaux. *Publ. Inst. nat. agron. Congo*, sér. Sci., n° 90, 122 pages.
- MEIKLEJOHN J. (1965). — Microbiological studies on large termite mounds. *Rhod. Zambia Malawi J. Agric. Res.*, 3, p. 67-79.
- MEYER L. (1943). — Experimenteller Beitrag zu makrobiologischen Wirkungen auf Humus und Bodenbildung. *Z. Pflanzenernähr. Düng. Bodenkunde*, 29, n° 74, p. 119-140.
- MEYER J. A. (1960). — Résultats agronomiques d'un essai de nivellement des termitières réalisé dans la cuvette centrale congolaise. *Bull. Agric. Congo*, 51, p. 1047-1059.
- MEYER F. H. (1964). — The role of the fungus *Cenococcum graniforme* (Sow) Ferd. et Winge in the formation of mor. *Soil Micromorphology*, Proc. 2nd int. work-meeting on soil micromorphology, Arnhem, Hollande, 1964.
- MONNIER G. (1965). — Action des matières organiques sur la stabilité structurale des sols. *Thèse*, Paris, 120 pages.
- MONNIER G., JEANSON C. (1965). — Studies on the stability of soil structure : influence of moulds and soil fauna. *Experimental Pedologie*. Proc. 11th Easter School in Agric. Sci. Univ., Nottingham, p. 244-254.
- MURILLO B. (1966). — Influencia de las Lombrices en la estabilidad de los agregados de un suelo con distintas adiciones de materia organica. *An. Edafol. Agrobiol.*, XXV, n° 1/2, p. 91-99.
- NEEDHAM A. E. (1957). — Components of nitrogenous excreta in the earthworms *Lumbricus terrestris* L. et *Eisenia foetida* (Savigny). *J. exp. Biol.*, 34, p. 425-446.

- NIKOLJUK V. F. (1963). — Les protozoaires du sol et leur signification biologique (en russe). *Pedobiologia*, 3, n° 4, p. 259-273.
- NYE P. H. (1955). — Some soil forming processes in the humid tropics. IV. The action of the soil fauna. *J. Soil Sci.*, 6, n° 1, p. 72-83.
- PARLE J. N. (1963). — Microorganisms in the intestines of earthworms. *J. gen. Microbiol.*, 31, p. 1-11.
- PONOMAREVA S. I. (1953). — Activité des vers dans la création d'une structure stable d'un sol sodpodzolisé (en russe). *Trudy Pochv. Inst. Dokuchaeva*, 41, p. 304-378.
- RAW F. (1961). — The agricultural importance of the soil mesofauna. *Soils and Fertilizers*, XXIV, n° 1, p. 1-2.
- RICHARDS J. G. (1955). — Earthworms. *New Zealand J. Agric.*, 91, p. 559.
- SATCHELL J. E. (1960). — Earthworms and soil fertility. *The new Scientist*, 7, n° 165, p. 79-81.
- SATCHELL J. E. (1963). — Nitrogen turnover by a woodland population of *Lumbricus terrestris*. *Soil Organisms*. North. Holl. Publ. Comp., Amsterdam, p. 60-66.
- SCHUTZ W., FELBER E. (1956). — Welche Mikroorganismen spielen im Regenwurmndarm bei der Bildung von Bodenkrümeln eine Rolle? *Z. Acker- u. PflBau.*, 101, p. 471-476.
- STOCKDILL S. M. J. (1959). — Earthworms improve pasture growth. *New Zealand J. Agric.*, 98, p. 227-233.
- SYS C. (1957). — L'aménagement des sols de la région d'Élisabethville d'après leurs caractéristiques morphologiques et analytiques. *Bull. Agric. Congo belge*, XLVIII, n° 6, p. 1425-1432.
- THORP J. (1967). — Effect of certain animals that live in soils. *Selected papers in soil formation and classification*, n° 1, SSSA special publ. ser. (Soil Sci. Soc. of Amer. Inc. Publisher, Madison), p. 191-208.
- VANDEL A. (1961). — Les cloportes fertilisent-ils les terres arides? *La Nature-Sci. Progr.*, n° 3.319, p. 492-495.
- VAN DER DRIFT J. (1951). — Analysis of the animal community in a beech forest floor. *Meded. Inst. Toegep. biol. Onderz. Nat.*, 9, p. 1-168.
- VAN DER DRIFT J., WITKAMP M. (1960). — The significance of the break-down of oak litter by *Enoicyla pusilla* Burm. *Arch. Néerl. Zool.*, XIII, p. 486-492.
- VAN DER DRIFT J. (1961). — Causes et conséquences des différences dans la faune du sol de plusieurs types de sols d'une forêt de chênes (en hollandais). *Ned. Bosbouw.*, 33 (4), p. 90-108.
- VAN DER DRIFT J. (1962). — The soil animals in an oak-wood with different types of humus formation. *Progress in Soil Zool.*, Butt. Sci. Publ., Lond., p. 343-347.

- VAN DER DRIFT J. (1965). — The effects of animal activity in the litter layer. *Experimental Pedology*, Proc. 11th Easter School Agric. Sci. Univ. Nottingham, Holl., p. 227-235.
- VOISIN A. (1960). — *Dynamique des herbages*. La Maison rustique éd., Paris, 320 pages.
- WATERS R. A. S. (1955). — Numbers and weight of earthworms under a highly productive pasture. *N. Z. Sci. Techn.*, 36 (A), p. 516-525.
- WITKAMP M., VAN DER DRIFT J. (1961). — Breakdown of forest litter in relation to environmental factors. *Plant and Soil*, XV, n° 4, p. 295-311.

O. R. S. T. O. M.

COLLECTION « GÉOBIOLOGIE - ÉCOLOGIE - AMÉNAGEMENT »

dirigée par C. DELAMARE DEBOUTTEVILLE

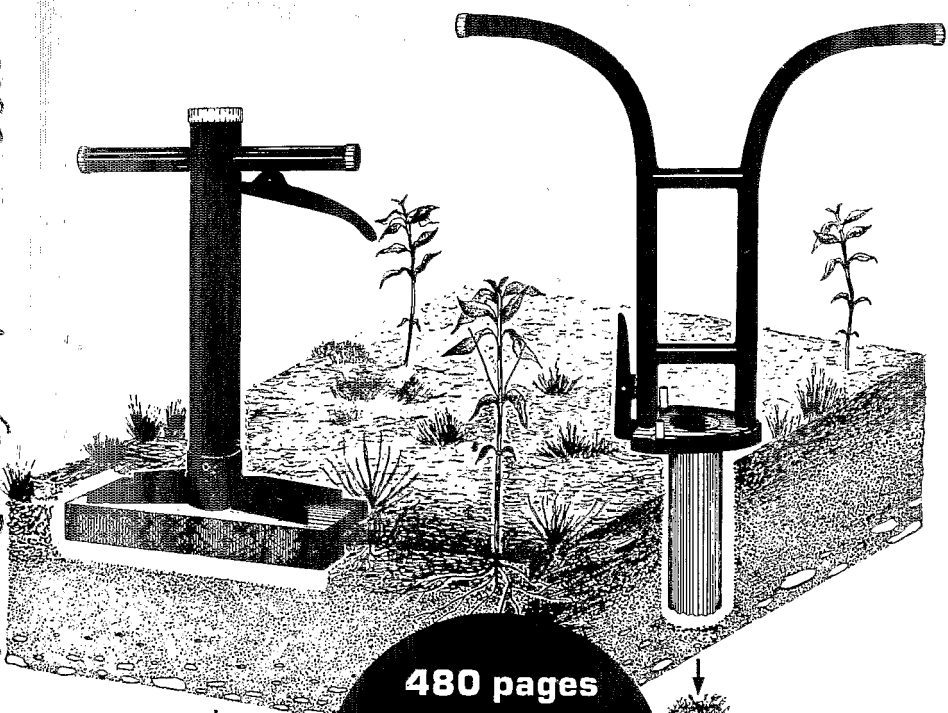
B

ouvrage collectif présenté par P. PESSON
Professeur à l'Institut National Agronomique

LA VIE DANS LES SOLS

aspects nouveaux
études expérimentales

BACHELIER (G.) la vie animale dans les sols



480 pages
120 figures
et tableaux
900 références
bibliographiques

GAUTHIER VILLARS

5045 Biol. Sol.